

Сибирский ботанический вестник

ISSN 1993-4955

ЭЛЕКТРОННЫЙ ЖУРНАЛ // JOURNAL.CSBG.RU

Том 2. Выпуск 2. декабрь 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

Редактор выпуска Е. Г. Зибзеев
Корректор И. Ю. Селютина
Технический редактор Е. Г. Зибзеев

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. — ст. 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 581.55:57.063.7(234.851)

Ю. А. Дубровский
Y. A. DubrovskyИнститут биологии Коми УрО РАН,
167000, Сыктывкар,
ул. Коммунистическая 28.
E-mail: dubrovsky@ib.komisc.ru

статья поступила 12.10.2007

Видовое разнообразие и структура растительного покрова в высотном градиенте в пределах западного макросклона Северного Урала

Species and coenotic diversity of vegetation cover in the high-altitude gradient within the limits of the Western Ural macroslope

Аннотация. Проведен анализ видового и ценотического разнообразия растительного покрова в высотном градиенте в долине ручья Ичет-Парус-ель (приток третьего порядка р. Печора), протекающего в пределах западного макросклона Северного Урала. Выполнена классификация растительности, охарактеризованы основные растительные формации, дана последовательность их распределения в высотном градиенте.

Ключевые слова: наука о растительности, высотная поясность, биоразнообразие, Северный Урал.

Key words: vegetation science, altitude zonality, biodiversity, Northern Ural.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Печоро-Ильчский государственный природный заповедник — это крупная особо охраняемая территория федерального уровня, которая входит в состав объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми». Одним из приоритетных направлений исследований на таких территориях является изучение биологического разнообразия природных комплексов на ландшафтном, биоценотическом, видовом, генетическом уровнях. В рамках изучения растительности региона особый интерес для исследователей представляют труднодоступные, и в связи с этим слабо изученные, горные районы заповедника. Для них характерны специфические экстремальные условия окружающей среды, отчетливо выраженная высотная поясность, которая приводит к высокому разнообразию типов растительности.

Материал и методы

Летом 2006 года авторами, с целью выявления видового и ценотического разнообразия растительного покрова в высотном градиенте на западном макросклоне Северного Урала, был заложен профиль из геоботанических описаний. Работы выполнялись в пределах хребта Шука-Ель-Из, в долинах ручьев Ичет-Парус-Ель и Иджит-Парус-Ель. Иссле-

дованный хребет является орографическим продолжением южной части Западного хребта горной полосы Урала. Его вершины достигают высоты более 1000 м над ур. м. Как было отмечено еще В. А. Варсанофьевой (1940) и замечено авторами, этот хребет характеризуется хорошо сохранившимися формами ледникового рельефа: по западному склону спускаются три трога. Материнскими породами исследованного района являются кварциты и кварцитовые сланцы кембрийского и возможно докембрийского возраста, прорванные небольшими интрузиями сильно метаморфизированных диабазов. В строении почвенного покрова четко прослеживается вертикальная поясность. На высотах до 500 м над ур. моря выделяется пояс горно-подзолистых иллювиально-гумусовых почв. Выше развивается пояс горно-редколесных пропитанных иллювиально-гумусовых почв, постепенно сменяющийся на высотах 600—700 м над ур. м. поясом горно-тундровых почв (Почвы..., 1972). Согласно геоботаническому районированию территории европейской части страны (Исаченко, Лавренко, 1980) местность входит в состав Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области.

Исследованиями были охвачены все высотные пояса, от нижней части горно-лесного (292 м над ур. м.) до гольцового (вершина Листовка-Ель,

1014 м над ур.м.). Общая длина профиля составила свыше 10 км. Обследованы склоны горных долин, прорезаемые ручьями. Выполнено 110 геоботанических описаний с использованием стандартных геоботанических методов, для каждого описания осуществлялась географическая привязка с использованием навигатора GPS. При классификации описаний в основу был положен один из общепринятых в отечественной геоботанике подходов – эколого-фитоценотический. В процессе анализа полученных данных для определения ценогической значимости видов травяно-кустарничкового яруса вычисляли значения коэффициента участия (Ипатов, 1998). Для оценки уровня видового разнообразия сосудистых растений в синтаксонах рассчитывали среднее число видов на пробной площади — α -разнообразие (Оценка и сохранение..., 2000). Сходство видового состава оценивали с использованием коэффициента Стюгнена-Радулеску (Шмидт, 1984).

Результаты и обсуждение

Пояс горных лесов в пределах исследованного участка хребта Щука-ель-из располагается на высотах 300—560 м, по характеру растительности в нем можно выделить нижний и верхний подпоясы (табл. 1). Доминирующей формацией в данном поясе являются пихтарники, а в нижнем подпоясе значительные площади занимают ельники. По долинам ручьев формируются лесные сообщества, сложенные *Betula pubescens* и луговые фитоценозы. В верхнем горно-лесном подпоясе начинают появляться фитоценозы, принадлежащие формациям горных лиственничников и лесов, с преобладанием *Pinus sibirica* в древесном ярусе.

На верхнюю границу леса (которая в пределах исследованного участка хребта Щука-ель-из проходит на высоте 640—650 м) выходят пять видов деревьев: *Betula tortuosa*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Picea obovata*.

Самым типичным видом-эдификатором субальпийского пояса (540—650 м над ур. м.) является *Betula tortuosa*. Также обычны редколесья, сложенные *Larix sibirica*, популяция которой в пределах исследованного хребта находится на южной границе ареала вида.

При классификации пихтарников нами выделено 5 растительных ассоциаций, принадлежащих к 3 группам типов леса: зеленомошной, травяной и сфагновой. Пихтовые леса травяного типа, представленные фитоценозами чернично-папоротниковой и папоротниковой ассоциаций, являются характерными и наиболее распространенными сообществами для пояса горных лесов Урала. Они приурочены к постоянно увлажняемым проточными водами ложбинам (Корчагин, 1940) и располагаются на высотах 430—500 м над ур. м. Леса зеленомошной группы типов развиты на абсолютных высотах от 360 до 520 м над ур. м. и представлены сообществами ассоциации пихтарник чернично-зеленомошный. Последняя выделенная нами группа типов горных пихтарников — сфагновые леса — представлена сообществами, принадлежащими к ассоциации пихтарник папоротниково-сфагновый, формирующимися на участках с застойным увлажнением.

По градиенту высоты происходит закономерное изменение высоты древесного яруса сообществ. Так, на высотах 360—380 м над ур. м. деревья верхнего полога достигают 16—18 м в высоту. С увеличением абсолютной высоты до 540—560, м на границе с поясом горных редколесий высота разреженного верхнего полога едва достигает 12 м, основной запас древесины сосредоточен во втором пологе, высотой 6—8 м. При анализе высотного распределения выделенных групп ассоциаций необходимо отметить, что папоротниковые сообщества сосредоточены в средней части горно-лесного пояса на высотах 400—500 м над ур. м., нижнюю и верхнюю его части занимают менее требовательные к условиям окружающей среды пихтарники зеленомошные.

Таблица 1. Распределение типов растительности в долине ручья Щука-Ель-из в высотном градиенте

Пояс		Высота, м над ур. м.	Типы растительности	Группы типов ассоциаций
Гольцовый		650—1100	Горные тундры	Лишайниковая, зеленомошная, долгомошная, сфагновая
Подгольцовый (субальпийский)		560—650	Горные кривокошья и редколесья из <i>Betula tortuosa</i> и <i>Larix sibirica</i>	Зеленомошная, зеленомошно-долгомошная, долгомошная, травяная
Горно-лесной	Верхний горно-лесной	440—560	Горные леса из <i>Abies sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Pinus sibirica</i> , <i>Larix sibirica</i>	Травяная, зеленомошная
	Нижний горно-лесной	300—440	Горные леса из <i>Picea obovata</i> , <i>Abies sibirica</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Pinus sylvestris</i> . Горные луга	Травяная, зеленомошная, сфагновая

При анализе списков видового состава и сводных геоботанических таблиц в составе данной формации было зарегистрировано 47 видов сосудистых растений, средняя величина α -разнообразия составила 21 вид, при видовой насыщенности конкретных сообществ от 16 до 25 видов. Максимальные значения КУ отмечены для таких видов, как *Vaccinium myrtillus* (0,61), *Dryopteris expansa* (0,52), *Phegopteris connectilis* (0,31), *Athyrium distentifolium* (0,29) и др. Специфичными, отмеченными только для пихтарников исследованной части хребта, видами являются *Chamaepericlymenum suecicum*, *Listera cordata* и др. (табл. 2).

При классификации лиственничных редколесий нами выделено 6 ассоциаций, принадлежащих к трем группам типов: зеленомошной, долгомошно-зеленомошной и долгомошной. Наиболее широко распространены насаждения зеленомошной группы типов, ассоциации которой по градиенту увлажнения от менее увлажненных к более увлажненным экотопам распределяются следующим образом: воронично-чернично-зеленомошные — чернично-зеленомошные — кустарничково-зеленомошные лиственничные редколесья. По верхней границе субальпийского пояса на высотах 630—650 м над ур. м. ниже каменистых россыпей в условиях усиленного увлажнения почвенного слоя из-за таяния снежников формируются лиственничные редколесья долгомошного типа, в пределах которого выделена разнотравно-долгомошная ассоциация. Долгомошно-зеленомошные лиственничные редколесья занимают промежуточное положение между фитоценозами вышеназванных групп типов как по параметру увлажнения экотопов, так и по отметкам высот. С высотой четко прослеживается ухудшение состояния древостоев, выражающееся в уменьшении основных таксационных показателей и жизнеспособности деревьев *Larix sibirica*.

Всего в составе формации лиственничных редколесий зарегистрировано 38 видов сосудистых растений. Средняя величина α -разнообразия составила 18 видов, при видовой насыщенности конкретных сообществ, варьирующей в пределах от 12 до 22 видов. Наиболее ценотически значимыми видами для фитоценозов данной формации являются *Vaccinium myrtillus* (КУ 0,41), *Avenella flexuosa* (0,22) и *Empetrum hermaphroditum* (0,21).

Типологическое разнообразие березовых криволесий и редколесий на исследованной территории заметно выше, чем лиственничных. Нами выявлены сообщества из *Betula tortuosa* не только зеленомошной и долгомошной групп типов, но и лишайникового, а также травяного типов, которые мы относим к семи ассоциациям. В сухих и расположенных на максимальных для данной формации высотах (640 м) экотопах формируются сообщества, принадлежащие к ассоциации березовое редколесье луговиково-чернично-лишайниковое. Наиболее ши-

роко распространены березовые редколесья и криволесья зеленомошной группы типов, куда входят сообщества, принадлежащие к следующим ассоциациям: воронично-чернично-зеленомошной, чернично-зеленомошной и кустарничково-зеленомошной. На границе с поясом горной тундры на высоте 620—640 м зеленомошные березовые криволесья сменяются долгомошными редколесьями, которые представлены сообществами чернично-долгомошной ассоциации. При дальнейшем увеличении влажности почв в долине ручья Ичет-Парус-Ель формируются сообщества травяного типа (папоротниковые на высотах 530—540 м над ур. м. и ветвииковые на высотах 640—650 м над ур. м.).

В растительных сообществах, сложенных березой искривленной, зарегистрирован 51 вид сосудистых растений. Средняя величина α -разнообразия составила 20 видов. В конкретных сообществах число видов на площади 400 м² варьирует в пределах от 14 до 24 видов. Основу травяно-кустарничкового яруса составляют *Vaccinium myrtillus* (КУ 0,79), *Vaccinium uliginosum* (0,38), *Empetrum hermaphroditum* (0,37).

Сравнение видового состава выделенных формаций с использованием коэффициента Стуттена-Радулеску показало слабое сходство между пихтарниками и редколесьями субальпийского пояса (значения коэффициента –0,09 и –0,03 соответственно). Меняется и состав наиболее ценотически значимых видов травяно-кустарничкового яруса. Это обусловлено преобладанием в горно-лесном поясе специфичных по видовому составу папоротниковых сообществ и влиянием вида-эдификатора — *Abies sibirica*. При анализе флористических комплексов формаций березовых и лиственничных редколесий субальпийского пояса между ними выявлено заметное сходство (значение коэффициента –0,433), обусловленное снижением эдификаторной роли древесных пород с увеличением высоты над ур. м. Одновременно, в березовых редколесьях отмечено заметно большее число видов сосудистых растений, чем в лиственничных (51 вид против 38), что связано с большим ценотическим разнообразием сообществ из *Betula tortuosa*.

Анализ высотного распределения лесных сообществ по исследованному профилю позволил выстроить последовательность смены формаций от пихтарников (460 м над ур. м.) через лиственничные редколесья (580 м) к березовым криволесьям и редколесьям (600 м). Наибольшим ценотическим разнообразием среди рассмотренных формаций горных лесов и редколесий характеризуются криволесья и редколесья, сложенные *Betula tortuosa*.

Граница леса, на которой пояс лиственничных и березовых редколесий сменяется поясом горных тундр, в пределах исследованного хребта проходит на высоте 630—640 м над ур. м. При классификации тундровых сообществ нами были выделены лишайниковая, долгомошная, зеленомошная и сфагновая

Таблица 2. Эвритопные и характерные виды сосудистых растений для формаций, выделенных в пределах исследованного профиля

Вид	Горно-лесной пояс			Подгольцовый и гольцовый пояса		
	Ельники	Пихтарники	Березняки из <i>Betula pubescens</i>	Лиственничные леса и редколесья	Редколесья и криволесья из <i>Betula tortuosa</i>	Горные тундры
1	2	3	4	5	6	7
Эвритопные виды						
<i>Abies sibirica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Avenella flexuosa</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Luzula pilosa</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Maianthemum bifolium</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Melampyrum pratense</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Picea obovata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pinus sibirica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Sorbus sibirica</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	+	+	+	+	+
Характерные виды						
<i>Linnaea borealis</i>	+	+	+	-	-	-
<i>Salix caprea</i>	+		+	-	-	-
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Lycopodium annotinum</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Melampyrum sylvaticum</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Milium effusum</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Orthilia secunda</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Oxalis acetosella</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Pyrola minor</i>	-	+	+	-	-	-
<i>Carduus crispus</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Chamaepericlymenum suecicum</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Listera cordata</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Lycopodium dubium</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i>	-	+	-	-	-	-
<i>Rumex thyrsoiflorus</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Salix phyllifolia</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Stellaria bungeana</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Hieracium alpinum</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Juniperus sibirica</i>	-	-	-	+	+	+
<i>Baeothryon alpinum</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Baeothryon caespitosum</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Deschampsia glauca</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Huperzia selago</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Loiseleuria procumbens</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Salix lapponum</i>	-	-	-	-	+	+
<i>Luzula frigida</i>	-	-	-	-	+	-
<i>Andromeda polyfolia</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Betula nana</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Calamagrostis lapponica</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Carex arctisibirica</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Carex paupercula</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Eriophorum polystachion</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Eriophorum vaginatum</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Lagotis uralensis</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Luzula multiflora</i>	-	-	-	-	-	+

1	2	3	4	5	6	7
<i>Omalotheca norvegica</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Pachypleurum alpinum</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Papaver lapponicum</i> ssp. <i>jugoricum</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Salix nummularia</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Sanguisorba officinalis</i>	-	-	-	-	-	+

группы типов ассоциаций, среди которых наиболее распространены первые две; общее число выявленных ассоциаций горных тундр составило 25. Столь высокое ценотическое разнообразие (мозаичность) горных тундр объясняется отсутствием эдификаторного влияния деревьев на безлесных пространствах и, как следствие, высокой экзогенной динамикой, результатом которой является формирование контрастных микроклиматических условий на поверхности почвы.

Фитоценозы лишайникового типа распространены в пределах всего пояса горных тундр (высота расположения сообщества над ур. м. варьирует в пределах 600—1020 м) и занимают сухие экотопы с хорошо дренированными почвами. В нижней части пояса преобладают тундровые сообщества, принадлежащие к воронично-лишайниковой и чернично-лишайниковой ассоциациям, на высотах свыше 800 м над ур. м. формируются злаковые и осоково-злаковые лишайниковые фитоценозы.

На высотах от 615 до 900 м над ур. м. в более увлажненных экотопах, располагающихся под тающими снежниками создаются оптимальные условия для формирования сплошного покрова из мхов рода *Polytrichum*, являющихся маркером долгомошной группы типов ассоциаций, в составе которой наиболее широко распространены сообщества, принадлежащие к луговиково-долгомошной и голубично-долгомошной ассоциациям.

Зеленомошные тундры, для которых нами выделены две ассоциации (воронично-зеленомошная и чернично-зеленомошная), на исследованном участке хребта располагаются в нижней части пояса горных тундр (600—700 м над ур. м.) на границе с подгольцовым поясом. Сообщества данного типа характеризуются наличием одиночно стоящих стволов лиственницы и березы извилистой и развитым кустарниковым ярусом из *Juniperus sibirica* и *Betula nana*. Крайнюю позицию в ряду увлажнения занимает группа сфагновых горных тундр, представленная фитоценозами, принадлежащими к чернично-сфагновой и голубично-сфагновой ассоциациям, которые формируются в ложбинах по берегам горных ручьев в условиях застойного увлажнения.

Всего в растительных сообществах горно-тундрового пояса зарегистрировано 64 вида сосудистых растений. Средняя величина α -разнообразия составляет 14 видов на 100 м². Видовая насыщенность конкретных сообществ варьирует в преде-

лах от 4 видов в составе воронично-лишайниковых сообществ до 23 видов в сфагновых ерниках. Наибольшие значения коэффициента ценотической значимости зафиксированы для таких видов, как *Empetrum hermaphroditum* (КУ 0,42), *Vaccinium myrtillus* (0,36), *Avenella flexuosa* (0,31). 15 видов сосудистых отмечены только в поясе горных тундр (табл. 2): *Calamagrostis lapponica*, *Carex arctisibirica*, *C. paupercula*, *Lagotis uralensis*, *Pachypleurum alpinum*, *Papaver lapponum* и т. д. Эти виды являются характерными для горных и высокогорных экосистем Урала.

При сравнении списков видового состава горных тундр с остальными выделенными в пределах профилей формациями нами было обнаружено заметное сходство между флористическими комплексами тундр и березовых редколесий (значение коэффициента Стюгрена-Радулеску -0,206) и незначительное сходство тундр с лиственничными редколесьями (-0,08). Сравнение тундровых сообществ и пихтарников показало заметное различие видового состава данных формаций (0,275).

Выводы

В результате анализа данных, полученных при описании растительного покрова долины ручья Ичет-Парус-ель, показано, что в пределах западного макросклона Урала центральную часть горно-лесного пояса занимают пихтовые сообщества травяной группы типов леса, нижнюю и верхнюю его части занимают пихтарники зеленомошные. В пределах подгольцового пояса не наблюдается четких закономерностей изменения травяно-кустарничкового покрова по абсолютным высотам расположения сообществ. Данный показатель определяет в основном таксационные характеристики древостоя, а на состав доминантов напочвенного покрова влияет главным образом фактор увлажнения почвенного слоя. Растительность горно-тундрового пояса характеризуется наибольшим ценотическим разнообразием.

Библиографический список

- Варсановьева В. А. Геологическое строение территории Печоро-Ильчского государственного заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 5—214.
- Ипатов В. С. Описание фитоценоза. Методические рекомендации. СПб., 1998. 93 с.

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 10—20.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Ильчского заповедника // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. М., 1940. Вып. 2. 415 с.

Почвы Печоро-Ильчского государственного заповедника (объяснительная записка к почвенной карте масштаба 1 : 200000). Сыктывкар, 1972.

Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ханина Л. Г. Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М., 2000. 196 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб, 1995. 992 с.

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

Summary

The work presents data on species and coenotic diversity of vegetation cover upstream the Ychet-Parus-Yol River within the Western Ural macroslope. Main types of forests, light forests and mountain tundra communities are characterized and their sequence in the high-altitude gradient is revealed.

УДК 581.526.53(571.513)

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

статья поступила 15.08.2007

Дриадовые тундры хребта Сайлыг-Хем-Тайга (Западный Саян)

Dryad tundra of Saylig-Hem-Taiga ridge (Western Sayan)

Аннотация. В статье приведена краткая физико-географическая характеристика хребта Сайлыг-Хем-Тайга. Выявлены основные закономерности формирования и распространения тундровых сообществ с доминированием криофита–гемиксерофита, эндемика Алтае-Саянской горной области *Dryas oxyodonta*. Проведен ареалогический, поясно-зональный и экологический анализ выделенной ценофлоры дриадовых тундр, а также приведена их эколого-историческая классификация, с учетом содоминирующих видов выделено 6 ассоциаций.

Ключевые слова: Западный Саян, высокогорная растительность, дриадовые тундры, классификация, эколого-исторический ряд, флороценотип, формация, ассоциация.

Key words: Western Sayan, high-mountainous vegetation, dryad tundra, classification, ecologo-historical range, florocoenotype, formation, association.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Западный Саян — горная страна, протянувшаяся более чем на 600 км с запада юго-запада на восток северо-восток от истоков р. Абакан до верховьев р. Казыра Восточного Саяна. Образована системой горных хребтов, простирающиеся большей частью, совпадает с общим простираем горной страны: Куртушибинского, Джебашского, Джойский, Сайлыг-Хем-Тайга, Саянский и др. В ширину Западный Саян достигает 240 км (Воскресенский, 1962; Зятыкова, 1969). В геологическом отношении представляет собой древнепалеозойское складчатое сооружение, сложенное мощным комплексом палеозойских и докембрийских отложений. По своей структуре является сводово-блоковым поднятием, испытывающим дифференцированное движение в различных блоках (Зятыкова, 1969).

Район исследования — хребет Сайлыг-Хем-Тайга расположен на юге горной страны, и как большинство хребтов, слагающих Западный Саян, имеет субмеридиональное направление. По его вершине проходит граница между Тывой, Хакасией и Красноярским краем. Максимальная высота 2858 м над ур. м. (г. Мунгаш-Куль), в районе исследования она достигает 2574 м (рис. 1). С южного макросклона хребта берут начало реки Кара-Суг, Ак-Суг, Устю-Ишкин, являющиеся притоками Хемчика, с северного макросклона — реки Она и Большой Он.

Согласно схеме геоботанического районирования Тувы (Растительный покров..., 1985) хребет Сайлыг-Хем-Тайга относится к Западно-Саянской горно-таежной провинции куртушибинскому кедрово-лиственничному округу. Для рассматриваемых высокогорий характерен семиаридный горнотундрово-светлохвойный тип поясности (Седельников, 1988).

Климат района исследования резко континентальный, сумма температур выше 10°C составляет менее 1400°C, количество осадков 600—800 мм. Средняя температура января –17°C, июля +17—18°C (Растительный покров..., 1985). Верхняя граница леса на северных склонах проходит на высоте 1700—1800 м над ур. м., на южных поднимается до 2000 м над ур. м. Из-за незначительного количества влаги и отсутствия зоны активного снегонакопления из структуры растительного покрова выпадает пояс субальпийской растительности. Элементы субальпийских лугов встречаются по берегам рек и озер, небольшим депрессиям, в местообитаниях, где в зимнее время аккумулируется достаточное количество снега, препятствующее глубокому промерзанию почвы, а также сохраняется достаточное количество влаги для формирования травянистого мезофитного комплекса.

Нижняя часть высокогорного пояса образована полосой мохово-лишайниково-ерниковых редколесий с доминированием в древесном ярусе *Pinus*



Рис. 1. Район исследования хр. Сайлыг-Хем-Тайга (фото автора)

sibirica и *Larix sibirica*, высотный диапазон распространения 1700—1900 м над ур. м. Все редколесья имеют ярко выраженную четырехъярусную структуру. Кустарниковый ярус занимает от 30 до 65% от общего проективного покрытия, на 90% образован *Betula rotundifolia* с незначительной примесью *Salix glauca*, *Lonicera altaica* и *Rhododendron aureum*. Основу кустарничкового яруса составляют *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Травы не образуют сомкнутого подъяруса, среди видов травянистых растений единично встречаются *Luzula parviflora*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Festuca altaica*, *Poa sibirica*, *Bistorta major*, *Cerastium pauciflorum*, *Solidago dahurica*, *Vupleurum multinerve*, *Carex aterrima*, *Aquilegia glandulosa*, *Pedicularis compacta*. В формировании мохово-лишайникового покрова основную роль выполняют *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. deformis*, *C. macroceras*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, а также *Cetraria islandica*, *Flavocetraria cucullata*. На их долю приходится 30—45% от общего проективного покрытия ценоза. Мхи играют меньшую роль, их проективное покрытие варьирует от 1 до 5, реже 15%. Из представителей бриофлоры обычны: *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum juniperinum*, *P. commune*, *Hylocomium splendens* и др.

Редколесья постепенно сменяются мохово-лишайниково-ерниковыми и лишайниково-ерниковыми тундрами. Данные сообщества образуют небольшую полосу растительности в высотном диапазоне 1900—2100(2200) м над ур. м. В ерниковых тундрах сохраняется практически весь комплекс видов, характерных для редколесий. Кроме этого, с увеличением высоты и каменистости в кустарниковом ярусе появляется *Juniperus sibirica* и *Rhododendron adamsii*. Травяно-кустарничковый ярус представлен в основном *Vaccinium vitis-idaea*, в наиболее сухих вариантах доминирующая роль переходит к *Empetrum nigrum*.

Ерниковые ценозы в условиях недостатка влаги и минимального снегового покрова сдают свои позиции. Таким образом, начиная с отметки 2100—2200 м над ур. м., формируются дриадовые, лишайниково-овсяницево-ерниковые тундры.

Задачей наших исследований являлось выявление эколого-ценотического разнообразия шпалерно-кустарничковых тундр с доминированием *Dryas oxodonta*, а также проведение ареалогического, поясного-зонального и экологического анализа выделенной ценофлоры.

Сообщества с доминированием криофита гемиксерофита эндемика Алтае-Саянской горной области *Dryas oxyodonta* встречаются на протяжении всего высокогорного пояса Алтае-Саянской горной области (Крылов, 1931; Куминова, 1960; Малышев, 1965; Красноборов, 1976; Седельников, 1979, 1988; Житлухина, 1988; Королук, 2000; Зибзеев, 2004; Зибзеев, Черникова, 2006 и др.). Они приурочены к склонам различной крутизны и экспозиции, также встречаются по выровненным водоразделам и старым гольцовым террасам. Данные экотопы характеризуются легким механическим составом почвы и сильной ее щебнистостью, что обеспечивает хорошую пропускную способность, в результате чего сообщества периодически испытывают недостаток влаги.

В зимнее время для местообитаний *Dryas oxyodonta* характерен маломощный снеговой покров или же полное его отсутствие. Благодаря этому на почве часто можно видеть мерзлотные трещины, глубокого же промерзания почвы не происходит, что связано с дефицитом почвенной влаги, и формированием сухой мерзлоты (Почвы..., 1973). В летний период часто выпадают осадки в виде снега или града. Днем в ясную погоду поверхностный слой почвы прогревается до +30—40 °С, ночью температура часто опускается ниже 0 °С, таким образом суточные колебания могут достигать 41 °С (Седельников, 1988). Низкие температуры и недостаток влаги приводят к замедлению работы почвообразующих организмов, в результате в верхнем слое почвы накапливается большое количество полуразложившихся растительных остатков, таким образом, в ряде сообществ гумусовый горизонт несет элементы оторфованности.

Шпалерность, а также высокая вегетативная подвижность позволили *Dryas oxyodonta* образовывать сообщества в крайне экстремальных для высших растений условиях. Появление шпалерных кустарничков, является морфологической адаптацией растений к криоксерофильным условиям среды, а именно реакцией на сильное прогревание почвы и воздействие постоянных ветров (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984).

Материал и методы

Исследования высокогорной растительности западной части хребта Сайлыг-Хем-Тайга проводилось в 2004, 2006 гг. Описание сообществ делали на пробных площадках стандартного размера — 100 м². Всего было выполнено 60 описаний конкретных фитоценозов с доминированием *Dryas oxyodonta*, кроме этого, для анализа видового состава ценофлоры использованы описания из фитоценотеки лаборатории экологии и геоботаники Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Флороценотический анализ проводился исходя из ареалогических и поясно-зональных групп ви-

дов. Под ценофлорой мы понимаем комплекс видов, длительное время развивающихся в определенных эколого-ценологических условиях, имеющий определенную экологическую, ценологическую, географическую и экобиоморфическую структуру, отличную от других комплексов. Ареалогические группы видов выделялись согласно принципам, изложенным в работах А. В. Куминовой (1960), А. И. Толмачева (1962), Л. И. Малышева (1965), Р. В. Камелина (1973). В зависимости от современного географического распространения все виды ценофлоры разбиты на шесть групп: голарктическая (Го), евразийская (Евр), Азиатско-Американская (Аз-Ам), североазиатская (САз), центральноазиатская (ЦАз), группа видов гор юга Сибири, Северной Монголии, востока Казахстана, иногда проникающие в горы Средней Азии (ГЮС), эндемики Алтае-Саянской горной области (Э). Поясно-зональные группы выделены по преимуществу произрастания видов в определенной зоне или высотном поясе, с учетом их фитоценологической значимости. Всего было выделено шесть поясно-зональных групп: высокогорная (В), гипоаркто-альпийская (ГАА), бореально-монтанная (БМ), монтанная (М), монтанно-высокогорная (МВ), гипоаркто-монтанная (ГМ). Выделение экологических групп, производили с учетом наибольшей встречаемости видов в определенных гидрологических и термических условиях (Седельников, 1998). По отношению к увлажнению выделены следующие экологические группы: гемиксерофиты, мезофиты и гемигигрофиты; к термическому режиму — микротермы, гемикриофиты, криофиты.

В статье представлен эколого-исторический подход классификации, разработанный В. П. Седельниковым (1988). В качестве основных единиц растительности приняты: эколого-исторический ряд, флороценотип, формация и ассоциация. Эколого-исторический ряд отражает единый процесс формирования флоры и растительности в определенных условиях среды, при этом процессы флоро- и ценогенеза идут под воздействием одних и тех же экологических факторов. Тип растительности принят в трактовке П. Н. Овчинникова (1947) и Р. В. Камелина (1973, 1979) как «флороценотип». Под флороценотипом понимается совокупность растительных формаций, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий. Формация рассматривается как классификационная единица растительности, объединяющая ассоциации с общим видом — эдификатором. В ассоциации объединены фитоценозы занимающие однотипные местообитания, а также максимально близкие по видовому составу, обилию и активности видов.

Выделение и анализ основных синтаксонов проведены с помощью пакета программ TURBOVEG (Hennekens, 1996) и TWINSpan (Hill, 1979). Список

флоры сосудистых растений приведен по С. К. Черепанову (1995), лишайников по Н. В. Седельниковой (2001). Данные по проективному покрытию видов представлены 6-бальной шкалой: + — до 1%, 1 — 1—5%, 2 — 6—10%, 3 — 11—25%, 4 — 26—50%, 5 — 51—75%, 6 — 76—100%. Флористическая целостность и однородность выделенных единиц растительности проанализирована методом кластерного анализа с использованием программного пакета *Statistica 6.0*.

Результаты и обсуждение

Совокупная ценофлора дриадовых тундр Саянского хребта насчитывает 100 видов цветковых растений, принадлежащих к 72 родам из 35 семейств. Из лишайников наиболее широко представлены виды рода *Cladonia*, это: *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. deformis*, *C. macilenta*, *C. macroceras*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. uncialis* и др., в некоторых сообществах высока ценотическая роль *Cetraria islandica* и *Flavocetraria cucullata*.

Исходя из результатов ареалогического анализа большинство видов, участвующих в формировании дриадовых сообществ Саянского хребта относятся к голарктической (31%) и североазиатской (27%) группам (табл. 1), что свидетельствует о тесных исторических связях с северными флористическими областями. Это также подтверждает наличие видов азиатско-американской группы (6%): *Vupleurum triradiatum*, *Campanula dasyantha*, *Corydalis pauciflora*, *Potentilla biflora*, *Saxifraga flagellaris*, *Tephroses heterophylla*. Видов, чье распространение связано с горными системами юга Сибири, севера Монголии, востока Казахстана — 16%, с учетом эндемиков Алтае-Саянской горной области данный показатель возрастает до 23%. Такое соотношение свидетельствует о сильном влиянии плейстоценовых миграционных потоков на формирование видового спектра высокогорных сообществ (Седельников, 1988). Представленные в ценофлоре эндемики можно разделить на две группы, это алтае-саянско-монгольские (*Betula rotundifolia*, *Tephroses pricei*) и алтае-саянские, из которых *Koeleria asiatica* и *Oxytropis alpina* относятся к неоэндемикам, а *Sajanella monstrosa*, *Saussurea foliosa* и *Saxifraga melaleuca* — к палеоэндемикам (Крас-

ноборов, 1976). Центральноазиатских видов два, это *Aquilegia glandulosa* и *Allium monodelphium*.

По приуроченности видов к определенной зоне или высотному поясу основное ядро ценофлоры составляют высокогорные (43%) и гипоарктоальпийские (37%) виды. Большинство высокогорных видов имеют североазиатское распространение (*Braya rosea*, *Carex ledebouriana*, *C. stenocarpa*, *Dracopcephalum grandiflorum*, *Gentiana uniflora*, *Hedysarum austrosibiricum*, *Luzula sibirica*, *Paraquilegia microphylla*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis compacta*, *Rhododendron adamsii*, *Salix rectijulis*, *S. turczaninowii*, *Saussurea schanginiana*, *Scorzonera radiata*, *Spiraea alpine*, *Swertia obtuse*), а также широко представлена группа видов, чей ареал приурочен к Алтае-Саянской горной области и прилегающим горным системам Центральной Азии (*Callianthemum sajanense*, *Carex ensifolia*, *Claytonia joanneana*, *Dryas oxyodontata*, *Gentiana grandiflora*, *Helictotrichon hookeri*, *H. pubescens*, *Juniperus pseudosabina*, *Lagotis integrifolia*, *Papaver canescens*, *Schulzia crinita*, *Smelowskia bifurcata*, *Tephroses turczaninowii*). Гипоарктоальпийская поясно-зональная группа на 59% представлена видами с голарктическим распространением: *Androsace lehmanniana*, *Cardamine bellidifolia*, *Carex rupestris*, *Draba fladnizensis*, *Empetrum nigrum*, *Hierochloa alpine*, *Juniperus sibirica*, *Kobresia myoseroides*, *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Minuartia arctica*, *M. verna*, *Pedicularis oederi*, *Potentilla nivea*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Sibbaldia procumbens*, *Stellaria peduncularis*, *Thalictrum alpinum*, *Trisetum spicatum*, *Valeriana capitata*.

Из экологических групп по отношению к увлажнению лидирующее положение, занимают гемиксерофиты (53%) и мезофиты (44%); по отношению к определенному термическому режиму все виды ценофлоры, относительно равномерно, объединились в три группы: гемикриофиты (40%), криофиты (32%) и микротермы (28%). При совместном рассмотрении факторов среды явно преобладают криофиты-гемиксерофиты (32%) и микротермные мезофиты (25%). Это подтверждает мнение, что формирование дриадовых тундр происходило в два этапа: в условиях холодного сухого и умеренно-теплого и влажного климатов (Седельников, 1988).

В результате классификации дриадовых тундр хр. Сайлыг-Хем-Тайга выявлено, что на территории

Классификационная схема

Эколого-исторический ряд: **Криогемиксерофильный**

Флороценотип: **Высокогорные зимне-зеленые шпалернокустарничковые тундры**

Формация: **Дриады острозубчатой** (*Dryas oxyodontata*)

Асс.: **Осоково-дриадовая** (*Carex ledebouriana*)

Асс.: **Овсяницево-дриадовая** (*Festuca sphagnicola*)

Асс.: **Остролодочничково-дриадовая** (*Oxytropis alpina*)

Асс.: **Дриадовая** (*Dryas oxyodontata*)

Асс.: **Кладониево-дриадовая** (*Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*)

Асс.: **Флавоцетрариево-дриадовая** (*Flavocetraria cucullata*—*F. ericetorum*)

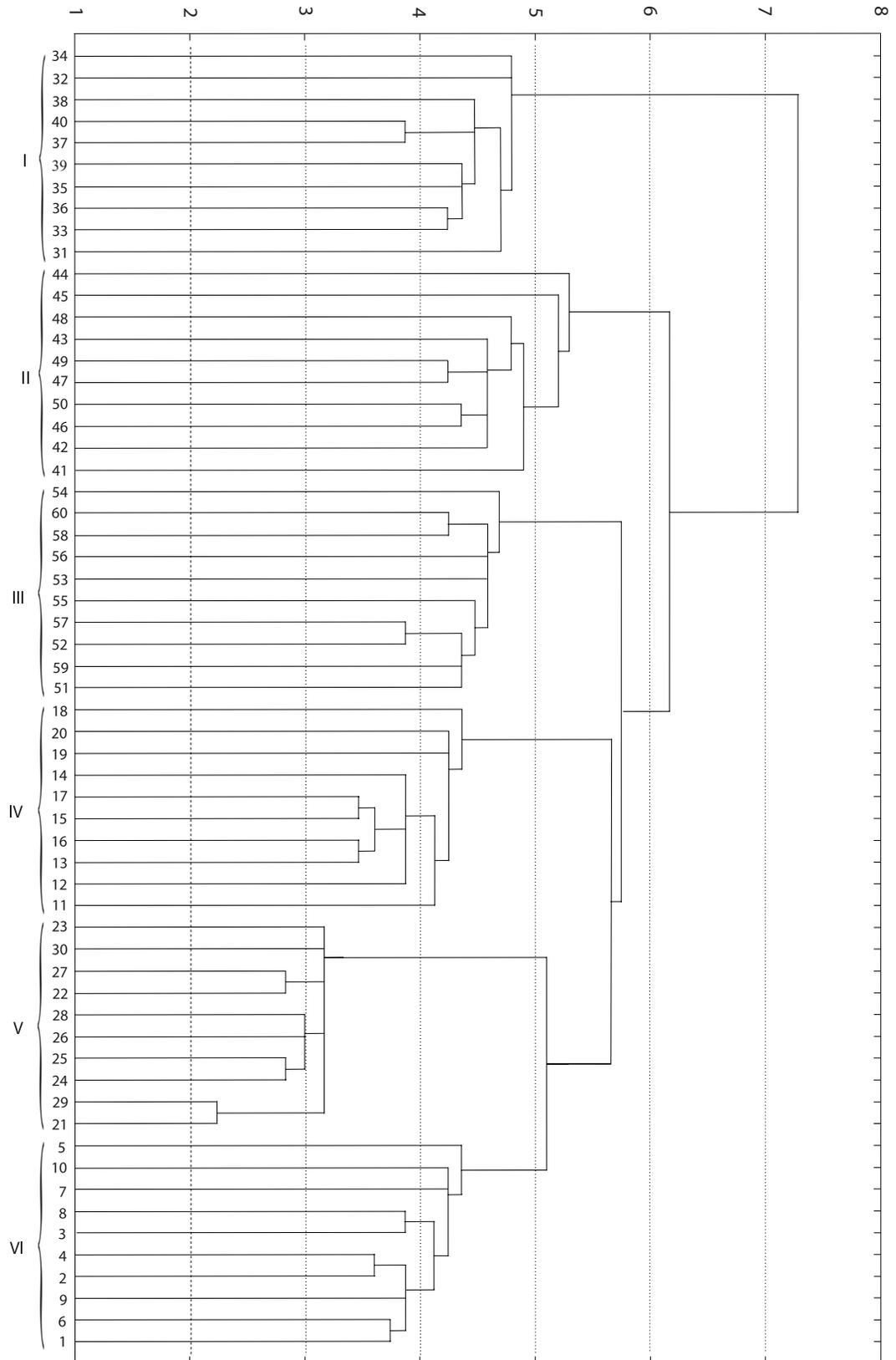


Рис. 2. Дендрограмма 6 ассоциаций дриадовых тундр хр. Сайлыг-Хем-Тайга (Word's method, Euclidean distance).
 Условные обозначения: I — дриадовая, II — кладониево-дриадовая, III — фляоцетрариево-дриадовая,
 IV — овсяницево-дриадовая, V — остролодочниково-дриадовая, VI — осоково-дриадовая.

Таблица 1. Дриадовые тундры хребта Сайлыг-Хем-Тайга, ассоциации: осоково-дриадовая, овсяницево-дриадовая и остролодочниково-дриадовая

Ассоциация	Осоково-дриадовая					Овсяницево-дриадовая					Остролодочниково-дриадовая				
	ЮЗ	ЮЗ	Ю	Ю	ЮЗ	З	З	З	З	ЮЗ	ЮЗ	ЮЗ	З	З	Ю
Экспозиция	5	5	3	5	5	5	5	5	3	5	3	2	0	2	3
Угол наклона	5	10	10	10	10	15	15	15	15	20	5	10	10	15	5
Каменистость, %	24	21	23	23	21	19	20	23	21	23	23	25	19	24	24
Число видов															
Проективное покрытие:															
общее, %	95	90	75	90	95	85	80	70	50	60	95	90	90	85	95
кустарнички, %	55	40	40	45	50	50	55	55	45	50	60	50	45	50	45
травы, %	35	45	30	40	40	30	15	10	10	10	30	35	40	34	40
лишайники, %	3	2	3	1	3	4	8	4	7	3	>1	>1	>1	>1	>1
Номер описания в базе	64	66	67	69	70	13	14	16	17	18	87	88	89	90	91
Номер описания в таблице	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Dryas oxyodonta</i>	5	4	4	4	4	5	5	5	4	4	5	4	4	4	4
<i>Carex ledebouriana</i>	3	3	4	3	3	+	.	2	+	2	+	+	+	+	+
<i>Festuca sphagnicola</i>	1	+	+	1	+	3	4	4	4	4	2	2	1	1	2
<i>Oxytropis alpina</i>	1	.	.	.	3	3	3	3	3
<i>Hierochloe alpina</i>	+	+	+	.	+	+	.	2	2	2	+	+	.	+	+
<i>Bistorta major</i>	.	1	.	.	1	.	+	+	1	+	+	+	+	+	.
<i>Carex stenocarpa</i>	1	1	1	1	.	+	+	1	1	1	.	1	1	.	.
<i>Bistorta vivipara</i>	1	+	+	+	.	1	.	+	2	1	1	1	.	+	.
<i>Draba fladnizensis</i>	+	.	+	.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
<i>Dracocephalu grandiflorum</i>	+	.	+	+	+
<i>Gentiana algida</i>	.	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	.
<i>Lloydia serotina</i>	+	.	+	.	.	+	.	.
<i>Luzula sibirica</i>	+	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	+	.	.	+
<i>Minuartia arctica</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	.	+	+	+
<i>Patrinia sibirica</i>	1	1	.	1	1	1	.	+	.	1	+
<i>Pedicularis amoena</i>	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	.
<i>Pedicularis oederi</i>	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	+
<i>Schulzia crinita</i>	+	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	+	+	+	+
<i>Crepis chrysantha</i>	+	+	+	.	+	+	.	.	+	+	+	.	+	.	.
<i>Anemonastrum narcissiflorum</i>	+	.	+	+	+	.	+	+	.
<i>Campanula dasyantha</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+
<i>Androsace lehmanniana</i>	+	+	+	+	+
<i>Claytonia joanneana</i>	.	.	+	.	+	+	+	+
<i>Eritrichium villosum</i>	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	.
<i>Potentilla gelida</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	2
<i>Empetrum nigrum</i>	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+
<i>Pachypleurum alpinum</i>	.	+	.	.	.	+	.	+	+	+
<i>Sajanelia monstrosa</i>	+	+	+	+	.	+	.	+	.
<i>Salix turczaninowii</i>	+	+	2	2	.	.	.	1	1
<i>Potentilla nivea</i>	.	.	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.
<i>Swertia obtusa</i>	+	.	+	+	+
<i>Tephroseris heterophylla</i>	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
<i>Thalictrum alpinum</i>	+	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	1	1	1
<i>Valeriana capitata</i>	+	.	+	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.
<i>Callianthemum sajanense</i>	+	+	.	+	+
<i>Lagotis integrifolia</i>	+	+	+	.
<i>Gentiana grandiflora</i>	+	+	.	+	.
<i>Tephroseris turczanino</i>	+	+	+	.	+	.
<i>Kobresia myoseroides</i>	+	+	.	+	.	+	+
<i>Minuartia verna</i>	+	.	.	+	.	.	+	+
<i>Saussurea schanginiana</i>	+	+	+	.	+
Лишайники:															
<i>Alectoria ochroleuca</i>	+	.	+	.	+	+	2	2	2	.	+	+	.	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Cetraria ericetorum</i>	1	.	1	1	1	1	.	.	2	.	+	.	+	+	.
<i>Cetraria islandica</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+
<i>Cladonia amaurocraea</i>	1	1	1	1	1
<i>Cladonia arbuscula</i>	1	1	.	.	.	1	1	+	1	1	.	+	+	.	+
<i>Cladonia macroceras</i>	+	1	+	.	+
<i>Cladonia rangiferina</i>	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+
<i>Cladonia stellaris</i>	+	.	.	+	+	.	2	.	.	.	+	+	+	+	.
<i>Flavocetraria cucullata</i>	.	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.
<i>Thamnolia vermicularis</i>	.	.	1	.	1	+	.	+	+	+

Примечание. Единично отмечены: *Stellaria peduncularis* 4, 8, 15; *Allium schoenoprasum* 11; *Bergenia crassifolia* 13; *Hedysarum austrosibiricum* 15; *Helictotrichon altaicum* 14; *Koeleria asiatica* 15; *Luzula confusa* 14; *Oxygraphis glacialis* 13; *Pinus sibirica* 15; *Potentilla biflora* 12, 14; *Sphaerophorus globosus* 8; *Trisetum spicatum* 1, 7, 9; *Aster alpinus* 9; *Bupleurum triradiatum* 13; *Viola altaica* 13; *Flavocetraria nivalis* 5; *Sibbaldia procumbens* 10; *Silene chamarensis* 3, 6; *Cladonia deformis* 7, 8; *Cladonia uncialis* 6, 9; *Alectoria nigricans* 5; *Helictotrichon hookeri* 3, 10.

исследования флороценотип высокогорных зимне-зеленых шпалерно-кустарничковых тундр с доминированием *Dryas oxyodonta* представлен одной формацией и 6 ассоциациями.

Достоверность выделенных единиц растительности подчеркивается результатами проведенного нами кластерного анализа. Дендрограмма 6 ассоциаций дриадовых тундр (рис. 2) показывает имеющиеся флористические и экологические связи между выделенными единицами. Из рисунка 1 видно, что представленные тундры распались на три блока, или группы ассоциаций. Самый крупный блок (объединившийся на уровне 5,8) представлен травянисто-дриадовыми сообществами, в которых содоминируют *Carex ledobouriana*, *Festuca sphagnicola* и *Oxytropis altaica*. Из них наиболее близкими по флористическому составу и активности видов являются остролодочничково-дриадовые и осово-дриадовые (уровень объединения 5,2). Во вторую группу ассоциаций на уровне 6,3 объединились сообщества с ярко выраженным лишайниковым ярусом — кладониево- и флявоцетрариево дриадовые тундры. Отдельно сгруппировались описания монодоминантных дриадовых сообществ, развивающихся на каменистом субстрате. Низкий показатель сходства (7,4) обусловлен, главным образом флористической бедностью данных сообществ. Монодоминантные дриадовые тундры представляют собой начальный этап развития данных сообществ.

Далее дадим эколого-ценотическую характеристику каждой ассоциации.

Асс. **осоково-дриадовая** (*Carex ledobouriana*) (табл. 2, оп. 1—5). Фитоценозы осоково-дриадовой ассоциации встречаются на всем протяжении горно-тундрового пояса исследуемого хребта, но больших площадей не занимают. Формируются по южным и юго-западным склонам крутизной от 2 до 5°, щебнистость почвы 5—15%.

Средняя видовая насыщенность — 22 вида на 100 м². Сообщества осоково-дриадовой ассоциации имеют хорошо выраженную двухъярусную струк-

туру и высокое проективное покрытие (от 70 до 95%). В травяно-кустарничковом ярусе можно выделить два подъяруса. Верхний высотой 20—25 см и покрытием от 10 до 25% образован содоминантом сообщества *Carex ledobouriana*, к которому в незначительном количестве примешивается *Festuca sphagnicola*. Остальные виды, даже при высоком постоянстве, имеют незначительное проективное покрытие (менее 1%, реже 5%), это: *Hierochloa alpina*, *Bistorta vivipara*, *Patrinia sibirica*, *Anemonastrum narcissiflorum*, *Androsace lehmanniana*, *Tephrosia heterophylla*, *Valeriana capitata*, *Thalictrum alpinum*, *Pedicularis amoena*. Второй подъярус — кустарничковый (5—7 см) образован доминантами сообщества *Dryas oxyodonta*, проективное покрытие дриады составляет 35—40%. Также из шпалерных кустарничков в данных сообществах встречается североазиатский высокогорный криофит-гемиксеровит *Salix turczaninowii*. Лишайниковый покров не выражен, единично зарегистрированы *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*.

Асс. **овсяницево-дриадовая** (*Festuca sphagnicola*) (табл. 2, оп. 6—10). Сообщества овсяницево-дриадовой ассоциации с содоминированием высокогорного криогемиксерофита *Festuca sphagnicola* наиболее распространенный вариант дриадовых тундр, как для хребта Сайлыг-Хем-Тайга, так и на протяжении всей Алтае-Саянской горной области. В литературе подобные сообщества описаны под названием злаково-дриадовой ассоциации (Седельников, 1988).

Высотный диапазон распространения 2100—2300 м над ур. м. Как правило, формируются на выровненных участках склонов юго-западной, отчасти южной и юго-восточной экспозиции, крутизной от 3 до 5°. Средняя видовая насыщенность 22 вида высших сосудистых растений на 100 м². Общее проективное покрытие варьирует от 60 до 90%. Каме-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Лишайники:															
<i>Alectoria ochroleuca</i>	+	+	+	+	+	2	2	3	2	3	2	2	2	2	.
<i>Cetraria ericetorum</i>	.	.	+	.	+	2	.	+	2	.	2	2	2	2	2
<i>Cetraria islandica</i>	.	.	.	+	+	+	.	+	+	.	.	+	+	+	.
<i>Cladonia amaurocraea</i>	.	+	.	.	+	2	2	3	3	3	+	+	+	+	.
<i>Cladonia arbuscula</i>	+	.	+	.	.	+	+	2	2	2	2	+	.	.	2
<i>Cladonia macroceras</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cladonia rangiferina</i>	+	+	+	+	+	3	3	3	3	3	.	2	.	.	.
<i>Cladonia stellaris</i>	+	+	+	+	+	3	3	3	3	4	2	2	2	2	2
<i>Flavocetraria cucullata</i>	+	.	.	+	.	.	+	+	.	+	4	4	4	4	4
<i>Flavocetraria nivalis</i>	2	2	3	3	3	2	2	+	2	2
<i>Thamnolia vermicularis</i>	.	+	.	.	.	2	.	.	+	+	+	+	2	+	+

Примечание. Единично отмечены: *Potentilla gelida* 9; *Aster alpinus* 8, 15; *Bergenia crassifolia* 9; *Oxytropis alpina* 8; *Anthoxanthum alpinum* 12; *Carex sabyensis* 1, 4, 5; *Paraquilegia microphylla* 14; *Parnassia palustris* 10; *Rhodiola rosea* 14; *Pachypleurum alpinum* 13, 14; *Helictotrichon hookeri* 8, 15; *Alectoria nigricans* 14; *Cladonia uncialis* 6, 9; *Stereocaulon alpinum* 7.

нисые россыпи занимают от 10 до 35% от общей площади фитоценозов.

По видовому составу и вертикальной структуре данные сообщества незначительно отличаются от осоково-дриадовых. Верхний подъярус травяно-кустарничкового яруса (20—25 см высотой) в основном представлен *Festuca sphagnicola* с незначительным участием *Hierochloa alpina*, *Carex ledobouriana* и *C. stenocarpa*. Кустарничковый — 5—7 см образован *Dryas oxyodonta*, а также единично зарегистрированы *Empetrum nigrum* и *Vaccinium vitis-idaea*. В отличие от описанных выше сообществ, до 10% увеличивается проективное покрытие напочвенных лишайников. Типичными представителями лишайниковой синузии являются *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*. Совместно с дриадой лишайники образуют единый фитослой высотой 5—7 см.

Также можно выделить группу видов, имеющих незначительное проективное покрытие (менее 1—2%), но высокую встречаемость. К ней относятся *Anemonastrum narcissiflorum*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Crepis chrysantha*, *Lloydia serotina*, *Luzula sibirica*, *Minuartia arctica*, *M. verna*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis amoena*, *P. oederi*, *Schulzia crinita*, *Kobresia myoseroides*, *Saussurea schanginiana*.

Асс. **остролодочниково-дриадовая** (*Oxytropis alpina*) (табл. 2, оп. 11—15).

Содоминантом в сообществах остролодочниково-дриадовой ассоциации является эндемик Алтае-Саянской горной области, высокогорный криофит-гемиксерофит *Oxytropis alpina*. На территории Саянского хребта подобные сообщества встречаются на подветренных склонах, по выровненным верхним террасам, а также небольшим депрессиям. Данное положение из-за меньшего влияния ветра способствует накоплению мелкозема и формиро-

ванию более мощного слоя почвы по сравнению с остальными сообществами. Каменистость почвы в среднем составляет 8%.

Таким образом, местообитания остролодочниково-дриадовых тундр, в рассматриваемом ряду растительности, характеризуются как наиболее благоприятные.

Общее проективное покрытие — 85—95%. Видовая насыщенность — 24 вида высших сосудистых растений на 100 м². Вертикальная структура одноярусная. На 80—90% от общего проективного покрытия основу яруса составляют *Dryas oxyodonta* (35—60%) и *Oxytropis alpina* (15—30%). Остальные виды при высокой встречаемости имеют незначительное покрытие. Благодаря более благоприятным условиям местообитания, в данных сообществах, возрастает встречаемость видов мезофитного ряда: *Callianthemum sajanense*, *Lagotis integrifolia*, *Gentiana grandiflora*, *Schulzia crinita*, *Swertia obtusa*. Также с высоким постоянством зарегистрированы *Carex stenocarpa*, *Bistorta vivipara*, *Draba fladnizensis*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Gentiana algida*, *Lloydia serotina*, *Luzula sibirica*, *Bistorta vivipara*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis amoena*, *Pedicularis oederi*. Лишайниковая синузия не выражена, проективное покрытие лишайников не превышает 5%. Типичными представителями являются: *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris* и *Flavocetraria cucullata*.

Асс. **дриадовая** (*Dryas oxyodonta*) (табл. 3, оп. 1—5).

В данную ассоциацию объединены фитоценозы, большинством исследователей описываемые как каменистые дриадовые тундры (Куминова, 1960; Седельников, 1979; Дылис, 1960 и др.). На территории исследования встречаются на всем протяжении горно-тундрового пояса, как правило, занимают склоны южной и юго-западной экспозиции крутизной от 10 до 45°.

Средняя видовая насыщенность сообществ дриадовой ассоциации — 17 видов высших сосудистых растений на 100 м², это самый низкий показатель из всех описанных сообществ. Общее проективное покрытие 30—60 %, из них на *Dryas oxyodonta* приходится до 95 %, на остальные виды менее 5 %. Со встречаемостью более 40 % зарегистрированы: *Potentilla nivea*, *Festuca sphagnicola*, *Bistorta vivipara*, *Campanula dasyantha*, *Hierochloa alpina*, *Lloydia serotina*, *Minuartia arctica*, *M. verna*, *Patrinia sibirica*, *Pedicularis amoena*, *Eritrichium villosum*. Для данных сообществ характерен один травяно-кустарничковый ярус высотой 5—7 см. В его формировании основная роль принадлежит *Dryas oxyodonta*, кроме дриады также в формировании яруса принимают участие *Vaccinium vitis-idaea* и *Empetrum nigrum*. Лишайниковый ярус не выражен, с проективным покрытием менее 1 % зарегистрированы *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *Thamnolia vermicularis*.

Асс. **кладониево-дриадовая** (*Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. amaurocraea*) (табл. 3, оп. 6—10). Сообщества кладониево-дриадовой ассоциации формируются в верхней части горно-тундрового пояса в высотном диапазоне 2200—2300 м над ур. м. Занимают довольно крутые наветренные склоны (от 5 до 35°), а также выпуклые водораздельные пространства. Местообитания данного варианта лишайниково-дриадовых тундр характеризуются слабой оформленностью почвенного покрова и повышенной щебнистостью (от 5 до 60 %). Это является результатом постоянного сдувания мелкозема с поверхности почвы. Наряду с щебнем большие площади занимают выходы крупного обломочного материала.

Горизонтальная структура кладониево-дриадовых тундр зависит от места их формирования. На относительно выровненных водораздельных пространствах все лишайниково-дриадовые сообщества имеют ярко выраженную пятнистую горизонтальную структуру. На крутых склонах, чаще всего направленных вдоль основного потока воздушных масс, растительный покров формируется в виде узких лент, занимающих небольшие структурные террасы. Уступ террасы представляет собой выходы крупного обломочного материала, препятствующего сдуванию мелкозема.

Видовая насыщенность описываемых сообществ — 20 видов на 100 м². Общее проективное покрытие 35—90 %. На доминирующий вид приходится от 15 до 40 %. Вертикальная структура кладониево-дриадовых ценозов одноярусная (высотой 5—7 см). Кроме дриады в формировании яруса большое значение имеют лишайники, доля лишайников изменяется от 10 до 40 %. Основу лишайниковой синузии составляют представители рода *Cladonia*: *Cladonia stellaris*, *C. amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*,

C. macroceras, а также с высоким постоянством присутствуют *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*. Из видов травянистого комплекса можно выделить группу, характерных для всех лишайниково-дриадовых тундр, это: *Vupleurum triradiatum*, *Diphasiastrum alpinum*, *Potentilla nivea*, *Saussurea foliosa*, *Saxifraga flagellaris*, *Tephroses turczanino*. А также виды, встречающиеся во всех дриадовых сообществах, но как правило имеющие незначительное проективное покрытие: *Luzula sibirica*, *Bistorta vivipara*, *Pedicularis amoena*, *Sajanella monstrosa*, *Crepis chrysantha*, *Stellaria peduncularis*, *Empetrum nigrum*.

Асс. **Флавоцетрариево-дриадовая** (*Flavocetraria cucullata*—*F. ericetorum*) (табл. 3, оп. 11—15)

Сообщества флавоцетрариевой ассоциации формируются в средней и верхней части горно-тундрового пояса, по склонам различной экспозиции и крутизны (от 0 до 20°). Каменность почвы также неоднородна и варьирует от 5 до 70 %, в среднем составляя 35 %.

Видовая насыщенность 20—28 видов высших сосудистых растений на 100 м². Как и выше описанные сообщества, флавоцетрариево-дриадовые тундры имеют одноярусную вертикальную структуру (высота 5—7 см). Горизонтальная структура пятнистая. Проективное покрытие в среднем составляет 58 %. На *Dryas oxyodonta* приходится от 15 до 35 %, примерно также изменяется и покрытие лишайников. В лишайниковой синузии доминируют *Flavocetraria cucullata* и *F. ericetorum*, а также с высоким постоянством зарегистрированы *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. islandica*, *Cladonia amaurocraea*, *C. arbuscula*, *C. macroceras*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Thamnolia vermicularis*.

Из высших сосудистых растений, характерных для лишайниково-дриадовых тундр, наибольшую ценотическую активность имеют *Vupleurum triradiatum*, *Potentilla nivea*, *Saussurea foliosa*, *Tephroses turczaninovii*. Кроме этого, хорошо выделяется группа видов, диагностирующих данную ассоциацию: *Braya rosea*, *Equisetum scirpoides*, *Lagotis integrifolia*, *Claytonia joanneana*, а также высокую встречаемость имеют *Anemonastrum narcissiflorum*, *Carex ledebouriana*, *Festuca sphagnicola*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Campanula dasyantha*, *Dracocephalu grandiflorum*, *Gentiana algida*, *G. grandiflora*.

На хребте Сайлыг-Хем-Тайга дриадовые тундры являются неотъемлемой частью горно-тундрового пояса. Формируются в высотном диапазоне от 2050 до 2300 м над ур. м. Вертикальная структура одно-, двухъярусная. Видовая насыщенность варьирует от 15 до 33 видов высших сосудистых растений на 100 м². Минимальное значение проективного покрытия (до 35 %) характерно для дриадовых тундр, развивающихся на каменистых склонах, представляющих собой крайний петрофитный вариант. С увеличением роли злаков, осок и разнотравья

проективное покрытие дриадовых тундр возрастает до 95 %.

Необходимо отметить, что горизонтальная структура шпалерно-кустарничковых тундр зависит от характера каменистости. На относительно пологих участках склонов, а также на выровненных террасах каменистые выходы, как правило, представляют собой небольшие пятна мелкообломочного материала и галечника, благодаря этому дриадовые тундры имеют равномерно-пятнистую горизонтальную структуру.

На более крутых склонах, крупно-обломочный материал формирует небольшие террасы, простирающиеся вдоль всего склона. Сами ступени заняты галечником и мелкоземом, что способствует разрастанию *Dryas oxyodonta* вдоль склона и формированию ленточной горизонтальной структуры. Таким образом, основными факторами, влияющими на формирование дриадовых сообществ, являются характер увлажнения, мощность снегового покрова, щебнистость почвы, и крутизна склона.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48357 и 07-04-00364). Автор выражает благодарность доктору биологических наук, профессору Седельниковой Н. В. за определение лишайников.

Библиографический список

Андреев В. Н. Опыт многолетних культур растений тундры в Москве // Бот. журн. 1951. Т. 36, № 6. С. 651—655.

Воскресенский С. С. Геоморфология Сибири. М.: Изд-во Московского у-та, 1962. 352 с.

Говорухин В. С. Динамика и климатические колебания на Крайнем Севере // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. М., 1947. № 3. С. 25—34.

Житлухина Т. И., Онищенко Л. И. Синтаксономия растительности Саяно-Шушенского заповедника. III классы *Betuletea rotundifoliae* Mirkin et al. 1983 и *Aconito-Geranietea* cl. nova. ВИНТИ. Москва, 1987. 41 с. № 3359-B87.

Зибзеев Е. Г. Высокогорная растительность юговосочной части Тигирецкого хребта (Западный Алтай) // Раст. России. 2004. № 6. С. 15—26.

Зибзеев Е. Г., Черникова Т. С. Эколого-фитоценологическая характеристика высокогорных сообществ восточной части Ойского хребта (Западный Саян) // Раст. России. 2006. № 9. С. 3—19.

Зятыкова Л. К. Западный Саян // Алтай-Саянская горная область. М.: Наука, 1969. С. 308—332.

Камелин Р. В. Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии // Комаровские чтения. Л., 1979. Т. 31. 117 с.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1998. 240 с.

Клеопов Ю. Д. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Л., 1941. Т. 1. С. 183—256.

Королюк А. Ю. Растительность // Флора и растительность Катунского заповедника. Новосибирск, 2001. С. 12—142.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, 1976. 380 с.

Крашенинников И. М. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Географические работы. М., 1954. С. 214—263.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., 1961. 236 с.

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

Куминова А. В. Некоторые вопросы формирования современного растительного покрова Алтая // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М., Л., 1963, Вып. 4. С. 438—464.

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

Малышев Л. И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л., 1965. 367 с.

Маскаев Ю. М. Леса // Растительный покров Хакасии. Новосибирск, 1976. С. 153—216.

Нахуцришвили Г. Ц., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 124 с.

Овчинников П. Н. О принципах классификации растительности // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1947. Вып. 2. С. 18—23.

Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск: Изд-во «Наука», 1973. 351 с.

Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск: Изд-во «Наука», 1985. 256 с.

Седельников В. П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 168 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 223 с.

Седельникова Н. В. Лишайники Западного и Восточного Саяна. Новосибирск, 2001. 190 с.

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

Толмачев А. И. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., 1954. 155 с.

Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники М., Л., 1962. Т. 6. С. 55—65.

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

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

Hill M. O. DECORANA and TWINSpan for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology. 1979. 58 p.

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

Summary

Original trailing dwarf shrub plant communities dominated by *Dryas oxiodonta* were described in Sajlyg-Hem-Taiga (Western Sayan) high mountains. Arealogichesky, clear-zonalnyj and ecological analysis coenoflora dryad tundra are resulted in article. Ekologo-historical classification is developed by the author of article used at the analysis of plant communities. Six associations dryad tundra it is allocated proceeding from methods of this classification.

УДК 543.545 : 547.962 : 582.542

А. В. Агафонов
A. V. Agafonov

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

статья поступила 05.09.2007

Общая структура рекомбинационного генпула *Elymus sibiricus* и взаимоотношения вида с морфологически близкими таксонами *E. pubiflorus*, *E. lineicus* и *E. yubaridakensis*

Сообщение I. Изменчивость электрофоретических спектров запасных белков эндосперма *E. sibiricus* как показатель внутривидовой дифференциации

The recombination genepool of *Elymus sibiricus* L.
and closely related species

Report I. Electrophoretic analysis of endosperm
storage protein as a method for indicating
intraspecific differentiation

Аннотация. В сообщении приводятся результаты электрофоретического анализа изменчивости полипептидных спектров белков эндосперма *E. sibiricus*. Проведено сравнительное изучение популяционных выборок из пяти географически отдаленных частей ареала и выборочных образцов из азиатской части России, Казахстана и Китая. Подтверждена высокая воспроизводимость результатов, полученных на коллекционных зерновках после 19 лет хранения. Метод наиболее эффективен для изучения генетической структуры локальных популяций и для обнаружения явлений межвидовой интрогрессии. Однако, чрезвычайно высокий внутривидовой полиморфизм по полипептидным спектрам делает малоэффективным анализ сходства между географически отдаленными популяциями.

Ключевые слова: *Elymus*, *E. sibiricus*, изменчивость, белки эндосперма, SDS-электрофорез.

Key words: *Elymus*, *E. sibiricus*, variation, endosperm proteins, SDS-electrophoresis.

Номенклатура: Пешкова, 1990; Черепанов, 1995.

Введение

Elymus sibiricus L. — самый распространенный представитель рода *Elymus* в Азиатской части России. Это многолетний самоопыляющийся злак, имеющий геномную конституцию StStHH $2n=4x=28$ (Dewey, 1974). На континенте его ареал охватывает всю Европу от Исландии и Средиземноморья до

Урала, почти всю палеарктическую часть Сибири, а также некоторые районы Центральной Азии (Цвелев, 1976; Пробатова, 1985; Пешкова, 1990; Hultén, Fries, 1986). В северном регионе Европы вид распространен повсеместно в Швеции и Дании, несколько реже в северной части Норвегии. В отличие от Европы, в Азии севернее 60-й широты обнаруживаются только отдельные редкие популяции.

Современный *Elymus sibiricus* был включен К. Линнеем (Linnaeus, 1753) во вновь созданный род *Elymus* вместе с 5 другими видами, как типовой вид рода. С тех пор *E. sibiricus* дважды подвергался смене родовой принадлежности (*Hordeum sibiricum* (L.) Schrenk, 1907 — *Clinelymus sibiricus* (L.) Nevski, 1932), но был возвращен в род *Elymus* Н. Цвелевым (1973). По сложившимся представлениям, вид характеризуется морфологической однородностью, отсутствием таксонов подвидового ранга и сравнительно легко идентифицируется в природе. В пределах большей части ареала (территории бывших республик СССР) вид в настоящее время не вызывает каких-либо сомнений по поводу таксономического статуса. В прошлом веке было несколько неудачных попыток описания новых видов на основе морфологически сходного материала, собранного за пределами Советского Союза. Так, из центральной Аляски был описан *Elymus pendulosus* Hodgson (Hodgson, 1956), но уже вскоре этот образец был признан как *E. sibiricus* (Bowden, Cody, 1961). Не был признан целесообразным перевод Р. Рожевицом (1932) разновидности *Elymus sibiricus* L. var. *Krascheninnikovi* Boshev. из северо-западной Монголии на видовой уровень *Elymus krascheninnikovi* Roshev. (Цвелев, 1976).

Тем не менее, любой вид, естественно произрастающий на огромной территории с весьма различающимися локальными условиями, должен обладать определенной дифференциацией по многим генетически закрепленным характеристикам. Это свойство традиционно учитывалось селекционерами при создании форм и сортов *E. sibiricus* кормового назначения, адаптированных к местным условиям. В региональных флорах это также находило свое отражение. В таблице 1 приведены основные диагностические характеристики *E. sibiricus* согласно описаниям, приведенным для Сибири (Пешкова, 1990), Дальнего Востока России (Пробатова, 1985) в сравнении с представлениями о виде в северо-западной Канаде и на Аляске (Cody, 1996) по симметричным позициям. Несмотря на то, что по последним данным *E. sibiricus* в Северной Америке расценивается, как заносный с азиатского континента (Bennett, 2006), отчетливо заметны различия в описаниях, которые сконструированы авторами в разных стилях, расходятся по некоторым количественным характеристикам, а по ряду позиций просто не сопоставимы.

Среди морфологически и, вероятно, филогенетически близких таксонов *E. sibiricus* в первом приближении можно назвать *E. pubiflorus* (Roshev.) Peschkova, *E. lineicus* Kotuch. и *E. yubaridakensis* (Honda) Ohwi. Каждый из них был описан или выделен самостоятельный вид по индивидуальным авторским схемам, оставляющим целый ряд неясных вопросов. Совершенно очевидно, что для более глубокого понимания особенностей внутривидовой дифференциации *E. sibiricus* и его отношений с близ-

кородственными таксонами необходимо использование методов, в той или иной мере раскрывающих природу наследственной изменчивости.

Электрофоретический анализ полипептидных спектров запасных белков индивидуальных зерновок традиционно используется нами для изучения генетических основ варибельности, рекомбинационных и интрогрессивных процессов в природных и экспериментальных популяциях видов рода *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992; Агафонов, Костина, 2003; Герус, Агафонов, 2006; Agafonov, Baum, 1998; Kostina et al., 1998; Gerus, Agafonov, 2005). Интегральная эффективность этого метода обеспечивается не только высокой разрешающей способностью, но и доступностью анализируемого материала, так как белки зерновки сохраняют электрофоретические свойства длительный срок после потери всхожести семян. Однако некоторые данные, подтверждающие целесообразность использования белков эндосперма для решения вышеназванных задач, не были опубликованы в отечественной литературе. Но прежде, чем приступить к их изложению, необходимо напомнить основополагающие моменты.

Считается, что основную массу белков эндосперма у злаков трибы *Triticeae* составляют проламины (спирторастворимые белки) и глютелины (белки, извлекаемые слабыми растворами щелочей). Они синтезируются в течение развития эндосперма, где упаковываются в специфические белковые тела и сохраняются до прорастания семян. У хлебных злаков: пшеницы, ржи, ячменя и др. они составляют около 50—80 % от общего содержания белков. Функционально активные белки (ферменты, ингибиторы и т. д.) относятся, как правило, к легко растворимым фракциям альбуминов и глобулинов и представлены в зерновках в относительно меньших количествах (Конарев, 1983, 1985; Созинов, 1985). Более глубокие исследования, проведенные на представителях 65 родов из различных подсемейств злаков, показали, что целесообразно различать еще одну группу белков, извлекаемую спиртовым раствором в присутствии 2-меркаптоэтанола, с отдельным названием «предпроламины» (Новожилова и др., 1993).

Нами в течение многих лет применяется метод получения изолированного эндосперма, позволяющий проводить экстракцию белков без примесей оболочек и анализировать индивидуальные зерновки с массой эндосперма 0,2—2,0 мг (Агафонов, Агафонова, 1989). Первоначально метод использовался для проламинов в алюминий-лактатной лево-буферной системе. При этом экстракция этих мономерных белков проводится по стандартной схеме, все другие полимерные белки или растворимые в других агентах не проявляются на гелях. Первым представителем рода, у которого обнаружен полиморфизм по спектрам проламинов, был *E. sibiricus* (Агафонов, Агафонова, 1990). Впоследствии метод изолированного эндосперма был применен для экс-

Таблица 1. Морфологические описания *E. sibiricus*, данные для Сибири (Пешкова, 1990), Дальнего Востока России (Пробатова, 1985) и северо-западной Канады и Аляски (Cody, 1996)

Признак	Пешкова, 1990	Пробатова, 1985	Cody, 1996
Растения в целом, стебли	Дерновинные растения с поникающими колосьями.	Растения (30) 40—100 см высотой, образуют дерновины. Стебли прямостоячие, реже — при основании коленчатые, довольно толстые, равномерно облиственные.	Plant tufted or with short runners. Culms 70—120 cm high.
Влагалища, листовые пластинки (ЛП)	Листья 3—13 мм ширины, плоские, реже свернутые, снизу шероховатые, сверху голые или усаженные длинными рассеянными волосками.	Влагалища голые, редко — у нижнего листа щетинисто волосистые, пластинка листа 3—10(15) мм ширины, плоские, голые, более или менее шероховатые, иногда сверху слабо волосистые.	Leaves flat 3—16 mm wide, scabrous on both sides.
Колосья	Колосья рыхловатые, иногда довольно густые, со слабой извилистой осью.	Колосья (8)10—20(23) см длины, рыхлые, повислые...	Spikes up to 30 cm long, pendulous, occasionally branching at base.
Колоски	Колоски, особенно в средней части, сидят по 2 на уступе колоса.	... с колосками, расположенными в средней части колоса по 2, зеленоватые, реже слегка фиолетовые.	spikelets can be solitary but usually are in pairs and only rarely three or four per node.
Колосковые чешуи (КЧ)	КЧ в 2—3 раза короче цветки с (1)3(5) шероховатыми жилками, от линейных до ланцетных, на верхушке с осью 1—10 мм длины.	КЧ 4—5,5 мм длины, нижние в 1,5—2 раза короче прилегающей НЦЧ, ланцетные или линейно-ланцетные, с 1—3 жилками, переходящие в ось 1—5 мм длины.	glumes narrowly lanceolate, 3-nerved, much shorter than spikelet, attenuate into a short awn.
Нижние цветковые чешуи (НЦЧ)	НЦЧ обычно шероховатые, реже с шипиками лишь по жилкам, постепенно суженные в длинную (10—25 мм) более или менее круто отогнутую ось.	НЦЧ 8—11 мм длины, с 5 жилками, ланцетные, почти гладкие или по всей поверхности с мелкими прижатыми щетинками, ости 15—25 мм длины, резко отогнутые в стороны.	lemmas 8—12 mm long, 5-nerved, scabrous, with spreading awns 1—3 cm long.
Верхние цветковые чешуи (ВЦЧ)	ВЦЧ с короткими шипиками по киям.	ВЦЧ равна нижним.	—
Ось колоска	Ось колоска с очень короткими шипиками, иногда почти голая.	—	—
Пыльники	—	Пыльники (0,9) 1,0—1,7 мм длины.	—

тракции белков SDS-буфером с последующим разделением в SDS-системе U. Laemmli (1970). Однако для успешного применения этой модификации электрофореза было необходимо: 1) проверить разные режимы экстракции белков, содержащихся в эндосперме зерновки, для целей идентификации генотипов; 2) выбрать оптимальный режим экстракции, при котором выявляется наибольшее число компонентов независимо от их типа растворимости; 3) показать целесообразность использования выбранных процедур для изучения разных видов многолетних злаков.

Кроме того, в рамках данного сообщения ставилась задача изучить полиморфизм *Elymus sibiricus* по полипептидным спектрам белков эндосперма на примере популяционных выборок из пяти географически отдаленных частей ареала и выборочных образцов из азиатской части России, Казахстана и Китая. Воспроизводимость результатов, полученных на коллекционных зерновках вида, подтверждается тем, что демонстрируемые ниже электрофореграммы с использованием стандартного образца ALT-8401 проводились в период с 1991 г. по 2007 г.

Материал и методы

Растительный материал. Для электрофоретического анализа, выращивания в культуре и гибридизации использовались семена природных образцов, собранных автором и сотрудниками ЦСБС СО РАН (российские и казахстанские образцы), а также любезно предоставленных шведским генетиком и ботаником проф. Р. вон Ботмером (Prof. R. von Bothmer, the Swedish University of Agricultural Sciences, Lund, Sweden). Ориентировочные местонахождения образцов показаны на карте (рис. 1), более подробные данные о происхождении биотипов, включенных в гибридизацию, будут приведены в следующем сообщении.

Электрофорез. Процедуры по выделению белков и электрофорез проводили по методике Laemmli (1970) с модификациями (Агафонов, Агафонова, 1992). Для сравнения экстрактивных свойств изолированных эндоспермов отдельных семян некоторых образцов делили пополам. Белки одной части экстрагировали 15 мкл 50% изопропанола

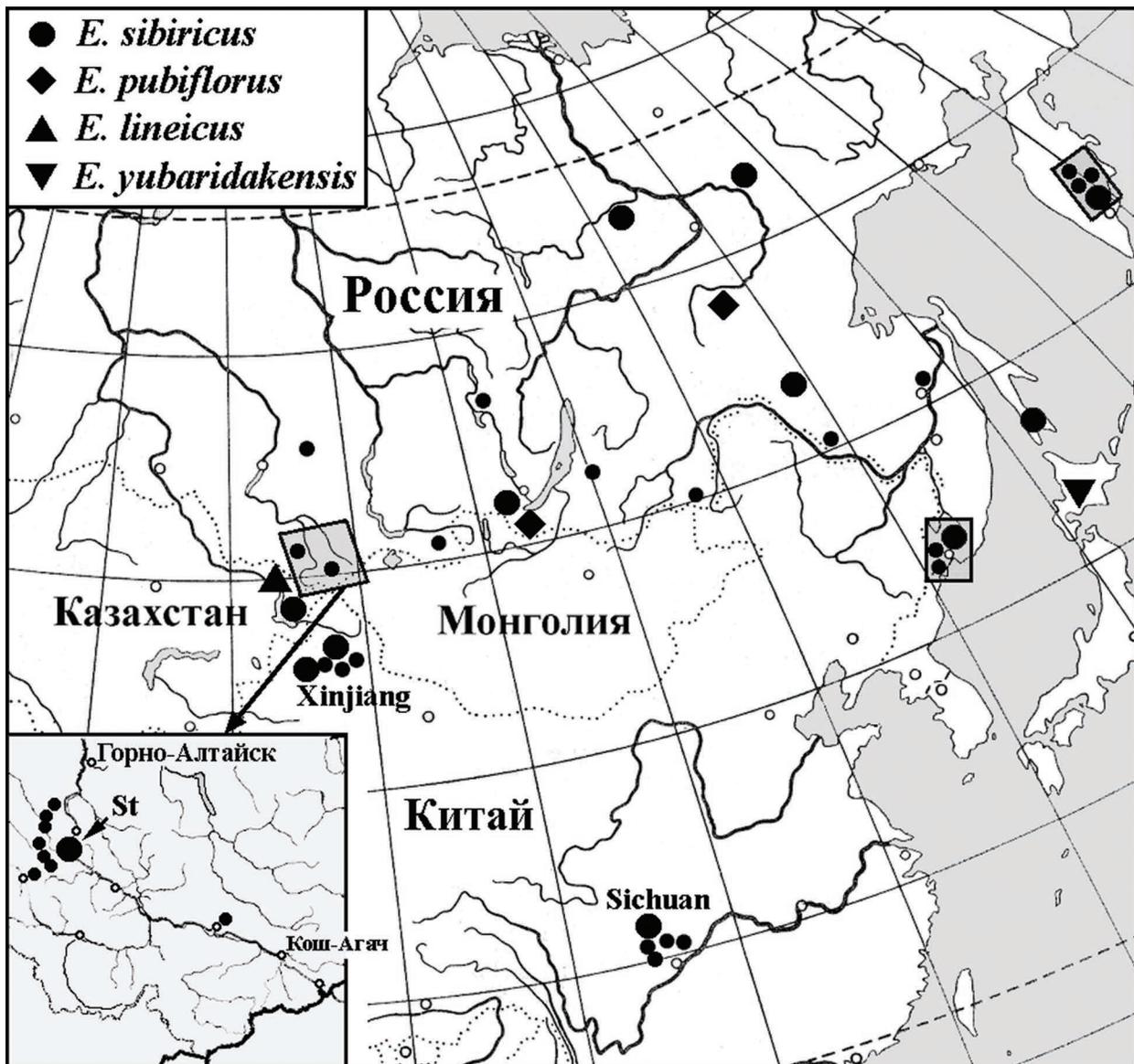


Рис. 1. Местонахождения природных образцов *E. sibiricus* и морфологически близких таксонов. Крупные значки показывают точки сбора биотипов, включенных в половую гибридизацию, более мелкие — изученных электрофоретически.

в течение 4 часов при 40 °С. После центрифугирования супернатанты подсушивали наполовину и затем ресуспендировали в 10—15 мкл 3% SDS экстрагирующего буфера без 2-меркаптоэтанола. Другую часть эндосперма гомогенизировали непосредственно в SDS-буфере. После центрифугирования от экстрактов обоих типов в отдельные пробирки отбирали по 4 мкл и добавляли по 2 мкл 20% раствора 2-меркаптоэтанола в SDS-буфере с последующей термической обработкой. В результате из каждой зерновки было получено 4 типа белковых экстрактов.

Нумерический анализ электрофоретических спектров. Построение матрицы сделано на основе относительной подвижности наиболее медленных компонентов спектра в электрофоретическом варианте +Me, статистическая обработка проведена, как описано ранее (Герус, Агафонов, 2006).

Результаты и обсуждение

1. Экстрактивные и общие электрофоретические свойства белков эндосперма у *E. sibiricus*.

Во всех опытах по анализу белков эндосперма в качестве стандарта величин молекулярных масс (kD = кДа) мы в течение многих лет используем чистолинейный образец *E. sibiricus* ALT-8401 (St). Полипептидный состав спектра этого образца неоднократно сравнивался со стандартными наборами маркеров молекулярных масс (рис. 2). При использовании данного метода экстракции белков, как основного, был проведен сравнительный анализ полипептидных профилей у видов рода *Elymus* с различающейся геномной конституцией. Общий диапазон молекулярных масс полипептидов, представленных

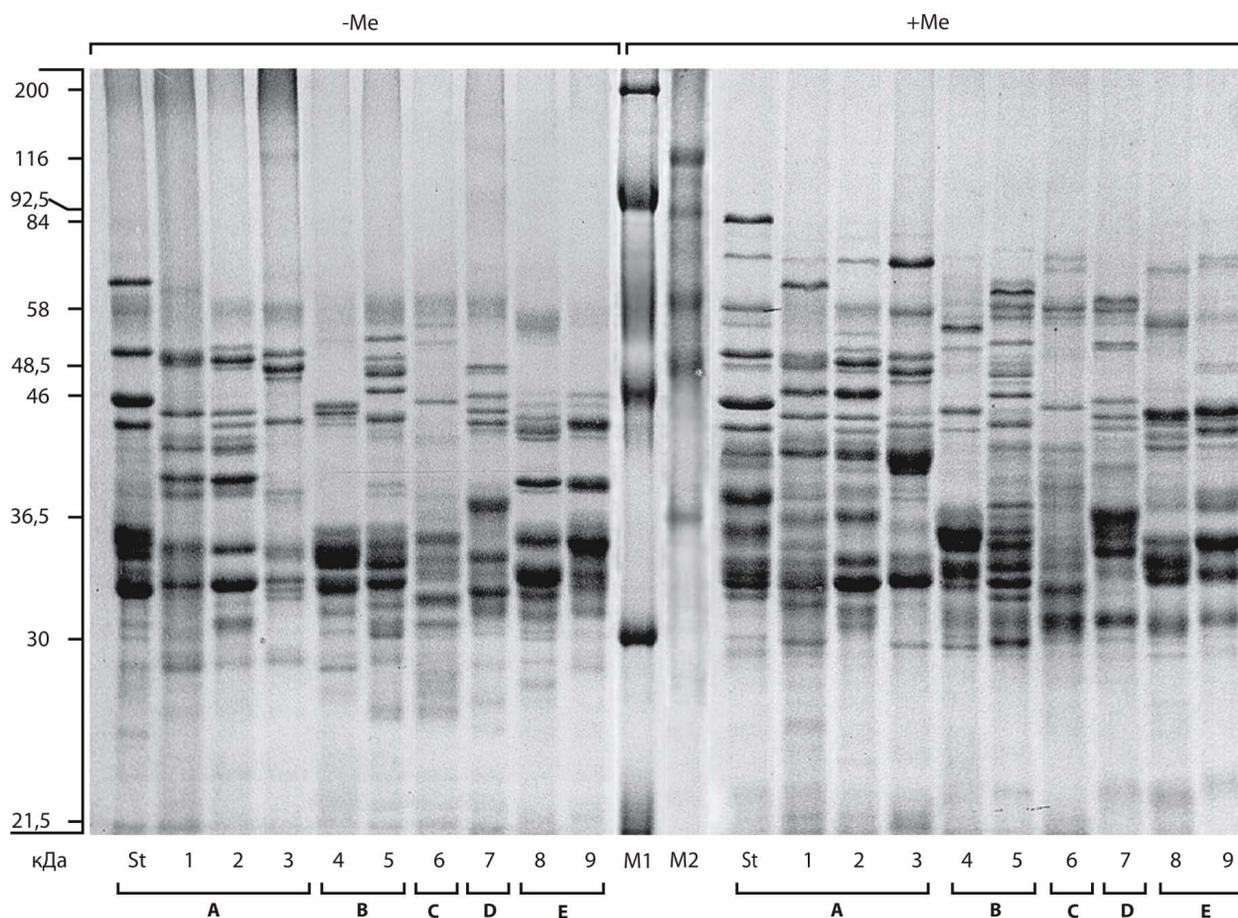


Рис. 2. SDS-электрофореграммы белков эндосперма у видов *Elymus* с разной геномной конституцией. Полипептидные спектры выборочных зерновок в вариантах –Me и +Me. кДа — ориентировочная шкала молекулярных масс; **A** — StH-геномные виды: *E. caninus* GAC-8921 (1); *E. mutabilis* ACH-8938 (2); *E. fibrosus* VLA-8627 (3); **B** — StHY-геномные виды: *E. dahuricus* CHI-8633 (4); *E. nutans* BAR-8804 (5); **C** — StStY-геномный вид *E. glaucissimus* (6); **D** — StYP-геномный вид *E. batalinii* BAR-8813 (7); **E** — StY-геномные виды: *E. ciliaris* ANI-8616 (8), *E. amurensis* MES-8622 (9). M1 и M2 — белковые маркеры молекулярных масс.

предположительно проламиновой и глютелиновой фракциями, у всех видов составил 25–90 kDa. При этом подтвердились данные об особенностях электрофоретической подвижности отдельных компонентов в двух вариантах предобработки экстрактов, полученные ранее на трех разных видов *Elymus* (Агафонов, Агафонова, 1992).

Впоследствии для более точной идентификации каждого компонента стали проводить построение шкалы относительной электрофоретической подвижности (ОЭП), позволяющей сравнивать результаты разных опытов в единой системе отсчета (Агафонов, Баум, 2000). Тем не менее, оставался ряд неясных вопросов, связанных с типами растворимости белков, экстрагируемых SDS-буфером. Первые подробные данные были получены на образцах *E. caninus*, но опубликованы в труднодоступном издании (Kostina et al., 1998). Поэтому при изучении полиморфизма белков у *E. sibiricus* нами были проверены качественные различия в экстрактивной способности 55% изопропанола и 3% SDS-буфера. В опытах использовали семена шести образцов

E. sibiricus из разных регионов. Экстракцию белков проводили на разделенных порциях эндосперма из одной зерновки каждого образца с последующим приготовлением экстрактов для разделения в электрофоретических вариантах –Me и +Me в одном гелевом блоке. Результаты представлены на рис. 3.

Электрофоретические спектры двух типов экстрактов, полученных из одной зерновки, были практически идентичны в варианте –Me, где проявляются мономерные белки, т. е. в данном случае классические не агрегированные проламины. Большинство полипептидов этого типа у *E. sibiricus* расположены в диапазоне молекулярных масс 25–65 kDa, их число составляло от 12 до 18. У всех образцов выявлялся ярко выраженный медленно мигрирующий компонент 21 ед. (ALT-8401), или 23 ед. ОЭП (остальные образцы, кроме KAZ-7931), названный нами высокомолекулярным проламином (ВМП). У казахстанского KAZ-7931, по-видимому, этот белок представлен другой аллельной формой 26 ед. ОЭП. В сравнении с изопропанолом, извлекающим спирторастворимую фракцию белков эндосперма, SDS-буфер до-

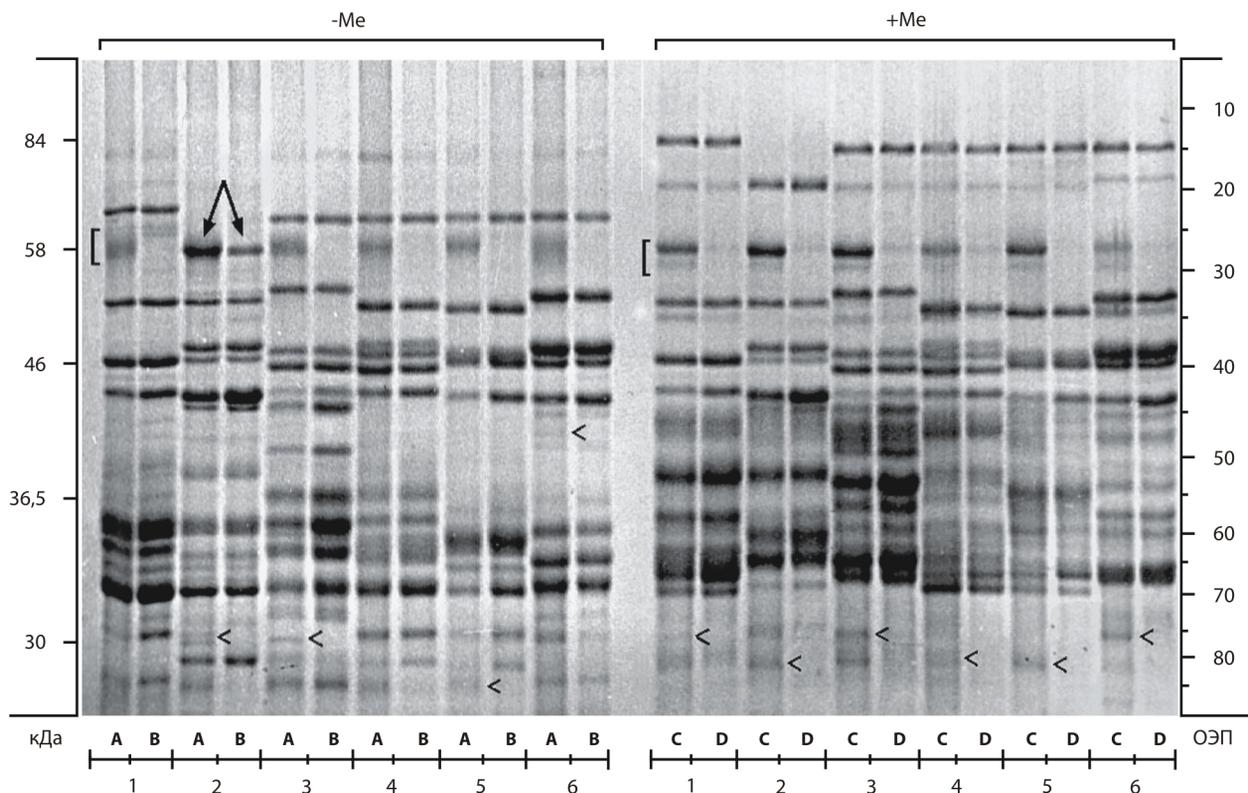


Рис. 3. Электрофоретические свойства белков эндосперма *Elymus sibiricus* при использовании различных экстрагирующих агентов. SDS-электрофорез в вариантах -Me и +Me: **A, C** — 3% SDS-буфер; **B, D** — 55% изопропанол. ОЭП — шкала относительной электрофоретической подвижности. 1. ALT-8401 (Республика Алтай, St); 2. KAZ-7931 (Северо-Восточный Казахстан); 3. H 8800 (провинция Xinjiang, Китай); 4. JAC-8326 (Республика Якутия-Саха); 5. VLA-8451 (Владивосток); 6. KEL-9219 (Камчатская область). Значком (<) отмечены отдельные компоненты, дополнительно экстрагируемые SDS-буфером.

полнительно экстрагировал нечетко выраженные белки с молекулярной массой около 55 кДа или 25—27 ед. ОЭП (треки А, отмечены скобками). Именно в этом же интервале ОЭП располагался ВМП казахстанского KAZ-7931 (треки 2А и 2В, указан косыми стрелками). У образца KEL-9219 в SDS-экстракте выявлялся дополнительный компонент в области 46 ед. ОЭП (трек 6А). Кроме того, незначительные различия между типами экстракции отмечены у некоторых образцов в диапазоне 70—80 ед. ОЭП. Следовательно, SDS-буфер практически полностью экстрагирует проламиновую фракцию белков семян, которая и составляет основу спектра в варианте — Me.

После обработки экстрактов редуцирующим агентом 2-меркаптоэтанол (вариант +Me) в индивидуальных зерновках разных биотипов выявлено от 18 до 22 компонентов, расположенных в диапазоне 25—85 кДа. Спектры двух типов экстрактов были практически идентичны. Основные отличия заключались в том, что 55% изопропанол не извлекал белки неясной природы, полипептиды которых были расположены в зоне, соответствующей 55—60 кДа (26 — 29 ед. ОЭП, треки С, отмечены скобками). Эти полипептиды, по-видимому, наименее изменчивы, при стандартном режиме экстракции выявляется

у всех без исключения образцов *E. sibiricus*, но трудно различимы у разных биотипов вследствие слабых отличий по ОЭП. Кроме того, SDS-буфер дополнительно извлекал слабые по интенсивности полипептиды 75—80 ед. ОЭП, которые, вероятнее всего, являются низкомолекулярными субъединицами глютелина. Сопоставление полипептидных спектров в двух вариантах электрофореза показало, что только проламиновые компоненты 32—43 ед. сохраняли неизменной величину ОЭП после обработки 2 — меркаптоэтанолом. Эти проламины относятся к группе S-бедных и могут быть охарактеризованы, как инвариантные. Медленно мигрирующие ВМП всех образцов *E. sibiricus* в варианте +Me изменяли величину ОЭП в сторону уменьшения от 23, 24 и 27 ед. до 14, 15 и 20 ед. ОЭП. Это может быть связано с наличием в молекулах внутренних дисульфидных связей. После их разрушения восстанавливающим агентом несколько снижалась компактность молекул и скорость их продвижения в гелях. Такое явление означает, что даже жесткая обработка в присутствии SDS не обеспечивает белкам идеальную глобулярную компактность при нарушенных внутренних S-S связях. Это свойство проявили все проламиновые полипептиды с молекулярными массами ниже 40 кДа, или с ОЭП выше 45 ед. Кроме

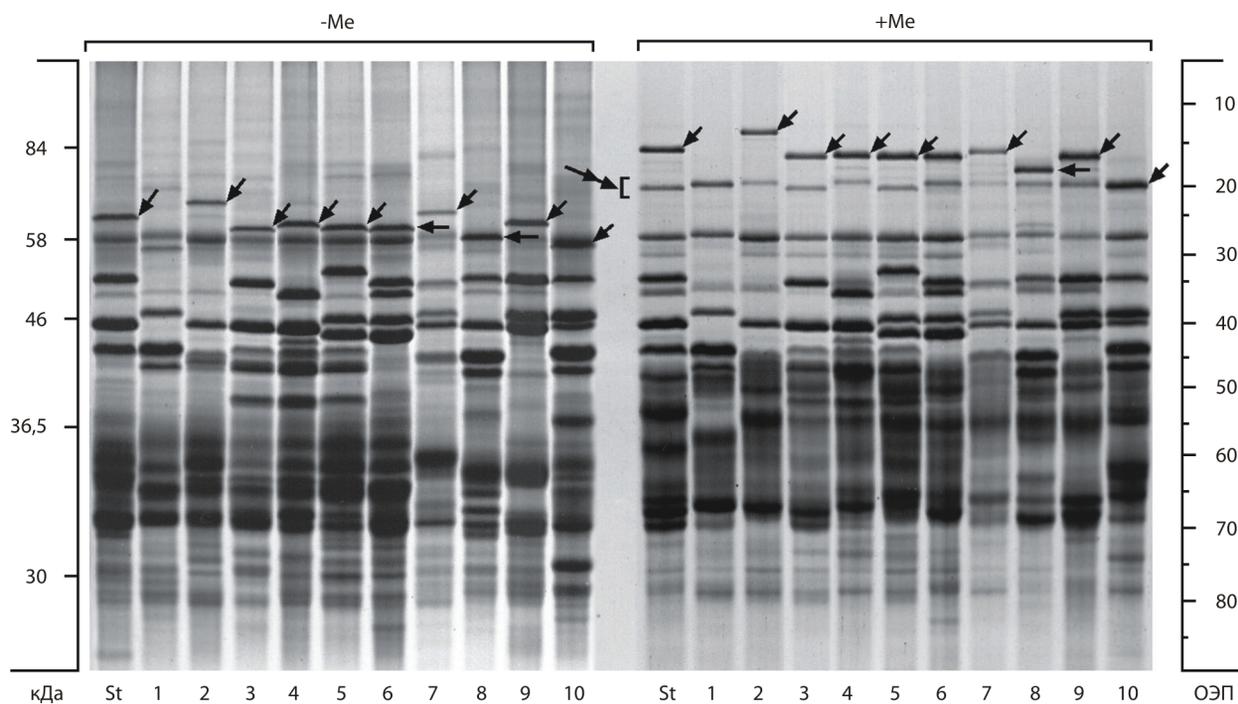


Рис. 4. SDS-электрофореграммы белков эндосперма образцов *E. sibiricus* из китайских провинций Xinjiang (2—6), Sichuan (7—9) в сравнении с восточно-казахстанским KAZ-7931 (10) и горно-алтайским ALT-8401 (St). Полипептидные спектры отдельных зерновок в вариантах –Me и +Me. 1. Н 7570; 2. Н 7886; 3. Н 7887; 4. Н 8796; 5. Н 8800; 6. Н 7895; 7. Н 7119; 8. Н 7318; 9. Н 7333; 10. KAZ-7931.

того, в варианте +Me появился ряд дополнительных компонентов, соответствующих субъединицам глютелина, или так называемым «агрегированным S-богатым проламинам». Самые крупные из них 18, 19 и 20 ед. ОЭП могут быть причислены к высокомолекулярным субъединицам (ВМС). Низкомолекулярные субъединицы распределены в пределах молекулярных масс 28—40 кДа (45—80 ед. ОЭП), причем здесь их невозможно отличить от мономерных S-богатых проламинов.

Результаты означают, что различия в экстрактивной способности 55% изопропанола и 3% SDS-буфера незначительны и заключаются в том, что SDS-буфер, помимо полного набора проламинов, экстрагирует также группу белков 26—29 ед. ОЭП, не извлекаемых изопропанолом и проявляющихся в варианте +Me. Примечательно, что спирторастворимая фракция состоит не только из мономерных проламинов, но и полимерных белков, распадающихся на субъединицы после обработки редуцирующим агентом. Много ранее у пшеницы были выделены спирторастворимые белки, которые были по многим свойствам промежуточными между глютелинами (глютелины пшеницы) и глиадины — агрегированные высокомолекулярные глиадины (Beckwith et al., 1966) и низкомолекулярные мономерные глютелины (Nielsen et al., 1968). Высокомолекулярные глиадины с массой около 100 кДа оказались обра-

зованными субъединицами 36 и 44 кДа (Bietz, Wall, 1972), однако по своему аминокислотному составу и молекулярной массе эти субъединицы были очень близки к низкомолекулярным глютелинам (Bietz, Wall, 1980; Jackson et al., 1983)). Более полные результаты, полученные на ячмене, заставили во многом пересмотреть традиционную, достаточно упрощенную классификацию белков культурных растений Осборна (1907), основанную на их растворимости (Mifflin, Shewry, 1979).

Поскольку полной ясности в классификации запасных белков рода *Elymus* в настоящее время нет, мы будем ограничиваться вопросами применения полипептидных спектров для целей электрофоретической идентификации биотипов и изучения структуры популяций. Поэтому для простоты характеристик мы будем в первом приближении разделять мнение, что четвертичной структурой обладают глютелины, и, соответственно, мономерные белки, выявляемые в варианте –Me считать проламинами. Соответственно, высокомолекулярным проламином будем называть мономерный белок с показателем массы в варианте –Me около 70 кДа. Кроме того, из серии опытов с видами рода *Elymus* нами сделан вывод, что добавление 2-меркаптоэтанола непосредственно в экстрагирующий раствор, вопреки распространенным методикам, снижает качество и воспроизводимость электрофореграмм.

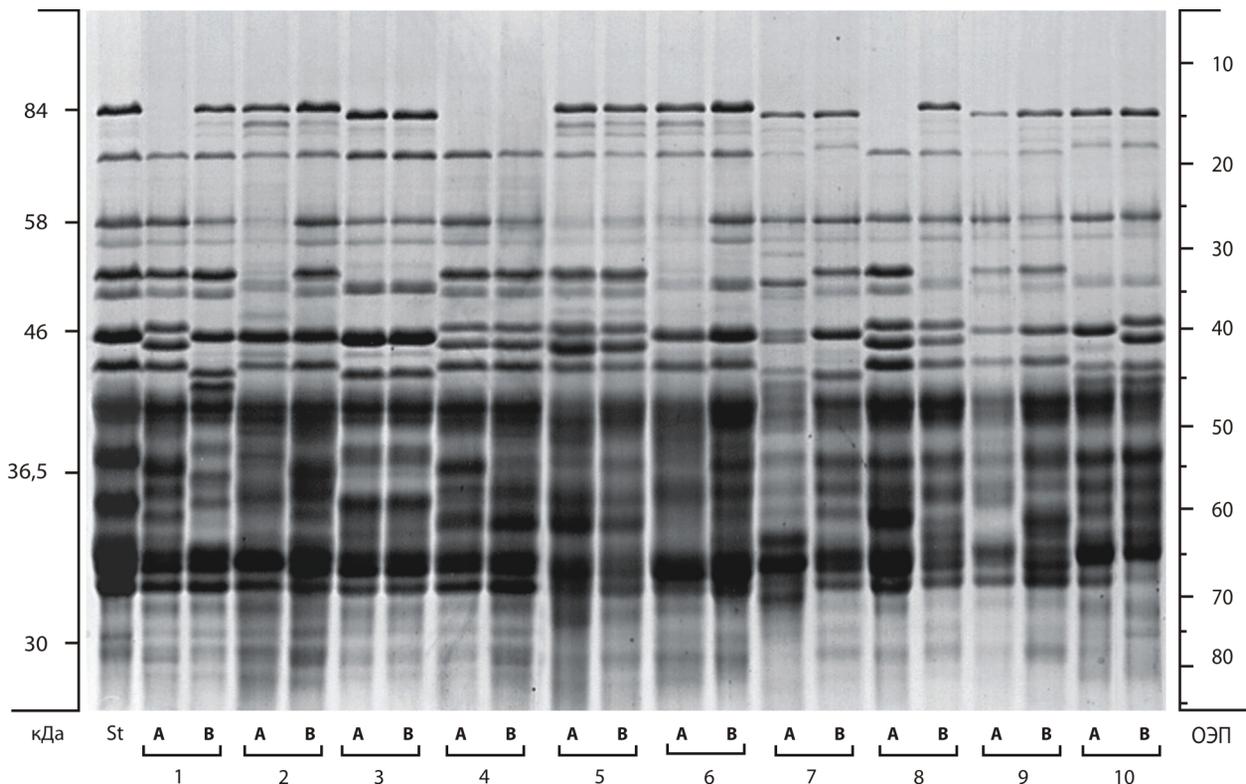


Рис. 5. Изменчивость белков эндосперма в 10 локальных микропопуляциях *E. sibiricus* вдоль автотрассы Черга–Усть-Кан (Республика Алтай). Полипептидные спектры отдельных зерновок с разных растений в электрофоретическом варианте +Me.

Для проверки предположения, что самыми медленными компонентами в варианте +Me являются именно проламиновые полипептиды (ВМП), снизившие компактность после обработки 2-меркаптоэтанолом, был проведен опыт с привлечением образцов *E. sibiricus* из китайских провинций Xinjiang и Sichuan (рис. 4). Результаты подтвердили это предположение, так как в зерновках всех образцов, у которых в варианте –Me найден проламиновый компонент в зоне 22–27 ед., были отмечены соответствующие полипептиды 12–20 ед. ОЭП в варианте +Me (показаны стрелками). Исключение составил образец Н 7570, лишенный ВМП. Кроме того, в этом варианте проявились ВМС глютелина, расположенные в промежутке 19–21 ед. ОЭП.

Таким образом, по результатам сравнения спектров в двух вариантах электрофореза компоненты неагрегированных проламинов могут быть подразделены на три субфракции: 1) наиболее крупные полипептиды размером 55–70 кДа, содержащие цистин, который обеспечивает более компактную третичную структуры молекулы; у каждого из образцов самоопыляющегося *E. sibiricus* обнаружено не более одного такого полипептида; 2) относительно мелкие полипептиды 28–40 кДа, также меняющие величину ОЭП в варианте +Me, где эти компоненты неотличимы от субъединиц глютелина; 3) инвариантные проламины с массой 40–50 кДа, лишенные внутренних дисульфидных связей и сохраняющие зна-

чения ОЭП после обработки 2-меркаптоэтанолом. Помимо мономерных проламинов, в варианте +Me выявляются субъединицы глютелина, или агрегированные S-богатые проламины. Наиболее крупные из них обладают массой 70–80 кДа, остальные распределены по всему диапазону ОЭП. Все вышеназванные электрофоретические свойства и высокая воспроизводимость результатов позволили использовать зерновки образца ALT-8401, как стандарт для градуировки молекулярных масс во всех опытах.

2. Изменчивость полипептидных спектров белков эндосперма *E. sibiricus* в районах Горного Алтая, Камчатской области и Приморского края.

Были собраны семена с отдельных растений *E. sibiricus* в окрестных экотопах вдоль автотрассы Черга — Усть-Кан, пересекающей Чергинский, Ануйский и Бащелакский хребты Горного Алтая. Кроме локальных микропопуляций, начитывающих от 5 до 15 растений, нами было отмечено много отдельных особей, произрастающих на расстоянии от одного километра и более друг от друга. В сравнительный анализ было взято по 2 растения из 10 локальных микропопуляций (рис. 5).

Наибольшую вариабельность проявили компоненты в зоне 45–70 ед. ОЭП, состоящие по данным экстрактивных свойств как из проламиновых белков, так и из субъединиц глютелина. Полностью идентичные спектры были отмечены у пары расте-

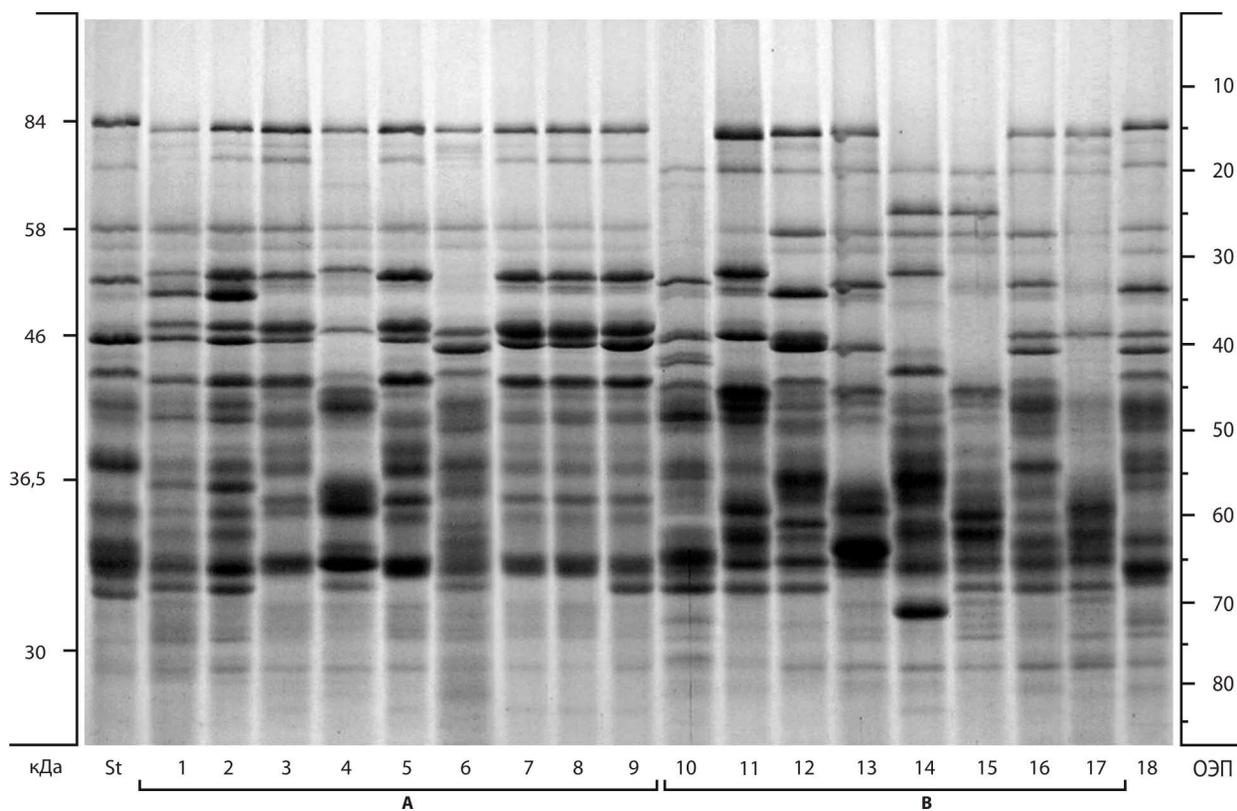


Рис. 6. SDS-электрофореграмма белков эндосперма дальневосточных образцов *E. sibiricus* с Камчатки (А), Приморского края (В) и Сахалина (18). Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me.

1. КАА-9603; 2. КАА-9604 (окрестности поселка Анавгай); 3. КЕС-9611 (окрестности поселка Эссо); 4. КАМ-9645; 5. КАМ-9644; 6. АВА-9505 (берег р. Авача); 7. КЕЛ-9219; 8. КЕЛ-9218; 9. КЕЛ-9217; 10. ПАР-9209 (окрестности г. Партизанск); 11. КЕД-8405 (Заповедник «Кедровая Падь»); 12. VLA-8451 (ж/д ст. «Спутник»); 13. VLA-8613 (ж/д ст. «Океанская»); 14. VLA-8611 (ж/д ст. «Чайка»); 15. VLA-8612 (ж/д ст. «Чайка»); 16. VLA-8614 (автотрасса Владивосток–Артем); 17. VLA-8615 (ж/д ст. «Санаторная»); 18. САК-9113 (окрестности г. Южно-Сахалинск)

ний только в одной микропопуляции (3), в четырех (4, 5, 9, 10) различия составляли в 1–2 компонента. Но при этом идентичными оказались зерновки из некоторых разнесенных популяций, такие как (1а) и (4а). Наименьшей вариабельностью характеризовались ВМП 13 и 14 ед. и ВМС глютелина 18 и 19 ед. ОЭП, контролируемые, вероятно, двумя аллелями одного локуса каждая. У четырех зерновок из популяций 1,4,8 отсутствовали ВМП, характерные для большинства особей *E. sibiricus* (рис. 5). Примечательно, что у таких зерновок отсутствовали и минорные компоненты 15–18 ед. ОЭП. Вероятнее всего, это является следствием дупликации гена, контролирующего этот проламиновый белок, с последующими мутациями новых локусов. Общая изменчивость спектров в зоне 12–45 ед. ОЭП в основном определялась разными сочетаниями ограниченного числа полипептидов (аллелей). Можно сделать вывод, что данные микропопуляции и отдельно произрастающие особи, включая биотип АЛТ-8401 (St), представляют собой единую популяцию вида, растянутую по меньшей мере в северной части Горного Алтая.

Была поставлена задача сравнить по данному признаку образцы *E. sibiricus*, собранные в трех географически разнесенных районах Дальнего Востока — в центральной части п-ова Камчатка, на юге Приморского края и на о. Сахалин (рис. 6). Несмотря на то, что камчатские образцы собраны на дистанции свыше 400 км, даже визуально можно отметить их меньшую изменчивость по сравнению с приморскими, особенно в диапазоне ОЭП 15–45 ед. Так, идентичными спектрами обладали растения из разных мест пос. Анавгай (КАА-9603 и КАА-9604), близкие к ним и почти идентичны между собой были пять растений, собранные в окр. пос. Эссо (КЕС-9611), на 414 км автотрассы Петропавловск-Камчатский — Атласово (КАМ-9644) и три образца из окр. г. Елизово (КЕЛ-9617, -18, -19). Семь образцов из девяти образцы были идентичны по медленно мигрирующим компонентам 16–19 ед., то есть по ВМП и глютелиновым ВМС. Но зерновки с растений КАМ-9645 (80 км вдоль автотрассы Елизово — Мильково) и АВА-9505 (бер. р. Авача в 20 км от г. Елизово) заметно отличались по компонентному составу от других и различались между собой.

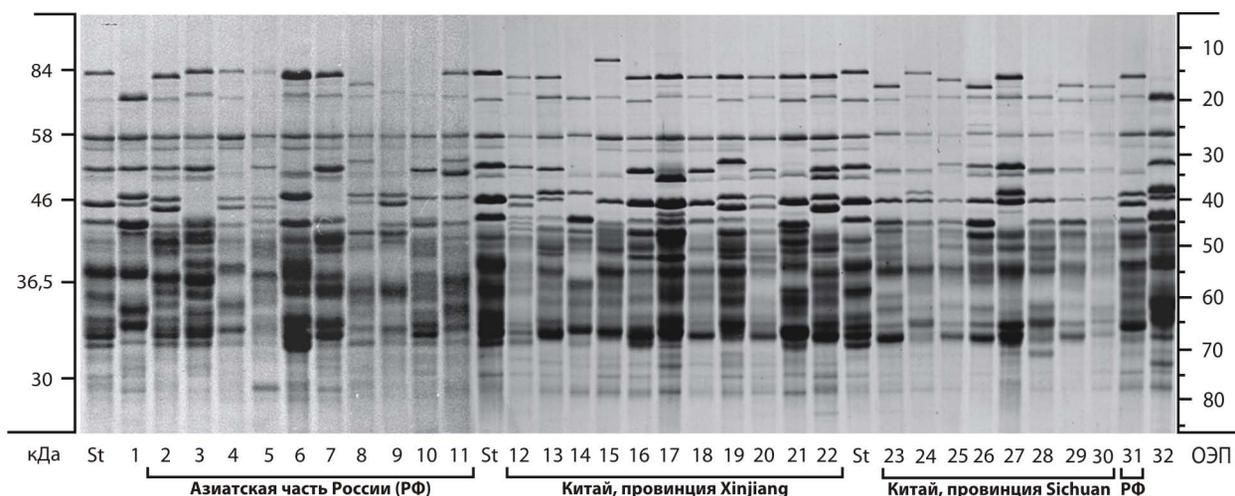


Рис. 7. SDS-электрофореграммы белков эндосперма образцов *E. sibiricus* из Азиатской части России, Казахстана (1, 32) и двух провинций Китая. Полипептидные спектры отдельных зерновок в варианте +Me. St — ALT-8401; 1. KAZ-7931; 2. GAJ-8917 (Ябоганский перевал, респ. Алтай); 3. TUV-8401 (окр. г. Туран, респ. Тува); 4. KEM-8503 (Кемеровская обл.); 5. BRA-8602 (окр. г. Братск); 6. BUR-9012 (окр. пос. Зун-Мурино, респ. Бурятия); 7. CHI-8641 (окр. г. Краснокаменск, Читинская обл.); 8. JAC-8632 (окр. пос. Хандыга, респ. Якутия-Саха); 9. BLA-8840 (окр. г. Благовещенск); 10. КОМ-8852 (окр. г. Комсомольск-на-Амуре); 11. KED-8405 (Заповедник “Кедровая Падь”, Приморский край); 31. GAA-8916 (пос. Акташ, респ. Алтай).

Приморские образцы *E. sibiricus* проявили более высокую изменчивость во всех зонах ОЭП, и только некоторые из них совпадали с камчатскими по ВМП 16 ед. и по быстрому компоненту 68 ед. ОЭП. При этом зерновки VLA-8611 и VLA-8612, собранные с близко произраставших растений, обладали компонентами 24 ед., которые, вероятно, являются аллельными формами ВМП. Сахалинский образец SAK-9113 показал совпадение только по отдельным компонентам с некоторыми образцами из окрестностей Владивостока: VLA-8614 по группе полипептидов 38 и 40 ед. и VLA-8613 по компоненту 33 ед. ОЭП. Но самое примечательное заключалось в том, что группа компонентов сахалинского образца 38, 40 и 43 ед. ОЭП совпала с аналогичной группой у камчатского AVA-9505 (треки 18 и 6 соответственно). Компонент, соответствующий ВМС 19 ед. также был идентичен таковым у большинства камчатских образцов, но ВМП 14 ед. соответствовал алтайскому ALT-8401 (St).

Можно предположить, что более низкий уровень изменчивости в камчатских популяциях вида связан с тенденцией к уменьшению числа его известных местонахождений севернее 55-й и особенно 60-й широты (Пробатова, 1985; Пешкова, 1990). Вероятно, в пределах п-ва Камчатка проходило распространение узкого по генетическому разнообразию видового генпула *E. sibiricus* преимущественно на территориях с выраженным антропогенным фактором.

3. Сравнительная изменчивость полипептидных спектров белков эндосперма *E. sibiricus*

Оценку общего размаха полиморфизма по данному признаку изучали на примере выборочных

образцов из разных точек азиатской части России и Казахстана в сравнении с популяционными выборками из двух провинций Китая. Результаты показаны на рис. 7. Наиболее изменчивой была группа компонентов 45—70 ед. ОЭП.

Среди российских образцов совпадающие компоненты в этой группе были отмечены только в единичных случаях, например, у горно-алтайского GAJ-8917 и тувинского TUV-8401. В пределах российской части ареала в ряде случаев отмечалось совпадение по отдельным компонентам или их сочетаниям в других зонах ОЭП. Такое сходство чаще наблюдалось у образцов из относительно близких местонахождений. Так, вышеназванные образцы обладали идентичными по ОЭП группами 32—35 ед., образцы KEM-8503 и BRA-8602 — парой 39—42 ед., JAC-8632 и BLA-8840 — 37—40 ед., а КОМ-8852 и KED-8405 имели общий полипептид 39 ед. ОЭП. Кроме того, зерновки из относительно близко расположенных мест сбора BLA-8840 и КОМ-8852 были лишены ВМП. С другой стороны, растения, несущие нуль-аллель по этому белку нами обнаружены во всех изученных популяциях *E. sibiricus*. Были найдены общие инвариантные проламины в зоне 30—45 ед. ОЭП между некоторыми образцами из китайской провинции Xinjiang с одной стороны и восточно-казахстанским, тувинским и горно-алтайскими образцами — с другой. Однако выборки из пространственно разделенных китайских провинций значительно различались между собой. В целом, эти совпадения и различия свидетельствуют о географической непрерывности в изменении компонентного состава полипептидов.

Столь высокий полиморфизм и отсутствие общих компонентов в большей части диапазона ОЭП

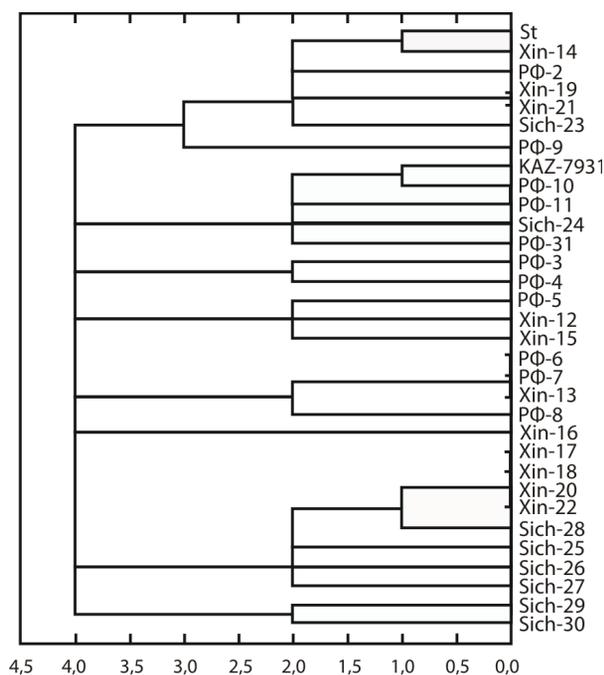


Рис. 8. Дендрограмма, построенная по методу «полной связи» на основе данных по высокомолекулярным проламинам (ВМП) и высокомолекулярным субъединицам глютелина (ВМС), выявленных в индивидуальных зерновках *E. sibiricus* (см. рис. 7). Шкала показывает уровень различий.

делает нецелесообразным статистическое сравнение полных спектров. Идентичные по подвижности компоненты у разных особей и популяций наблюдались только в зоне 13—20 ед., то есть среди ВМП и ВМС. По данным, показанным на рис. 7, нами было идентифицировано 9 аллельных форм ВМП и 8 глютелиновых ВМС. Эти полипептиды могут быть расценены, как наиболее консервативные для вида в целом. У четырех особей из разных точек ареала ВМП не были обнаружены (ВЛА-8840, КОМ-8852, Xin-14, Sich-28). Наличие общих высокомолекулярных компонентов во всех популяциях позволило провести количественный анализ сходства. Нами традиционно приводятся и анализируются дендрограммы, построенные по двум различающимся методам — полной связи и Ward's метода. Однако, в данном случае мы ограничимся демонстрацией только дендрограммы, построенной по методу полной связи (рис. 8). Этот метод иллюстрирует три типа связей между образцами: два, один или ноль общих компонентов на уровнях 0,0, 2,0, и 4,0 ед. различия. Матрицы четырех образцов, содержащие только ВМС и лишенные ВМП, образовали дополнительные узлы на уровнях 1,0 и 3,0 ед.

На наш взгляд, все другие статистические методы и коэффициенты выявляли несуществующие связи и производили разветвленные дендрограммы, не несущие биологического смысла. Примечательно, что кластеризация российских образцов *E. sibiricus*

в целом отражает клинальную изменчивость по признаку на значительных дистанциях. Присутствие в кластерах образцов из китайских провинций косвенно указывает на географическую непрерывность в изменении компонентного состава полипептидов. Однако, чрезвычайно высокий внутривидовой полиморфизм по полипептидным спектрам белков эндосперма делает малоэффективным анализ сходства между географически отдаленными популяциями. И наоборот, метод наиболее эффективен для изучения генетической структуры локальных популяций и для обнаружения явлений межвидовой интрогрессии при совместном произрастании.

Благодарности

Автор выражает признательность сотрудникам ЦСБС СО РАН О. Агафоновой, Е. Банаеву, В. Доронькину, А. Красникову, В. Симагину, О. Потемкину, Д. Шауло, а также шведскому коллеге Dr. Bjorn Salomon за помощь в сборе семенного материала *E. sibiricus*. Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 01-04-49236 и № 04-04-48720.

Библиографический список

- Агафонов А. В., Агафонова О. В. Способ идентификации генотипов многолетних злаков трибы Пшеницевые (*Triticeae*). А.с. СССР № 1546022. 1989.
- Агафонов А. В., Агафонова О. В. Внутривидовая изменчивость проламинов пырейника сибирского, выявляемая методом одномерного электрофореза // Генетика. 1990. Т. 26. № 2. С. 304—311.
- Агафонов А. В., Агафонова 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., Баум Б. Р. Индивидуальная изменчивость и репродуктивные свойства половых гибридов внутри комплекса *Elymus trachycaulus* (*Poaceae: Triticeae*) и близких таксонов. 1. Полиморфизм запасных белков эндосперма у биотипов Северной Америки и Евразии // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 63—75.
- 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.
- 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.
- Герус Д. Е., Агафонов А. В. Биосистематический анализ происхождения некоторых таксонов и мор-

фологически отклоняющихся форм, близких к *Elymus caninus* и *E. mutabilis* // Сиб. ботан. вестник: электронный журнал. 2006. Т. 1. Вып. 1. С. 67—76. <http://journal.csbg.ru>

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

Конарев В. Г. Белки растений как генетические маркеры // Молекулярные механизмы генетических процессов: Молекулярная генетика, эволюция и молекулярно-генетические основы селекции. М.: Наука, 1985. С. 239—251.

Новожилова О. А., Арефьева Л. П., Семихов В. Ф., Вахромеев В. И., Прусаков А. Н. Предпроламины злаков: характеристика и природа фракции // Изв. АН. Сер. биол. 1993. № 2. С. 209—218.

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

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

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

Рожевиц Р. Ю. Новые злаки, III // Изв. Бот. Сада АН СССР (под ред. В. Л. Комарова). 1932. Т. 30. Вып. 5—6. С. 771—782.

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

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

Агафонов А. В., Ваум В. R. Variation of endosperm proteins in the complex of *Elymus trachycaulus* (Link) Gould ex Shinners // *Triticeae* III (Ed. Jaradat A. A.), Enfield, New Hampshire, Science Publishers. 1998. P. 273—282.

Beckwith A. C., Nielsen H. C., Wall J. S., Huebner F. R. Isolation and characterization of a high-molecular weight protein from wheat gliadin // *Cereal Chem.* 1966. Vol. 43. P. 14—28.

Bennett B. A. Siberian wild rye (*Elymus sibiricus* L., *Poaceae*) in Western North America: native or introduced? // Botanical electronic news. 2006. № 366. <http://ww.ou.edu/cas/botany-micro/ben/>

Bietz J. A., Wall J. S. Wheat gluten subunits: Molecular weights determined by sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis // *Cereal Chem.* 1972. Vol. 49. P. 416—430.

Bietz J. A., Wall J. S. Identity of high molecular weight gliadin and ethanol-soluble glutenin subunits of wheat: relation to gluten structure // *Cereal Chem.* 1980. Vol. 57. P. 415—421.

Bowden W. M., Cody W. J. Recognition of *Elymus sibiricus* L. from Alaska and the District of Mackenzie // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1961. V. 88, № 3. P. 153—155.

Cody W. J. Flora of the Yukon Territory // National Research Council Research Press. 1996. Ottawa. 643 p.

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.

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

Hodgson H. J. A new *Elymus* from Alaska // *Rhodora.* 1956. V. 58. P. 144—148.

Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants North of the tropic of Cancer. 1. Introduction. Taxonomic index to the maps 1 — 996. Koeltz Sci. Books, Königstein. 1986. P. 140—147.

Jackson E. A., Holt L. M., Payne P. I. Characterization of high molecular weight gliadin and low-molecular-weight glutenin subunits of wheat endosperm by two-dimensional electrophoresis and the chromosomal localisation of their controlling genes // *Theor. Appl. Genet.* 1983. Vol. 66. P. 29—37.

Kostina E. V., Agafonov A. V., Salomon B. Electrophoretic properties and variability of endosperm proteins of *Elymus caninus* (L.) L. // *Triticeae* III (Ed. Jaradat A. A.), Enfield, New Hampshire, 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.

Linnaeus C. Species Plantarum. Laurentii Salvii, Holmiae. 1753. P. 83—84. <http://www.botanicus.org/titles.aspx?bibid=b12069590>

Mifflin B. J., Shewry P. R. The biology and biochemistry of sereal seed prolamins // *Proc. Symp. Seed protein improvement in cereals and grain legums.* Int. Atomic Energy Agency, Vienna. 1979. Vol. 1. P. 137—158.

Nielsen H. C., Beckwith A. C., Wall J. S. Effect of disulphide-bond cleavage on wheat gliadin fractions obtained by gel filtration // *Cereal Chem.* 1968. Vol. 45. P. 37—47.

Osborne T. B. The proteins of the wheat kernel. Carnegie Inst. Washington Publ., USA. 1907. 119 p.

Summary

Results of the electrophoretic study of endosperm. The endosperm protein variation was analyzed in five geographically distant populations of *Elymus sibiricus* L. and in selected accessions from Asiatic Russia, Kazakhstan and China. The results showed that the method is most effective for genetic characterization of populations and for detecting markers of interspecific introgression. The high intraspecific variation makes, however, the method less effective for comparing genetic patterns among distant populations. Furthermore, the results also confirmed the high reproducibility of the method by comparing data obtained over nineteen years.

УДК [581.15 + 543.545]:582.542

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

статья поступила 10.09.2007

Белки эндосперма — маркеры межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* (Triticeae: Poaceae) Восточного Саяна

Endosperm proteins as markers of interspecific introgression in compound populations of *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* and *E. «kronokensis»* (Triticeae: Poaceae) in the Eastern Sayan

Аннотация. Приводятся результаты анализа морфологической и электрофоретической изменчивости четырех близкородственных видов *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. «kronokensis»* и некоторых морфологически отклоняющихся форм из однородных и смешанных популяций Восточного Саяна. Методом SDS-электрофореза запасных белков эндосперма выявлена специфичность полипептидных спектров, а также отмечено протекание интрогрессивных процессов между некоторыми таксонами.

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

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

Номенклатура: Пешкова, 1990; Черепанов, 1995.

Введение

По результатам, представленным в предыдущем сообщении (Герус, Агафонов, 2007), было показано, что в пределах Горного Алтая между StH-геномными видами *Elymus komarovii* (Nevski) Tzvel., *E. transbaicalensis* (Nevski) Tzvel. и *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. проходят интрогрессивные процессы. Как следствие, в составе многих смешанных популяций появляются разные по морфологии и численности совокупности (микрораспространения или отдельные особи) отклоняющихся форм, а типичные видовые формы из разных местообитаний в большей или меньшей степени отличаются друг от друга.

В дальнейшем эти данные были подтверждены в эксперименте на примере межвидового гибрида между биотипами *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* также горно-алтайского происхождения (Герус, 2007). Биосистематическое изучение гибридных растений в поколениях с одновременным элек-

трофоретическим контролем выборок показало, что в данной комбинации скрещивания проходила ограниченная рекомбинация генетического материала, а не интрогрессия с обязательным возвратным или нормализующим скрещиванием. Кроме того, нами высказано предположение, что сибирские особи, несущие признаки «гладкие нижние цветковые чешуи (НЦЧ)» и «мелкошиповатые членики колосковой оси (ЧКО)», характерные для *E. kronokensis* (Ком.) Tzvel., представляют собой морфологически отклоняющиеся формы (МОФ) других сибирских видов *Elymus*, таких как *E. transbaicalensis* и *E. sajanensis*. По этой причине обозначение сибирских биотипов, формально относящихся к *E. kronokensis*, ниже будет помещено в кавычки до того момента, пока не доказано или не опровергнуто это предположение.

В течение экспедиционного сезона 2005 г. был собран природный материал *E. komarovii* и *E. sajanensis* из популяций Восточного Саяна, топографически близких к классическим местообитаниям. В соответствии с первоначальными сборами В. Л. Комаро-



Рис. 1. Фрагменты колосьев некоторых образцов трех видов *Elymus* и морфологически отклоняющейся формы (МОФ) из двух смешанных популяций.

ва в 1902 г., для *E. komarovii* это два пункта: 1) долина р. Ока вблизи мест впадения р. Гарган и р. Каштак (ныне р. Улзыта); 2) р. Хорок (ныне р. Урик). Для *E. sajanensis* это Гарганский перевал (Невский, 1934). Там же были собраны образцы, подходящие под диагноз *E. kronokensis*, как его указывают для «Флоры Сибири» (Пешкова, 1990), а также многочисленные образцы *E. transbaicalensis*.

Целью данного исследования является оценка видовой специфичности полипептидных спектров запасных белков эндосперма у *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. «kronokensis»* и некоторых морфологически отклоняющихся форм, произрастающих в смешанных и изолированных популяциях Восточного Саяна. В рамках данной работы сделан акцент на отношения между *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, для которых основным различительным признаком является длина остей нижних цветковых чешуй. Для сравнительного анализа также использованы выборочные биотипы названных видов из Горного Алтая.

Материал и методы

Растительный материал. В работе изучались популяционные выборки и отдельные растения, собранные в пределах восточной части Бурятии. В целом, места сбора материала включали бассейн р. Ока, долины Китойских гольцов и Тункинского хребта. Были выбраны формы, близкие по характеристикам к типовому материалу видов (типичные формы, ТФ), и морфологически отклоняющиеся формы (МОФ), по тем или иным признакам не соответствующие диагнозам. Происхождение материала, включающего также горно-алтайские образцы, приведено в табл. 1.

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, 1992; Kostina et al., 1998). Статистическую обработку полипептидных спектров вели, как описано ранее (Герус, Агафонов, 2006).

Результат и обсуждение

1. Морфологическая изменчивость в популяциях *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* Восточного Саяна

В большинстве обследованных мест совместного произрастания видов особи *E. transbaicalensis* значительно преобладают по численности. Часто этот вид образует более или менее плотные однородные популяции в несколько десятков и даже сотен особей. При этом в них наблюдается изменчивость по ряду признаков, таких как плотность и окраска колоса, опушенность листовых пластин; длина остей НЦЧ варьирует в пределах 1—6 мм длины. Общее число обнаруженных особей *E. komarovii* с длиной остей более 12 мм составило всего 5 экземпляров, собранных в двух смешанных популяциях. Кроме того, в популяциях ZUN, KIT, GAR и ULZ были обнаружены особи с промежуточной длиной остей НЦЧ, равной 7—10 мм. В общей сложности собрано и проанализировано свыше 300 колосьев с разных особей. Фрагменты колосьев некоторых образцов показаны на рис. 1. Сложность выявления особей с промежуточной длиной остей заключается в том, что колосья первой фазы кущения, как правило, большей длины и обладают более длинными остями по сравнению с более поздними. В наиболее затруднительных

Таблица 1. Происхождение образцов *Elymus komarovii*, *E. sajanensis*, *E. kronokensis*, *E. transbaicalensis* и морфологически отклоняющихся форм (МОФ), близких к *E. sajanensis*

Код образца	Местонахождение, автор сбора
<i>E. komarovii</i>	
АКТ-0418	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., ущелье Актру; h 1992 м; N 50° 07'00,3"; E 87°48'16,7" (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 1]
АКУ-0403	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, предгорья Курайского хр., 10 км на север от пос. Чаган-Узун по Чуйскому тракту, лог Куюктанар; h 1776 м, N 50° 09'30", E 88° 18'44", (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 2]
GUK-9103	Респ. Алтай, Усть-Канский р-н, центр. часть Канской котловины, лиственный лес (Н. Ермаков)
АЧН-8920	Респ. Алтай, Онгудайский р-н, 8 км на юг по автотрассе от перевала Чеке-Таман, горная тропа от р. Урсул (А. Агафонов)
GAR-0501	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, правый приток р. Гарган, галечник у моста; h 1610 м; N 52° 05,966'; E 100° 22,950' (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 3]
ULZ-0503; ULZ-0503; ULZ-0510	Респ. Бурятия, Окинский р-н, галечник на р. Улзыта; h 1595 м; N 52° 11'529"; E 100° 20,171' (Д. Герус, А. Агафонов)
<i>E. kronokensis</i>	
KES-9603	Камчатка, Быстринский р-н, окр. степной склон горы сев.-зап. от пос. Эссо, h 700 м; N 55°55,945'; E 158°41,275' (А. Агафонов, В. Salomon)
<i>E. "kronokensis"</i>	
GAR-0507 GAR-0508 GAR-0509 GAR-0512 GAR-0519	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Ока, лесная поляна в 50 м от русла р. Гарган; h 1615 м; N 52° 05,960'; E 100° 22,915' (Д. Герус, А. Агафонов)
ULZ-0501 ULZ-0505 ULZ-0509	Респ. Бурятия, Окинский р-н, дол. р. Улзыта, лиственный лес; h 1595 м; N 52° 11,529"; E 100° 20,108' (Д. Герус, А. Агафонов)
АКУ-0422	[точка 2]
<i>E. sajanensis</i>	
ART-0202	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, галечник на р. Карагай, лев. притока р. Бугузун (И. Артемов)
АКУ-0435	[точка 2]
АКТ-0554	Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., ущелье Актру, песчано-каменистый бер. р. Актру; h 2071 м; N 50° 06'02"; E 87° 47'53" (Д. Герус, А. Агафонов)
GAR-0523 GAR-0525	[точка 3]
SAM-0511	Респ. Бурятия, Окинский р-н, 52 км автотрассы Самарта — Орлик, галечник ручья; h 1928 м; N 51° 56,123'; E 100° 37,170' (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 4]
Морфологически отклоняющиеся формы	
ZUN-0501 ZUN-0502 ZUN-0503	Респ. Бурятия, Окинский р-н, Восточный Саян, предгорья Китайских гольцов; галечник на р. Зун-Холбо; h 1672 м; N 52° 10,092'; E 100° 57,581' (Д. Герус, А. Агафонов) [точка 5]
<i>Elymus transbaicalensis</i>	
АКТ-0408	[точка 1]
АКУ-0406	[точка 2]
GAR-0503; 0504; 0506; 0530; 0531; 0532; 0533	[точка 3]
RUD-0520; RUD-0521; RUD-0522	Респ. Бурятия, Окинский р-н, пос. Самарта, обочина грунтовой дороги; h 1985 м; N 52° 06,237'; E 100° 08,344' (Д. Герус, А. Агафонов)
ZUN-0514; 0516; 0517	[точка 5]
КИТ-0512; КИТ-0513	Респ. Бурятия, Окинский р-н, Восточный Саян, Китайские гольцы; h 1990 м; N 52° 08,083'; E 100° 59,769' (Д. Герус, А. Агафонов)
SAM-0512; 0518; 0519	[точка 4]
WAT-0502; WAT-0504	Респ. Бурятия, граница Тункинского и Окинского р-нов, Тункинский хр., каменистая осыпь у водопада; 1780 м; N 51° 46,983'; E 100° 92,395' (Д. Герус, А. Агафонов)
IRR-0527; IRR-0528; IRR-0529	Респ. Бурятия, Тункинский р-н, дол. р. Иркут 5 км выше пос. Монды, лиственный лес по прав. бер. р. Иркут; h 1345 м; N 51° 41,105'; E 100° 56,650' (Д. Герус, А. Агафонов)

случаях необходимо проводить дополнительный электрофоретический анализ зерновок с колосьев, с целью убедиться, что столь различающиеся по морфологии колосья принадлежат одному растению. К вопросу о происхождении самофертильных особей с промежуточной длиной остей 7—10 мм мы вернемся позже.

При лабораторном анализе в сборах из выше-названных четырех популяций было обнаружено 18 колосьев, несущих совершенно гладкие НЦЧ и мелкошиповатые членики колосковой оси. Как было отмечено выше, именно эти особи должны быть причислены к *E. kronokensis*, но в текущий момент это название для сибирских образцов носит формальный характер. У этой группы особей отме-



Рис. 2. Колосья природных растений некоторых образцов *E. komarovii* и *E. «kronokensis»* из популяции ULZ. Звездочками обозначены образцы, взятые в электрофоретический анализ (см. рис. 3).

чена варибельность по форме колосковых чешуй (КЧ) от укороченных ($k=36L_{\text{КЧ}}/L_{\text{НЦЧ}}=0,5-0,6$) с выраженными мембранами до удлинённых ($k=0,7-0,8$), а также по длине остей НЦЧ от 4 до 9 мм, т.е. часть из них также попадает в категорию промежуточных по длине остей (рис. 2).

Наиболее сложным для идентификации нам представляется *E. sajanensis*. Основная проблема заключается в том, что отдельные особи *E. transbaicalensis*, произрастающие в относительно неблагоприятных условиях высокогорий, приобретают черты, характерные для *E. sajanensis*. В таких условиях колосья укорачиваются, а вместе с ними уменьшается соотношение длин колосковых и цветковых

чешуй (k). В этих случаях биотипы *E. transbaicalensis*, обладающие широкими краевыми мембранами на КЧ, трудно отличить от локальных форм *E. sajanensis*. Выращенные в нормальных для вида условиях, они снова приобретают черты типичных форм *E. transbaicalensis*. Именно поэтому поиск всех признаков биохимической и молекулярной специфичности *E. sajanensis* требует особо тщательного отбора биотипов для сравнительного изучения. Такого рода отдельное исследование нами планируется провести в будущем, поэтому результаты по анализу выборочных биотипов вида следует считать предварительными.

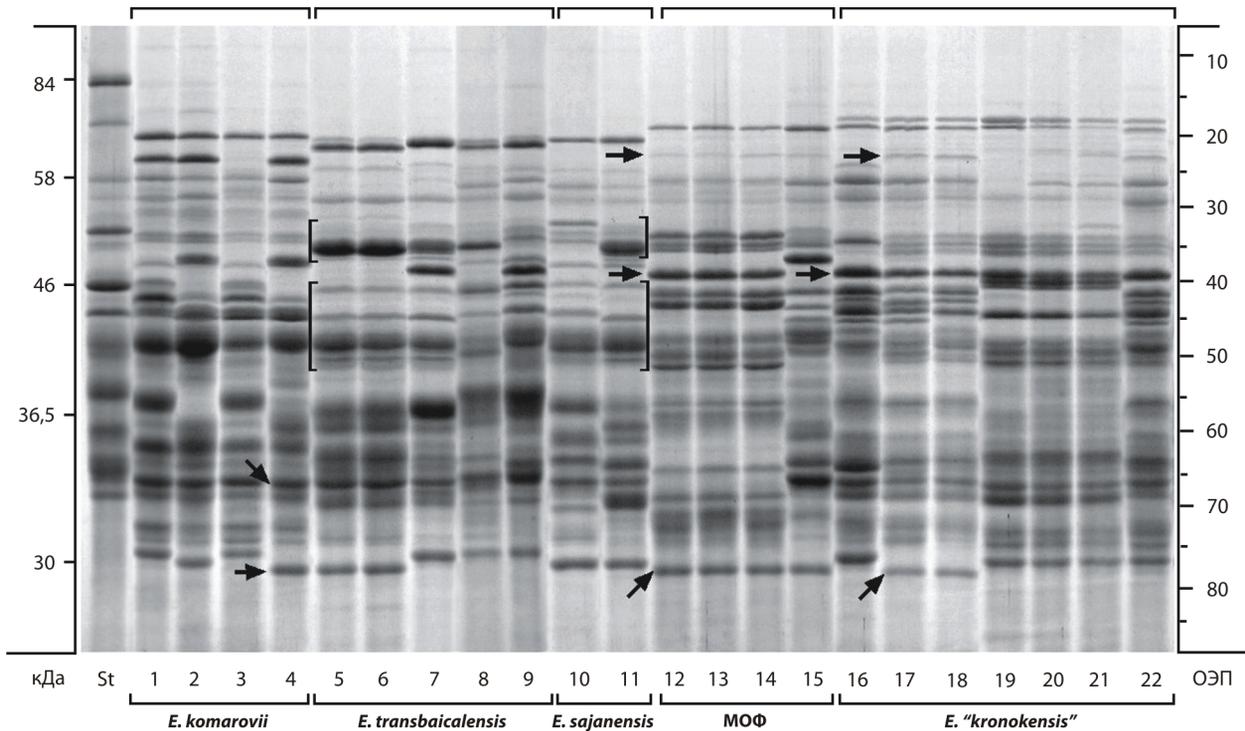


Рис. 3. SDS-электрофореграмма запасных белков эндосперма *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. «kronokensis»* и морфологически отклоняющихся форм (МОФ) из Восточного Саяна. Полипептидные спектры индивидуальных зерновок в варианте +Me. Стрелками и скобками показаны группы компонентов, совпадающие у разных таксонов по величине ОЭП. кДа — ориентировочная шкала молекулярных масс; ОЭП — шкала относительной электрофоретической подвижности. St — эталонный спектр линии *E. sibiricus* ALT-8401.

Таким образом, выраженная дискретность ряда признаков у изучаемых видов (высота растений, окраска и форма колоса, длина остей НЦЧ, соотношение длин колосковых и цветковых чешуй, выраженность мембран КЧ, и т.д.) при совместном произрастании растений позволяет предположить близкую родственность таксонов и возможное протекание гибридизации. В этом случае последствия генетической рекомбинации и интрогрессии может быть зафиксировано с помощью чувствительных маркеров, какими являются запасные белки эндосперма.

2. Электрофоретическая изменчивость по запасным белкам эндосперма.

В сравнительный электрофоретический анализ были взяты образцы *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. «kronokensis»* из трех популяций, произрастающих в Восточном Саяне (рис. 3). Результаты показали, что каждый таксон, включая МОФ, обладал достаточно специфичным типом спектра. Характерные различия были особенно заметны на уровне ОЭП, соответствующем расположению субъединиц глютелина 18–23 ед. ОЭП.

Так, у всех образцов *E. komarovii* присутствовала субъединица глютелина на уровне 19 ед. ОЭП, у трех из них был обнаружен ярко выраженный по-

липептид 22 ед. ОЭП, который по результатам опыта в режиме –Me также отнесен к субъединицам глютелина. Специфичность (уникальность) спектров *E. komarovii* проявилась практически по всем компонентам. Совпадение по наиболее быстромигрирующему белку 78 ед. ОЭП отмечено у *E. komarovii* GAR-0501, двух образцов *E. transbaicalensis* и четырех МОФ. Кроме того, возможно, не случайно совпадение более медленного полипептида у GAR-0501 и тех же двух растений *E. transbaicalensis* из популяции GAR.

У образцов *E. transbaicalensis* субъединицы глютелина располагались на уровне 20 ед. ОЭП. Наиболее близкие, но не тождественные по ОЭП субъединицы найдены у двух растений, причисленных к *E. sajanensis*. Однако между собой образцы последнего заметно различались, хотя и имели не менее семи общих компонентов спектра. С одним из двух образцов *E. sajanensis* (GAR-0523, трек 11) биотипы *E. transbaicalensis* имели много общих компонентов (отмечены скобками). Это может являться следствием отмеченной выше модификационной изменчивости особей, относящихся к *E. transbaicalensis*, либо говорит о близком родстве изученных популяций двух видов.

У всех проанализированных образцов *E. «kronokensis»* наблюдалось сходство по двум субъединицам

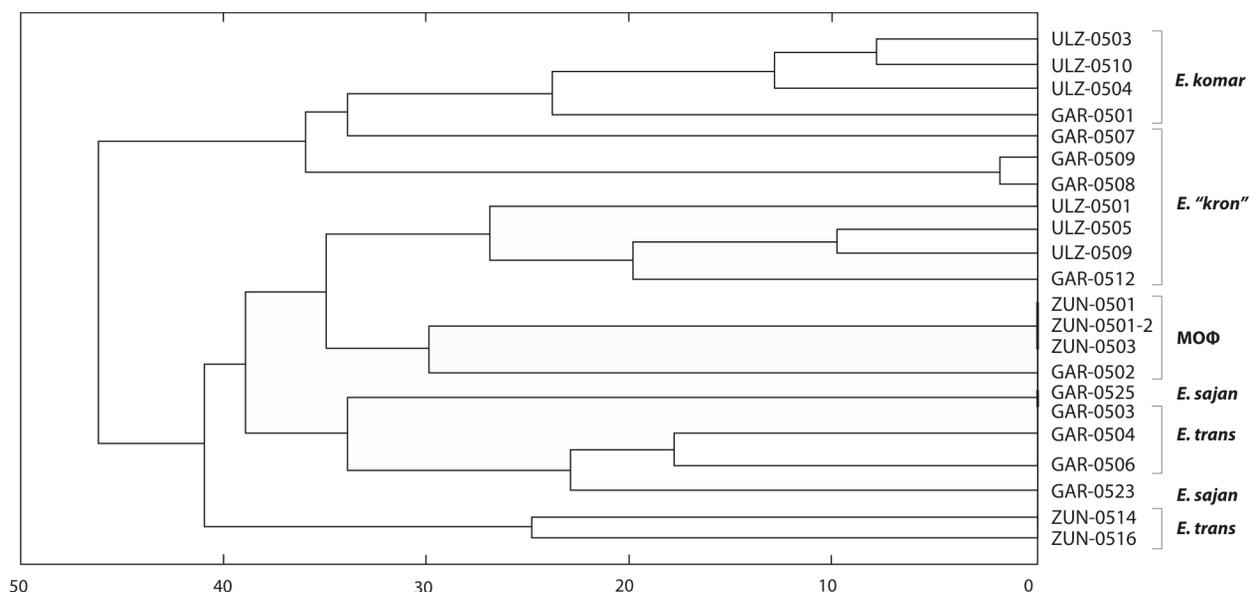


Рис. 4. Дендрограмма, построенная по методу «полной связи» на основе SDS-электрофореграммы белков эндосперма индивидуальных зерновок видов *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. «kronokensis»* и МОФ (см. рис. 3). Шкала показывает уровень различий.

глютелина 18–20 ед., а также по группе компонентов на уровне 34–36 ед. ОЭП. Несколько меньшее, но отчетливое сходство между образцами наблюдалось и в других зонах ОЭП. Более примечательным было нахождение ряда общих по ОЭП полипептидов между *E. «kronokensis»* и МОФ, близких к *E. sajanensis* (указаны стрелками). Это явление не видится парадоксальным, так как колосья именно этих таксонов наиболее схожи между собой по морфологии колосковых чешуй (укороченные, $k = 0,5–0,6$) с широкими краевыми мембранами, длине остей НЦЧ (до 9 мм), а также ярко выраженной антоциановой окраской колосьев. Отличие заключалось главным образом в шиповатости НЦЧ у растений данной группы МОФ, что и сближает их с *E. sajanensis*. Следует напомнить, что здесь идет речь о самофертильных особях с нормальной семенной репродукцией. Однако, в популяции GAR нами было обнаружено совершенно стерильное растение с закрытыми пыльниками и с промежуточными признаками. Оно было идентифицировано нами как гибрид между достаточно отдаленными таксонами, одним из которых, вероятнее всего, был *E. komarovii*. К сожалению, у гербарных гибридных образцов точная идентификация родительских видов не всегда возможна.

Таким образом, в трех исследованных популяциях в пределах Восточного Саяна у четырех видов и одной идентифицированной МОФ были обнаружены общие компоненты запасных белков эндосперма, особенно при совместном произрастании. Это может служить косвенным свидетельством, что между этими видами протекают интрогрессивные процессы.

Для выявления количественных различий между этими видами на основе матрицы этого опыта был

проведен кластерный анализ. На дендрограмме, построенной по методу полной связи, в основном каждый вид образовывал отдельный кластер (рис. 4). Только образцы *E. «kronokensis»* вошли в два разных основных кластера с уровнем различий между ними на уровне 46 ед. При этом два образца из популяции GAR попали в кластер с *E. komarovii*, а образцы из популяции ULZ и один с р. Гарган (GAR-0512) образовывали другой кластер. Все МОФ из долины р. Зун-Холбо (ZUN) кластеризовались отдельно, а оба образца *E. sajanensis* попали в общий кластер *E. transbaicalensis* из той же популяции GAR. Образцы этого вида из популяции ZUN были расположены достаточно далеко с уровнем различий 41 ед. Однако следует отметить, что в данном методе кластеризации мера сходства между объектами и, соответственно, включение образца в кластер не может быть меньше некоторого порогового значения.

Кластеризация по методу Уорда показала уровень различий между двумя главными кластерами на уровне 98 ед. (рис. 5). Несколько другое расположение показали МОФ, одна из них (ZUN-0502) расположилась вместе с двумя образцами *E. transbaicalensis* из той же популяции. В остальном распределение образцов по кластерам не показало значительных отличий по сравнению с предыдущим методом.

Несмотря на то, что на дендрограммах несколько ближе к *E. komarovii* расположены образцы *E. «kronokensis»*, наиболее морфологически сходным с *E. komarovii* является полиморфный вид *E. transbaicalensis*. Был поставлен отдельный опыт с целью обнаружения общих компонентов у видов с привлечением случайной выборки двадцати образцов

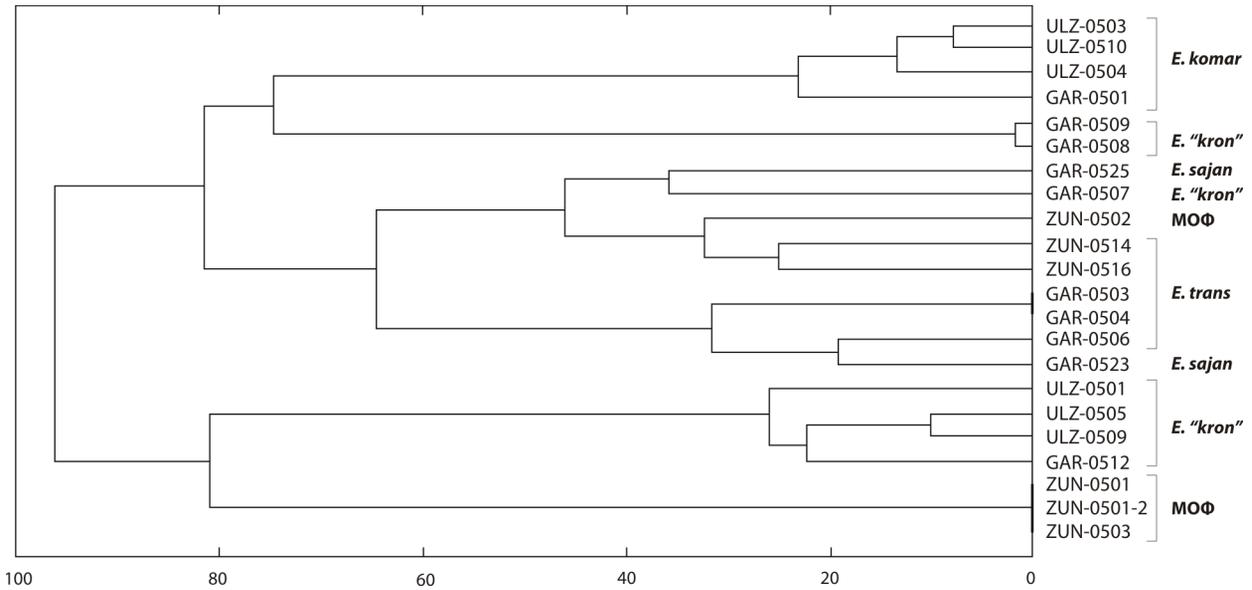


Рис. 5. Дендрограмма, построенная по методу Уорда на основе SDS-электрофореграммы белков эндосперма индивидуальных зерновок разных таксонов (см. рис. 3).

E. transbaicalensis из семи популяций Восточного Саяна (рис. 6).

Анализ спектров показал, что выборка *E. transbaicalensis* обладала достаточно высоким уровнем полиморфизма. В ней отмечена изменчивость как по субъединицам глютелина в области 20—22 ед. ОЭП, так и по компонентам в других зонах элект-

рофоретической подвижности. Сходство и совпадение по компонентам спектра в основном можно обнаружить у близко расположенных или внутри одноименных популяций. Но при этом отчетливых компонентов, общих для образцов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis*, обнаружить не удалось, за исключением быстро мигрирующего 75 ед. у ULZ-0503

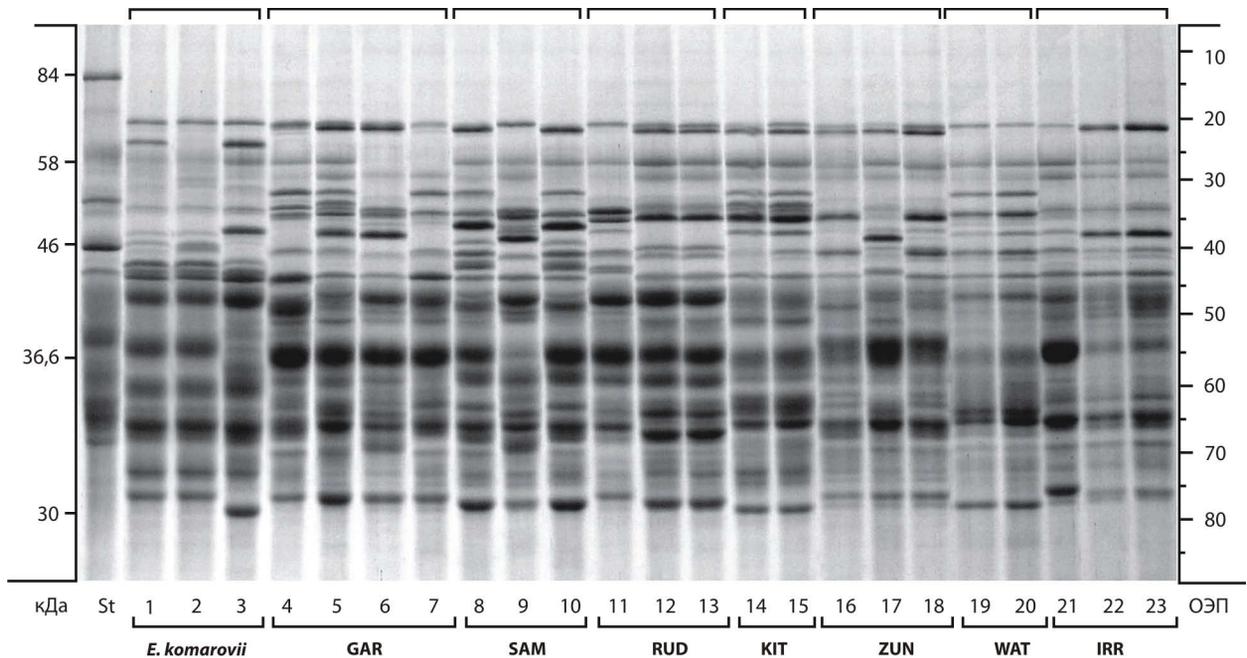


Рис. 6. SDS-электрофореграмма белков эндосперма образцов *E. komarovii* и *E. transbaicalensis* из разных популяций Восточного Саяна. Полипептидные спектры индивидуальных зерновок в варианте +Me. *E. komarovii*: 1. ULZ-0503; 2. ULZ-0510; 3. GAR-0501; *E. transbaicalensis*: 4. GAR-0530; 5. GAR-0531; 6. GAR-0532; 7. GAR-0533; 8. SAM-0512; 9. SAM-0518; 10. SAM-0519; 11. RUD-0520; 12. RUD-0521; 13. RUD-0522; 14. KIT-0512; 15. KIT-0513; 16. ZUN-0514; 17. ZUN-0516; 18. ZUN-0517; 19. WAT-0502; 20. WAT-0504; 21. IRR-0527; 22. IRR-0528; 23. IRR-0529.

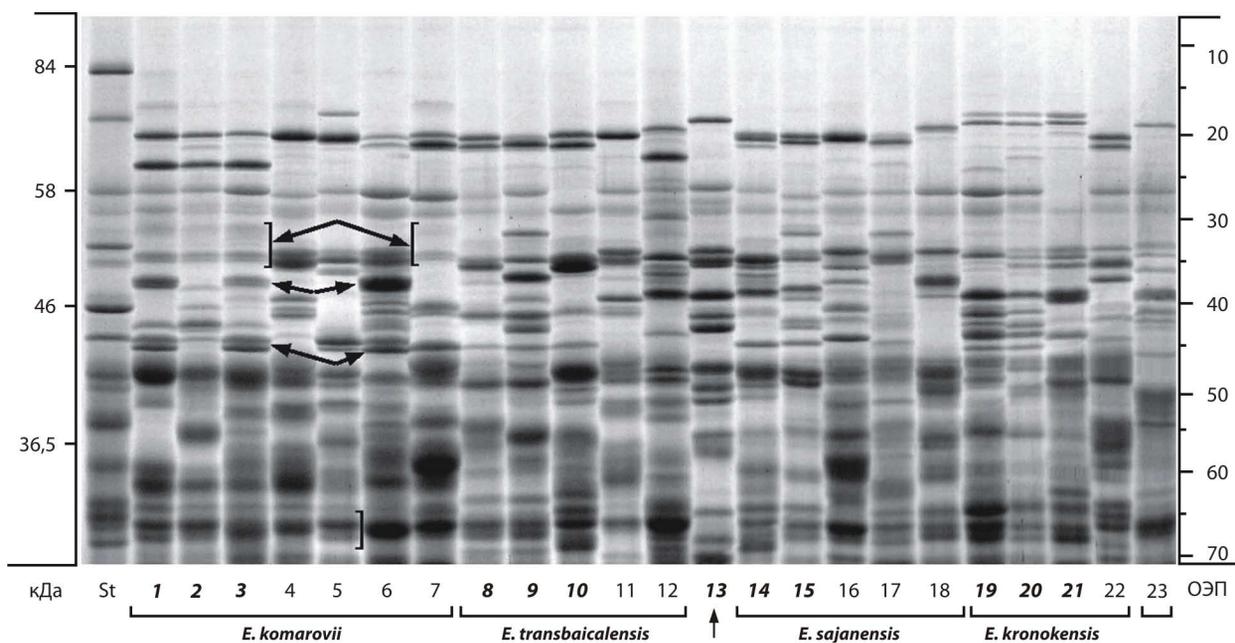


Рис. 7. SDS-электрофореграмма белков эндосперма выборочных образцов *E. komarovii*, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis* и *E. kronokensis* из Восточного Саяна (номера выделены жирным курсивом), Горного Алтая (обычный шрифт) и Камчатки (**23**). Полипептидные спектры индивидуальных зерновок в варианте +Me. Стрелками и скобками показаны компоненты, совпадающие у *E. komarovii* из разных регионов.
E. komarovii: **1.** ULZ-0504; **2.** ULZ-0503; **3.** GAR-0501; **4.** AKU-0403; **5.** AKT-0418; **6.** GUK-9103; **7.** ACH-8920; *E. transbaicalensis*: **8.** ZUN-0514; **9.** SAM-0510; **10.** GAR-0504; **11.** AKU-0406; **12.** AKT-0408; **МОФ**, близкая к *E. sajanensis*: **13.** ZUN-0501; *E. sajanensis*: **14.** SAM-0511; **15.** GAR-0523; **16.** AKU-0435; **17.** AKT-0554; **18.** ART-0202; *E. kronokensis*: **19.** ULZ-0501; **20.** ULZ-0505; **21.** GAR-0508; **22.** AKU-0422; **23.** KES-9603.

и ULZ-0510, который в этом опыте показал сходство с аналогичным у образцов *E. transbaicalensis* из популяции GAR. Эти результаты несколько отличаются от данных по горно-алтайским популяциям видов, где интрогрессивные формы выявлялись гораздо чаще (Герус, Агафонов, 2007). Возможно, это связано именно с тем фактом, что в Восточном Саяне, откуда был описан *E. komarovii*, этот вид существует в виде ограниченного числа маргинальных популяций. По меньшей мере, это не противоречит карте ареала вида, приведенной во «Флоре Сибири» (Пешкова, 1990).

Нами была предпринята попытка охарактеризовать специфичность полипептидных спектров в более широких географических пределах. Ставилась задача выяснить, обладают ли большим сходством одноименные виды из разных регионов или разные виды, произрастающие в пределах общих популяций. Для оценки межвидовой дифференциации изучаемых четырех видов в электрофоретический опыт были взяты выборочные образцы из Восточного Саяна, Горного Алтая, а так же один образец *E. kronokensis* KES-9603 с п-ова Камчатка, т. е. из пункта, наиболее близкого к классическому местообитанию вида (рис. 7).

На фоне значительного полиморфизма полипептидных спектров, позволяющего с высокой разрешающей способностью изучать структуру отдельно взятых популяций, было обнаружено несомненное

сходство между выборочными образцами *E. komarovii* из разных регионов. Это сходство проявилось в наличии не просто близких по ОЭП компонентов (что не означает их генетической идентичности), а идентичных групп компонентов (отмечены стрелками). При наличии высокого полиморфизма (множественного аллелизма), в основе которого лежит эволюционная подвижность белков запасного ряда и, соответственно, контролирующих их генетических систем, идентичные группы указывают на наличие не только гомологичных участков хромосом, но и идентичных аллелей. Этот феномен, на наш взгляд, очень значим в оценке филогенетического родства географических рас или таксонов. С учетом данных о распределении популяций этого вида в природных условиях, можно сделать вывод о несомненном существовании этого хорошо различимого и обособленного вида в пределах широкого ареала в Западной и Средней Сибири. Однако более многочисленные популяции вида и, вероятно, центр его происхождения и генетического разнообразия приходится на территории Алтайской горной страны, включая российскую, казахстанскую и китайскую административные части.

Относительно каждого из трех других видов, охарактеризованных в данном опыте двумя регионами Сибири, сколько-нибудь отчетливого совпадения по компонентам спектров отмечено не было. Это означает, что эти виды значительно пространственно дифферен-

цированы не только в варьировании по сопутствующим морфологическим признакам, но и генетически. Отдельного внимания заслуживает камчатский образец *E. kronokensis*, который значительно отличался от образцов *E. «kronokensis»* из Горного Алтая и Восточного Саяна. Как было показано выше, существование этого вида в Западной и Средней Сибири требует подтверждения на основе сравнительного биосистематического изучения живого материала из разных географических точек. Весьма ценным представляется получение данных о половой совместимости разных биотипов. При этом наиболее информативной является динамика семенной фертильности гибридов в поколениях, а не просто факт их образования (Агафонов, 2007). Такой же подход необходим для внесения ясности относительно внутренней организации *E. sajanensis*. Этот вид обладает высокой морфологической изменчивостью даже в пределах близко расположенных хребтов Горного Алтая. Поэтому в настоящее время совершенно неясно, какая же совокупность особей может быть безусловно отнесена к этому виду.

С другой стороны, анализ полученных спектров убедительно свидетельствует о протекании интрогрессивных процессов между разными таксонами. Нами было обнаружено больше общих компонентов у разных видов, которые произрастали вместе, чем внутри одного вида, но из разных популяций. В результате межвидовой интрогрессии, а иногда и одноступенчатой рекомбинации, в определенной мере «плывут» многие морфологические признаки, в том числе диагностические: плотность колоса, относительная длина и выраженность мембран колосковых чешуй, длина остей НЦЧ, шиповатость НЦЧ и ЧКО. Причины и следствия этих процессов и явлений можно также объяснить, исходя из принципа рекомбинационных и интрогрессивных генпулов (Агафонов, 1997; 2003; Agafonov, 1994; Agafonov, Salomon, 2002).

Благодарности

Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ, грант № 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 // Мат-лы XI съезда РБО (18—22 августа 2003 г., Новосибирск—Барнаул). Барнаул: Изд-во Азбука. 2003. Т. 1. С. 231—233.

Агафонов А. В. Дифференциация рода *Elymus* L. (*Triticeae: Poaceae*) в Азиатской части России с позиций таксономической генетики // Сиб. ботан. вестник: электронный журн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 5—15. <http://www.journal.csbg.ru>

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

Герус Д. Е. Моделирование и регистрация в эксперименте рекомбинационных процессов между *Elymus komarovii* и *E. transbaicalensis* // Перспективы развития и проблемы современной ботаники (Матлы I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске, 17—21 октября 2007 г.). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. С. 310—314.

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

Герус Д. Е., Агафонов А. В. Свидетельства межвидовой интрогрессии в смешанных популяциях *Elymus komarovii*, *E. transbaicalensis* (*Triticeae: Poaceae*) и некоторых морфологически близких видов Горного Алтая // Сиб. ботан. вестник: электронный журн. 2007. Т. 2, вып. 1. С. 17—25. <http://www.journal.csbg.ru>

Невский С. А. Колено XIV. Ячменевые — *Hordeae* Benth. // Флора СССР. Л.: Наука. 1934. Т. 2. С. 590—728.

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

Agafonov A. V. The principle of recombination gene pools (RGP) and introgression gene pools (IGP) in the biosystematic treatment of *Elymus* species // Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. (Logan, Utah, USA). 1994. P. 254—260.

Agafonov A. V., Salomon B. Genepools among SH genome *Elymus* species in boreal Eurasia // *Triticeae* IV (Ed. Hernández P. et al.). Consejería de Agricultura y Pesca, Sevilla, Spain. 2002. P. 37—41.

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. Jara-dat), Enfield, New Hampshire, 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.

Summary

Results of the analyses of morphological and electrophoretic variation in four closely related species *Elymus*

komarovii, *E. transbaicalensis*, *E. sajanensis*, *E. «krono-
kensis»* and series of morphologically deviating forms
grown in compound and homogeneous populations
of Eastern Sayan are presented. Specificity of polypep-

tide patterns and actions of introgression between some
taxa have been revealed by the SDS-electrophoresis of
storage endosperm proteins.

УДК 577.127.4:582.948.25

Ю. В. Шинкаренко
Yu. V. ShinkarenkoЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотолинская, 101
E-mail: syjil@csbg.nsc.ru

статья поступила 20.09.2007

Применение данных о составе фенольных соединений в таксономии рода *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.)

Application of data on composition of phenolic compounds in taxonomy of the genus *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.)

Аннотация. Изучен состав флавоноидов и фенолкарбоновых кислот растений 14 видов рода *Myosotis* и 1 вида рода *Strophostoma* — *S. sparsiflorum*. Показана возможность применения сведений о составе фенольных соединений в таксономии рода *Myosotis* (*Boraginaceae*). Состав флавоноидов изученных видов различается незначительно. Состав фенолкарбоновых кислот более вариабелен и является таксономическим маркером секционного и подсекционного ранга для этого рода. Состав фенольных соединений *Strophostoma sparsiflorum* существенно не отличается от видов рода *Myosotis*.

Ключевые слова: флавоноиды, фенолкарбоновые кислоты, хемотаксономия, *Boraginaceae*, *Myosotis*.

Key words: flavonoids, phenolcarboxylic acid, chemotaxonomy, *Boraginaceae*, *Myosotis*.

Номенклатура: Черепанов, 1995; Никифорова, 2002.

Введение.

Виды рода *Myosotis* характеризуются полиморфизмом и широтой ареала, что осложняет систематику данного рода. Род *Strophostoma* занимает неясное систематическое положение, он был выделен Н. С. Турчаниновым из рода *Myosotis*. Одни авторы включают его в состав рода *Myosotis* (Попов, 1953), а другие считают самостоятельным родом (Никифорова, 1997).

Сведения о химическом составе вносят в систематику растений дополнительные материалы о сходстве и различии таксонов, способствуя формированию естественной системы. Часто для этих целей используют данные о составе флавоноидов (Harborne, 1977; Пименов, Борисова, 1987; Высочина, 2004). Ранее были изучены флавоноиды шести видов рода *Myosotis*: *M. alpestris*, *M. arvensis*, *M. amoena*, *M. propinqua*, *M. suaveolens*, *M. sylvatica*, *M. palustris*; обнаруженные вещества являются гликозидами кверцетина, реже — изорамнетина и кемпферола (Бандюкова и др., 1970; Бандюкова, Аванесов, 1971; Минаева, 1978).

Сравнение видов с точки зрения хроматографического сходства без идентификации представленных на хроматограммах веществ осуществляют с помощью метода полигональных диаграмм.

Целью нашей работы является изучение возможности применения данных о составе фенольных соединений — флавоноидов и фенолкарбоновых кислот — в таксономии рода *Myosotis*.

Материал и методы

Рассмотрен состав флавоноидов и фенолкарбоновых кислот 14 видов рода *Myosotis* и одного вида родственного рода *Strophostoma* — *S. sparsiflorum*. Большинство образцов было собрано на территории Сибири: в Новосибирской, Иркутской, Кемеровской, Читинской областях, Бурятии, Красноярском крае, Алтайском крае, Хакасии, Республике Тыва и Республике Горный Алтай. Кроме того, исследовали растения видов *M. sylvatica* из Молдовы, *M. sachalinensis* с о-ва Сахалин, *M. decumbens* из Мурманской и *M. porovii* из Московской области. Всего изучено 55 образцов.

Состав флавоноидов и фенолкарбоновых кислот исследовали методами двумерной хроматографии на бумаге. На бумагу FN 15 наносили 0,1 мл экстракта и хроматографировали в двух направлениях: (1) изопропиловый спирт — муравьиная кислота — вода (2:5:5); (2) н-бутанол — уксусная кислота — вода (40:12:28) (БУВ). Полученные хроматограммы просматривали в ультрафиолетовом све-

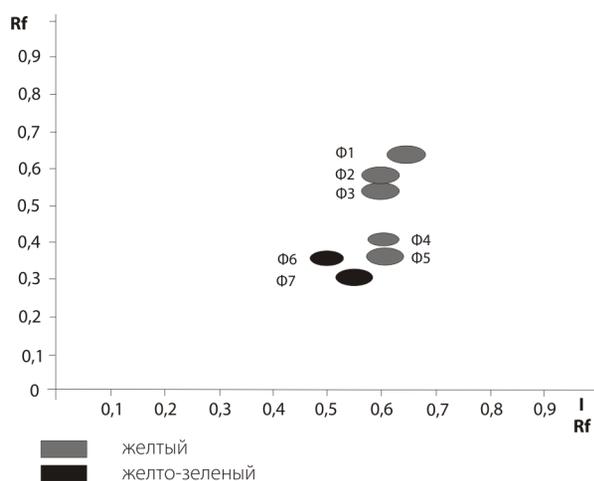


Рис. 1. Схема расположения флавоноловых гликозидов на хроматограммах экстрактов листьев исследованных видов *Myosotis* L. Rf_1 в системе изопропиловый спирт – муравьиная кислота – вода (2:5:5); Rf_2 в системе н-бутанол – уксусная кислота – вода (40:12:28).

те до и после проявления над парами аммиака, 5 % спиртовым раствором $AlCl_3$ и насыщенным раствором $Pb(CH_3COO)_2$ (Высочина, 1998).

Для получения сведений о сходстве и различии таксонов применяли парные коэффициенты сходства (ПС): подсчитывали общее число соединений, присутствующих в двух видах, а также число соединений, являющихся общими для обоих видов. Полученное по формуле значение, выраженное в %, является парным коэффициентом сходства (ПС) для видов А и В.

Когда группа видов (более 10) сравнивается с помощью ПС, это нагляднее всего иллюстрируется с помощью полигональных диаграмм (Hutchinson,

1936). ПС выражается от 0 до 100 % вдоль соответствующих радиусов. Значение ПС для вида по отношению к самому себе равно 100 %. Каждая полигональная диаграмма отражает количественное отношение каждого вида ко всем другим. Для интерпретации результатов имеет значение площадь фигуры, её конфигурация, а также величины отдельных ПС (Ellison et al., 1962).

Результаты и обсуждение.

В растениях видов рода *Myosotis* обнаружено 7 компонентов флавоноидной природы (рис. 1). Полученные хроматограммы характеризуются значительным сходством. На основании окраски пятен флавоноидов до и после проявления, нами установлено, что обнаруженные компоненты являются гликозидами флавонолов — кверцетина и кемпферола.

Во всех исследованных образцах доминирующим компонентом является Ф3. Гликозиды Ф1, Ф3 и Ф4 присутствуют во всех образцах. Только у *Myosotis decumbens* не найден компонент Ф2 (табл. 1). Наличие компонента Ф5 характерно для видов: *M. caespitosa*, *M. krylovii*, *M. sylvatica*, *M. arvensis*, *M. austrobaicalensis*, *M. decumbens*, *M. asiatica*.

На хроматограммах большинства образцов видов секции *Sylvaticae* — *M. sylvatica*, *M. sachalinensis*, *M. krylovii*, *M. decumbens* и *M. arvensis*, за исключением *M. austrobaicalensis* и *M. sajanensis*, присутствовал компонент Ф6.

Из секции *Alpestres* изучены следующие виды: *M. imitata*, *M. baicalensis*, *M. popovii*, *M. asiatica*, *M. austrosibirica*. В них присутствует по 6 флавоноидных веществ. Только для *M. asiatica* не обнаружен гликозид Ф7.

Таблица 1. Флавоноловые гликозиды видов рода *Myosotis* и *Strophostoma sparsiflorum*.

№ пп	Вид	Ф1	Ф2	Ф3	Ф4	Ф5	Ф6	Ф7
1	<i>Myosotis palustris</i>	+	+	+	+	0	+	0
2	<i>M. caespitosa</i>	+	+	+	+	+	+	0
3	<i>M. krylovii</i>	+	+	+	+	+	0	0
4	<i>M. sylvaticae</i>	+	+	+	+	+	0	+
5	<i>M. sachalinensis</i>	+	+	+	+	0	0	0
6	<i>M. arvensis</i>	+	+	+	+	+	0	0
7	<i>M. austrobaicalensis</i>	+	+	+	+	+	+	0
8	<i>M. sajanensis</i>	+	+	+	+	0	+	0
9	<i>M. decumbens</i>	+	0	+	+	+	0	0
10	<i>M. asiatica</i>	+	+	+	+	+	+	0
11	<i>M. austrosibirica</i>	+	+	+	+	0	+	+
12	<i>M. imitata</i>	+	+	+	+	0	+	+
13	<i>M. popovii</i>	+	+	+	+	0	+	+
14	<i>M. baicalensis</i>	+	+	+	+	0	+	+
15	<i>Strophostoma sparsiflorum</i>	+	+	+	+	0	+	0

Примечание. + — наличие компонента, 0 — отсутствие компонента.

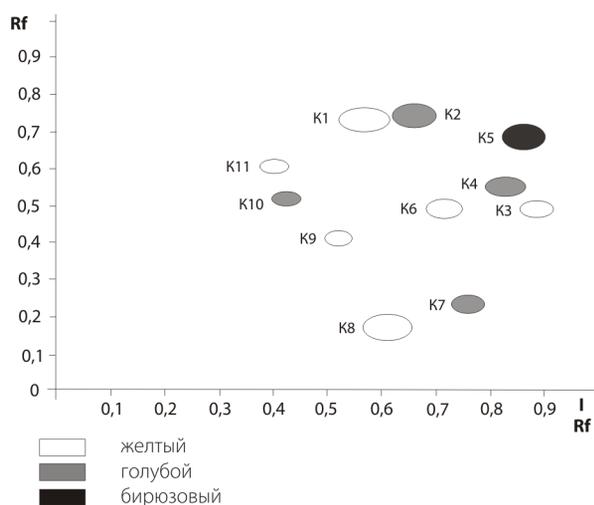


Рис. 2. Схема расположения фенолкарбоновых кислот на хроматограммах экстрактов листьев видов *Myosotis* L. Rf₁ в системе изопропиловый спирт – муравьиная кислота – вода (2:5:5); Rf₂ в системе н-бутанол – уксусная кислота – вода (40:12:28).

Из секции *Myosotis* исследовали *M. palustris* и *M. caespitosa*. Их флавоноидный состав более сходен с видами других секций, чем между собой.

Данные о составе флавоноидов свидетельствуют о близости изученных видов по этому признаку и подтверждают точку зрения О. Д. Никифоровой (2003) о сравнительно недавней дифференциации рода *Myosotis*.

На хроматограммах, помимо флавоноловых компонентов, обнаружены соединения, которые в ультрафиолетовом свете имеют фиолетовую или голубую флуоресценцию. В представителях семейства *Boraginaceae* ранее были обнаружены кофейная, хлорогеновая и изохлорогеновая кислоты и их

производные. Отмечают различия в качественном составе и содержании полифенольных кислот для различных родов и видов (Старченко, 1985). На основании окраски этих компонентов до и после проявления 10% спиртовым раствором КОН и над парами NH₃ их определили как фенолкарбоновые кислоты.

В исследованных образцах насчитывается 11 компонентов фенолкарбоновых кислот (рис. 2). Наибольшие значения Rf в обеих системах имеют K1 и K2 с фиолетовым и голубым свечением. Компонент K3 имеет фиолетовую окраску, но его Rf в системе 2 меньше, над ним располагается K4, под ним — K6. Кислота K5 имеет бирюзовую окраску. Малой подвижностью в системе БУВ характеризуются K7 и K8, различающиеся по цвету: K7 обладает голубым свечением, а K8 — фиолетовым. В системе изопропиловый спирт : муравьиная кислота : вода (2:5:5) низко располагаются фиолетовые K9 и K11, различающиеся как между собой, так и с синей K10 по значению Rf в системе БУВ (40:12:28).

Некоторые из обнаруженных компонентов — K1, K2, K8 — встречаются во многих образцах; но есть и менее распространенные вещества, например, K7 и K10 (табл. 2). Больше всего компонентов фенолкарбоновых кислот обнаружено в образце *M. sylvatica*. В нем отмечены все кислоты, характерные для исследованных видов, за исключением K10. Доминирующим компонентом является K5, он намного превосходит по интенсивности свечения остальные.

Компоненты K1 и K2 обнаружены во всех исследованных видах рода *Myosotis*. Возможно, они являются таксономическими признаками на уровне рода или более высокого ранга. Распределение компонентов K3 — K11 подчиняется определенным закономерностям. Виды секции *Sylvaticae*, за исключением

Таблица 2. Фенолкарбоновые кислоты видов рода *Myosotis* и *Strophostoma sparsiflorum*.

№ пп	Вид	K1	K2	K3	K4	K5	K6	K7	K8	K9	K10	K11
1	<i>Myosotis palustris</i>	+	+	0	+	0	+	0	+	0	0	0
2	<i>M. caespitosa</i>	+	+	0	+	0	+	0	0	+	0	0
3	<i>M. krylovii</i>	+	+	+	+	+	+	0	+	0	0	0
4	<i>M. sylvatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	+
5	<i>M. sachalinensis</i>	+	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0
6	<i>M. arvensis</i>	+	+	0	+	0	+	+	0	0	0	0
7	<i>M. austrobaicalensis</i>	+	+	+	+	0	+	0	+	0	0	0
8	<i>M. sajanensis</i>	+	+	+	0	+	0	0	+	0	0	+
9	<i>M. decumbens</i>	+	+	0	+	+	+	+	+	0	+	+
10	<i>M. asiatica</i>	+	+	+	0	0	0	0	+	0	0	0
11	<i>M. austrosibirica</i>	+	+	+	0	0	+	0	+	0	0	0
12	<i>M. imitata</i>	+	+	+	+	+	+	0	+	0	+	+
13	<i>M. popovii</i>	+	+	0	+	+	0	0	+	+	0	0
14	<i>M. baicalensis</i>	+	+	+	0	+	0	0	+	+	0	0
15	<i>Strophostoma sparsiflorum</i>	+	+	0	+	+	+	0	0	+	0	0

Примечание. + — наличие компонента, 0 — отсутствие компонента.

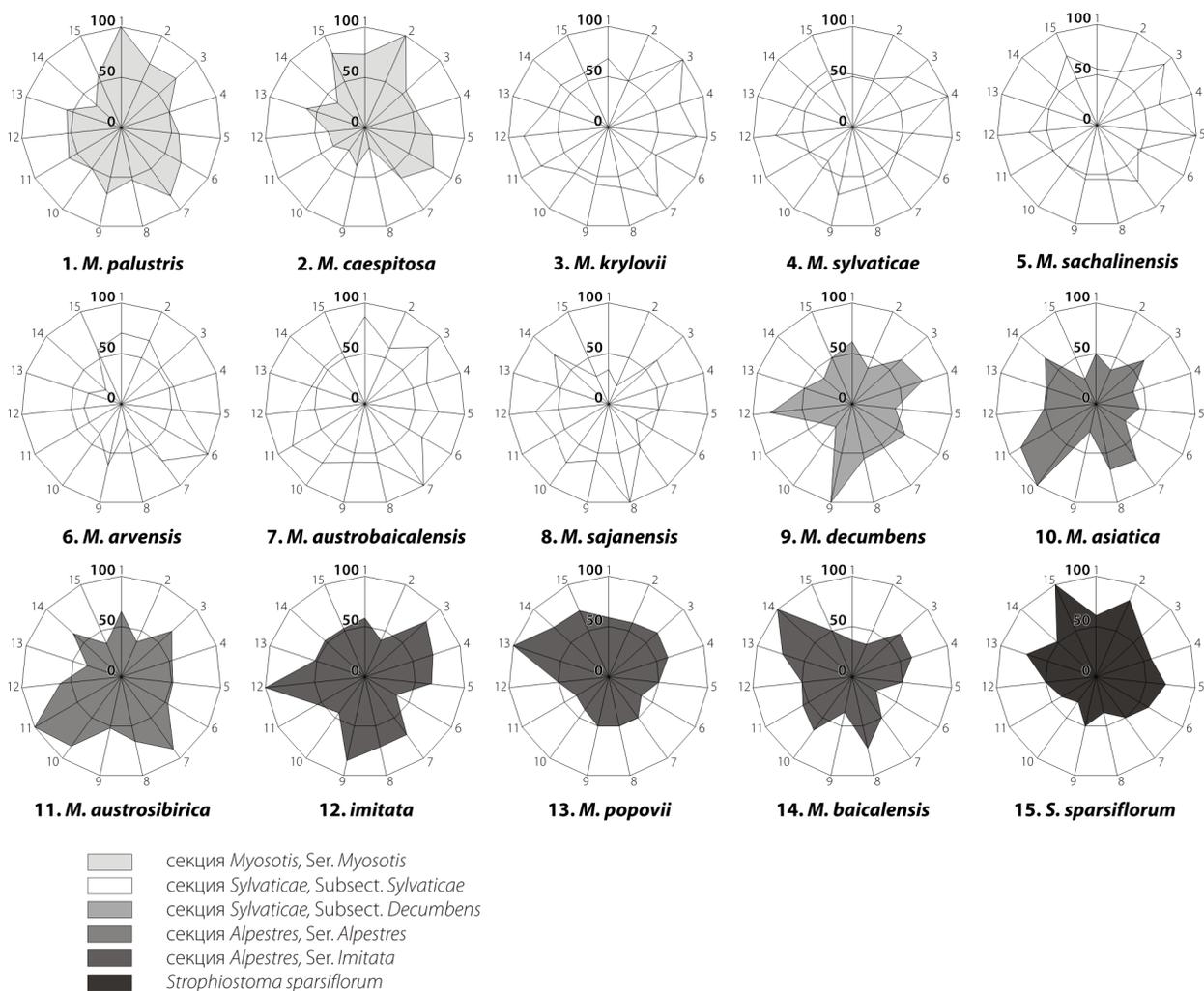


Рис. 3. Полигональные фигуры профилей фенолкарбоновых кислот экстрактов листьев видов рода *Myosotis* и *Strophostoma sparsiflorum*.

Myosotis sajanensis, характеризует наличие К4 и К6. Только для двух видов этой секции — *M. arvensis* и *M. decumbens* — не обнаружена К3. Из всех исследованных видов рода компонент К7 встречается только в трех представителях данной секции *M. arvensis*, *M. decumbens* и *M. sylvatica* (Шинкаренко, Высочина, 006). Также обнаружены компоненты, редко встречающиеся в представителях рода: К10 в растениях *M. decumbens* и К11 в *M. sajanensis* и *M. sylvatica*.

Помимо видов секции *Sylvatica* наличие К10 и К11 характерно для *Myosotis imitata* из секции *Alpestris*. Во всех видах секции *Alpestris* присутствует К8. Изученные виды данной секции принадлежат к сериям *Alpestris* и *Imitatae*, отличающимся друг от друга присутствием компонента К5 в видах серии *Imitatae*.

При использовании метода полигональных фигур помимо коэффициентов сходства можно учитывать форму диаграммы вида, определяющую его отношение к другим видам и секциям. Так, виды секции *Myosotis* — *M. palustris* и *M. caespitosa* — обнару-

живают сходство в конфигурации диаграмм только между собой, однако значение их ПС невелико — 67% (рис. 3).

Наиболее похожи диаграммы видов подсекции *Sylvatica* секции *Sylvatica* — *M. krylovii*, *M. austrobaicalensis* и *M. sachalinensis*. Диаграмма *M. sylvatica* отличается от вышеперечисленных видов, однако более сходна с ними, чем с представителями других секций. *M. krylovii* и *M. austrobaicalensis* — близкородственные виды со сходной морфологией и экологическими параметрами, однако они имеют достаточно большой разрыв в ареалах. *M. sylvatica* и *M. sachalinensis* сходны с двумя вышеперечисленными видами и также характеризуются обособленностью ареалов. На основании полученных нами данных установлено, что эти виды, в особенности *M. krylovii* и *M. austrobaicalensis*, дифференцированы слабо. Наиболее обособленным в этой группе является *M. sylvatica*.

Два вида из подсекции *Sylvatica* — *M. sajanensis* и *M. arvensis* — отличаются от остальных значительно. *M. sajanensis* имеет наиболее высокие парные

коэффициенты сходства с представителями секции *Alpestres* — *M. asiatica*, *M. imitata* и *M. baicalensis*.

На основании ПС можно утверждать, что виды секции *Alpestres* с биохимической точки зрения близки между собой (Шинкаренко, Высочина, 2006). Диаграмма *M. asiatica* наиболее сходна с диаграммой *M. austrosibirica*. Среди всех исследованных видов наибольшую индивидуальность проявили *M. sajanensis* и *M. popovii*.

По значениям парных коэффициентов сходства *Strophostoma sparsiflorum* проявила наименьшее сходство с *M. asiatica* и *M. sajanensis* (ПС 25% и 33% соответственно), а наибольшее с *M. caespitosa* (83%), *M. sachalinensis* и *M. popovii* (по 71%). Форма диаграммы *S. sparsiflorum* оказалась наиболее близка к *M. arvensis*, однако отличалась от неё значительно большей площадью.

Заключение.

Таким образом, нами установлено, что компонентный состав флавоноидов у видов рода *Myosotis* беден. Четкая специфичность для видов и секций рода по этому признаку отсутствует. Состав фенолкарбоновых кислот более вариабелен и является таксономическим маркером секционного и подсекционного ранга для этого рода.

Библиографический список

Бандюкова В. А., Аванесов Э. Т. О вероятности обнаружения флавонов, флавононов и изофлавоноидов в некоторых семействах высших растений. Сообщение 1 // Растит. ресурсы. 1971. Т. 7, № 3. С. 321—328.

Бандюкова В. А., Джумырко С. Ф., Сергеева Н. В., Шинкаренко А. Л. Исследование флавоноидов некоторых видов растений семейства сложноцветных, бурачниковых и бересклетовых // Труды первого Всесоюзного съезда фармацевтов. Москва, 1970. С. 253—258.

Высочина Г. И. Содержание суммы и некоторых основных флавоноидов в надземной части *Polygonum aviculare* L., произрастающего в Сибири // Растит. ресурсы. 1998. № 4. С. 47—55.

Высочина Г. И. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск, 2004. 240 с.

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978. 253 с.

Никифорова О. Д. Род *Myosotis* L. (*Boraginaceae*): морфология, систематика, филогения: дисс. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2003. 398 с.

Пименов М. Г., Борисова Л. Ф. Хемосистематика // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1987. Т. 6. С. 7—95.

Попов М. Г. Семейство *Boraginaceae* // Флора СССР. М.—Л., 1953. Т. 19. С. 97—691.

Старченко В. М. Бурачниковые советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. 108 с.

Шинкаренко Ю. В. О возможности применения состава и содержания флавоноидов в систематике рода *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) // Тез. докл. Междунар. науч. конф. по систематике высших растений, к 70-летию со дня рожд. проф. В. Н. Тихомирова. М., 2002. С. 121—122.

Шинкаренко Ю. В. Состав и содержание флавоноидов в видах рода *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) из различных мест произрастания // Сиб. экол. журн. 2003. Т. 10, № 1. С. 79—84.

Шинкаренко Ю. В., Высочина Г. И. Оценка видового сходства в роде *Myosotis* L. (*Boraginaceae* Juss.) на примере полифенольных кислот // Сиб. бот. вестн.: электронный журн. 2006. Т. 1, вып. 1. С. 99—104. <http://journal.csbg.ru>

Юнусов С. Ю. Алкалоиды. Ташкент, 1974. 320 с.

Ellison W. L., Alston R. E., Turner B. L. Methods of presentation of crude biochemical data reference to the genus *Bachia* (Compositae) // Am. J. of Bot. 1962. V. 6, № 1. P. 599—604.

Harborne J. B. Flavonoids and evolution of the Angiosperms // Biochem. Syst. Ecol. 1977. №5. P. 7—22.

Hutchinson A. H. The polygonal presentation of poliphase phenomena // Trans. Royal Soc. Canada. 1966. V. 3. № 5. P. 19—26.

Summary.

Composition of flavonoids and phenolcarboxylic acids was studied in plants of 14 species of the genus *Myosotis* and 1 species of the genus *Strophostoma*—*S. sparsiflorum*. Possibility of using information on composition of phenolic compounds was shown in taxonomy of the *Myosotis* (*Boraginaceae*). Data on composition of flavonoids testify to affinity of the studied species in respect of this character. Composition of phenolcarboxylic acids is more variable and is a taxonomic marker of sectional and subsectional grades for this genus. Composition of phenolic compounds of *Strophostoma sparsiflorum* substantially does not differ from the types of the *Myosotis* family.

УДК 581.524.3:581.524

Е. А. Басаргин
E. A. BasarginЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: basarginea@mail.ru

статья поступила 10.08.2007

Онтогенез и структура ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. и *Silene repens* Patrin.

Potentilla bifurca L. and *Silene repens* Patrin. ontogenesis and structure coenopopulation

Аннотация. Использование дискретного подхода к изучению онтогенеза позволило выявить высокую степень возрастной гетерогенности ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. и *Silene repens* Patrin. Индекс восстановления снижается от ценопопуляций молодого типа к ценопопуляциям старого типа. На онтогенетическую структуру и плотность особей в ценопопуляциях *P. bifurca* и *S. repens* оказывают влияние: длина годового прироста, характер одревеснения корневища, состав субстрата (наличие или отсутствие физических преград для роста корневищ).

Ключевые слова: ценопопуляция, онтогенез, онтогенетический спектр, базовый спектр, демографические показатели.

Key words: coenopopulation, ontogenesis, ontogenesis spectrum, base spectrum, demographics index.

Номенклатура: Флора Сибири, 1988, 1993.

Введение

Potentilla bifurca L. (сем. *Rosaceae*) — травянистое длиннокорневищное безрозеточное поликарпическое многолетнее растение, ареал которого охватывает европейскую часть России, Западную и Восточную Сибирь, Монголию и Китай (Флора Сибири, 1988). Этот ксеромезофит широко распространен в степях, на остепненных луговых склонах Горного Алтая и Тувы.

Silene repens Patrin. (сем. *Caryophyllaceae*) — многолетнее травянистое безрозеточное длиннокорневищное растение. Растет в сосновых, березовых, березово-осиновых лесах и колках, по их опушкам, на остепненных лугах, степных склонах, разнотравных лугах, реже на гипновых болотах и в зарослях кустарников. Ареал вида охватывает Западную, Среднюю и Восточную Сибирь, Европу и Кавказ (Флора Сибири, 1993).

Цель настоящей работы — сравнить онтогенетическую структуру ценопопуляций двух длиннокорневищных видов *P. bifurca* и *S. repens*.

Материал и методы

С 2001 по 2004 гг. в результате маршрутных исследований изучена онтогенетическая структура десяти ценопопуляций (ЦП) *P. bifurca* из разных эколого-фитоценологических условий Горного Алтая и Тувы.

При характеристике онтогенетических состояний видов использована концепция дискретного описания онтогенеза, впервые предложенная Т. А. Работновым (1950), в последующем дополненная А. А. Урановым (1967, 1975) и его учениками (Ценопопуляции растений..., 1976, 1988; Жукова, 1995; Онтогенетический атлас, 1997, 2000, 2002, 2004).

При изучении состава ЦП закладывались площадки 1 × 1 м, число площадок зависело от плотности парциальных образований модельного вида.

Структуру ЦП модельных видов анализировали путем составления онтогенетических спектров, представленных в виде графиков (Ценопопуляции растений, 1976; Изучение структуры..., 1986), с использованием следующих демографических показателей: индекс возрастной (Уранов, 1975), индекс эффективности (Животовский, 2001), индекс старения (Глотов, 1998), индекс восстановления (Жукова, 1995) и экологическая плотность (Одум, 1986).

P. bifurca и *S. repens* — длиннокорневищные поликарпические безрозеточные травянистые растения, размножающиеся исключительно вегетативным путем с образованием неглубоко омоложенных дочерних особей. В ЦП *S. repens*, также как и в ЦП *P. bifurca*, особей семенного происхождения обнаружено не было, в связи с этим не найдены особи ранних онтогенетических состояний (р, j). За счетную единицу в ЦП *S. repens*, так же как и в ЦП *P. bifurca*, принимали парциальный побег или парциальный куст как элементарные источники фитогенного поля.

Материал по онтогенезу *S. repens* собран на территории Бурятии в 2006 году:

1) окр. пос. Удунга, хр. Малый Хамар-Дабан, правый берег р. Темник, на надпойменная трасса, разнотравный остепненный луг (*Carex duriuscula*, *Artemisia glauca*, *Allium ramosum*, *Potentilla bifurca*, *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*).

2) окр. пос. Желтура, Джидинский хр., северный макросклон, склон южной экспозиции (45°), каменистая закустаренная степь (*Caragana spinosa*, *Artemisia frigida*, *Vupleurum scorzonrifolia*, *Allium senescens*).

Онтогенез и структура ЦП *P. bifurca* были опубликованы ранее (Басаргин, Годин, 2004; Басаргин, 2007) и в данной работе рассматриваются лишь в сравнительном плане.

Результаты и обсуждение

Взрослые растения изученных *Potentilla bifurca* и *Silene repens* формируют побеги двух типов: удлиненный и корневищно-удлиненный (Басаргин, 2007). Удлиненный побег — моноциклический, ортотропный, образуется из почек возобновления в основании парциального побега или спящих почек на корневище. Базальная часть ортотропного годичного побега представлена 3—4 междоузлиями со сближенными узлами, несущими чешуевидные листья, и расположенными в пазухах этих листьев почками возобновления. Если две и более почки, расположенные в зоне возобновления побега, трогаются в рост с образованием удлиненных ортотропных побегов, то формируется парциальный куст из 2—4 побегов. Образование куста происходит в зрелом генеративном состоянии. В конце вегетационного сезона надземная часть удлиненного побега отмирает, но живой остается его базальная часть, несущая почки возобновления.

Корневищно-удлиненный побег — дициклический, разветвляется на корневище из почек под землей сначала как специализированный подземный орган, несущий только чешуевидные листья с почками. У подземно возникающих корневищ первоначальное направление роста — плагиотропное, и лишь перед выходом на поверхность оно меняется на ортотропное. Длина годичного прироста у изучаемых видов различна: у *P. bifurca* от 25 до 65 см, у *S. repens* от 10 до 30 см. При переходе в осенне-зимний период ростовые процессы затухают, что приводит к образованию на корневищах участков с очень близко расположенными узлами. Здесь в пазухах чешуевидных листьев закладываются почки. Следующей весной верхушечная почка формирует побег, который осенью отмирает. А из почек укороченного участка корневища возникают на следующий год удлиненные побеги. Такие центры роста способны к долгому существованию — до полной реализации всех почек. Число узлов, входящих в центр роста, ва-

рьирует 3 до 6. Если почка трогаются в рост в конце вегетационного периода, то формирует побег, основание которого будет укороченным, то есть число узлов, а значит и почек, входящих в центр роста, увеличивается. На этих участках формируется масса тонких придаточных корней. На старых (более толстых и темных) участках корневища придаточные корни в небольшом числе, но они более мощные, чем придаточные корни на молодых участках корневищ.

В ценопопуляциях исследуемых видов особи сеногенного происхождения не найдены. В связи с этим нами описан онтогенез только парциального образования. Взрослая особь рассматриваемых видов состоит из парциальных образований, находящихся на разных этапах онтогенеза, связанных между собой коммуникационными корневищами.

Онтогенез раметы смолевки ползучей начинается с особи виргинильного состояния (рис. 1), представленной одиночным ортотропным побегом высотой от 14 до 25 см, возникшим из почки на корневище. В этом состоянии главная ось побега может ветвиться, образуя в пазухах листьев главной оси до 2 побегов дополнения. Листья главной оси побега линейные, супротивные. Корневая система придаточного типа. Придаточные корни отходят от узлов по всей длине молодого корневища. Цвет корней и корневища бежевый. Формирование молодых растущих корневищ в этом состоянии не происходит. На корневище отсутствуют остатки побегов предыдущих лет. Растения этого состояния выполняют функцию захвата территории. Длительность пребывания особи в этом состоянии один год. На следующий год из почки зоны возобновления побега формируется генеративный побег.

Молодые генеративные особи представлены одиночным генеративным побегом (рис. 2). Соцветие — кистевидный тирс, образованный 8—10 цветками. Длина побегов может достигать 45 см. Число побегов дополнения у растений этого состояния возрастает до 5—6. В основании побега имеются остатки побегов, по которым можно определить абсолютный возраст парциального образования. В этом состоянии из почек зоны возобновления побега могут формироваться 1—5 молодых растущих корневищ. Их длина варьирует от 3 до 12 см, размеры междоузлия уменьшаются от основания растущего побега к апикальной части и изменяются от 2 до 0,25 см. Длительность пребывания особи в этом состоянии не превышает трех лет.

В зрелом генеративном состоянии растение представлено кустом, состоящим из 2—3 годичных побегов, развившихся из рядом расположенных почек в зоне возобновления побегов разных лет (рис. 3.). Зрелое генеративное растение характеризуется полным развитием генеративной сферы: тирс может состоять из 30 цветков. Из почек зоны возобновления куста образуется до 5 молодых растущих корневищ-

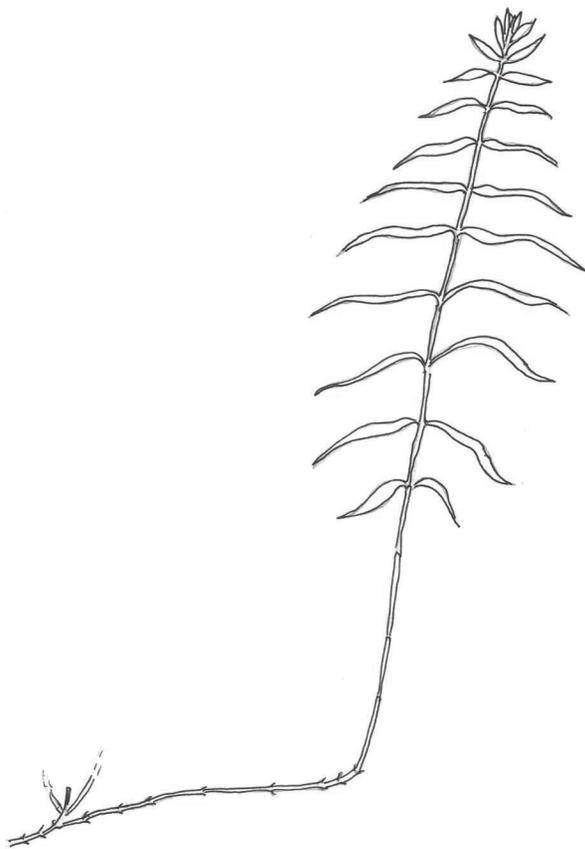


Рис. 1. Парциальное образование *Silene repens* виргинильного состояния.

но-удлиненных побегов, с придаточными корнями почти в каждом узле. Длина надземной части годичных побегов варьирует от 17 до 35 см у вегетативных побегов и до 55 см генеративных побегов. После отмирания зрелого генеративного растения онтогенез раметы может закончиться, в редких случаях парциальное образование может продолжать свое существование в субсенильном состоянии. Длительность пребывания особей в зрелом генеративном состоянии до четырех лет.

Субсенильные растения очень редки, формируют один ортотропный вегетативный побег или куст из 2—3 побегов (рис. 4.). Высота побегов от 14 до 18 см. Корневая система придаточного типа. Формирование молодых корневищ в этом состоянии не происходит. Однопобеговое субсенильное растение образовано побегом, развившимся из почки зоны возобновления парциального образования зрелого генеративного состояния. Такие растения, как и растения предыдущего состояния, выполняют функцию временного удержания территории. Длительность пребывания особи в этом состоянии один год. После отмирания годичного побега(ов) субсенильного растения онтогенез этого парциального образования завершается.

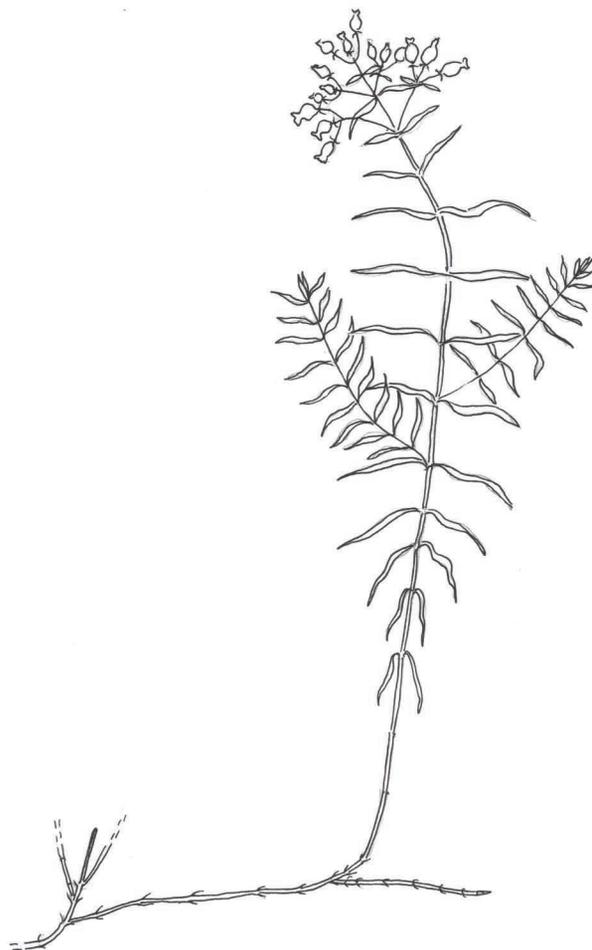


Рис. 2. Парциальное образование *Silene repens* молодого генеративного состояния.

Онтогенезы изученных видов имеют общие черты: растения обоих видов претерпевают неполный онтогенез, формируют побеги двух типов — удлиненные и корневищно-удлиненные, в зрелом генеративном состоянии происходит кущение, в ходе онтогенеза формируют полицентрический тип биоморфы. Омоложение вегетативно возникших дочерних парциальных образований *S. repens* и *P. bifurca* происходит до виргинильного состояния.

Однако длительность онтогенетических состояний и срок жизни парциальных образований *S. repens* существенно меньше, чем у *P. bifurca*. Молодых корневищ на одно парциальное образование у *S. repens* формируется больше (1—7), чем у *P. bifurca* (1—3). Но длина коммуникационных корневищ между парциальными образованиями у *S. repens* (10—30 см) меньше, чем у *P. bifurca* (20—100 см).

Это во многом определяет плотность парциальных образований в ЦП. В ценопопуляциях *P. bifurca* функцию удержания территории берут на себя особи постгенеративных состояний и долговечные одревесневшие коммуникативные корневища, а в ЦП *S. repens* ее выполняют особи виргинильного со-

Таблица 1. Демографические показатели ценопопуляций *Potentilla bifurca*

№ ЦП	Индекс		I_b	$I_{ст}$	Особи разных онтогенетических состояний, %						Экологическая плотность, шт/м ²	
	Δ	ω			v	g_1	g_2	g_3	ss	s		
Молодой тип												
3	0,237	0,515	0,73	0,06	69	14	7	2	7	1	45	
4	0,311	0,517	0,45	0,04	60	12	7	6	13	2	8	
Переходный тип												
8	0,351	0,484	0,79	0,24	61	7	5	4	19	4	25	
7	0,449	0,429	0,92	0,39	53	4	1	2	32	8	31	
5	0,549	0,435	0,50	0,15	41	3	1	2	49	4	15	
Зрелый тип												
10	0,521	0,727	0,12	0,05	18	15	16	43	7	1	13	
Стареющий тип												
2	0,591	0,607	0,20	0,25	20	11	7	31	27	4	17	
Старый тип												
1	0,612	0,495	0,39	0,52	28	3	6	12	44	7	24	
9	0,621	0,561	0,16	0,33	20	8	6	2	35	6	7	
Зреющий тип												
6	0,324	0,623	0,33	0,02	40	34	8	9	8	1	12	

Примечание. Δ — возрастность; ω — эффективность; I_b — индекс восстановления, $I_{ст}$ — индекс старения.

Таблица 2. Демографические показатели ценопопуляций *Silene repens*

№ ЦП	Индекс		I_b	$I_{ст}$	Особи разных онтогенетических состояний, %				Экологическая плотность, шт/м ²
	Δ	ω			v	g_1	g_2	ss	
Зреющий тип									
1	0,323	0,730	0,24	0,02	24,4	53,7	19,4	2,5	37
Зрелый тип									
2	0,388	0,801	0,12	0,01	11,7	55,6	31,4	1,2	122

Примечание. Δ — возрастность; ω — эффективность; I_b — индексы восстановления; $I_{ст}$ — индекс старения.

стояния. Дело в том, что парциальные образования постгенеративного периода образуются крайне редко и существуют не более одного года. Но из спящих почек на корневище вблизи отмершего парциального образования возникают омоложенные побеги. Таким образом, старые особи элиминируют, а их место, удерживая территорию, занимают молодые особи (v и g_1).

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций двух видов показало, что они нормальные неполночленные. Базовый спектр ЦП *P. bifurca* сходен с конкретными спектрами ЦП этого вида. (Басаргин, 2007). Онтогенетический спектр *P. bifurca* является двухвершинным, бимодальным, с пиками на особях виргинильного (v) и субсенильного (ss) состояния. Первый максимум объясняется активными вегетативными процессами приводящими к образованию большого числа парциальных образований. Максимум на старых генеративных и субсенильных растениях связан с относительно долгим их пребы-

ванием в этих состояниях, и вероятно, со способностью особей виргинильного состояния переходить в субсенильное, минуя генеративный период. В отличие от ценопопуляций *P. bifurca*, ценопопуляции *S. repens* характеризуются одновершинными, левосторонними спектрами, пик которых приходится на особи молодого генеративного (g_1) состояния.

Изучение демографии ценопопуляций *P. bifurca* показало, что возрастность и эффективность ценопопуляций зависят от интенсивности процессов разрастания, в результате которых увеличивается плотность особей. В разных эколого-фитоценологических условиях обитания усиление или подавление возобновления особей *P. bifurca* сказывается на соотношении онтогенетических групп в ЦП (табл. 1).

Согласно классификации «дельта-омега», изученные ЦП *S. repens* относятся к двум типам: ЦП1 относится к зреющему, а ЦП2 — зрелому (табл. 2). Это объясняется тем, что в изученных ЦП более половины всех особей являются генеративными. Рас-

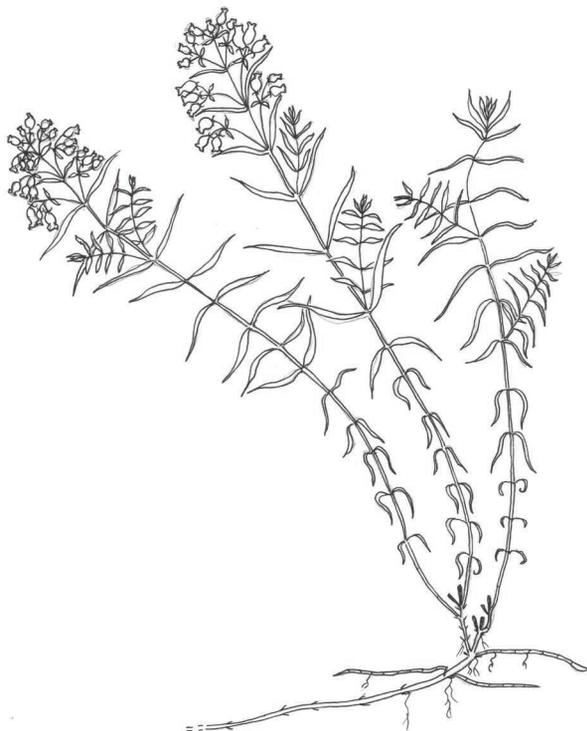


Рис. 3. Парциальное образование *Silene repens* субсеульного состояния.

пределение же этих ЦП среди разных тип связано с количественным соотношением генеративных и вегетативных особей. Так, в ЦП2 генеративных растений 88 %, а в ЦП1 75 %. Для ЦП *P. bifurca*, относящихся к этим же типам ЦП, сохраняется эта же закономерность (Басаргин, 2007).

Сравнение демографических показателей ЦП *S. repens* показало их отличие (табл. 2). Индекс восстановления, выражающий интенсивность вегетативных процессов, в ЦП1 больше чем в ЦП2. Индекс восстановления определяется содержанием в ЦП особей прегенеративного периода. Так, в ЦП1 особи прегенеративных состояний составляют 25 %, и индекс восстановления (I_v) равен $-0,24$. В ЦП2 индекс восстановления в два раза ниже ($I_v = 0,12$), что определяется низким содержанием в ЦП особей прегенеративного состояния (12 %). Меньшее (чем в ЦП1) число особей прегенеративного периода связано с очень близким расположением особей (122 шт./м^2), которые за счет сильного угнетающего влияния друг на друга тормозят процессы вегетативного размножения.

Экологическая плотность в ЦП *S. repens* также различна. Высокая плотность в ЦП2 вызвана наличием в субстрате крупных камней и валунов, которые ограничивает разрастание особей в пространстве. Плотность особей в ЦП *S. repens* значительно выше (табл. 2), чем в ЦП *P. bifurca*. Это связано с разницей в длине годичного прироста — у *S. repens* (10—30 см), у *P. bifurca* (20—100 см). Меньшая дли-

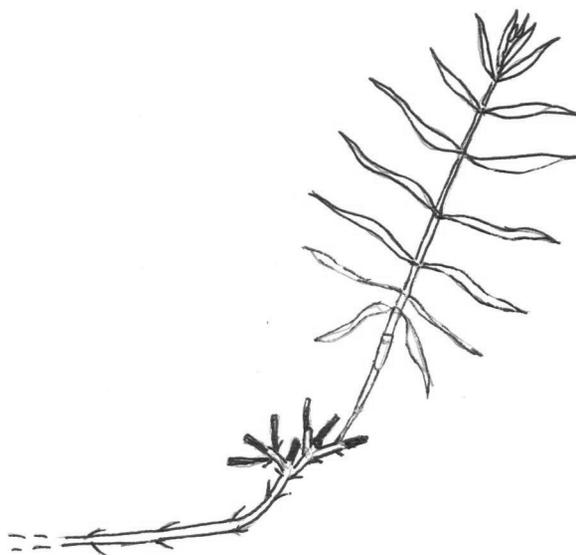


Рис. 4. Парциальное образование *Silene repens* старого генеративного состояния.

на прироста определяет близкое расположение парциальных образований. Напротив большая длина прироста обеспечивает отнесение дочерних особей на значительное расстояние и способствует разрастанию клона с захватом большей территории.

Сравнивая демографические показатели двух видов, можно заметить что, для ЦП, относящихся к одним типам (зреющему и зрелому), показатели индексов восстановления (I_v) сходны.

Таким образом, изучение структуры ЦП *P. bifurca* и *S. repens* выявило гетерогенность структуры и демографии в ЦП этих видов. Возрастность и эффективность ЦП зависят от интенсивности вегетативных процессов. В разных эколого-фитоценологических условиях обитания усиление или подавление возобновления особей *P. bifurca* и *S. repens* сказывается на соотношении онтогенетических групп в ЦП. Индекс восстановления закономерно снижается от ценопопуляций молодого типа к ценопопуляциям старого типа, в ЦП *P. bifurca* индекс старения, наоборот, увеличивается. На онтогенетическую структуру и плотность особей *P. bifurca* и *S. repens* оказывают влияние — длина годичного прироста, характер одревеснения корневища, состав субстрата (наличие или отсутствие физических преград для роста корневищ).

Библиографический список

- Абышева Л. Н., и др. Дикорастущие полезные растения России. СПб., 2001. С. 196
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1980. С. 310—311.
- Басаргин Е. А., Годин В. Н. Онтогенез лапчатки двувильчатой (*Potentilla bifurca* L.) // Онтогенети-

ческий атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т. 4. С. 174—177.

Басаргин Е. А. Эколого-демографическая характеристика ценопопуляций *Potentilla bifurca* L. // Экология. 2007. № 5. С. 350—355

Гатицук Л. Е., Дервиз-Соколова Т. Г., Иванова И. В., Шафранова Л. М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16—36.

Готов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола, 1998. Ч. 1. С. 146—149.

Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 223 с.

Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб., 1994. 70 с.

Изучение структуры и взаимоотношений ценопопуляций. М., 1986. 74 с.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 209 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, МарГУ, 1997, Т. 1. 240 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, МарГУ, 2000, Т. 2. 268 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, МарГУ, 2002, Т. 3. 280 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, МарГУ, 2004, Т. 4. 240 с.

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

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.: 1950, Вып. 6. С. 77—204.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3—8.

Флора Сибири (*Rosaceae*). Новосибирск: Наука, 1988. Т. 8. С. 36—83.

Флора Сибири (*Caryophyllaceae*). Новосибирск: Наука, 1993. Т. 6. С. 62—68.

Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 182 с.

Summary

Use of the discrete approach to studying ontogenesis has allowed to reveal a high degree of age heterogeneity coenopopulation *Potentilla bifurca* L. and *Silene repens* Patrin. The index of restoration decreases, from coenopopulation young type to coenopopulation old type. On ontogenesis structure and density of individuals in coenopopulation *P. bifurca* and *S. repens* influence: length of a year gain, duration of existence of rhizomes, structure of a substratum (presence or absence of physical barrier to growth of rhizomes).

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 15.10.2007

Онтогенез и структура ценопопуляций *Hedysarum dahuricum* Turcz. ex B. Fedtsch. (Fabaceae)

Ontogenesis and age structure of *Hedysarum dahuricum* Turcz. ex B. Fedtsch. (Fabaceae)

Аннотация. Проведено изучение копеечника даурского (*Hedysarum dahuricum* Turcz. ex B. Fedtsch.) в Читинской области. *H. dahuricum* относится к типу моноцентрических, каудексообразующих биоморф с простым полным онтогенезом, включающим четыре периода и десять возрастных состояний. Для изученных ценопопуляций *Hedysarum dahuricum* в засушливых условиях последних лет в Читинской области наиболее характерны неполноценные возрастные спектры с преобладанием генеративных особей.

Ключевые слова: жизненная форма, онтогенез, возрастная структура ценопопуляций, *Hedysarum dahuricum*.

Key words: Life-form, ontogenesis, coenopopulations age spectra, *Hedysarum dahuricum*.

Номенклатура: Флора Сибири..., 1994; Черепанов, 1995.

Введение

Hedysarum dahuricum Turcz. ex B. Fedtsch. (копеечник даурский) встречается в степях, на каменистых склонах и скалах в Восточной Сибири (Читинская обл.) и в Северной Монголии. Описан из окрестностей Онон-Борзя Читинской области (Флора Сибири..., 1994).

Для *H. dahuricum* характерны прямостоячие или восходящие стебли (10)15—60 см высотой, покрытые прижатыми волосками, иногда в соцветии полуотстоящие. Листочки в числе 4—7(8) пар, эллиптические, продолговато-эллиптические, 0,6—2,8 см длиной, 0,3—0,6(0,8) см шириной, с верхней стороны зеленые, голые, реже слегка опушенные, с нижней — сероватые от густого опушения. Цветки бледно-желтые, редко розоватые, в густых кистях 3—7 см длиной, после цветения удлинняющихся до 15 см (рис. 1). Прицветники ланцетные. Чашечка 5—7(8) мм длиной, с ланцетно-шиловидными зубцами, в (1,5)2—4(5) раз превышающими длину трубки. Венчик 14—18 мм длиной. Флаг почти равен, немного короче, реже немного длиннее лодочки. Крылья на 1/5—1/3 короче лодочки. Членики бобов в числе 3—7, волосистые, обычно с довольно длинными шипиками.

Как считает Б. А. Федченко (1948), вид этот весьма близок к желтоцветковой форме *H. gmelinii* Ledeb. (var. *sulphureum* B. Fedtsch.), которая отлича-

ется от настоящего вида более коротким венчиком и, главное, широкоовальной пластинкой флага.

Жизненную форму *H. dahuricum* можно охарактеризовать как стержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами полурозеточного типа (рис 2), как и другие виды секции *Multicaulia* B. Fedtsch (Карнаухова, 1994, 2007а, 2007б). Побеги состоят в вегетативной части из укороченных междоузлий с низовыми и срединными листьями, а в генеративной — из удлинненных междоузлий со срединными листьями, отмирает генеративная часть побега. Многолетнюю основу его составляют базальные участки удлинненных побегов и розеточные участки полурозеточных побегов с крайне сближенными узлами, несущими почки возобновления. Годичный побег одноосный моноподиальный (Гатцук, 1974а, 1974б).

Цель данной работы — выявить эколого-биологические особенности, онтогенез и возрастную структуру ценопопуляций *H. dahuricum* в различных условиях произрастания в Читинской области.

Материалы и методы

Изучение *H. dahuricum* с целью оценки его состояния проводилось в 2007 г. в Бурятском Агинском национальном округе (окрестности с. Кункур; восточный берег озера Ножий), Могойтуйском районе (окрестности с. Нуринск) Читинской области. Были

Рис. 1. Соцветие *Hedysarum dahuricum*Рис. 2. Внешний вид *Hedysarum dahuricum*

изучены онтогенез и возрастная структура 4 ценопопуляций (табл. 1). Учитывались следующие параметры: проективное покрытие вида (%), плотность на 1 м², средние показатели вегетативных и генеративных частей растений по возрастным группам, соотношение онтогенетических групп и др. Периодизация онтогенеза и изучение возрастного состава ценопопуляций проведены по методике, предложенной Т. А. Работновым (1950), уточненной и дополненной А. А. Урановым (1975) и учениками его школы (Ценопопуляции..., 1976).

Биометрические показатели растения и отдельных его органов определялись в среднем у 15—25 средневозрастных генеративных особей. Семенная продуктивность определялась по И. В. Вайнагию (1973, 1974).

Результаты и обсуждение

Установлено, что *H. dahuricum* имеет простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний.

Латентный период. Размножение у копеечника даурского исключительно семенное. Латентный период протекает в состоянии семян. Плод — боб с перетяжками, разделяющими его на 3—7 односемянных члеников. Членики бобов округлоэллиптические (4×5 мм), слабо или довольно волосистые, покрыты длинными шипиками. Семена округлопочковидные, коричневые, длиной 2—2,5 мм, шириной 1,5—2 мм. Семена созревают вначале в члениках бобов из нижней части кисти. По мере созревания членики бобов отламываются и осыпаются в непос-

Таблица 1. Характеристика фитоценозов с *Hedysarum dahuricum* в Читинской области

Географическая привязка местообитания, дата	Фитоценоз, общее проективное покрытие	Покрытие <i>H. dahuricum</i>	Плотность <i>H. dahuricum</i> (особей/м ²)
Ножий. Восточный затопляемый берег озера Ножий. 27.07.2007	Злаково-копеечниковая ассоциация на дресвяно-песчаной засоленной почве. 50 %	30 %	39,6
Кункур. Окресности с. Кункур. 29.07.2007	Разнотравно-ковыльная степь на слабо песчаной почве. 50 %	3—5 %	6,2
Нуринск-1. Пологий склон (10°) южной экспозиции в окрестностях с. Нуринск. 01.08.07	Разнотравно-ковыльная степь на супесчаной мелкощебнистой почве. 80 %	2 %	1,3
Нуринск-2. Склон (20°) юго-восточной экспозиции в окрестностях с. Нуринск. 01.08.07	Нителестниковая степь на песчаной среднещебнистой почве. 60 %	1 %	0,75

Таблица 2. Семенная продуктивность *Hedysarum dahuricum*

ЦП	Число					ПСП	РСП	ПС
	соцветий на особь	цветков в соцветии	семязачатков	бобов в соцветии	семян в бобе			
Ножий	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
Кункур	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
Нуринск-1	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
Нуринск-2	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

Примечание. ПСП — потенциальная семенная продуктивность; РСП — реальная семенная продуктивность; ПС — процент семенификации.

Таблица 3. Морфометрические характеристики прегенеративных особей *Hedysarum dahuricum* в Читинской области

Онтогенетическое состояние, возраст	Высота особи, см	Число		Длина, см		Ширина листочка, см	Диаметр каудекса, см
		листьев	побегов	листа	листочка		
Ювенильные, 1—6 лет	4,6 ± 0,7	4,3 ± 0,5	1,0 ± 0,0	3,7 ± 0,5	0,9 ± 0,1	0,3 ± 0,02	—
Имматурные, 6—10 лет	9,8 ± 0,6	6,7 ± 0,9	1,3 ± 0,2	8,4 ± 0,6	1,4 ± 0,1	0,5 ± 0,04	0,6 ± 0,3
Виргинильные, >10	14,6 ± 1,0	12,7 ± 2,0	2,9 ± 0,4	13,1 ± 0,7	1,5 ± 0,1	0,5 ± 0,03	1,2 ± 0,2

редственной близости от материнского растения в августе-сентябре. Семенная продуктивность у копеечника даурского различается: от минимальной (762,7 штук на особь) в условиях разнотравно-ковыльной степи на южном склоне (Нуринск-1) до максимальной (2815,2 семян на особь) на берегу озера Ножий (табл. 2). Прочная семенная кожура препятствует быстрому проникновению влаги и способствует сохранению всхожести семян в течение нескольких лет благодаря твердосемянности, характерной для бобовых (Попцов, 1974). Прорасти семена могут после зимнего периода покоя на следующий год после таяния снега в период достаточного увлажнения и прогревания почвы. Прорастание семян копеечника даурского надземное.

В прегенеративном периоде выделяются проростки (р) — по наличию семядольных листьев. Основная масса их появляется в природных условиях к середине июня. Семядоли, освободившиеся из семенной кожуры и околоплодника (соскальзывающих вниз и остающихся на гипокотиле), сложены вместе, но скоро раздвигаются, а затем разрастаются в длину и ширину. 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, 2—3 см высотой в первые годы жизни и до 6 см высотой 5—6-летнем возрасте (табл. 3). В первый год жизни копеечника развивается слабоветвящаяся корневая система. У растений первого и последующих лет жизни сохраняются остатки прошлогодних череш-

ков. Подсчет листовых остатков показал, что ювенильные растения, несущие только простые листья, могут существовать до 6 лет. Благодаря контрактной 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 5—6-й год жизни наряду с простыми листочками, могут начинать расти тройчатые. Продолжительность ювенильного возрастного состояния у *H. dahuricum* в природе до 6 лет.

Растение в **имматурном возрастном состоянии** (im) 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 6-го года жизни имеются листочки простого типа и тройчатые листья. Число их и величина с годами увеличиваются и на 7—10-ом году жизни растение достигает высоты 10—11 см (табл. 3), имеет несколько тройчатых листьев, появляются 5-листочковые листья. Продолжительность этого возрастного состояния около 4 лет. Календарный возраст имматурных особей различный — от 6 до 10 лет.

Молодые виргинильные особи (v) *H. dahuricum* на 10—11 год жизни имеют 1—2 побега с 4—8 листьями взрослого типа (непарноперисто-сложные с 2—6 парами листочков). У виргинильных растений достаточно хорошо развита многолетняя стеб-

Таблица 4. Средние морфометрические характеристики особей *Hedysarum dahuricum* генеративного периода в ценопопуляции на берегу озера Ножий

Признаки	g ₁	g ₂	g ₃
Диаметр каудекса, см	1,7 ± 0,2	6,8 ± 0,4	7,2 ± 1,03
Высота растения, см	27,7 ± 2,9	39,9 ± 2,3	31,0 ± 2,3
Длина стебля, см	8,3 ± 1,3	10,4 ± 1,3	11,8 ± 2,3
Длина листа, см	8,0 ± 0,4	9,3 ± 0,3	9,3 ± 0,6
Длина листочка, см	1,5 ± 0,06	1,8 ± 0,1	1,7 ± 0,1
Ширина листочка, см	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,03	0,5 ± 0,03
Длина соцветия, см	6,9 ± 0,5	7,8 ± 0,4	7,2 ± 0,8
Ширина соцветия, см	1,5 ± 0,1	1,7 ± 0,1	1,6 ± 0,1
Число:			
листьев	36,4 ± 8,5	217,3 ± 36,8	100,9 ± 9,5
вегетативных побегов	2,0 ± 0,6	5,4 ± 1,0	5,0 ± 1,4
генеративных побегов	3,3 ± 0,7	23,2 ± 3,0	13,8 ± 3,6
соцветий на побег	2,5 ± 0,4	5,0 ± 0,4	2,6 ± 0,4
цветков в соцветии	28,7 ± 2,4	27,6 ± 1,7	22,4 ± 2,4
бобов в соцветии,	24,2 ± 2,5	17,1 ± 1,4	12,2 ± 1,4
семязачатков в завязи	4,6 ± 0,2	4,9 ± 0,2	4,6 ± 0,3
семян в бобе	3,6 ± 0,3	4,1 ± 0,2	3,4 ± 0,4
ПСП	1081,5	15560,3	3608,18
РСП	711,7	8033,6	1439,37
ПС	65,8	51,6	39,89

Примечание. жирным шрифтом выделены наиболее высокие показатели.

левая часть — каудекс с запасом почек, диаметр его 0,5—2 см. Из боковых почек в основании главной и боковых осей развиваются новые скелетные оси более высоких порядков. Высота растения достигает 19,5 см, оно несет около 20 листьев. Растение приобретает вид взрослой нецветущей особи, имеющей несколько розеточных побегов. Средние показатели виргинильных особей приведены в табл. 3. Календарный возраст растений в этом возрастном состоянии 10—15 лет. Продолжительность виргинильного возрастного состояния около 5 лет.

С переходом в генеративный период, верхушечная почка побега, нараставшего все предыдущее время моноподиально, разворачивается в генеративный ветвящийся монокарпический побег удлиненного 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. dahuricum* бывает, как правило, разветвленным. В средней части побега, из пазушных почек, формируются побеги обогащения, которые увеличивают семенную продуктивность и фотосинтетическую поверхность монокарпического побега.

Молодые генеративные растения (g₁) *H. dahuricum* имеют до 4-х вегетативных побегов и 1—6 генеративных, на каждом из которых имеется от 4 до 11 листьев взрослого типа и от 1 до 5 соцветий. Стержневой корень вместе с боковыми корнями не имеет признаков разрушения. У молодой генера-

тивной особи вегетативных побегов обычно столько же или чуть меньше, чем генеративных. Наиболее молодые растения, цветущие первый-второй год, имеют характеристики, близкие к виргинильным: диаметр каудекса 0,8—1 см, высота — около 20 см. С годами размеры особей увеличиваются: диаметр каудекса до 2,5 см, высота до 42,5 см. Средние биометрические показатели молодых генеративных растений приводятся в табл. 4.

Наибольшей мощности достигают средневозрастные генеративные особи (g₂) *H. dahuricum*. Растения этого возрастного состояния около 40 см высотой и диаметром каудекса 7 см, имеют от 1 до 12 вегетативных побегов и 12—43 — генеративных (табл. 4). Средние биометрические показатели *H. dahuricum* (g₂) в различных эколого-фитоценологических условиях Читинской области колеблются в следующих пределах (табл. 5): высота растений — от 36,3 до 48,5 см; диаметр каудекса — от 4,2 до 11,05 см; число генеративных побегов — от 5,4 до 23,2 и др. Это растения старше 20 лет, у которых главы каудекса заметно обособлены, но отмерших тканей не больше 50 %.

С возрастом процесс отмирания тканей и частичная партикуляция усиливаются, что приводит к смещению зоны активно возобновляющихся побегов на периферию у старых генеративных особей (g₃) *H. dahuricum*. При этом общий диаметр каудекса увеличивается, но появляются полости, мертвые участки от отмерших генеративных побегов и в середине растения образуется «проплешина» диаметром от 4,5 × 2,0 см до 8,5 × 7,0 см (в среднем 5,0 ± 0,6 см). У старых генеративных растений *H. dahuricum* каудекс с обособленными главами и отмершими участками, которых более 50 %. Уменьшаются размеры

Таблица 5. Морфометрические показатели средневозрастных генеративных особей *Hedysarum dahuricum* в Читинской области

Признаки	Ножий	Конкур	Нуринск
Диаметр каудекса	6,8 ± 0,4	11,05 ± 0,8	4,2 ± 0,5
Высота растения	39,9 ± 2,3	48,5 ± 4,2	36,3 ± 2,0
Длина стебля	10,4 ± 1,3	18,0 ± 2,1	9,5 ± 2,6
Длина листа	9,3 ± 0,3	10,5 ± 0,5	14,3 ± 0,8
Длина листочка	1,8 ± 0,1	1,8 ± 0,07	1,9 ± 0,1
Ширина листочка	0,6 ± 0,03	0,6 ± 0,03	0,5 ± 0,02
Длина соцветия	7,8 ± 0,4	7,4 ± 0,4	7,8 ± 1,0
Ширина соцветия	1,7 ± 0,1	1,9 ± 0,1	1,8 ± 0,1
Число листьев	217,3 ± 36,8	165,5 ± 24,5	28,3 ± 4,1
Число вегетат. побегов	5,4 ± 1,0	4,5 ± 0,6	2,7 ± 0,6
Число генерат. побегов	23,2 ± 3,0	19,7 ± 1,7	5,4 ± 0,6
Число междоузлий	6,7 ± 0,6	6,8 ± 0,6	3,1 ± 0,3
Число боковых побегов	1,0 ± 0,3	5,9 ± 0,2	5,5 ± 0,2

Примечание. жирным шрифтом выделены наиболее высокие показатели.

Таблица 6. Морфометрические характеристики постгенеративных особей *Hedysarum dahuricum* в Читинской области

Онтогенетическое состояние, возраст	Высота особи, см	Число		Длина, см		Ширина листочка, см	Диаметр каудекса, см
		листьев	побегов	листа	листочка		
Субсенильные	13,9 ± 1,4	18,3 ± 3,0	5,2 ± 1,2	11,2 ± 0,9	1,4 ± 0,1	0,4 ± 0,03	2,8 ± 0,5
Сенильные	10,7 ± 1,3	5,6 ± 0,9	1,6 ± 0,2	8,9 ± 0,9	1,2 ± 0,1	0,3 ± 0,03	0,6 ± 0,2

растений, число побегов и семенная продуктивность (табл. 4). 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 *H. dahuricum* 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 (табл. 6), 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.

Субсенильные растения (ss) представлены 2–9 розеточными вегетативными побегами, появляются тройчатые листья, много листьев с 5 листочками. Корневая система и каудекс сильно разрушены, живыми остаются только отдельные главы каудекса (диаметр от 0,5 до 6 см). Средние показатели субсенильных особей *H. dahuricum* приведены в табл. 6.

Сенильные особи (s) — это, как правило, растения с 1–2 слабыми побегами, несущими 2–5 листьев, почти полностью разрушенной корневой системой. Иногда остается одиночный розеточный вегетативный побег с 3–4 измельчавшими листьями. Отмершие главы каудекса сохраняются час-

точно, на живых — много мертвых участков и они сильно разрушены. Корень часто почти полностью находится в разрушенном состоянии.

Таким образом, *H. dahuricum* относится к типу моноцентрических, каудексообразующих биоморф с простым полным онтогенезом, включающим четыре периода и десять возрастных состояний. В различных условиях произрастания биометрические показатели значительно варьируют, но ход онтогенеза остается неизменным.

Изучение онтогенетической (возрастной) структуры ценопопуляций помогает определить способность популяционной системы к самоподдержанию и ее устойчивость. У *H. dahuricum* в ее сложении основная роль принадлежит генеративным особям (45–80%). Все онтогенетические спектры за исключением ЦП Ножий, неполночленные (рис. 3), отсутствуют особи некоторых возрастных состояний прегенеративного периода: j — в ЦП Нуринск-2; j, im — в ЦП Нуринск-1; j, v — в ЦП Кункур, что свидетельствует о неравномерном возобновлении копеечника в этих местообитаниях в засушливых условиях последних лет в Читинской области (<<http://meteo.ru>>). Только на низком и, по-видимому, заливаемом после таяния снега и льда, берегу озера Ножий (рис. 4) были обнаружены особи всех возрастных состояний прегенеративного периода: 4% — j; 12,1% — im; 13,1% — v. Преобладают в этой ЦП молодые генеративные растения (20,8 штук на 1 м²), что составляет 52,5% от общего числа (39,6 шт.

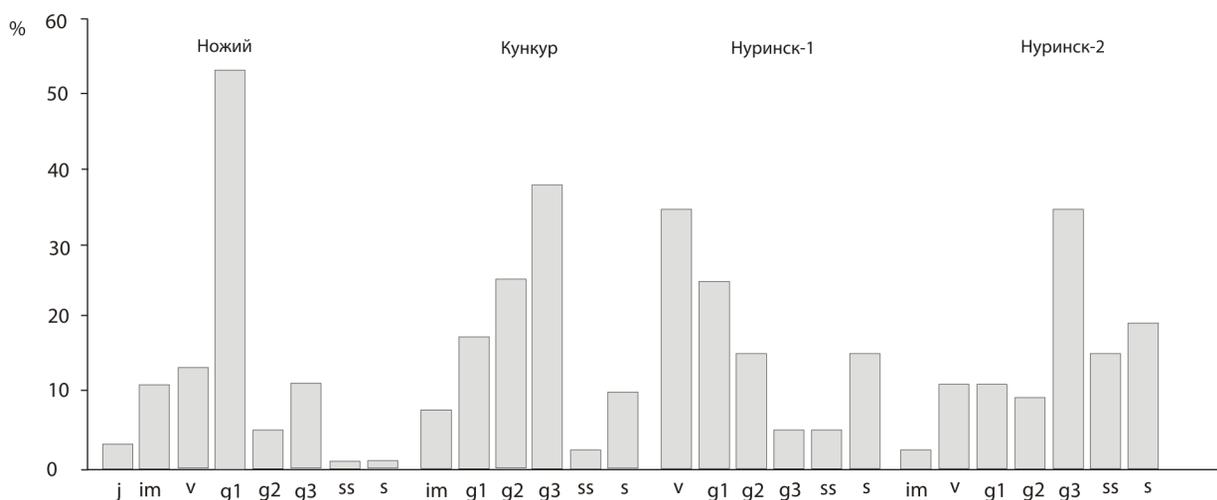


Рис. 3. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Hedysarum dahuricum* в Читинской области.

на 1 м²). Резкое уменьшение числа средневозрастных (5,1%) и накопление старых генеративных (11,1%) особей, свидетельствует об их быстром старении и отмирании, что подтверждается и очень небольшим количеством особей постгенеративного периода (ss и s — по 1%). В ЦП Кункур и в ЦП Нуринск-2, напротив, происходит постепенное накопление растений генеративного периода и максимум приходится на старые генеративные особи (37,5% и 34% соответственно). Старых растений постгенеративного периода тоже достаточно много (12,5% и 34% соответственно), как и в ЦП Нуринск-1 (20%). Онтогенетическая структура ЦП Нуринск-1 отличается от других максимальным количеством виргинильных особей (35%), постепенным снижением численности особей каждого последующего возрастного состояния и накоплением сенильных, составляющих второй пик (15%), что определяет бимодальный спектр (рис. 4). В данном случае бимодальность и неполночленность спектров связана с засушливыми условиями, которые препятствуют осуществлению полного онтогенеза и их следует рассматривать как временные варианты мономодального спектра (Заугольнова и др., 1988).

Таким образом, анализ ценопопуляций *H. dahuricum* показал, что в засушливых условиях последних лет в Читинской области в типичных для этого вида местах произрастания (Кункур, Нуринск-1, Нуринск-2) онтогенетическая структура неполночленная (нет j, а также im или v). Отсутствие проростков и ювенильных особей при достаточно высокой семенной продуктивности генеративных растений в этих ЦП свидетельствует об отсутствии условий для прорастания семян. Достаточная численность молодых растений (более 29% от общей) в ЦП Ножий обусловлена хорошим семенным возобновлением и прорастанием семян на берегу озера. Пик на группе генеративных растений в спектрах изученных ЦП обусловлен значительной длительностью жизни

особей и наименьшей их элиминацией в этом возрастном состоянии.

Выводы

Таким образом, в результате изучения онтогенеза, возрастной структуры ценопопуляций, биометрических показателей и семенной продуктивности копеечника даурского (*Hedysarum dahuricum* Turcz. ex В. Fedtsch.) в различных условиях произрастания в Читинской области выяснилось, что 1) это стержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами полурозеточного типа; 2) у *Hedysarum dahuricum* простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний, однотипный во всех исследованных условиях произрастания, который продолжается около 50 лет; 3) для изученных ценопопуляций *Hedysarum dahuricum* в засушливых условиях последних лет в Читинской области характерны неполночленные возрастные спектры с преобладанием генеративных особей; 4) наиболее высокие биометрические показатели и семенная продуктивность у копеечника даурского отмечены на берегу озера Ножий.

Библиографический список

- Вайнагий И. В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, № 2. С. 287—296.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826—931.
- Гатицук Л. Е. Гемаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл.



Рис. 4. *Hedysarum dahuricum* на берегу озера Ножий

МОИП. Отдел. биол. 1974а. Т. 79, вып. 1. С. 100—112.

Гатицук Л. Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отдел. биол. 1974б. Т. 79, вып. 3. С. 84—100.
 Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Смирнова О. В., Комаров А. С. Ценопопуляции растений. М. 1988. 182 с.

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

Карнаухова Н. А. Особенности развития и онтогенез *Hedysarum gmelinii* Ledeb. (Fabaceae) в Южной Сибири // Сиб. ботан. вестник: электронный журн., 2007а. Т. 2, вып. 1. С. 67—77. <http://journal.csbg.ru>

Карнаухова Н. А. Анатомо-морфологические адаптации видов рода *Hedysarum* L. Южной Сибири // Биоморфологические исследования в современной ботанике: Матер. междунар. конфер. (Владивосток, 18—21 сентября 2007 г). Владивосток, 2007б. С. 220—224.

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. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 74—79.

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

Федченко Б. А. Род копеечник — *Hedysarum* L. // Флора СССР. М.—Л., 1948. Т. 13. С. 259—319.

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

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

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

Summary

The ontogenesis, age structure and complex of morphological characters of *Hedysarum dahuricum* Turcz. ex B. Fedtsch. (Fabaceae Lindl.), growing in the Chita regions were studied.

УДК 581.4:581.522.4

Н. Ю. Курочкина
N. Y. KurochkinaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: polemonium@yandex.ru

статья поступила 26.09.2007

Онтогенез и динамика онтогенетической структуры *Polemonium caeruleum* L. в условиях культуры

Ontogenesis and dynamics of *Polemonium caeruleum* L. ontogenetic structure under cultivation

Аннотация. Изучен онтогенез и динамика онтогенетической структуры четырех агроценопопуляций *Polemonium caeruleum* L. Онтогенез синюхи голубой в условиях культуры неполный, длительность большого жизненного цикла — 5—12 лет, наиболее продолжительный период — генеративный. Выявлены основные типы агроценопопуляций: инвазионная, нормальная и регрессивная. Среди нормальных выделены зреющие, зрелые, стареющие и старые.

Ключевые слова: агроценопопуляция, онтогенез, онтогенетическая структура, *Polemonium caeruleum* L.

Key words: agrocoenopopulation, ontogenesis, ontogenetic structure, *Polemonium caeruleum* L.

Номенклатура: Флора Сибири, 1997.

Введение

В настоящее время возрастает интерес к лекарственным средствам растительного происхождения; увеличивается потребность в высококачественном сырье. В связи с этим представляется актуальным изучение биологических особенностей видов лекарственных растений как в природных популяциях, так и при возделывании в условиях культуры.

Polemonium caeruleum L. (синюха голубая) — лекарственное растение; используется официальной и народной медициной для лечения заболеваний органов дыхания (хронических бронхитах, бронхопневмонии, коклюше), желудочно-кишечного тракта и нервной системы, и как успокаивающее при бессоннице (Растительные ресурсы..., 1990).

P. caeruleum — европейско-сибирский вид, широко распространенный в лесной и лесостепной зонах. В природных условиях не образует крупных зарослей, имеет невысокую продуктивность. Заготовка дикорастущего сырья нецелесообразна, поэтому существует необходимость выращивания синюхи в культуре.

Онтогенез *P. caeruleum* и онтогенетический состав ценопопуляций были изучены ранее в природных популяциях (Курочкина, 2001).

Задача данного исследования — изучить онтогенез и динамику онтогенетической структуры ценопопуляций *P. caeruleum* в условиях культуры в Новосибирской области.

Материал и методы

Сбор семенного материала проводился в разных ценопопуляциях (ЦП) Горного Алтая и Хакасии. Семена собирались со всех растений для максимального сохранения генофонда. Посев производился осенью (10—15 октября) на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН площадью не менее 50 м².

На первом этапе были высеяны семена, собранные в 14 ценопопуляциях. Из 14 агроценопопуляций (АЦП) для описания онтогенеза и онтогенетической структуры были отобраны 4, растения которых наименее поражались вредителями и болезнями. Ценопопуляции, семенной материал которых использовался для посевов: ЦП-1 — Республика Алтай, Усть-Канский район, поселок Кырлык, разнотравно-злаковый настоящий суходольный луг; ЦП-2 — Шебалинский район, поселок В. Кукуя, злаково-осоково-разнотравный лесной суходольный луг; ЦП-3 — Усть-Канский район, поселок Коргон, злаково-разнотравный лесной суходольный луг; ЦП-4 — Турочакский район, поселок В.-Бийск, высокотравный лесной суходольный луг (названия сообществ даны в соответствии с классификацией А. В. Куминовой (1960)).

В пределах каждой агроценопопуляции случайным способом закладывали по 5 учетных площадок длиной 0,5 погонных метра; в течение первого и второго года жизни — четыре раза за вегетаци-

онный сезон, далее — один раз в период цветения. Онтогенетическое состояние каждой особи определялось по критериям онтогенетических состояний, которые использовались в природных ценопопуляциях (Курочкина, 2001). Для каждой агроценопопуляции составлялся онтогенетический спектр и рассчитывался индекс возрастности и индекс эффективности. Индекс возрастности ценопопуляций (Δ) определялся по методике А. А. Уранова (1975). Индекс эффективности (ω) по методике Л. А. Животовского (2001).

Основные типы агроценопопуляций (инвазионная, нормальная, регрессивная) определялись в соответствии с классификацией, разработанной для природных ценопопуляций (Работнов, 1950). Для оценки состояния нормальных агроценопопуляций использовалась классификация «дельта — омега», которая предложена Л. А. Животовским (2001) и основана на совместном использовании индекса возрастности и индекса эффективности. В соответствии с ней могут быть выделены шесть типов нормальных популяций: молодая, зреющая, зрелая, переходная, стареющая, старая.

Результаты и обсуждение

P. caeruleum в условиях культуры, как и в природных условиях, — многолетнее короткорневищное полурозеточное растение с эпигеогенным корневищем, нарастающим до цветения моноподиально, после первого цветения — симподиально.

В условиях культуры во всех изученных агроценопопуляциях в большом жизненном цикле выделено 4 периода и 11 онтогенетических состояний (в природе — 12 состояний; в условиях культуры отсутствуют сенильные особи).

Латентный период. Семена (*se*). Плод — трехгнездная многосемянная коробочка. Содержит 20—40 семян. Масса 1000 семян варьирует от 0,8 до 1,2 г в разных агроценопопуляциях.

Прегенеративный период. Проростки (*p*). Имеют 2 семядоли овальной формы (длина пластинки 0,5—0,7 см, длина черешка 0,8—1,0 см); гипокотиль и главный корень (около 2 см), несущий 1—3 боковых корня. Длительность онтогенетического состояния — 10—40 дней.

Ювенильные особи (*j*) — однопобеговые розеточные растения, имеют 2—3 настоящих листа ювенильного типа с 1—2 парами листочков, длина листа 3—5 см, длина листочка 0,7—0,8 см, ширина 0,3—0,4 см. Главный корень функционирует, его длина 5—10 см, боковых корней — 2—4, длиной 0,5—3 см. Длительность онтогенетического состояния — 15—30 дней.

У иматурных (*im*) растений начинается формирование корневища. Корневище эпигеогенное, как и в природных условиях, формирующееся из по-

легающего надземного побега. Иматурные особи имеют корневище длиной 0,2—0,3 см, диаметром 0,1—0,2 см. Главный корень с боковыми корнями сохраняется; на корневище образуются придаточные корни в числе 4—7, длиной 3—5 см. Растения имеют розетку из 3—4 настоящих листьев с 5—7 парами листочков. Длина листа 8—12 см. Длина листочка 1—1,3 см, ширина 0,5—0,7 см. Длительность онтогенетического состояния — 15—20 дней.

Виргинильные молодые особи (*v₁*) имеют более развитую корневую систему. Корневище 0,4—0,5 см длиной и диаметром 0,2—0,3 см несет 6—10 придаточных корней. Главный корень сохраняется. Возможно образование розеток второго порядка (1—2 шт.) Число листьев в розетке главного побега 4—5, длина листа 14—16 см, листочков 8—9 пар, длина листочка 1,6—1,8 см, ширина 0,5—0,6 см. Семязольные листья отмирают. Продолжительность онтогенетического состояния — 15—60 дней.

Виргинильные взрослые (*v₂*). Во взрослом виргинильном состоянии размеры растений значительно увеличиваются. Длина корневища 0,5—3 см, диаметр 0,4—0,5 см. Придаточных корней 7—17, главный корень сохраняется. Побегов 1—3. В розетке главного побега 5—7 полностью развитых листьев. Длина листа 18—20 см, листочков 10—12 пар, длина листочка 2,2—3 см, ширина 0,7—0,9 см. Во взрослом виргинильном состоянии растения зимуют, поэтому продолжительность возрастного состояния — 8—10 месяцев.

Генеративный период. В начале лета следующего года растения цветут первый раз. Такие особи относятся к молодым генеративным (*g₁*). Они имеют 1—3 генеративных побега (главный побег и 1—2 побега 2-го порядка) и 2—4 вегетативных побега. Генеративные побеги развивают сначала розетку листьев, а затем 1—2 стебля высотой 60—80 см. Розеточные листья (в числе 5—7) к началу цветения могут частично сохраняться; при переходе к плодоношению они постепенно отмирают, а затем отмирают и стеблевые листья. Стеблевых листьев 7—10, они очередные; нижние — черешковые, верхние — сидячие. Длина листа 10—15 см, листочков 11—12 пар, длина листочка 2—3 см, ширина 0,5—0,9 см. После окончания плодоношения надземная часть побега отмирает, а его базальная часть сохраняется и принимает участие в формировании корневища. Нарастание корневища после цветения меняется с моноподиального на симподиальное. Корневище несет многочисленные (40—80) придаточные корни. Главный корень продолжает функционировать. Длительность возрастного состояния один год, абсолютный возраст растения 1—2 года.

Генеративные средневозрастные (*g₂*) — максимально развитые особи. Они имеют 3—7 (иногда до 20) генеративных побегов и 5—8 (до 30) вегетативных. Высота генеративного побега 70—90 см;

на каждом из них в среднем 70—120 цветков, иногда до 200—300. Стеблевых листьев — 10—15 на побеге. Длина листа 20—25 см; листочков 11—13 пар; длина листочка 3—4 см, ширина 0,9—1,1 см. Число придаточных корней на корневище увеличивается до 100—150 и более. Главный корень обычно сохраняется. В корневище средневозрастных генеративных особей после отмирания цветоносной части монокарпического побега обычно возникают очаги отмирания тканей. Продолжительность возрастного состояния 1—5 лет, абсолютный возраст растений 2—7 лет.

У средневозрастных особей возможны перерывы в цветении. Такие растения мы относим к генеративным нецветущим (g_2v). Они не образуют генеративных побегов; вегетативных побегов 5—10, каждый из них представлен розеткой из 4—6 листьев (30—40 см длиной). Подземная часть такая же, как у цветущих средневозрастных особей.

У стареющих генеративных растений (g_3) число побегов сокращается: генеративных побегов — до 1—2, вегетативных до 3—5. Уменьшается высота генеративного побега (50—60 см). Снижается число цветков до 40—70 на побег, часто встречается недоразвитие генеративного побега или очень позднее зацветание. В корневище преобладают процессы отмирания, что может привести к партикуляции особи. Однако дочерние особи не омолаживаются, а сохраняют возрастное состояние материнского растения, и отмирают через 1—3 года. Главный корень полностью отмирает. Число придаточных корней сокращается до 60—80. Длительность возрастного периода — 1—5 лет, абсолютный возраст — 3—12 лет.

Сенильный период. С переходом растений в субсенильное (ss) возрастное состояние генеративный побег не формируется. Надземная часть представлена 2—3 вегетативными побегами. В розетке 2—4 листа, их длина 4—6 см. Число листочков — 5—6 пар, длина листочка 1—2,2 см, ширина 0,6—1 см. Значительная часть корневища отмирает, функционирует лишь его участок длиной 1,5—2 см, несущий 15—20 придаточных корней.

Сенильные растения (s) не обнаружены.

Длительность большого жизненного цикла синых голубой в культуре колеблется от 3—4 до 10—12 лет.

По сравнению с онтогенезом *P. caeruleum*, описанным в природе, в культуре выявлен ряд особенностей.

Так, главный корень у особей в условиях культуры не отмирает в молодом виргинильном состоянии, как это происходит в природе, а продолжает функционировать до генеративного средневозрастного состояния. Т. е. существуют определенные отличия в становлении жизненной формы: если в природе растение приобретает свойственную взрослой особи короткокорневищную жизненную форму уже на

стадии молодого виргинильного, то в культуре часто взрослое растение до середины генеративного периода существует как корневищно-стержнекорневое, и лишь с отмиранием главного корня становится короткокорневищным. Особенностью развития особей в агроценопопуляциях является также раннее начало ветвления корневища и образования побегов второго порядка — в прегенеративном периоде (у молодых и взрослых виргинильных особей), тогда как в природных условиях ветвление начинается не ранее середины генеративного периода.

Развитие особей в агроценопопуляциях происходит значительно быстрее, чем в естественных условиях. Все этапы онтогенеза существенно сокращаются: прегенеративный период растения проходят за 1—2 года (в природе — за 5—6 лет), генеративный период — за 1—8 лет (в природе — за 5—25 лет), сенильный — за 1—2 года (в природе — за 2—5 лет). Длительность большого жизненного цикла в культуре колеблется от 3—4 до 10—12 лет, тогда как в природе может достигать 30—35 лет.

При подзимнем посеве всходы появляются в начале мая года следующего года. В первый год жизни в течение вегетационного сезона значительная часть растений проходит все прегенеративные возрастные состояния, от проростков до взрослых виргинильных; агропопуляции первого года жизни являются инвазионными (рис. 1—4). Индекс возрастности их составляет от 0,05 до 0,1 (рис. 5), индекс эффективности — от 0,22 до 0,36 (рис. 6).

В генеративный период особи вступают на второй год существования агроценопопуляций, когда значительная часть растений переходит к цветению (от 50% до 82% в разных агроценопопуляциях). Популяции становятся нормальными зреющими. Индекс возрастности 0,19—0,26, индекс эффективности — 0,61—0,76.

На третий год все культурные ценопопуляции становятся нормальными зрелыми; большинство особей находятся в генеративном средневозрастном состоянии. Индекс возрастности агроценопопуляций третьего года составляет от 0,39 до 0,52, индекс эффективности — 0,83—0,96.

На четвертый год все агроценопопуляции, кроме АЦП 3, остаются нормальными зрелыми (индекс возрастности — 0,54—0,55, индекс эффективности — 0,84—0,96). АЦП 3 переходит в разряд стареющих (индекс возрастности — 0,57, индекс эффективности — 0,82).

На пятый год все агроценопопуляции — стареющие (индекс возрастности — 0,61—0,66, индекс эффективности — 0,82—0,90). На шестой год АЦП 3 становится старой (индекс возрастности 0,80, индекс эффективности — 0,59), остальные остаются стареющими.

В дальнейшем происходит увеличение доли субсенильных растений, и к 10—12 году жизни агроценопопуляции могут стать регрессивными.

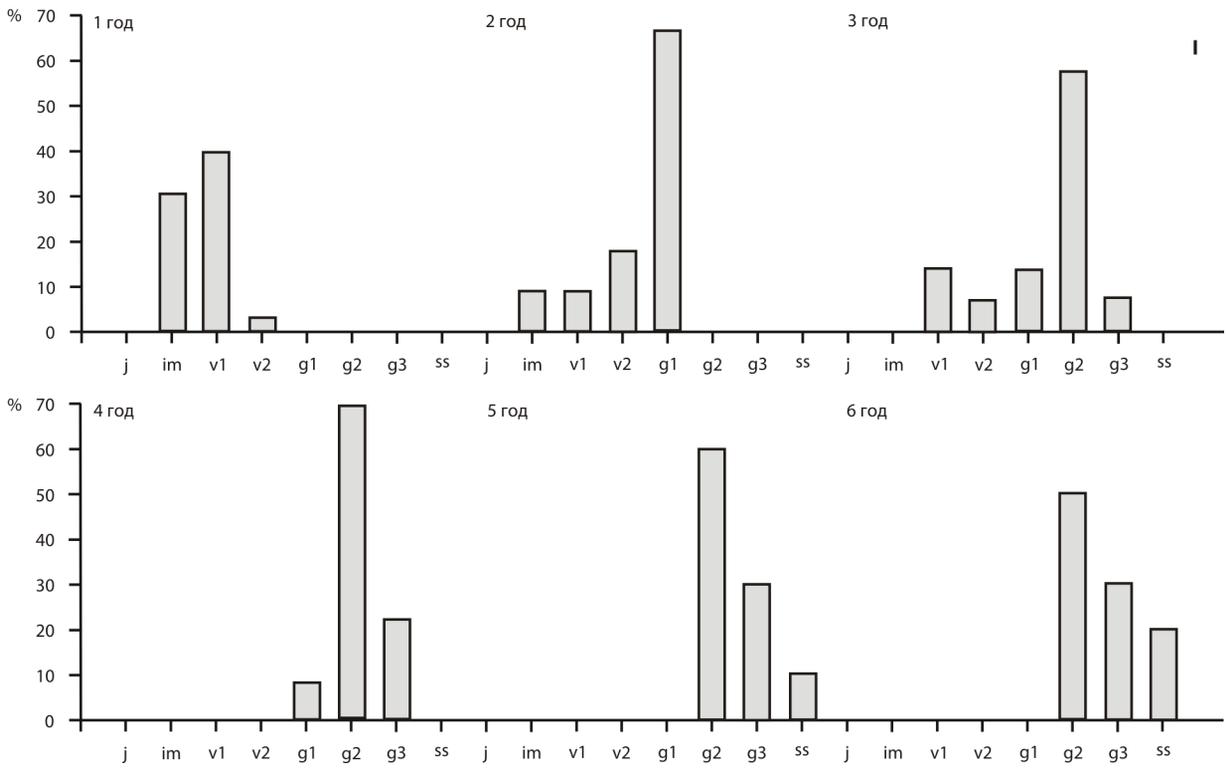


Рис. 1. Онтогенетические спектры *P. caeruleum* в агроценопопуляциях.
 I — номера агроценопопуляций. По оси абсцисс — онтогенетическое состояние: j — ювенильное; im — имматурное; v₁ — виргинильные молодые; v₂ — виргинильные взрослые; g₁ — молодые генеративные; g₂ — зрелые генеративные; g₃ — старые генеративные; ss — субсенильные.

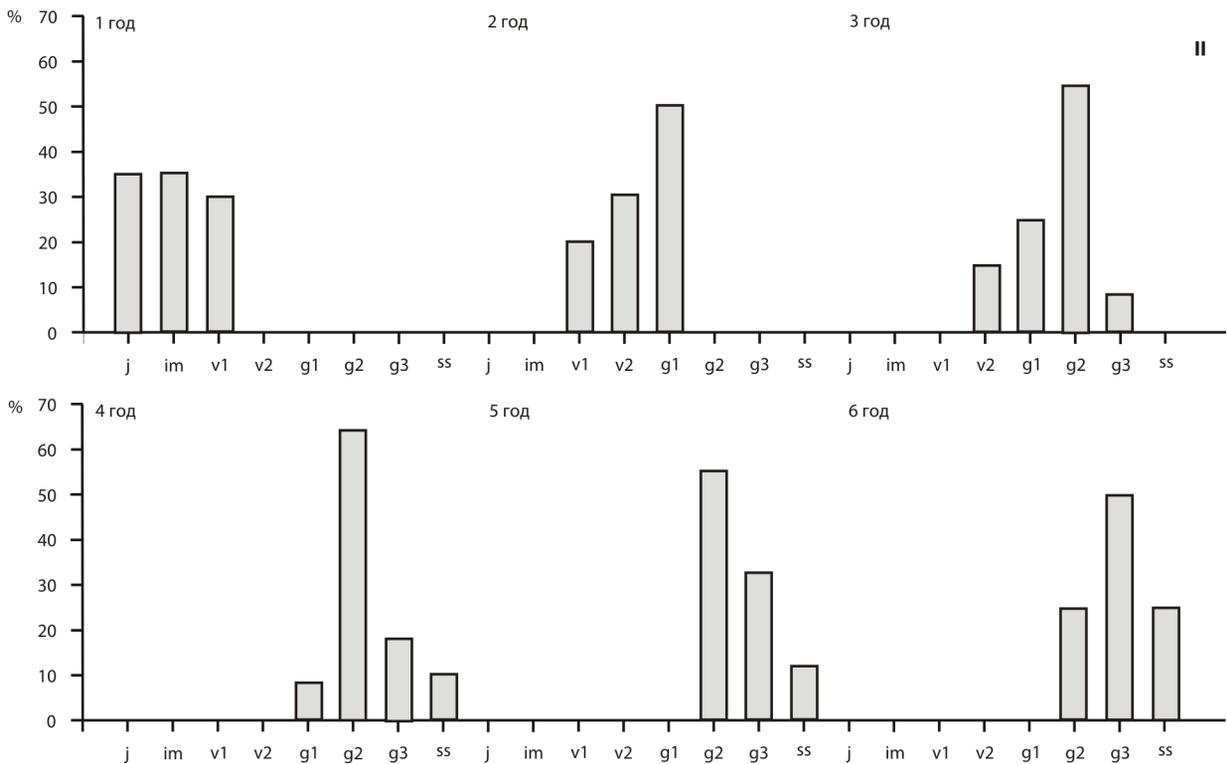


Рис. 1. Онтогенетические спектры *P. caeruleum* в агроценопопуляциях.
 II — номера агроценопопуляций. По оси абсцисс — онтогенетические состояния.

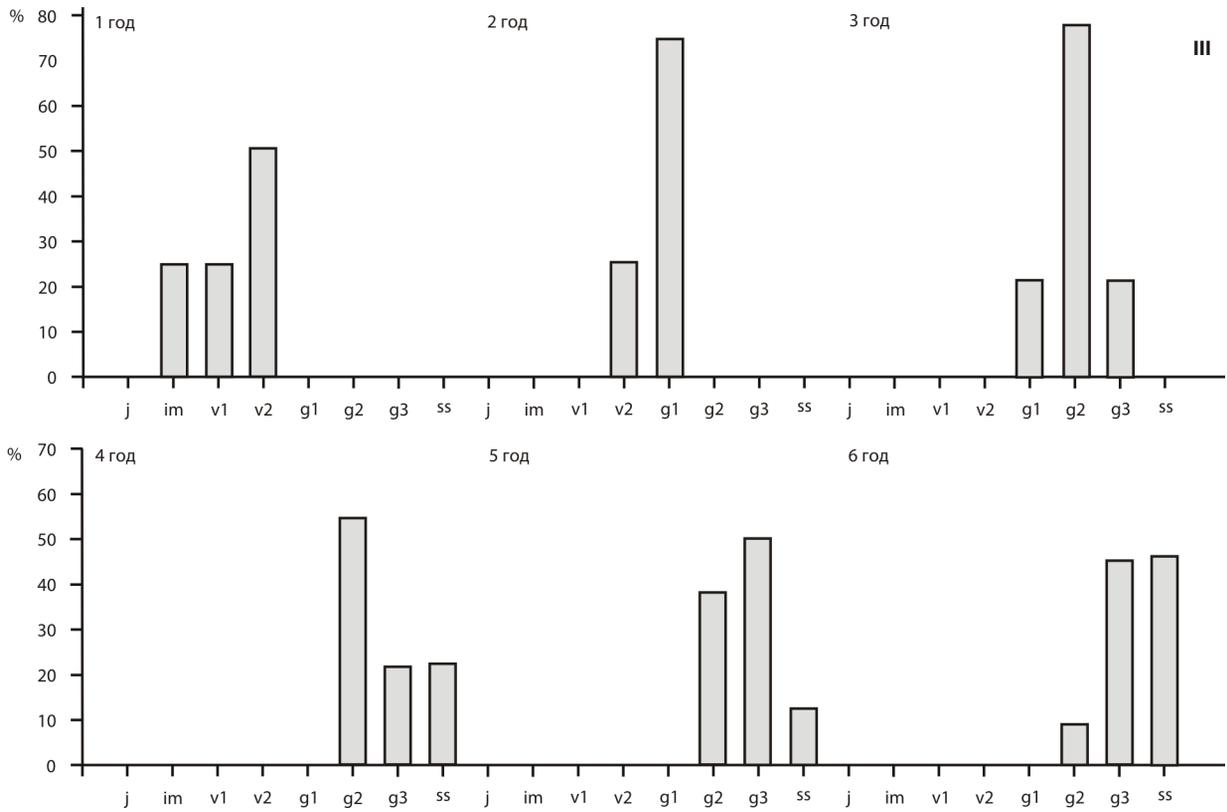


Рис. 3. Онтогенетические спектры *P. caeruleum* в агроценопопуляциях. III — номера агроценопопуляций. По оси абсцисс — онтогенетические состояния.

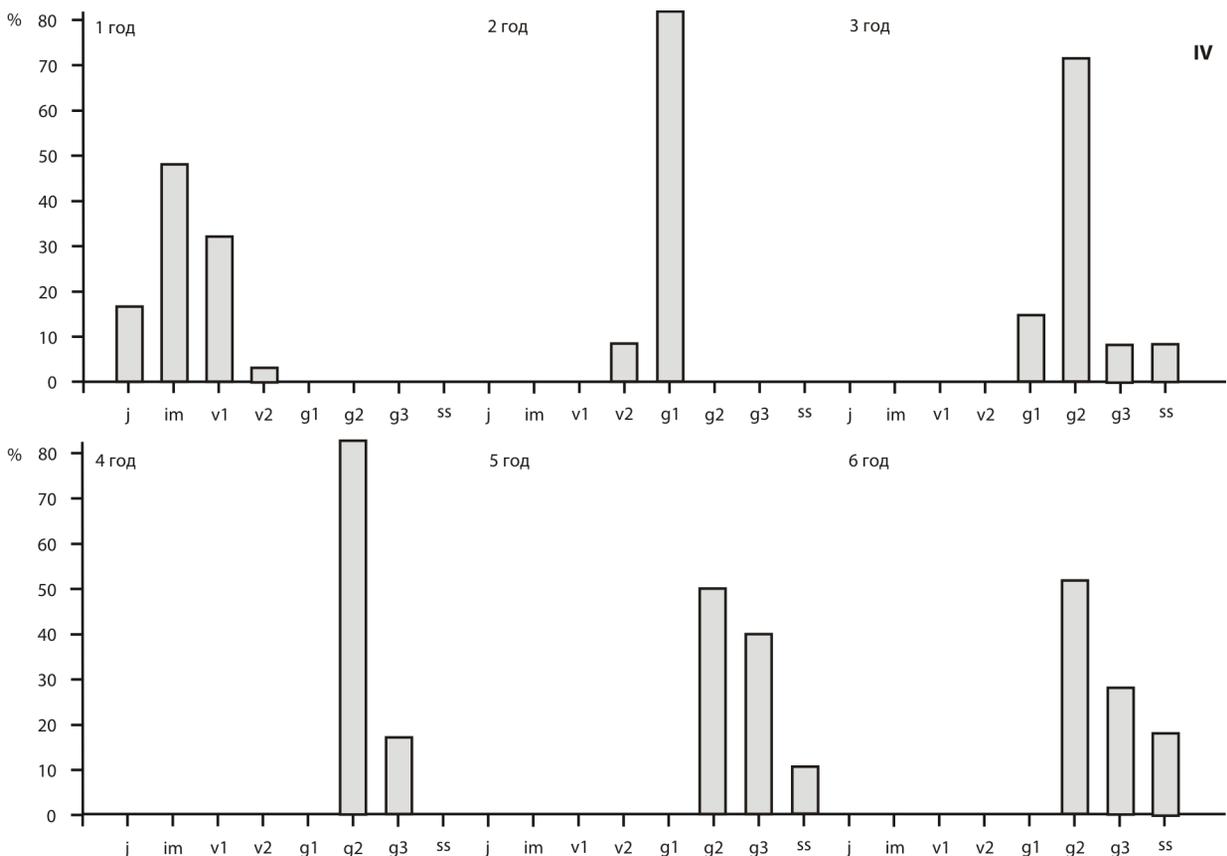


Рис. 4. Онтогенетические спектры *P. caeruleum* в агроценопопуляциях. IV — номера агроценопопуляций. По оси абсцисс — онтогенетические состояния.

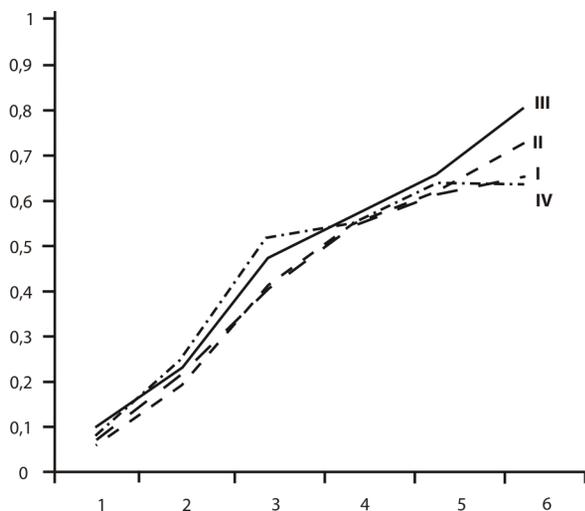


Рис. 5. Индекс возрастности агроценопопуляций *P. caeruleum*. По оси абсцисс — годы жизни агроценопопуляций. По оси ординат — значение индекса возрастности. I, II, III, IV — номера агроценопопуляций.

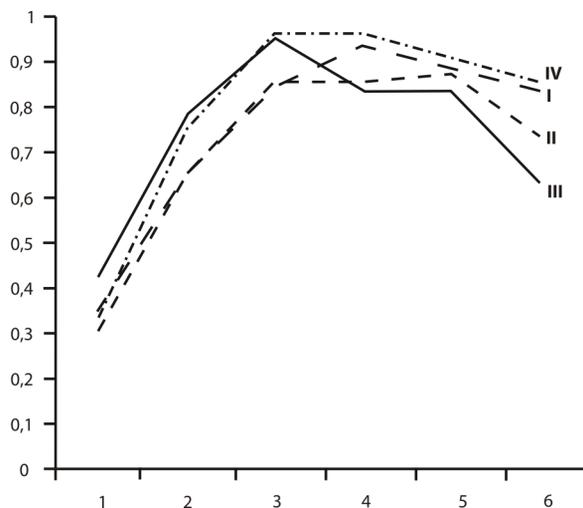


Рис. 6. Индекс эффективности агроценопопуляций *P. caeruleum*. По оси абсцисс — годы жизни агроценопопуляций. По оси ординат — значение индекса возрастности. I, II, III, IV — номера агроценопопуляций.

Заключение

Таким образом, в условиях культуры *P. caeruleum* — многолетнее короткокорневищное полу-розеточное растение с эпигеогенным корневищем, нарастающим до цветения моноподиально, после первого цветения — симподиально.

В большом жизненном цикле выделено 4 периода и 11 возрастных состояний (неполный онтогенез). Длительность большого жизненного цикла — 5—12 лет, наиболее продолжительный период — генеративный.

Выявлены три основных типа агроценопопуляций: инвазионная (1-й год жизни), нормальная (2—10 год), регрессивная (10—12 год). Среди нормальных выделены зреющие, зрелые, стареющие и старые.

Библиографический список

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.

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

Курочкина Н. Ю. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Polemonium caeruleum* L. в условиях Хакасии и Горного Алтая // Раст. ресурсы. 2001. № 1. С. 31—39.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботан. М.—Л., 1950. С. 465—483.

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. *Caprifoliaceae* — *Plantaginaceae*. Л. 1990. 326 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2 (134). С. 7—34.

Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 11. 179 с.

Summary

Ontogenesis and dynamics of the ontogenetic structure of four *Polemonium caeruleum* L. agrocoenopopulations have been studied. Ontogenesis of *P. caeruleum* under cultivation is incomplete, duration of the life cycle is 5—12 years, and the most extended period is generative. The main types of agrocoenopopulations have been determined.

УДК 581.19.582.736

О. В. Коцупий
O. V. KotsupiyЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: olnevaster@gmail.com

статья поступила 10.10.2007

Изменчивость состава и содержания флавоноидов *Astragalus membranaceus* (Fischer) Bunge из Восточной Сибири

Variability of flavonoid composition and content in *Astragalus membranaceus* (Fischer) Bunge from Eastern Siberia

Аннотация. Различными методами хроматографии исследована органогенная, сезонная, онтогенетическая, внутри- и межпопуляционная изменчивость состава и содержания флавоноидов у *Astragalus membranaceus*. Состав флавоноидов в листьях *A. membranaceus* стабилен в течение вегетационного сезона, но изменяется в онтогенезе. В растениях разных ценопопуляций изменение состава флавоноидов происходит за счет минорных компонентов, а изменение содержания - за счет суммы и количественного соотношения индивидуальных компонентов. При исследовании состава флавоноидов листьев растений 13 ценопопуляций был получен типичный «флавоноидный профиль» *A. membranaceus*. Обнаружена определенная динамика в содержании флавоноидов на протяжении периода вегетации и стадий онтогенеза.

Ключевые слова: флавоноиды, *Astragalus membranaceus*, Восточная Сибирь.

Key words: flavonoids, *Astragalus membranaceus*, Eastern Siberia.

Номенклатура: Конспект..., 2005.

Введение

Познание биологического значения веществ вторичного синтеза, таких как флавоноиды, и рациональное использование флавоноидосодержащих растений невозможны без детального изучения закономерностей накопления, специфичности и изменчивости состава и содержания этих веществ. Изменчивость биохимического признака по С. А. Мамаеву и Л. А. Семкиной (1981) необходимо исследовать в определенной последовательности: сначала эндогенную, затем сезонную, индивидуальную и межпопуляционную (географическую).

При выборе органа растения, который бы представил наиболее полную информацию о фенотипе и родственных отношениях, необходимо изучить изменчивость признака в пределах одной особи. Разные авторы рекомендуют исследовать флавоноиды или в органах размножения, или в листьях, или в филогенетически старых частях растения, таких как корневище, кора деревьев, древесина, семена. По-видимому, решить этот вопрос для всех растений одновременно нельзя и в каждом случае необходим новый поиск (Харборн, 1968; Высочина, 1976).

Неоднозначны данные и по динамике накопления флавоноидов в течение вегетационного периода. Разными авторами было экспериментально установлено, что максимальное их количество в различных видах растений приходится на фазы бутонизации, начала цветения, массового цветения, на период плодоношения, а также на две фазы за вегетационный сезон (Высочина, 1967; Валуцкая, 1969; Алюкина, 1977; Минаева, 1978; Высочина, 1999; Шалдаева и др., 2003).

В результате изучения изменчивости флавоноидного состава в течение онтогенеза растений было обнаружено высокое содержание веществ на начальных этапах онтогенеза, а также на стадии зрелости (Минаева, 1978). На протяжении онтогенеза менялся и качественный состав флавоноидов (Шалдаева и др., 2003).

Задачей изучения внутривидовой изменчивости флавоноидного состава является установление распределения химических веществ в растениях по ареалу вида. Особенно это актуально для широко распространенных видов (Harborne, 1975; Высочина, 1999а). Компонентный состав флавоноидов вида может коррелировать с морфологией, или же быть совершенно не связанным с ней. В пос-

леднем случае можно говорить о «химических расах» или «биохимических разновидностях» (Tetenyi, 1970; Высочина, 2000). В большинстве случаев, как отмечает J. V. Harborne (1975), межпопуляционные отличия флавоноидного состава не столь значительны — обычно главные компоненты однообразны, а минорные варьируют.

Целью данной работы явилось изучение органо-генной, сезонной, онтогенетической и внутривидовой изменчивости состава и содержания флавоноидов в надземной части *A. membranaceus*.

Лекарственные свойства и терапевтическое действие *A. membranaceus* довольно широко изучаются отечественными и зарубежными исследователями. Это ценное лекарственное растение, оказывающее общеукрепляющее, тонизирующее действие. В восточной медицине, в Забайкалье и на Дальнем Востоке, его употребляют в качестве гипотензивного, кардиотонического, диуретического, потогонного (Ибрагимов, Ибрагимова, 1960), ранозаживляющего, нормализующего процессы пищеварения средства, а также при нарушениях обмена веществ, для лечения инфицированных ран.

В рецептах восточной медицины *A. membranaceus* входит в число наиболее часто используемых лекарственных растений традиционной медицины Китая, Японии и Кореи (Гриневиц, Брехман, 1970).

В современной китайской фармакологии корни астрагала — высокоценное тонизирующее средство с широким фармакологическим действием — иммуномодулирующим, антибактериальным и антивирусным, сердечно-сосудистым, антиоксидантным, диуретическим (Encyclopedia..., 2003).

Широкий спектр лекарственного действия *A. membranaceus* обусловлен высоким содержанием различных биологически активных веществ. Корни и надземная часть растения характеризуется набором типичных биологически активных компонентов — сапонидами, полисахаридами, флавоноидами, свободными аминокислотами и микроэлементами, в них также присутствуют кумарины, фолиевая и никотиновая кислоты, холин, бетаин, фенольные кислоты (Encyclopedia..., 2003). Большая часть работ связана с исследованием полифенольных соединений, в частности, флавоноидов.

Ранее флавоноиды (флавонолы, изофлавоны и изофлаваны) были найдены в различных частях этого растения — корнях, стеблях и листьях. В корнях *A. membranaceus* накапливаются преимущественно изофлавоны и изофлаваны, производные флавонолов преобладают в надземной части. В ней были обнаружены кверцетин, кемпферол, рамноцитрин, куматокенин, суммарное содержание флавоноидов составило 1,95—0,09 % (Дунгэрдорж, 1978). В стеблях и листьях найден рамноцитрин-3-β-D-глюкозид (0,12 и 0,51 % соответственно) (Tian et al., 1993). Литературные данные по динамике накопления флавоноидов у *A. membranaceus* нам не известны.

Тем не менее, изучение особенностей накопления флавоноидов имеет немаловажную роль в определении ресурсного потенциала этого ценного лекарственного растения.

Материал и методы

Исследования проводили на материале, собранном в период с 2000 по 2004 гг. на территории Читинской области. Использовали также материалы гербариев: Института общей и экспериментальной биологии СО РАН (Улан-Удэ), ГНОУ «Забайкальский ботанический сад (ЗабБС)» (Чита), лаборатории Гербарий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). Видовая принадлежность личных сборов была определена автором статьи согласно диагнозам, приведенным во «Флоре Центральной Сибири» (1979) и «Флоре Сибири» (1994). В таблице 1 представлены образцы типичных форм *A. membranaceus* с характерными морфологическими признаками.

В ценопопуляциях из окр. с. Урульга Читинской области изучали органо-генную (падь Чалдонка, осоково-разнотравно-березовый лес, 2001 г.), сезонную (там же, 2003 г.) и онтогенетическую (падь Цаун, разнотравно-березовый лес, 2004 г.) изменчивость флавоноидного состава. Внутривидовую изменчивость состава флавоноидов определяли в образцах листьев 13 ценопопуляций *A. membranaceus*, а содержания — в 7.

Разделяли и идентифицировали флавоноиды хроматографией на бумаге FN 3, 5, 8 и ТСХ с помощью УФ-спектроскопии с применением ионизирующих добавок и комплексообразователей (Mabry et al., 1970; Маштаков и др., 1971; Клышев и др., 1978). Кроме этого, агликоны разделяли на колонках с силикагелем и с полиамидным сорбентом и методом обращенно-фазовой высокоэффективной жидкостной хроматографии (ОФ ВЭЖХ). Содержание флавоноидов определяли спектрофотометрически. Ошибка методики — 2,84 % (Высочина и др., 1987).

Для изучения качественного состава и содержания гликозидов сумму флавоноидов исчерпывающе экстрагировали 50—70 % этанолом при нагревании на водяной бане. Для получения агликонов водно-спиртовый экстракт листьев растений гидролизали 5 % раствором соляной кислоты 2 часа на водяной бане. Агликоны извлекали диэтиловым эфиром.

Системы растворителей для хроматографирования гликозидов флавоноидов на бумаге: изопропанол — муравьиная кислота — вода (2:5:5) (I-направление), н-бутанол — уксусная кислота — вода (40:12:28) (II-направление); для агликонов: 60 % уксусная кислота. Для разделения агликонов на колонках с силикагелем и ТСХ (Silufol UV 254 без люминесцентного индикатора) использовали систему растворителей толуол — этилформиат — муравьиная

Таблица 1. Эколого-географическая характеристика исследованных растений *A. membranaceus* из Восточной Сибири

№ пп	Код образца, дата сбора	Место сбора	Откуда получен, кем определен
1	ЧАр-03, 14.07.2003	Читинская обл., Карымский р-н, долина р. Араца, лиственнично-сосновый лес	Личные сборы
2	ЧУЦ-04, 8.07.2004	Читинская обл., Карымский р-н, окр. с. Урульга, падь Цаун, разнотравно-березовый лес	То же
3	ЧУЖ-03, 13.07.2003	Читинская обл., Карымский р-н, окр. с. Урульга, падь Жипкоша, сосново-березовый лес	То же
4	ЧУЧ-01, 26.06.2001	Читинская обл., Карымский р-н, с. Урульга, падь Чалдонка, осоково-разнотравно-березовый лес	То же
5	ЧУЧ-02, 1.07.2002	Там же	То же
6	ЧУЧ-03, 10.07.2003	Там же	То же
7	ЧБА-00, 20.07.2000	Читинская обл., Борзинский р-н, окр. с. Адон-Челун, нителистниковая степь	То же
8	ЧКМ-00, 21.07.2000	Читинская обл., Краснокаменский р-н, окр. с. Маргучек, ковыльно-нителистниковая степь	То же
9	ЧКЧ-01, 23.07.2001	Читинская обл., Красно-Чикойский р-н, окр. с. Красный Чикой, разнотравно-злаковая степь	То же
10	ЧАГ-80, 14.06.1980	Читинская обл., Кыринский р-н, долина р. Агуцы, каменистый склон	ГНОУ «ЗабБС», г. Чита
11	ЧОЛ-01, 12.07.2001	Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, с. Олочи, р. Серебрянка, бело-черноберезовый лес	Личные сборы
12	ЧОП-01, 13.07.2001	Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, окр. с. Олочи, пр. бер. р. Серебрянки, распадок, березовый колос.	То же
13	ЧТС-02, 8.07.2002	Окр. г. Читы, Титовская сопка, рододендрово-сосновый лес	То же
14	ЧХУ-01, 19.07.2001	Читинская обл., Хилокский р-н, окр. с. Укурик, опушка соснового леса	То же
15	ЧХХ-01, 21.07.2001	Читинская обл., Хилокский р-н, окр. с. Хохотуй, березово-сосновый лес	То же
16	ЧЧЕ-01, 27.06.2001	Читинская обл., Читинский р-н, окр. с. Елизаветино, опушка разнотравно-березового леса	То же
17	БВЩ-78, 9.07.1978	Бурятия, Баунтовский р-н, каньон р. Витим, устье р. Щербатихи, осыпь	ИОиХБ, г. Улан-Удэ, Будацеренова
18	БДИ-26, 22.07.1926	Бурятия, окр. Джидинский р-н, с. Инзагатуй, степь	ИОиХБ, г. Улан-Удэ, Петрова
19	АмН-77, 26.07.1977	Амурская область, Джелтулакский р-н, окр. пос. Усть-Урким, берег р. Нюкжи	Лаб. Гербарий ЦСБС, В. Ярыгина

кислота, 5:4:1, на колонках с полиамидным сорбентом проводили элюцию возрастающими концентрациями водно-этанольных или хлороформно-этанольных смесей.

Разделение агликонов методом ОФ ВЭЖХ проводили на приборе «Agilent 1100» (Германия), колонка *Hypersil ODS*, размером 250×2 мм с диаметром частиц 5 мкм. Подвижная фаза: метанол–ортофосфорная кислота (47:53). Скорость потока элюента 0,2 мл/мин. Объем вводимой пробы 3 мкл. Детектирование осуществляли при λ 360 нм. ВЭЖХ анализ каждого образца проводили в 2-кратной повторности. Количественное определение индивидуальных компонентов проводили по методу внешнего стандарта.

Результаты и обсуждение

Состав агликонов и гликозидов *A. membranaceus*

Выделенные и идентифицированные ранее агликоны *A. membranaceus* — кверцетин, изорамнетин, кемпферол и рамноцитрин (Сиднева, 2003, 2004)

(рис. 1) были также разделены обращенно-фазовой ВЭЖХ (рис. 2).

Исследовали агликоновый состав листьев растений *A. membranaceus* из мест их естественного произрастания в четырех ценопопуляциях Читинской области (ЧЧХ-01, ЧУЧ-03, ЧУЦ-04, ЧТУ-03). Обнаружено, что агликоны растений, независимо от фаз развития, экологических условий и географии имеют постоянный для вида состав.

Изучая гликозидный состав флавоноидов *A. membranaceus* из разных ценопопуляций и точек ареала распространения вида, определили типичный «флавоноидный профиль» этого вида (рис. 3). Среди компонентов флавонолового состава *A. membranaceus* преобладают гликозиды кверцетина (4, 6 и 10) и изорамнетина (1 и 2), обнаружен один гликозид рамноцитрина (0).

Эндогенная и сезонная изменчивость

При сравнении флавоноидных профилей различных органов в фазах начала вегетации, бутонизации, массового цветения, конца цветения

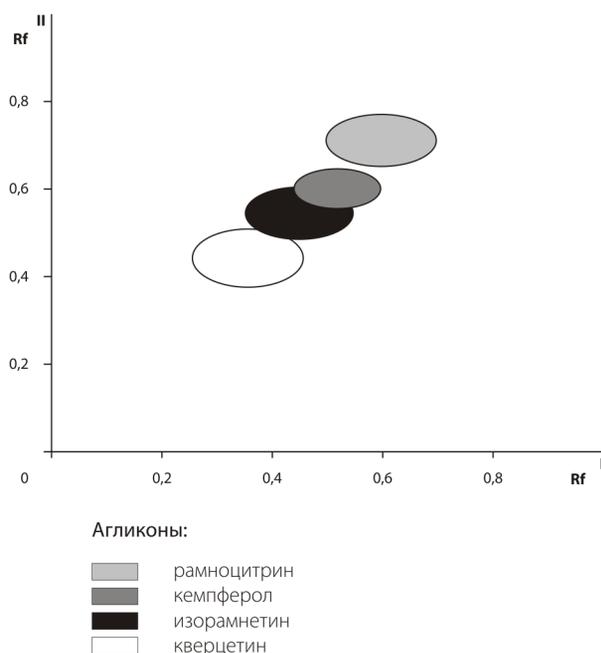


Рис. 1. Схема двумерной хроматограммы агликонов *A. membranaceus*.

и плодоношения (ценопопуляция осоково-разнотравно-березового леса, ЧУЧ-01) было обнаружено, что гликозидный состав в листьях и репродуктивных органах практически неизменен, а в стеблях максимальное количество компонентов приходится на фазы бутонизации и плодоношения. По сравнению со стеблями и репродуктивными органами полный состав гликозидов представлен в листьях (Сиднева, 2004). Таким образом, листья — наиболее подходящий орган растения для исследования изменчивости состава флавоноидов астрагалов.

При сравнении содержания флавоноидов (в % на массу воздушно-сухого сырья) в органах растений

в указанной выше популяции и еще в 9 образцах из разных эколого-географических условий произрастания (ЧУЖ-03, Чар-03, ЧЧЕ-01, ЧКМ-00, Чар-80, ЧХХ-01, ЧХУ-01, ЧТС-02, ЧОЛ-01) было установлено, что в бутонах и цветках оно больше, чем в листьях, меньше всего накапливают флавоноидов стебли и корни. Это согласуется с ранее полученными результатами исследования сибирских видов *A. adsurgens*, *A. alopecurus*, *A. danicus*, *A. frigidus*, *A. fruticosus*, *A. propinquus* и *A. sulcatus*: самое высокое содержание флавоноидов — в цветках, меньшее — в листьях и минимальное — в стеблях (Киселева и др., 1991).

В той же ценопопуляции (ЧУЧ-03) в 2003 году в вышеуказанных фазах вегетационного периода изучали сезонную изменчивость содержания флавоноидов (табл. 2).

В листьях отмечено два максимума содержания веществ: в фазах начала вегетации (3,92%) и плодоношения (4,40%) и один минимум — в фазе бутонизации. При изучении сезонной динамики накопления флавоноидов у других видов растений отмечена подобная двухвершинная кривая (Алюкина, 1977; Высочина, 1999). В репродуктивных органах выявлена следующая динамика: максимум содержания флавоноидных веществ приходится на фазу бутонизации (5,51%), в фазе цветения их количество уменьшается и далее резко падает в фазе плодоношения (0,88%). В стеблях динамика накопления веществ выражена слабо, однако к фазе плодоношения происходит повышение количества флавоноидов (до 1,27%). Содержание флавоноидов в корнях минимально и на данном этапе исследований его динамика не прослежена. В *A. sulcatus* во всех органах надземной части до фазы цветения происходит увеличение, к фазе плодоношения — уменьшение содержания флавоноидов (Киселева и др., 1991).

Распределение по органам максимальных значений содержания флавоноидов в разных фенофа-

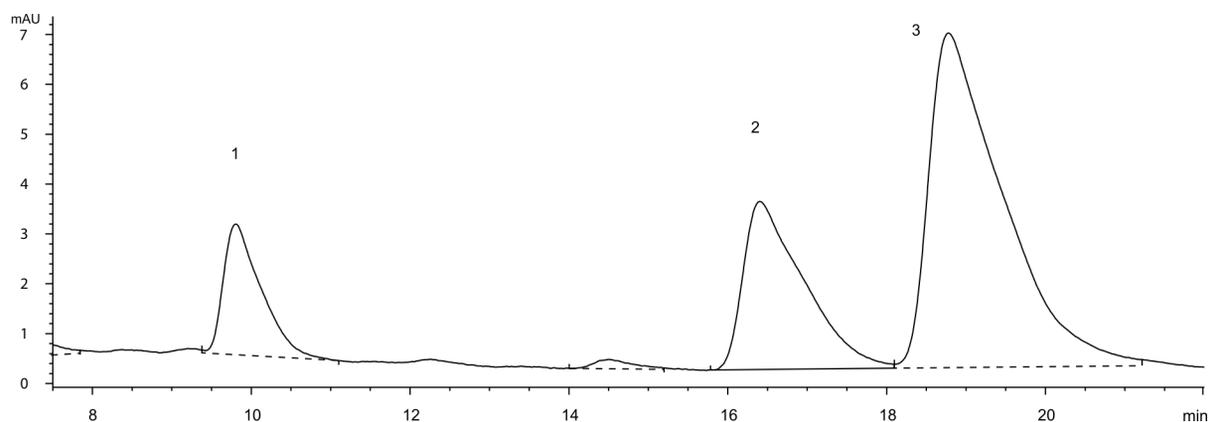


Рис. 2. ВЭЖХ агликонов *A. membranaceus*. Цифрами обозначены: 1 — кверцетин (0,19%), 2 — кемпферол (0,27%), 3 — изорамнетин и рамноцитрин (0,65%). В скобках дано содержание веществ, % на массу воздушно-сухого сырья. По оси x — время удерживания, в мин. По оси y — оптическая плотность.

Таблица 2. Динамика содержания флавоноидов в надземной части *A. membranaceus* из Читинской области в течение вегетационного периода, % на массу воздушно-сухого сырья

Часть растения	Фазы вегетации	Дата	Сумма флавоноидов
Листья	начало вегетации	15.06.2003	3,92
	бутонизация	26.06.2003	2,50
	массовое цветение	10.07.2003	3,15
	конец цветения	17.07.2003	3,28
	плодоношение	30.07.2003	4,40
Бутоны	бутонизация	26.06.2003	5,51
Цветки	массовое цветение	10.07.2003	3,91
Цветки	конец цветения	17.07.2003	3,59
Плоды	плодоношение	30.07.2003	0,88
Стебли	начало вегетации	15.06.2003	0,47
	бутонизация	26.06.2003	0,41
	массовое цветение	10.07.2003	0,38
	конец цветения	17.07.2003	0,46
	плодоношение	30.07.2003	1,27
Надземная часть	начало вегетации	15.06.2003	1,46
	бутонизация	26.06.2003	1,67
	массовое цветение	10.07.2003	1,92
	конец цветения	17.07.2003	1,76
	плодоношение	30.07.2003	3,06

зах объясняется, вероятно, их активным участием в метаболических процессах, в том числе репродуктивных (Минаева, 1978). Содержание флавоноидов в надземной части растений по фенофазам находится в соответствии с изменением удельного веса органов и концентрацией веществ в них, достигая максимума (3,06%) в фазе плодоношения.

Рассчитывая количество флавоноидов на среднюю массу одного сухого растения (среднее из 5 осо-

бей), установили время оптимального срока сбора сырья с целью получения наибольшего выхода флавоноидов (рис. 4). Оптимальными сроками сбора сырья следует считать фазы массового цветения и, особенно, плодоношения, так как именно в это время происходит наибольшее накопление суммы флавоноидов в пересчете на одно растение — 41,5 и 8,14 мг соответственно. В эти фазы листья и стебли, составляющие основную массу надземной части, содержат максимальное количество флавоноидов. В листьях одного растения в фазе массового цве-

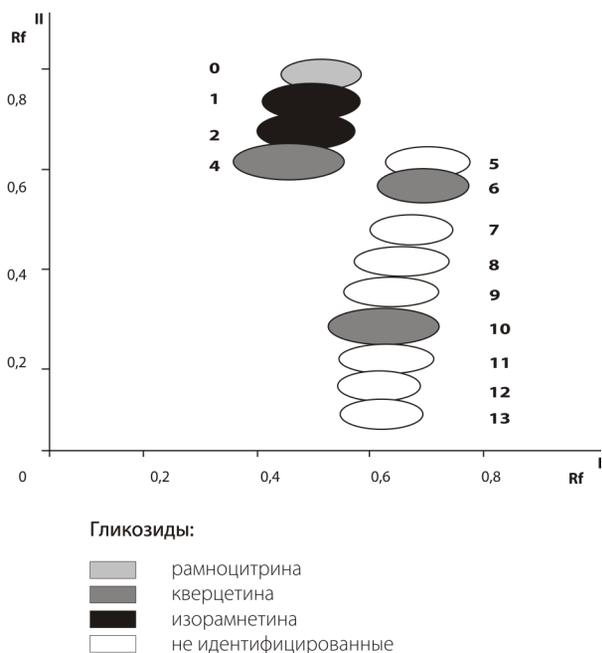


Рис. 3. Схема хроматограммы. Типичный флавоноидный профиль *A. membranaceus*.

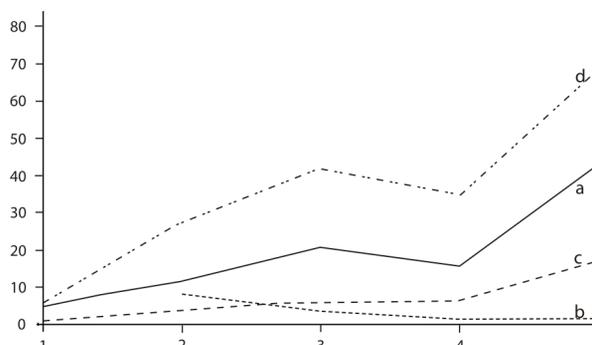


Рис. 4. Содержание суммы флавоноидов в надземной части и органах надземной части *A. membranaceus* в расчете на массу одного сухого растения и массу его отдельных органов. а — листья; б — генеративные органы; с — стебли; d — надземная часть. По горизонтали показаны фазы вегетации: 1 — начало вегетации; 2 — бутонизация; 3 — массовое цветение; 4 — конец цветения; 5 — плодоношение. По вертикали — содержание флавоноидов в расчете на массу одного сухого растения, в мг.

Таблица 3. Содержание флавоноидов в листьях *A. membranaceus* разных эколого-географических условий произрастания, % на массу воздушно-сухого сырья

Код образца, сообщество	Фаза вегетации, дата	Содержание флавоноидов
ЧУЧ-01, падь, осоково-разнотравно-березовый лес	Ц 26.06.2001	4,84
ЧХХ-01, березово-сосновый лес	Ц 21.07.2001	3,58
ЧЧЕ-01, опушка разнотравно-березового леса	Ц 27.06.2001	3,53
ЧХХ-01, березово-сосновый лес	П 27.07.2001	3,79
ЧКЧ-01, разнотравно-злаковая степь	П 23.07.2001	3,29
ЧОП-01, распадок, березовая колка	П 13.07.2001	2,95
ЧХУ-01, опушка соснового леса	П 19.07.2001	2,91
ЧОЛ-01, бело-черноберезовый лес	П 12.07.2001	2,82

Примечание. Ц – цветение, П – плодоношение.

тения содержится 20,58 мг этих веществ, в фазе плодоношения — 34,04 мг, в стеблях 6,3 и 16,85 мг соответственно. В генеративных органах максимум приходится на фазу бутонизации (7,83 мг).

Изменчивость содержания и состава флавоноидов *A. membranaceus* в разные годы

На протяжении трех лет (ЧУЧ, 2001—2003 гг.) в фазе массового цветения анализировали содержание флавоноидов в листьях растений средневозрас-

тного онтогенетического состояния (рис. 5). Состав флавоноидов оставался неизменным. Изменения происходили в содержании веществ — в первый год исследования сумма флавоноидов была максимальной, в последующие годы уменьшилась в 1,5—1,6 раза. В соотношении индивидуальных компонентов не наблюдали изменения среди главных веществ — гликозидов изорамнетина 2 и 1 и гликозида 7, соотношение остальных гликозидов менялось.

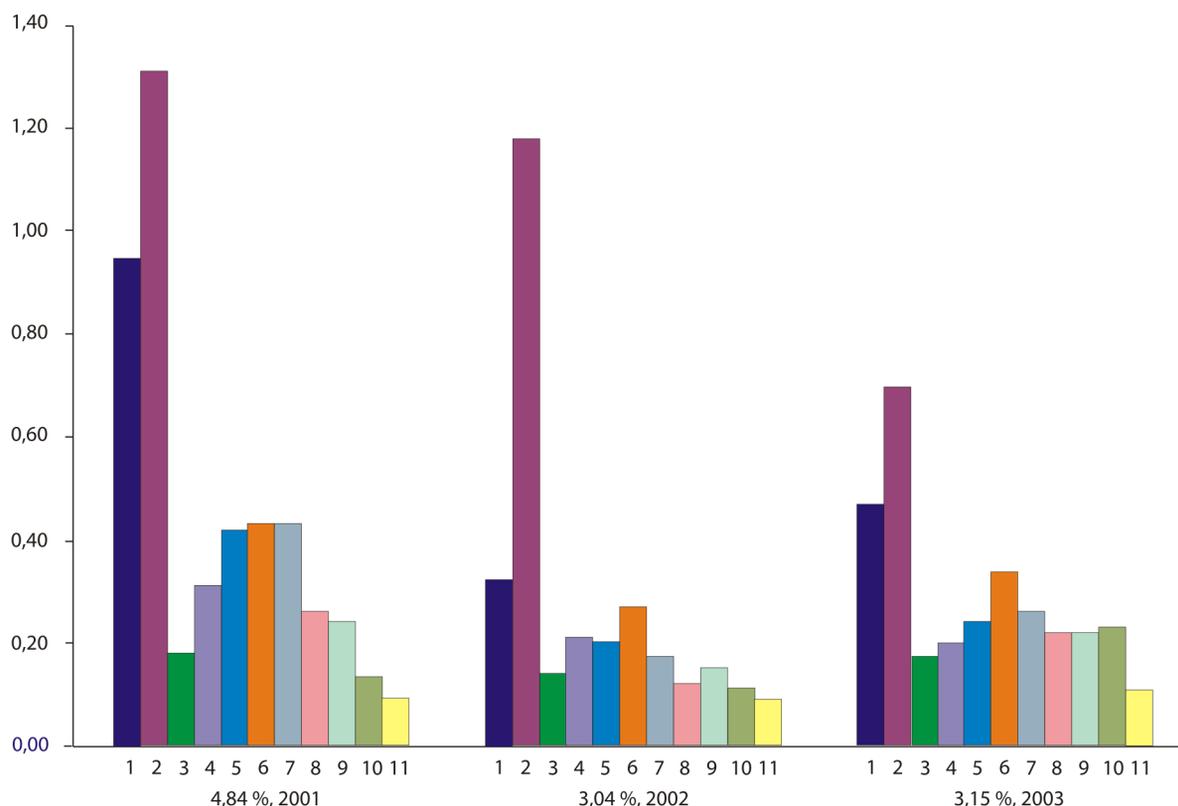


Рис. 5. Изменчивость содержания флавоноидов в листьях растений *A. membranaceus* из ценопопуляции осоково-разнотравно-березового леса в разные годы (ЧУЧ, 2001—2003 гг., фаза массового цветения). По оси х — главные компоненты флавоноидного комплекса: 1, 2 — гликозиды изорамнетина, 4, 6, 10 — гликозиды кверцетина, 5, 7—9, 11, 12 — не идентифицированные гликозиды. По оси у — содержание флавоноидов, % на массу воздушно-сухого сырья.

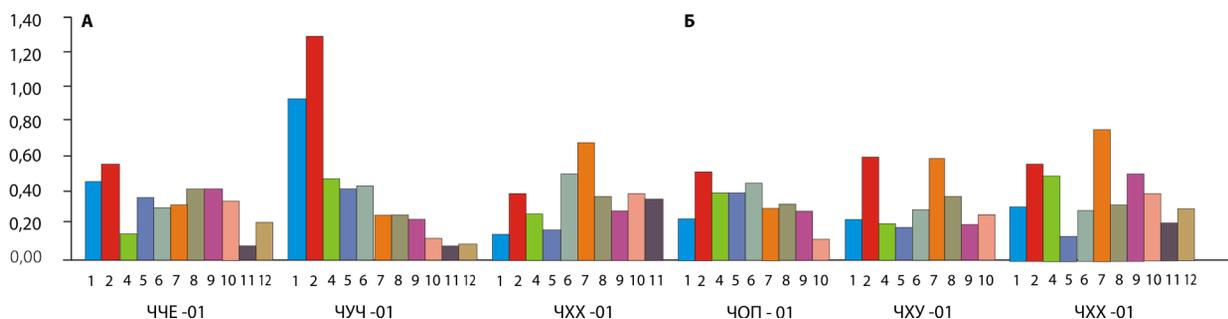


Рис. 6. Содержание гликозидов флавоноидов в листьях образцов растений *A. membranaceus* разных эколого-географических условий произрастания Читинской области в фазах цветения (**А**) и плодоношения (**Б**). По оси х: код образцов (табл. 1). 1, 2, 4 — 12 индивидуальные компоненты. По оси у: содержание флавоноидов, % на массу воздушно-сухого сырья.

Внутри- и межпопуляционная изменчивость

Суммарное содержание флавоноидов в листьях *A. membranaceus* в течение онтогенеза (фаза плодоношения) достигает максимального значения в иматурных и виргинильных особях (3,97%) и минимально — в субсенильных (2,70%). Типичный «флавоноидный профиль» ценопопуляции разновозрастных растений *A. membranaceus* обнаружен у 57% особей, остальные 43% имели профили с нетипичным соотношением компонентов. Листья иматурных и виргинильных растений содержат в значительных количествах гликозиды изорамнетина, в остальных онтогенетических состояниях количество этих двух компонентов меньше и почти не изменяется (Коцупий, Высочина, 2006).

Межпопуляционную изменчивость состава флавоноидов исследовали на 13 образцах листьев растений *A. membranaceus* из разных частей ареала (табл. 1, №№ 6—10, 12—19). В составе флавоноидного комплекса этих образцов обнаружено от 10 до 16 компонентов. В результате сравнения состава флавоноидов 13 образцов *A. membranaceus* у трех из них был обнаружен одинаковый набор гликозидов, который был определен нами как типичный «флавоноидный профиль» (рис. 3). Отличия от этого «профиля» остальных образцов из Даурии незначительны и обусловлены варьированием минорных компонентов. Состав гликозидов флавоноидов листьев растений с восточной границы ареала (Амурская область, АмН-77) отличается значительно от набора флавоноидов растений из Даурии по сравнению с двумя «профилями» из Бурятии — БВЩ-78 и БДИ-26.

Определили содержание суммы флавоноидов в образцах листьев семи ценопопуляций *A. membranaceus* из Читинской области в молодом и среднем генеративных состояниях в фазах цветения и плодоношения (2001 год). Проанализировав условия увлажнения сообществ, в которых были собраны исследуемые образцы, обнаружили зависимость повышенного содержания флавоноидов у *A. membranaceus* от увлажнения почв (табл. 3).

Данные других исследователей свидетельствуют о подобном влиянии условий увлажнения на содержание флавоноидов: содержание флавоноидов в особях луговых и горно-луговых популяций *A. danicus* и *A. adsurgens* выше (в 2,4 и 3,2 раза соответственно), чем степных ценопопуляций (Киселева и др., 1991). У *A. austrosibiricus* в условиях повышенного увлажнения отмечено более высокое содержание флавоноидов (Полякова, Ершова, 1996). Однако, при изучении межэкологической изменчивости содержания флавоноидов у *A. propinquus*, *A. alpinus* и *A. sulcatus* наблюдали, что в фазе бутонизации растения горных экотипов накапливают больше гликозидов, чем равнинные (Кадырова, Савоськин, 1982).

Межпопуляционная изменчивость прослеживается более всего в количественном соотношении компонентов гликозидного состава растений. Содержание отдельных компонентов проанализировали в образцах листьев растений в фазах цветения (рис. 6, А) и плодоношения (рис. 6, Б).

Существует несколько вариантов профилей с преобладанием тех или иных гликозидов. В фазе цветения в двух из трех сообществ — в светлых разнотравно-березовых лесах преобладают гликозиды изорамнетина 2 и 1. В березово-сосновом лесу (ЧХХ-01) главными являются гликозид 7 и гликозид кверцетина 6, третьим главным веществом выступает гликозид изорамнетина 2.

В фазе плодоношения в ценопопуляциях из лесостепи (ЧОП-01 и ЧХУ-01) преобладают компоненты 2 и 6, 2 и 7, соответственно, а в равнинной ценопопуляции из березово-соснового леса — 7 и 2. Таким образом, очевидно, что в одинаковых сообществах существует некоторое сходство «флавоноидных профилей». Подобные результаты получены при исследовании *A. austrosibiricus*, собранного в местообитаниях, близких по характеру влагообеспеченности. Его флавоноидные профили, составленные по количественным пропорциям содержания основных компонентов, были однотипны. (Полякова, Ершова, 1996).

Выводы

Листья астрагала содержат наиболее полный состав флавоноидов. Максимум содержания флавоноидов отмечен в бутонах в фазе бутонизации и в листьях в фазе плодоношения.

На протяжении трех лет в фазе цветения в одной ценопопуляции *A. membranaceus* состав флавоноидов оставался неизменным. Небольшая динамика обнаружена в соотношении некоторых компонентов гликозидного комплекса, не являющихся главными.

В течение онтогенеза суммарное содержание флавоноидов достигает максимального значения у имматурных и виргинильных особей и минимально — у субсенильных. Внутрипопуляционную изменчивость характеризует соотношение особей с типичным и нетипичным «флавоноидным профилем» — 57 и 43 % соответственно.

Внутривидовая (географическая) изменчивость *A. membranaceus* из 13 ценопопуляций выражается в количественном соотношении компонентов гликозидного состава растений и в изменении состава флавоноидов за счет минорных компонентов.

Библиографический список

- Алюкина Л. С. Флавоноидоносные и танидоносные растения Казахстана. Алма-Ата, 1977. 152 с.
- Валуцкая А. Г. Закономерности накопления флавонолов у некоторых видов рода *Viburnum* L. Юго-Восточного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1969. 24 с.
- Высочина Г. И. Исследование флавоноидов горца горного (*Polygonum alpinum* All.) // *Полезные растения природной флоры Сибири*. Новосибирск, 1967. С. 146—153.
- Высочина Г. И. О некоторых методических исследованиях при хемотаксономическом изучении рода *Polygonum* L. // *Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири*. Новосибирск, 1976. С. 198—206.
- Высочина Г. И. Динамика содержания и компонентного состава флавоноидов *Polygonum aviculare* L. // *Растит. ресурсы*. 1999. Т. 35, № 3. С. 67—74.
- Высочина Г. И. Биохимические подходы к познанию биоразнообразия растительного мира // *Сиб. экол. журн.* Новосибирск, 1999а. № 3. С. 207—211.
- Высочина Г. И. Биохимический критерий в исследовании внутривидовой дифференциации *Knorringia sibirica* (Laxm.) Tzvelev // *Проблема вида и видообразования*. I Междунар. конф. Томск, 2000. С. 29—31.
- Высочина Г. И., Кульпина Т. Г., Березовская Т. П. Содержание флавоноидов в некоторых видах *Polygonum* L. секции *Persicaria* (Mill.) DC. *Флоры Сибири* // *Растит. ресурсы*. 1987. Т. 23, № 2. С. 229—234.
- Гриневич М. А., Брехман И. И. Исследование сложных рецептов восточной медицины и их составляющих с помощью ЭВМ. *Сообщ. 2. Три десятка наиболее часто используемых лекарственных растений традиционной медицины стран Юго-Восточной Азии* // *Растит. ресурсы*. 1970. Т. 6, № 2. С. 153—157.
- Дунгэрдорж Д. Изучение флавоноидных соединений некоторых видов рода астрагал (*Astragalus* L.), применяемых в народной медицине Монголии: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. М., 1978. 23 с.
- Ибрагимов Ф. И., Ибрагимова В. С. Основные лекарственные средства китайской медицины. М., 1960. 412 с.
- Кадырова Р. Б., Савоськин И. П. Межэкотипическая изменчивость содержания некоторых белков и флавоноидов у астрагалов // *Хемосистематика и эволюционная биохимия растений*. II Всесоюз. совещ.: Тез. докл. М., 1982. С. 60—61.
- Киселева А. В., Волхонская Т. А., Киселев В. Е. Биологически активные вещества лекарственных растений Южной Сибири. Новосибирск, 1991. 136 с.
- Клышев Л. К., Бандюкова В. А., Алюкина Л. С. Флавоноиды растений (распространение, физико-химические свойства, методы исследования). Алма-Ата, 1978. 220 с.
- Конспект Флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Коцупий О. В., Высочина Г. И. Внутрипопуляционная изменчивость флавоноидного комплекса *Astragalus membranaceus* (Fischer) Bunge из Восточного Забайкалья // *Сиб. ботан. вестник: электронный журн.* Новосибирск, 2006. Т. 1, вып. 1. С. 133—137. <http://journal.csbg.ru>
- Мамаев С. А., Семкина Л. А. Основные проблемы внутривидовой хемосистематики древесных растений // *Растит. ресурсы*. 1981. Т. 17, № 1. С. 15—23.
- Маштаков С. М., Деева В. П., Волинец А. П., Прохорчук Р. А., Щербаков В. А., Кудрявцев Г. П. Физиологическое действие некоторых гербицидов на растения. Минск, 1971. 252 с.
- Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск, 1978. 256 с.
- Полякова Л. В., Ершова Э. А. Флавоноидный комплекс *Astragalus austrosibiricus* Schischk. в природных популяциях Алтая. *Сообщ. 2. Изменчивость в эколого-ценотических рядах сообществ* // *Растит. ресурсы*. 1996. Т. 32, № 3. С. 74—79.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: семейства Hydrangeaceae — Haloragaceae*. Л., 1987. С. 109—125.
- Сиднева О. В. К вопросу о биохимической идентификации комплекса видов *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge, *A. propinquus* Schischk. и *A. mongolicus* Bunge (*Fabaceae*) // *Ботанические исследования в Азиатской России*. XI Съезд Русского ботан. об-ва: Мат. докл. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 263—264.

Сиднева О. В. Состав и содержание флавоноидов в надземной части *Astragalus membranaceus* (Fisch.) Bunge, произрастающего в Восточном Забайкалье // Флора и растительность Даурии: исследования и охрана. Чита, 2004. С. 79—86.

Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. С. 585—639.

Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 9. С. 21—73.

Харборн Дж. Б. Фенольные гликозиды и распространение в природе // Биохимия фенольных соединений. М., 1968. С. 109—139.

Шалдаева Т. М., Высочина Г. И., Шохина Н. К. Флавоноиды в онтогенезе *Artemisia dracunculys* L., произрастающей в Сибири // Сиб. экол. журн. Новосибирск, 2003. № 1. С. 63—70.

Encyclopedia of common natural ingredients used in food, drugs and cosmetics / Eds. A. Y. Leung, S. Foster. Hoboken, 2003. P. 50—53.

Harborne J. B. The Biochemical systematics of Flavonoids // The flavonoids / Eds. J.B. Harborne, T. J. Mabry, H. Mabry. London, 1975. P. 1056—1095.

Mabry T. J., Markham K. R., Thomas M. B. The systematic identification of flavonoid. Berlin, Heidelberg. New York, 1970. 345 p.

Tetenyi P. Intraspecific chemical taxa of medicinal plants. Budapest, 1970. 225 p.

Tian Zh., Ma Y., Meng R., Li B. Quantitative determination of flavonoids in the stalk and leaves of *Astragalus membranaceus* bu TLS // Shenyang Yaoxucyuan Xuebao. 1993. Vol. 10. № 1. P. 24.

Summary

Different forms of variability of flavonoid composition and content of *A. membranaceus* have been studied. Flavonoid composition of *A. membranaceus* leaves is stable during vegetation and changes in the course of ontogenesis. A certain dynamics in flavonoid content is observed over the period of vegetation and stages of ontogenesis. When studying flavonoid composition of plants leaves from 13 coenopopulations, a «flavonoids profile» characteristic *A. membranaceus* was obtained. In the plants different coenopopulations changes in flavonoids composition take place due to minor components and those in content — due to the sum and quantitative relationship among individual glycosides.

УДК 582.573.16:581.19

И. Ю. Селютина
I. Yu. SelyutinaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101
E-mail: inessa@csbg.nsc.ru

статья поступила 20.10.2007

Биологически активные вещества видов рода *Allium* L. (*Alliaceae*)

Chemical constituents of species of the genus *Allium* L. (*Alliaceae*)

Аннотация. Литературный обзор посвящен биологически активным веществам представителей рода *Allium* L. Широкий спектр биологически активных соединений позволяет рекомендовать дикорастущие съедобные луки для более интенсивного использования в качестве пищевых растений, лекарственного сырья и добавок профилактического назначения.

Ключевые слова: химический состав, *Allium*, полисахариды, серусодержащие компоненты, стероидные сапонины, фенольные соединения.

Key words: chemical constituents, *Allium*, polysaccharides, sulfur constituents, steroidal saponins, phenol compounds.

Номенклатура: Черепанов, 1995; Nomenclator Alliorum, 1998.

Род *Allium* L., насчитывающий по разным оценкам 750—800 видов (Stearn, 1992), широко распространен в Евразии и Америке. В первую очередь, луки широко известны как пищевые растения с давних пор используемые человеком в пищу. Также растения рода Лук нашли широкое применение в народной медицине нашей страны, а также в монгольской, тибетской и индийской медицинах. Несмотря на это, создание лекарственных препаратов из луков основывается на использовании ограниченно-го числа видов *Allium* (*Allium cepa* L., *A. sativum* L. и *A. ursinum* L.). Все многообразие дикорастущих представителей рода остается невостребованным современной медициной. Во многом это обусловлено неизученностью химического состава дикорастущих видов лука.

В данном обзоре мы рассмотрели химические компоненты луков в двух аспектах — их пищевой значимости и лекарственной ценности.

Пищевую и вкусовую ценность растений рода *Allium* в большей мере определяют такие соединения как сахара и органические кислоты, витамины и микроэлементы.

Содержание сухих веществ в луковицах этих растений может достигать до 17%, а в листьях колеблется в пределах 8—10%. По данным В. А. Черемушкиной с соавторами (1992) в надземной зеленой части лука содержится 85–92% воды, сухое вещество представлено большей частью углеводами, основную часть которых составляют сахара (до 4%). Количество сахара в листьях по видам колеблется от 1,3 до 5,1%, а в луковицах — от 4,5 до 21,4% (Казакова, 1970). Моносахариды в луках представлены в ос-

новном фруктозой и глюкозой, а также арабинозой, ксилозой, рибозой и рамнозой (Sinha, Sanual, 1959; Ходжаева, Кондратенко, 1983). Среди дисахаридов преобладает сахароза, обнаружена рафиноза (Ходжаева и др., 1985).

Из числа интродуцированных корневищных луков Северной Азии высоким содержанием сахаров (3—4%) выделяются *A. altaicum* Pall., *A. galantum* Kar & Kir, *A. ramosum* и особенно *A. microdictyon* Prokh. (до 6%). Преобладающее количество видов лука в среднем накапливает сахара в количестве 2—3%, к ним относятся и *A. senescens* (1,92%) (Черемушкина и др., 1992).

В химический состав луков входят свободные органические кислоты, содержание которых невелико и колеблется от 0,15 до 0,30% на сырое вещество. В листьях репчатого лука (*A. cepa*) содержатся яблочная, янтарная и лимонная кислоты, при этом содержание их от суммы кислот составляет 50, 42 и 8% (Казакова, 1970).

Значительное содержание аскорбиновой кислоты в надземной зеленой массе в период отрастания делает луки особенно ценными ранними овощными растениями. Зеленое перо различных видов лука в среднем накапливает 50—90 мг% аскорбиновой кислоты, из корневищных луков Северной Азии максимальным содержанием витамина С отличаются *Allium microdictyon* (129,7 мг%), *A. schoenoprasum* L. (119,5 мг%), *A. ledebourianum* Schult. & Schult. (107,2 мг%) и *A. obliquum* L. (110 мг%) (Черемушкина и др., 1992).

Литературные данные по количеству витамина С в представителях рода *Allium* крайне разноречивы,

Таблица 1. Содержание аскорбиновой кислоты в зеленой массе видов рода *Allium* L.

Вид	Место сбора	Содержание аскорбиновой кислоты, мг%.	Литературный источник
<i>A. nutans</i> L.	Украина	140,1	Булах, 1994
<i>A. ramosum</i> L.	Украина	52,9	Булах, 1994
<i>A. schoenoprasum</i> L.	Украина	91,3	Булах, 1994
<i>A. strictum</i> Schrad.	Украина	52,9	Булах, 1994
<i>A. porrum</i> L.	Нечерноземье	37,8-55	Воскресенская и др., 1985
<i>A. nutans</i> L.	Дальний Восток	118,8	Гриценко, Викторова, 1979б
<i>A. spirale</i> Willd. Ex Schlecht	Дальний Восток	117,5	Гриценко, 1979а
<i>A. senescens</i> L. s. l.	Дальний Восток	59,4	Гриценко, 1979а
<i>A. ramosum</i> L.	Дальний Восток	49,2-40,8	Гриценко, 1979а
<i>A. ochotense</i> Prokh.	Дальний Восток	99,9	Гриценко, 1979а
<i>A. macrostemon</i> Bunge	Дальний Восток	198,7	Гриценко, 1979а
<i>A. giganteum</i> Regel	Новосибирская область	240	Делова, 1960
<i>A. strictum</i> Schrad.	Якутия	722	Макаров, 1989
<i>A. cepa</i> L.	Нечерноземье	27-32	Казакова, 1970
<i>A. fistulosum</i> L.	Нечерноземье	35-95,2	Казакова, 1970
<i>A. ramosum</i> L.	Нечерноземье	31-76,4	Казакова, 1970
<i>A. nutans</i> L.	Нечерноземье	35-74,4	Казакова, 1970
<i>A. ramosum</i> L.	Белоруссия	45	Пряно-ароматические, 1986
<i>A. victorialis</i> L.	Белоруссия	194	Сафонова и др., 1987
<i>A. nutans</i> L.	Белоруссия	200	Сафонова и др., 1987
<i>A. schoenoprasum</i> L.	Белоруссия	100	Сафонова и др., 1987
<i>A. ochotense</i> Prokh.	о. Сахалин	42,9-126,1	Сафонова и др., 1987
<i>A. maximoviczii</i>	о. Сахалин	150,7-255,2	Сафонова и др., 1987
<i>A. altaicum</i> Pall.	Казахстан	29,0-117,5	Данилова, 1993

что объясняется различиями в районах произрастания образцов, в сроках сбора сырья, а также в методах определения аскорбиновой кислоты (табл. 1).

В сибирских видах лука обнаружено сравнительно высокое содержание β -каротина (около 2 мг%), что характерно для *A. microdictyon*, *A. angulosum* L., *A. obliquum* L. и *A. rubens* Schrad. ex Willd. (Черемушкина и др., 1992). Большинство видов в листьях накапливает 1—1,5 мг% каротиноидов. Количество β -каротина у культивируемых видов лука выше и составляет: у *Allium porrum* — 3,2—5,9 мг% (Воскресенская и др., 1985), у *A. schoenoprasum* — 2,5—5,2 мг% (Пряно-ароматические, 1986).

В небольшом количестве в зеленой массе луков содержатся витамины B_1 и B_2 (Казакова, 1970; Poulsen, 1995).

Минеральный состав видов *Allium* представлен широким спектром макро- и микроэлементов. В листьях луков их содержится больше, чем в луковицах. Среди макроэлементов преобладает калий. Его количество в воздушно-сухой массе колеблется от 1,5 до 2,5% в зависимости от вида лука. Из других макроэлементов лука содержат кальций (0,48—1,47%), серу (0,27—1,49%), фосфор (0,49—0,67%) и магний (0,07—0,51%). Микроэлементы, содержащиеся в зеленой надземной массе корневищных луков, количественно располагаются в следующем порядке: Fe (60,38—275,00 мг/кг), Br (10,83—48,86 мг/

кг), Zn (23,91—42,49 мг/кг), Mn (11,25—44,65 мг/кг) и Cu (5,74—10,90 мг/кг) (Черемушкина и др., 1992).

Минеральный состав листьев луков, интродуцированных на Украине (в их числе *A. nutans*, *A. ramosum*, *A. strictum*, *A. cepa*) отличается более низким содержанием микроэлементов, чем таковой у видов сибирской интродукции. Содержание железа составляет (35,0—12,8 мг/кг), цинка (1,3—1,9 мг/кг) и меди (0,4—1,2 мг/кг) (Булах, 1994). Помимо этого лука являются концентраторами Se и Ge (Ловкова, 1989).

Изучение литературных данных по содержанию биологически активных веществ у луков позволило выявить основные группы действующих веществ. Помимо полисахаридов — составляющих клеточных стенок, ими оказались соединения вторичного обмена, такие как стероидные сапонины, серусодержащие гликозиды, флавоноиды и алкалоиды.

Полисахариды луков включают в себя водорастворимые полисахариды, пектиновые вещества и гелицеллюлозы-A и -B. Также в состав луков входят олигосахариды. Для всех видов *Allium* характерно наличие в них трисахаридов, таких как изокестоза (1- β -фруктофуранозилсахароза) и неокестоза (6- β -фруктофуранозилсахароза), которые выделены из луковиц лука репчатого и лука порея (Gibbs, 1974). Общий для луков тетрасахарид стахиоза содержится во многих видах других растений (Gibbs, 1974; Ход-

жаева, Кондратенко, 1984). При изучении 15 видов луков М. А. Ходжаева и З. Ф. Исмаилов (1979) установили, что количество водорастворимых сахаридов в них колеблется от 3,7 до 76,6% от массы воздушно-сухого сырья. Показано, что все полисахариды являются глюкофруктанами типа инулина.

Одной из наиболее важных групп соединений, характерной для семейства *Alliaceae* в целом, являются серусодержащие производные. Эти вещества отличаются многообразием структуры и обладают различными фармакологическими свойствами: антимикробными, антиастматическими, противовосклеротическими и другими (Block et al., 1996).

Серусодержащие составляющие эфирных масел луков в основном представлены метил-пропилдисульфидом, пропенил-пропилдисульфидом, аллилмоносульфидом, метилдисульфидом и т.п. (Poulsen, 1995).

Например, в состав эфирного масла чеснока входят диаллилдисульфид (до 60%), диаллилтрисульфид (20%), аллилпропилсульфид (до 6%) и другие сульфиды (Муравьева, 1978). Также луковицы чеснока содержат 1-пропенил-аллил, аллил-1-пропенил, метил-1-пропил и 1-пропил-метилтиосульфаты (Lawson, Hughes, 1990). В масле содержится в свободном виде летучее соединение аллицин, представляющее собой моносульфоксид диаллилдисульфида. Луковицы чеснока содержат преобладающее количество аллицина — 0,36—0,53% по сравнению с другими изученными видами лука (Iberl et al., 1990).

Из лука-скороды (*A. schoenoprasum*) японскими исследователями изолированы два дисульфида, их структура описывается как метилпентилдисульфид и пентилгидросульфид (Kameoka, Hashimoto, 1983). Эфирные масла большинства произрастающих на территории России видов лука практически не изучены.

Для семейства *Alliaceae* характерна такая малораспространенная группа соединений, как γ -глутамил пептиды. Всего из видов *Allium* их было выделено 24, девять из них встречаются как интермедиаты в биосинтезе S-алк(ен)ил-L-цистеин сульфоксидов (вкусовые предшественники), включая гамма-глутамил транс-(+)-S-(1-пропенил)-L-цистеин сульфоксид и S-2-цистеин сульфоксид — главные пептиды в луках (Lancaster, Shaw, 1991; Mitsch-Eckner et al., 1992).

Луки относительно недавно начали рассматривать как алкалоидоносные растения (Плеханова и др., 1965, 1975; Тайжанов, 1967).

Это было связано с тем, что сумма алкалоидов *Allium* не извлекается традиционными способами, так при использовании дихлорэтанового метода в *A. nutans*, были найдены лишь следы алкалоидов (Никонов, Баньковский, 1959). Используя экстракцию 80%-ным этанолом, в 23 видах лука, произрастающих в Киргизии, было найдено алкалоидов от следовых количеств до 0,3% (Плеханова и др., 1975).

Детальное изучение алкалоидов луков было предпринято Т. П. Анцуповой. Ею у 11 видов *Allium* флоры Бурятии были обнаружены алкалоиды в сумме от 0,04 до 0,2% (в воздушно-сухом сырье) (Анцупова, Положий, 1987). Такие виды, как *A. anisopodium* Ledeb., *A. ramosum*, *A. stellerianum* Willd. и *A. microdictyon* в надземной части содержат алкалоидов от 0,1 до 0,3% (Анцупова, 1987).

Из лука ветвистого впервые было выделено основание в виде белого кристаллического порошка с температурой плавления 91–92° [α]_D²⁰ + 136,3 (с 1,218, хлороформ), слабо растворяющееся в воде и ацетоне, хорошо в спиртах и хлороформе, имеющее формулу C₁₁H₁₄N₂O и названное аллином. Выход его из надземной части *A. ramosum* составил 4% от суммы алкалоидов (Анцупова, Самиков, 1984; Анцупова, 1987). Аллин также был выделен из растений *Allium senescens* L. s.l. и *A. anisopodium* (Самиков и др., 1986).

Виды с высоким содержанием стероидных сапонинов, как правило встречаются в семействах из порядка *Liliales*. По-видимому, почти все растения рода *Allium* можно считать гликозидными (Алимбаева и др., 1970; Кинтя, Лазурьевский, 1979). При обследовании 32 видов растений рода Лук было установлено, что большинство сапониноносных видов этого рода относится к секции *Molium* и произрастает главным образом в Средней Азии (Четвериков и др., 1959).

Л. И. Эристави (1977) было предпринято изучение стероидных сапонинов 38 видов *Allium*, произрастающих на территории Грузии. Для всех исследованных видов характерно наличие диосгенина; β-хлорогенина и рускогенина для 26 видов, юккагенина и гитогенина для 14 видов, агигенина для 17 видов. Наличие бетогенина, гекогенина, β-каратавигенина, β-каратавигенина, гантогенина, аллиогенина и самого малополярного монооксисапогенина у представителей разных секций колебалось.

Также проводилось обследование семейства *Alliaceae* флоры Азербайджана (Исмаилов, Тагиев, 1977), было установлено, что наиболее богаты сапонидами лук белоцветный (*A. leucantum* C. Koch.), лук родственный (*A. affine* Ledeb.), лук черно-фиолетовый (*A. atroviolaceum* Boiss.) и лук красненький (*A. rubellum* Bieb.).

Достаточно хорошо изучены стероидные сапонины отдельных видов луков. Например, *Allium narcissiflorum* Wells. дает наивысший выход гликозидов — около 5% на сухой вес луковиц, примечательно, что стероидные гликозиды почти полностью состоят из фураностаноловых производных (Кинтя, Лазурьевский, 1979).

В луковицах *A. karataviense* Regel., найдены аллиогенин, диосгенин, юккагенин, аллиогенин-β-D-глюкопиранозид и новый стероидный сапогенин — каратавигенин (Горовиц и др., 1973). А из соцветий лука каратавского выделен новый

стероидный гликозид ряда спиростана — каратавиозид В (Воллернер и др., 1983). В соцветиях *A. sivorovii* Regel. и *A. stipitatum* Regel. обнаружены два новых генина ряда спиростана — анзурогенин А и анзурогенин В (Воллернер и др., 1988а, 1988б).

В оболочках луковиц л. гигантского (*A. giganteum* Regel.) найдены неоагигенин, 3-β-D-глюкопиранозид аллиогенина, в гидролизате — аллиогенин, гантогенин (Христулас и др., 1970; Кельгинбаев и др., 1973; Кельгинбаев и др., 1975). В надземной части лука туркменского (*A. turcomanicum* Regel) после гидролиза обнаружены юккагенин, неоагигенон, неоагигенин, аллиогенин, 6-О-бензоат неоагигенина (Пирцхалава и др., 1977а, 1977б).

Семена лука репчатого (*A. cepa*) содержат 0,1% цепозида D — сапонины спиростаноловой природы (Кинтя, Дягтерева, 1989).

Диосгенин был выделен из *Allium cernuum* — из соцветий 0,2% и из подземных органов — 0,1% (Азаркова и др., 1983).

Впервые для растений рода *Allium* были выделены холестановые гликозиды из луковиц лука Шуберта (*A. schubertii* Zuss.) (K. Kawashima et al., 1993).

Японские исследователи (Inoue et al., 1995) выделили из луковиц *Allium macleanii* пять известных спиростаноловых гликозидов и новые полигидроксильированный холестановый тридесмосид и спиростаноловый пентасахарид. Из луковиц *A. senescens* выделили ранее известные спиростаноловые гликозиды — грациллин и рамнозидодиосцин.

Химическое изучение луковиц луков беловолосистого (*A. albopilosum*) и л. Островского (*A. ostrowskianum*) привело к выделению из них двух новых спиростановых и 4-х холестановых гликозидов вместе с известными соединениями, такими как аллиогенин, агинозид, аллиогенин 2-О-β-D-глюкопиранозид (Mimaki et al., 1993).

Два новых фураностаноловых сапонины, названные хиненозиды I и II, были выделены вместе с семью уже известными стероидными сапонинами из луковиц *Allium chinense* G. Don fil. (Peng et al., 1996).

Среди сибирских видов лука изучение сапонинов было начато у *Allium nutans* и *A. angulosum*. У лука поникающего (*A. nutans*) в соцветиях содержание диосгенина достигает 2%, в подземных органах процентное содержание этого агликона в 2—3 раза меньше (Азаркова и др., 1986). Наибольшее количество диосгенина содержат бутоны — 2,18% и соцветия (в фазу цветения) — 1,41% (Черкасов и др., 1985). Выход диосгенина из *A. angulosum* составляет: из соцветий — 0,18%, из подземной части — 0,04% (Азаркова и др., 1974).

Фенольный комплекс видов лука представлен простыми фенолами, фенолкарбоновыми кислотами, флавоноидами и кумаринами.

Чешуя лука репчатого содержит простые фенолы: флороглюцин (1,3,5-триоксibenзол) в

свободном виде и пирокатехин (Барабой, 1976, Муравьева, 1978).

В листьях некоторых видов *Allium* найдены феруловая, синаповая, кофейная и хлорогеновая кислоты (Herrmann, 1958; Poulsen, 1995), а в чешуе л. репчатого — протокатеховая кислота (Бандюкова, Шинкаренко, 1967). Содержание хлорогеновой кислоты у разных видов лука колеблется от 34±0,16 мкг/г сырого вещества до 310±2,86 мкг/г, в секции *Rhizirideum* Don. Mon. Содержание хлорогеновой кислоты составляет от 44±0,83 мкг/г у *A. ledebourianum* до 104±1,72 мкг/г у *A. schoenoprasum* (Рункова, Талиева, 1970).

Качественными реакциями в надземной части интродуцированных видов *A. ramosum*, *A. nutans*, *A. schoenoprasum* и *A. strictum* были обнаружены кумарины (Черемушкина и др., 1992; Булах, 1994).

Сведения о флавоноидах рода *Allium* весьма отрывочны. Так, по данным Harborne (1967) в чешуе лука репчатого содержится пеонидин-3-арабинозид, а в луковицах — 4'-глюкозид, 3,4'-дигликозид и 7,4'-дигликозид кверцетина и в листьях неидентифицированный 3,7-дигликозид.

В целом, для рода лук характерны такие флавонолы, как кемпферол, кверцетин и изорамнетин (Skrzypczakowa, 1967; Bate-Smith, 1968; Бандюкова, 1972; Бандюкова, Аванесов, 1975) (табл. 2.).

В чешуе лука репчатого Бандюковой и Шинкаренко (1967) было найдено 2% от воздушно-сухого веса кверцетина, спиреозид (кверцетин-4'-глюкозид) а также кверцетин-3',4'-дигликозид и кверцетин-7,4'-дигликозид.

У *Allium cepa* и некоторых других видов лука (*A. porrum*, *A. ascalonicum* L.) найдены кверцетин и кемпферол-гликозиды (Hegnauer, 1963).

В *A. schoenoprasum* были обнаружены кемпферол-3-гликозид, кверцетин-3-гликозид и изорамнетин-3-гликозид, также встречаются дигликозиды кверцетина и изорамнетина (Poulsen, 1995).

Для *A. microdictyon* и *A. ochotense* показана идентичность состава флавоноидов — 10 флавонолгликозидов пяти агликонов, из них 4 гликозида кемпферола и 1 кверцетина (Днепровский, Высочина, 1986).

A. victorialis, *A. tenuissimum* и *A. schoenoprasum* содержат в надземной части 6,4; 1,8 и 9,2 мг/г флавоноидов соответственно (Минаева, 1978). Как указывает Барабой (1976) *A. cepa* содержит 77,8 мг% сырого веса фенольных соединений, а *A. sativum* 255,6 мг%.

Было определено количество флавоноидов у видов лука, интродуцированных в Центральный сибирском ботаническом саду. Содержание флавоноидов в листьях составило 0,13—2,72%. Наибольшим количеством флавонол-гликозидов (более 1%) отличаются шнитт-лук — 2,02—2,72%, *A. guloskokovii* Vved. — 2,51%, *A. maackii* (Maxim.) Prokh. ex Kom. — 2,40%, *A. strictum* 2,14%, *A. clathratum* Ledeb. и *A. platyspathum* Schrenk — 1,21—1,57%. На-

Таблица 2. Наличие флавонолов у представителей рода *Allium* L.

Вид	Кемпферол	Кверцетин	Изорамнетин	Литературный источник
<i>A. ursinum</i> L.	+			Laracine et al., 1985
<i>A. christophii</i> Trautv.	+	++		Bate-Smith, 1968
<i>A. cyanthophorum</i> Bur. & Franch.	+	+		Bate-Smith, 1968
<i>A. fistulosum</i> L.	(+)	+		Bate-Smith, 1968
<i>A. noly</i> L.	+++	+		Bate-Smith, 1968
<i>A. nutans</i> L.	+	+		Bate-Smith, 1968
<i>A. senescens</i> L.	+	+		Bate-Smith, 1968
<i>A. triquetrum</i> L.	-	-		Bate-Smith, 1968
<i>A. cepa</i> L.		+		Skrzypczakowa, 1967
<i>A. cernuum</i> Roth.		+		Skrzypczakowa, 1967
<i>A. ferrerii</i> Stearn	+	+		Skrzypczakowa, 1967
<i>A. fistulosum</i> L.	+	+		Skrzypczakowa, 1967
<i>A. moly</i> L.	+			Skrzypczakowa, 1967
<i>A. montanum</i> Schmidt	(+)	+	(+)	Skrzypczakowa, 1967
<i>A. odorum</i> L.		+	+	Skrzypczakowa, 1967
<i>A. polyphyllum</i> Kart. et Kir.		+	(+)	Skrzypczakowa, 1967
<i>A. schoenoprasum</i> L.		(+)	+	Skrzypczakowa, 1967
<i>A. victorialis</i> L.	+	+		Skrzypczakowa, 1967

Примечание. - — следовые количества; (+) — невысокое содержание флавонолов; ++ — среднее содержание флавонолов; +++ — высокое содержание флавонолов.

именное количество флавоноидов отмечено для *A. polyphyllum* Kar. et Kir., *A. obliquum*, *A. altaicum* и *A. humenorrhizum* Ledeb. (0,13—0,55%) (Высочина, Днепровский, 1986).

В листьях корневищных луков определено содержание Р-активных веществ (сумма флавонолов), которое составляет в надземной части растений 0,60—3,63% (на абсолютно сухую массу). Максимальное количество Р-активных соединений отмечено у *Allium microdictyon*, *A. ochotense*, *A. nutans* (1,36%) и *A. angulosum* (1,18%). Общее содержание флавоноидов у наиболее распространенных видов (*A. schoenoprasum*, *A. fistulosum*, *A. nutans*) колеблется в пределах 35—50 мг/г (Черемушкина и др., 1992).

Более детальное изучение флавоноидов европейских видов лука было предпринято итальянскими учеными. Так из *Allium ursinum* были выделены и идентифицированы три новых флавоноидных гликозида: кемпферол 3-О-β-неогесперидозид-7-О-[2-О-(транс-р-кумароил)]-β-D-глюкопиранозид, кемпферол-3-О-β-неогесперидозид-7-О-[2-О-(транс-ферулоил)]-β-D-глюкопиранозид, кемпферол 3-О-β-неогесперидозид-7-О-[2-О-транс-р-кумароил]-3-О-β-D-глюкопиранозил]-β-D-глюкопиранозид. Также были выделены два известных флавоноида: кемпферол 3-О-β-глюкопиранозид и кемпферол 3-О-β-неогесперидозид (Carotenuto et al., 1996).

Из надземной части *Allium neapolitanum* Суг. выделили 13 флавоноидных гликозидов кемпферола, кверцетина и изорамнетина. Четыре из них оказались новыми соединениями и были иден-

тифицированы как кемпферол 3-О-{{2-О-α-L-рамнопиранозил-4-О-β-D-глюкопиранозид}}, изорамнетин-3-О-{{2-О-α-L-рамнопиранозил-6-О-β-D-глюкопиранозил}}-β-D-глюкопиранозид, изорамнетин 3-О-{{2-О-α-L-рамнопиранозил-6-О-β-D-глюкопиранозил}}-β-D-глюкопиранозид-7-О-β-D-глюкопиранозид и изорамнетин-3-О-{{2-О-α-L-рамнопиранозил-6-О-β-D-гентабиозил}}-β-D-глюкопиранозид (Carotenuto et al., 1997).

Учеными из Норвегии (Fossen et al., 1998) из окрашенной шелухи *Allium cepa* сорта «Red Baron» были выделены кверцетин, кверцетин 3,7,4'-триглюкопиранозид, кверцетин 4'-О-β-глюкопиранозид и кверцетин 3,4'-О-β-диглюкопиранозид. Примечательным является то, что из этого объекта изолировали также редкий дигидрофлавонол — таксифолин 4'-О-β-глюкопиранозид.

В заключение необходимо отметить, что корневищные виды луков Сибири и Дальнего Востока являются ценными пищевыми растениями и заслуживают более широкого использования в рационе местного населения. Успешные результаты интродукции позволяют рекомендовать эти виды для выращивания в районах с резко континентальным климатом наряду с известными культурами. Обзор литературных данных показывает, что виды рода *Allium* обладают широким спектром биологически активных соединений и могут служить основой препаратов лекарственного и профилактического назначения.

Библиографический список

Азаркова А. Ф., Глызина Г. С., Мельникова Т. М., Майсурадзе Н. И., Коган Л. М. Диосгенин из *Allium angulosum*. ХПС. 1974. № 3. С. 407.

Азаркова А. Ф., Кабанов В. С., Черкасов О. А., Мельникова Т. М., Майсурадзе Н. И., Задорожный А. М. Получение диосгенина из лука поникающего (*Allium nutans* L.) // Хим.-фарм. журн. 1986. № 11. С. 1334—1337.

Азаркова А. Ф., Стихин В. А., Черкасов О. А., Майсурадзе Н. И. Диосгенин из *Allium nutans* и *A. serotinum* // ХПС. 1983. № 5. С. 653.

Алимбаева П. К., Матвеева А. В., Холодков С. Т., Султанова Б. Обследование растений, произрастающих в Киргизии на содержание сапонинов // Тр. I Всесоюзн. съезда фармацевтов. М., 1970. С. 221—225.

Анцупова Т. П. Семейство *Liliaceae* Hall. S.L. во флоре Бурятской АССР как перспективный источник алкалоидов: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.

Анцупова Т. П., Положий А. В. О наличии алкалоида аллина у некоторых видов *Allium* L. Бурятской АССР // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 3. С. 436—439.

Анцупова Т. П., Самиков К. Алкалоиды *Allium odorum* L. // ХПС. 1984. № 2. С. 257—258.

Бандюкова В. А., Аванесов Э. Т. О вероятности обнаружения некоторых агликонов в семействах высших растений // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11, вып. 3. С. 334—342.

Бандюкова В. А. Распространение флавоноидов в некоторых семействах высших растений. Сообщение: Метилированные и метоксилированные флавоноиды // Раст. ресурсы. 1972. Т. 7, вып. 2. С. 283—304.

Бандюкова В. А., Шинкаренко Г. Л. Одержанья полифенольных сполук з луски цибулі городньої // Фарм. журн. 1967. № 2. С. 54—57.

Барабой В. А. Биологическое действие растительных фенольных соединений. Киев: Наукова думка, 1976. 260 с.

Булах П. Е. Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. Киев: Наукова думка, 1994. 123 с.

Воллернер Ю. С., Абдуллаев Н. Д., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапгенины *Allium*. 18. Строение каратавиозида В // ХПС. 1983. № 2. С. 197—201.

Воллернер Ю. С., Кравец С. Д., Шашков А. С., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероиды ряда спиростана и фуростана растений рода *Allium*. 24. Строение анзурогенина А из *Allium suvorovii* и *A. stipitatum* // ХПС. 1988а. № 1. С. 68—73.

Воллернер Ю. С., Кравец С. Д., Шашков А. С., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероиды ряда спиростана и фуростана растений рода *Allium*. 24. Строение

анзурогенина В из *Allium suvorovii* и *A. stipitatum* // ХПС. 1988б. № 2. С. 218—221.

Воскресенская В. В., Борисенкова Л. С., Казакова А. А. Содержание биологически активных веществ у лука-порей в северо-западной зоне Нечерноземья // Биохимия с-х растений. Науч.-техн. бюлл. ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. 1985. Вып. 149. С. 40—42.

Горовиц М. Б., Христулас Ф. С., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапогенины *Allium*. 4. Кавратавигенин — новый сапогенин из *Allium karataviense* // ХПС. 1973. № 6. С. 747—749.

Гриценко П. П. Новые таксоны в роде *Allium* L. Бюлл. Всесоюзн. ордена Ленина и ордена Дружбы народов ин-т растениеводства им. Н. И. Вавилова. Л., 1979. Вып. 96. С. 22—24.

Гриценко П. П., Викторова Е. С. Содержание аскорбиновой кислоты и сухого вещества в дикорастущих видах лука // Бюлл. Всесоюзн. ордена Ленина и ордена Дружбы народов ин-т растениеводства им. Н. И. Вавилова. Л., 1979. Вып. 96. С. 74—75.

Данилова А. Н. Содержание аскорбиновой кислоты и растворимых сахаров в *Allium altaicum* Pall. при выращивании в Алтайском ботаническом саду АН Казахстана // Раст. ресурсы. 1993. Т. 39, вып. 4. С. 55—60.

Делова Г. В. Интродукция лука гигантского в Центральном Сибирском Ботаническом саду // Тр. ЦСБС // Интродукция и акклиматизация растений. Новосибирск, 1960. Вып. 4. С. 39—45.

Днепровский Ю. М., Высочина Г. И. К вопросу о содержании и составе флавонолов черемши // Новые лекарственные препараты из растений Сибири и Дальнего Востока. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1986. С. 49—50.

Исмаилов А. И., Тагиев С. А. Использование хроматографии в изучении стероидных сапонинов рода *Allium* // Материалы симпозиума «Хроматографические методы в фармации». Тбилиси, 1977. С. 137—143.

Исмаилов А. И., Тагиев С. А., Расулов Э. М. Стероидные сапонины и сапогенины из *Allium rubellum* и *A. albanum* // ХПС. 1976. № 4. С. 550—551.

Казакова А. А. Лук. Л.: Колос, 1970. 359 с.

Кельгинбаев А. Н., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапогенины *Allium*. 8. Строение гантогенина // ХПС. 1975. № 4. С. 521—522.

Кельгинбаев А. Н., Горовиц М. Б., Халиходжаев С. А., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапогенины *Allium*. 5. Неоагигенин из *Allium giganteum* // ХПС. 1973. № 3. С. 438.

Кинтя П. К., Лазурьевский Г. В. Стероидные гликозиды ряда спиростана. Кишинев: Штиинца, 1979. 146 с.

Кинтя П. К., Дегтярева Л. П. Стероидные гликозиды семян лука репчатого. Структура цепозида D // ХПС. 1989. № 1. С. 139—140.

Кудинов М. А., Кухарева Л. В., Пашина Г. В., Иванова Е. В. Пряно-ароматические растения. Минск: Ураджай, 1986. 159 с.

Ловкова М. Я., Рабинович А. М., Пономарева С. М., Бузук Г. Н., Соколова С. М. Почему растения лечат. М.: Наука, 1989. 254 с.

Макаров А. А. Биологически активные вещества в растениях Якутии. Якутск, 1989. 156 с.

Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск: Наука, 1978. 253 с.

Муравьева Д. А. Фармакогнозия. М.: Медицина, 1978. 656 с.

Никонов Г. К., Баньковский А. И. К вопросу экспресс-метода качественного обнаружения алкалоидов в растениях // Тр. Всесоюз. НИИ лекарств. и ароматич. растений. 1959. Вып. 11. С. 296—300.

Пирицхалава Г. В., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапогенины *Allium*. 10 // 6-О-бензоат неоагигенина из *Allium turcomanicum*. ХПС. 1977а. № 4. С. 534—537.

Пирицхалава Г. В., Горовиц М. Б., Абубакиров Н. К. Стероидные сапонины и сапогенины *Allium*. 11 // Неоаллиогенин из *Allium turcomanicum*. ХПС. 1977б. № 6. С. 823—826.

Плеханова Н. В., Алимбаева П. К., Никитина Е. В., Судницина И. Г., Султанова Р. М. Алкалоидоносность флоры Киргизии. Фрунзе: Илим, 1965. С. 3—44.

Плеханова Н. В., Никитина Е. В., Саргазаков Дж., Ботбаев А. И. Алкалоидоносные растения Киргизии. Фрунзе: Илим, 1975. 57 с.

Рункова Л. В., Талиева М. Н. Хлорогеновая кислота у видов рода *Allium* L. // Физиология и биохимия культурных растений. 1970. № 5. С. 544—547.

Сафонова М. П., Сафонов В. И., Тихонова Б. Б. Специфика и изменчивость некоторых биохимических компонентов у сахалинских видов *Allium* L. // Изучение растительных и почвенных ресурсов Сахалина. Владивосток, 1987. С. 27—39.

Тайжанов К. Алкалоидоносные растения Алая: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1967. 22 с.

Ходжаева М. А., Исмаилов З. Ф. Углеводы *Allium* L. 1 // Выделение и характеристика полисахаридов. ХПС. 1979. № 2. С. 137—142.

Ходжаева М. А., Хасанов М., Кондратенко Е. С., Умаров А. У. Углеводы *Allium* L. 7 / Характеристика полисахаридов шелухи *Allium sera* // ХПС. 1985. № 1. С. 14—17.

Ходжаева М. А., Кондратенко Е. С. Углеводы *Allium* L. 6 / Стахиоза из семян *Allium suvorovii* // ХПС. 1984. № 6. С. 786.

Ходжаева М. А., Кондратенко Е. С. Углеводы *Allium* L. 8 / Полисахариды *Allium coeruleum* // ХПС. 1983. № 1. С. 17—21.

Христулас Ф. С., Горовиц М. Б., Луганская В. Н., Абубакиров Н. К. Новый стероидный сапогенин из *Allium giganteum* // ХПС. 1970. № 4. С. 489.

Черемушкина В. А., Днепровский Ю. М., Гранкина В. П., Судобина В. П. Корневищные луки Северной Азии: биология, экология, интродукция. Новосибирск: Наука, 1992. 157 с.

Черкасов О. А., Азаркова А. Ф., Стихин В. А., Стихин В. С., Кабанов В. С., Мельникова Т. М., Майсурадзе Н. И. Содержание диосгенина в разных органах *Allium nutans* L., при интродукции в Московскую область // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 4. С. 455—458.

Четверикова Л. С., Киченко В. И., Уткин Л. И. Обследование растений флоры СССР на содержание сапонинов // Тр. Всесоюз. НИЦ лекарственных и ароматических растений. М., 1959. Вып. 11. С. 202—228.

Эристави Л. И. Стероидные соединения представителей *Allium* L. и их хроматографическое изучение с целью хемосистематики рода // Материалы симпозиума «Хроматографические методы в фармации». Тбилиси, 1977. С. 130—136.

Bate-Smith E. C. The phenolic constituents of plants and their taxonomic significance II. Monocotyledons // The Journal of the Linnean society (Botany). 1968. V. 60, № 383. P. 325—355.

Block E., Bayer T. Striram Naganathan and Shu-Hai. *Allium* Chemistry: Synthesis and Sigmatropic Rearrangements of Alk(en)yl 1-propenyl Bisulfide S-Oxides from Cut Onion and Garlic // J. Am. Chem. Soc. 1996. V. 118. P. 2799—2810.

Carotenuto A., De Feo V., Fattorusso E., Lanzotti V., Magno S., Cicala C. The flavonoids of *Allium ursinum* // Phytochemistry. 1996. V. 41, № 2. P. 531—536.

Carotenuto A., Fattorusso E., Lanzotti V., Magno S., De Feo V. and Cicala C. The flavonoids of *Allium neapolitanum* // Phytochemistry. 1997. V. 44, № 5. P. 949—957.

Fossen T., Pedersen A. T., Andersen O. M. Flavonoids from red onion (*Allium cepa*) // Phytochemistry. 1998. V. 47, № 2. P. 281—285.

Gibbs R. W. Chemotaxonomy of flowering plants. Montreal, 1974. V. 1. P. 680.

Harborne J. B. Comparative biochemistry of the Flavonoids. London and New York: Acad. Press, 1967. P. 383.

Hegnauer R. Chemotaxonomie der Pflanzen. B. 2. Basel-Stuttgart, 1963. S. 315.

Herrmann K. Über die Flavonole und Phenole der Zwiebel // Arch. Pharm. 1958. S. 291, № 5 P. 248—257.

Iberl B., Winkler G., Muller B., Knobloch K. Quantitative Determination of Allicin and Alliin from Garlic by HPLC // Planta Med. 1990. V. 56, № 3. P. 320—326.

Inoue T., Mimaki Y., Sashida Y., Nishino A., Satomi Y., Nishino H. Steroidal glycosides from *Allium macleanii* and *A. senescens*, and their inhibitory activity on tumour promoter-induced phospholipid metabolism of HeLa cells // Phytochemistry. 1995. V. 40, № 2. P. 521—525.

Kameoka H., Hashimoto S. Two sulfur constituents from *Allium schoenoprasum*. *Phytochemistry*. 1983. V. 22, № 1. P. 294—295.

Kawashima K., Mimaki Y., Sashida Y. Steroidal saponins from the bulbs of *Allium schubertii* // *Phytochemistry*. 1993. V. 32, № 5. P. 1267—1272.

Lancaster J. E., Shaw M. L. Metabolism of γ -glutamyl peptides during development, storage and sprouting of onion bulbs // *Phytochemistry*. 1991. V. 30, № 9. P. 2857—2859.

Laracine C., Lebreton P., Berthet P. Apport de la biochimie a la defenition des Agavacees // *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 132, *Lettres bot.* 1985. № 4(5). P. 307—318.

Lawson L. D., Hughes B. G. Trans-1-propenil Thio-sulfonates: New Compounds in Garlic Homogenates // *Planta Med.* 1990. V. 56, № 6.

Mimaki Y., Kawashima K., Kanmoto T., Sashida Y. Steroidal glycosides from *Allium albopilosum* and *A. ostromskianum* // *Phytochemistry*. 1993. V. 34, № 3. P. 799—805.

Mitsch-Eckner M., Meier B., Wright A. D., Sticher O. γ -glutamyl peptides from *Allium sativum* bulbs // *Phytochemistry*. 1992. V. 30, № 7. P. 2389—2391.

Nomenclator Alliourum. Allium names and synonyms — a world guide. Gregory M., Fritsch R.M., Friesen N. W., Khassanov F. O., Mc Neal D. W. Kent: Whitstable, 1998. P. 83.

Peng J.-P., Yao X.-S., Tezuka Y., Kukuchi T. Furostanol glycosides from bulbs of *Allium chinense* // *Phytochemistry*. 1996. V. 41, № 1. P. 283—285.

Poulsen N. Chives *Allium schoenoprasum* L. // *Onions and Allied Crops. Volume III Biochemistry, Food Science and Minor Crops* / Ed. by Brewster J.L. and Rab-inowitch H. D. Florida: CRC Press, Inc. Boca Raton, 1995. P. 235—236.

Sinha A., Sanual A. Separation and estimation of sugar components of *Allium cepa* L. (n. o. *Liliaceae*) by paper chromatography // *Curr. Sci. (India)*. 1959. V. 28, № 7. P. 281—282.

Skrzypczakowa L. Flawonoidy w rodzinie Liliaceae // *Dissertationes Pharmaceuticae et Pharmacologicae*. 1967. V. 19, № 5. P. 537—541.

Stearn W. T. How many species of *Allium* are known? // *The Kew. Bot. Magazine*. 1992. Vol. 9, part. 4. P. 180—182.

Summary

The review of plant component of genus *Allium* L. is presented. The interest to study this genus is explained by the variety of constituents, wide food and medical application. The chemical composition of genus *Allium* includes polysaccharides, γ -glutamyl peptides, sulfur constituents, steroidal saponins, alkaloids and phenol compounds.

УДК 576.312.34

Л. А. Кравцова, А. И. Шапова
L. A. Kravtsova, A. I. Shchapova

Институт цитологии
и генетики СО РАН
630090, Новосибирск,
пр-т. Акад. Лаврентьева, 10.
E-mail: icg-agm@bionet.nsk.ru

статья поступила 07.08.2007

Хромосомная локализация генов, контролирующих солеустойчивость у проростков пшенично-ржаных замещенных линий

Chromosome localization of genes controlling tolerance to salt in seedlings of wheat-rye substitution lines

Аннотация. Изучали солеустойчивость проростков семи пшенично-ржаных замещенных линий и исходного сорта пшеницы с целью выявления роли отдельных хромосом ржи в генетическом контроле этого признака. Установлено, что хромосомы 1 и 5 гомеологичных групп пшеницы и ржи несут гены, контролирующие устойчивость проростков к засолению.

Ключевые слова: гомологичные хромосомы, гексаплоид, пшеница, солеустойчивость, пшенично-ржаные замещенные линии.

Key words: chromosome homologous, hexaploid, wheat, salt tolerance, introgressive lines.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Ухудшающаяся экологическая обстановка во многих странах мира приводит к тому, что все больше абиотических факторов оказывает негативное влияние на природу, следствием чего становится исчезновение и сокращение ареалов произрастания многих видов растений и снижение урожайности сельскохозяйственных культур. Один из этих факторов — повышенное содержание NaCl в почве. Проблема актуальна особенно в засушливом климате, где развито поливное земледелие. Площади земли с повышенным содержанием соли продолжают увеличиваться, и, вероятно, эта проблема будет обостряться и в будущем, ввиду предсказываемого глобального потепления климата.

Одним из подходов к решению проблемы является создание сортов с устойчивостью к солевому стрессу. Для направленной селекции таких сортов необходимо понимание генетического контроля толерантности к солевому стрессу. Проведение таких исследований на полиплоидных видах, включая гексаплоидную пшеницу, в значительной степени затруднено. Хорошими генетическими моделями для изучения генетики контроля солеустойчивости, которые стали использоваться в последние годы, являются межвидовые гибриды, анеуплоид-

ные и дополненные линии (Forster et al., 1988; Forster et al., 1990; Zhong, Dvorak, 1995a; 1995b).

В данной работе авторы предприняли попытку выяснить генетический контроль солеустойчивости у ржи *Secale cereale* L. ($2n=14$). Был применен подход, заключающийся в использовании пшенично-ржаных замещенных линий ($2n=42$), когда только одна пара гомологичных хромосом ржи присутствует в генотипе сорта, что дает возможность выяснить эффект этой пары хромосом на проявление признака солеустойчивости. Сохранение 42-х хромосомного уровня благоприятно сказывается на их цитологической стабильности.

Цель работы — изучить роль индивидуальных хромосом ржи в генетическом контроле признака солеустойчивости.

Материал и методы

Материалом для исследования служили дисомные пшенично-ржаные замещенные линии *Triticum aestivum* L., сорт Саратовская 29-*Secale cereale* L., сорт Онохойская ($2n=42$):1R(1A) -1, 1R(1A)-2, 1R(1D), 3R(3B), 5R(5A), 5R(5D), 6R(6A). Замещенные линии получены авторами в четвертом-пятом поколении гибридов от скрещивания (*Triticum aestivum* L., сорт Саратовская 29 AABBDD x *Secale cereale* L., сорт Онохойская RR) x *Triticum aestivum* L., сорт Саратов-

ская 29 AABDD. Идентификация этих линий была проведена с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом (C-banding) (Шапова, Кравцова, 1990).

Все замещенные линии получены на основе генотипа одного сорта пшеницы Саратовская 29. Три линии по 1R имеют хромосомы ржи 1R генетически не однородные, благодаря гетерогенности сорта ржи. У двух замещенных линий 5R(5A) и 5R(5D) хромосомы ржи 5R — генетически идентичны, так как линия 5R(5A) была получена от скрещивания замещенной линии 5R(5D) с моно-5A сорта Саратовская 29 (Ефремова, Майстренко, 1991).

Оценку солеустойчивости замещенных линий проводили «рулонным методом», используя растения в фазе проростков и растворы NaCl двух концентраций — 0,98 % и 1,26 % (Коваль, Коваль, 1996). Семена всех замещенных линий и сорта Саратовская 29 замачивали в воде в чашках Петри и ставили в термостат на проращивание при $t=22^{\circ}\text{C}$. На третьи сутки в каждой линии отбирали проростки одинаковой длины, раскладывали на ленту из фильтровальной бумаги шириной 10 см, свертывали ленту в рулоны и опускали в стаканы с растворами NaCl, концентрации 0,98 % и 1,26 %, что соответствует 7 и 9 атмосфер осмотического давления. Одновременно в контрольных вариантах в такой же последовательности проростки всех исследуемых линий и сорта скатывали в рулоны и опускали в стаканы с водопроводной водой. Через 7 суток проводили измерения длины проростков каждой замещенной линии и сорта в двух опытных и контрольном вариантах в количестве 25—30 растений.

Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным, для изучения генетического контроля толерантности к солевому стрессу у злаков использовались несколько подходов. Один из них — изучение внутривидовой изменчивости у гибридов от скрещивания контрастных по солеустойчивости представителей, оказался мало-результативным относительно понимания природы генетических механизмов. С привлечением новых генетических моделей, в том числе серий анеуплоидов пшеницы (различная доза генов), амфилоидов, а также дополненных линий с индивидуальными хромосомами от родственных диких видов и родов в генотипической среде мягкой пшеницы, появилась возможность изучать хромосомный контроль солеустойчивости и идентифицировать отдельные хромосомы, плечи хромосом, обеспечивающие повышенную толерантность к солевому стрессу (Forster et al, 1988; Forster et al., 1990; Zhong, Dvorak, 1995a; 1995b).

Анализ влияния индивидуальных хромосом на признак солеустойчивости пяти исследованных видов трибы *Triticeae* (*Hordeum vulgare* L., *Triticum*

aestivum L., *Secale cereale* L., *Dasyphyrum villosum* L., *Lophopyrum elongatum*) показал, что хромосомы 3 и 5 гомеологичных групп постоянно обеспечивают положительный эффект относительно этого признака, тогда как хромосомы 2 гомеологичной группы в увеличенной дозе (тетрасомики) не имеют или имеют отрицательный эффект. Эти результаты дают основание предполагать, что все виды и роды трибы *Triticeae* имеют общие генетические механизмы контроля толерантности к солевому стрессу (Zhong, Dvorak, 1995a; 1995b).

В данной работе был применен другой подход — использование пшенично-ржаных замещенных линий, когда только одна пара индивидуальных хромосом ржи присутствует в генотипической среде пшеницы одного и того же сорта Саратовская 29 ($2n=42$), что дает возможность оценить и сравнить эффект каждой хромосомы ржи на признак солеустойчивости.

Результаты этого исследования представлены в таблице 1. Из таблицы видно, что выращивание проростков замещенных линий в солевых растворах концентрации 0,98 % и особенно 1,26 % NaCl снижает интенсивность роста растений в сравнении с контролем (вода).

Из трех замещенных линий по 1R линия 1R(1D) имела солеустойчивость на уровне исходного сорта пшеницы Саратовская 29. Две линии — обе с замещением 1R(1A) — показали себя по этому признаку более устойчивыми, чем исходный сорт пшеницы. Так, если средняя длина проростков, выращенных в растворе 1,26 % NaCl, относительно длины проростков, выращенных в воде (контроль), у сорта Саратовская 29 составила 52,09 %, то у линии 1R(1A)-2 этот показатель составил 66,79 %, а у линии 1R(1A)-1 — 74,60 %. У этих трех линий хромосомы ржи 1R генетически гетерогенны, благодаря гетерогенности сорта ржи. Эти линии отличаются и по ряду морфологических признаков.

В работе (Zhong and Dvorak, 1995b) был изучен эффект хромосомы 1R на солеустойчивость у трех известных серий пшенично-ржаных дополненных линий: Chinese Spring-Imperial, Chinese Spring-Blanko и Chinese Spring-King 11. У двух из этих линий положительный эффект проявлялся, хотя и был слабым. Все эти результаты свидетельствуют, что хромосома 1R ржи *Secale cereale* L. несет гены, контролирующие толерантность к солевому стрессу, и в отдельных генотипах эти гены обуславливают высокий положительный эффект. Замещенные линии по хромосоме 5R различались по солеустойчивости (табл. 1). Линия 5R(5D) по этому признаку была на уровне исходного сорта пшеницы Саратовская 29. У данной линии хромосома 5R полностью компенсировала хромосому 5D пшеницы по этому признаку. Замещенная линия 5R(5A) оказалась более чувствительной, чем исходный сорт пшеницы. Длина проростков 5R(5A), выращенных в растворе 1,26 % NaCl, составила все-

Таблица 1. Средняя длина проростков пшенично-ржаных замещенных линий *T. aestivum* L., сорт Саратовская 29-*Secale cereale* L., сорт Онохойская, выращенных в растворах NaCl различной концентрации

Сорт, замещенные линии	Длина проростков, см			Длина проростков к контролю, % (концентрация 1,26 %)
	Контроль	Концентрации NaCl, %		
		0,98	1,26	
Саратовская 29	17,68 ± 0,37	11,34 ± 0,45	9,21 ± 0,53	52,09
1R(1A) -1	15,20 ± 0,81	11,62 ± 0,44	11,34 ± 0,46	74,60
1R(1A) -2	15,75 ± 0,61	11,45 ± 0,39	10,52 ± 0,44	66,79
1R(1D)	17,90 ± 0,17	11,09 ± 0,43	9,70 ± 0,50	54,19
3R(3B)	18,55 ± 0,53	11,24 ± 0,33	10,43 ± 0,33	56,23
5R(5A)	17,29 ± 0,43	8,56 ± 0,42	6,70 ± 0,47	38,75
5R(5D)	14,93 ± 0,59	11,35 ± 0,30	8,46 ± 0,28	56,66
6R(6A)	18,30 ± 0,79	13,33 ± 0,78	11,28 ± 0,50	61,64

го 38,75 % длины проростков, выращенных в воде (контроль). У сорта пшеницы — 52,09 %. Поскольку хромосомы ржи 5R у замещенных линий и 5R(5A) и 5R(5D) генетически идентичны, наблюдаемые между ними различия по уровню солеустойчивости обусловлены генотипом сорта Саратовская 29. При замещении хромосомой ржи 5R хромосом пшеницы 5D солеустойчивость проростков была на уровне сорта пшеницы, а при замещении этой же хромосомой 5R хромосом пшеницы 5A солеустойчивость значительно снизилась. Следовательно, хромосома 5A сорта пшеницы Саратовская 29 несет ген, контролирующий устойчивость проростков к NaCl.

По литературным данным 5 гомеологичная группа всех исследованных видов трибы *Triticeae* несет гены, контролирующие толерантность к солевому стрессу, но уровни эффекта также различны (Zhong and Dvorak, 1995b).

Некоторые авторы отмечают, что хромосомы гомеологичной группы 5 трибы *Triticeae*, по-видимому, несут гены, обуславливающие устойчивость к нескольким абиотическим стрессам, включая токсичность ионов тяжелых металлов, низкая температура и т.д. (Forster et al., 1990).

Замещенные линии 3R(3B) и 6R(6A) по устойчивости к NaCl были на уровне сорта пшеницы Саратовская 29, хотя в исследованиях других авторов на пшенично-ржаных дополненных линиях отмечался высокий положительный эффект, обусловленный 3R хромосомой (Zhong and Dvorak, 1995a).

Таким образом, в результате данного исследования с использованием чужеродно замещенных линий было установлено, что хромосома 1R ржи *Secale cereale* L. и хромосома пшеницы 5A несут гены, контролирующие толерантность к солевому стрессу проростков. Хромосома 1R обеспечивает повышенную солеустойчивость, а хромосома 5A — чувствительность к NaCl.

Интрогрессия хромосом от других видов и родов, обеспечивающих повышенную солеустойчивость, в геном мягкой пшеницы может внести большой

вклад в создание новых сортов, способных давать высокий урожай на землях с повышенным содержанием NaCl. Пшенично-ржаная замещенная линия 1R(1A) -1 с более высокой солеустойчивостью, чем исходный сорт пшеницы Саратовская 29 может быть использован как донор генов солеустойчивости в селекционных программах для создания новых сортов пшеницы.

Благодарности

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке программы РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Библиографический список

- Ефремова Т. Т., Майстренко О. И. Цитогенетические аспекты генетики и селекции растений. Новосибирск: ИЦиГ СО РАН, 1991. С. 48—58.
- Коваль В. С., Коваль С. Ф. Генетический анализ солеустойчивости ячменя. Определение числа генов // Генетика. М., 1996. Т. 32, № 8. С. 1098—1103.
- Щапова А. И., Кравцова Л. А. Цитогенетика пшенично-ржаных гибридов. Новосибирск, 1990. 163 с.
- Forster B. P., Miller T. E., Law C. N. Salt tolerance of two wheat — *Agropyron junceum* disomic addition lines // Genome. 1988. V. 30. N. 4. P. 559—564.
- Forster B. P., Philips M. S., Miller T. E., Baird E., Powell W. Chromosome location of genes controlling tolerance to salt (NaCl) and vigour in *Hordeum vulgare* and *H. chilense* // Heredity. 1990. V. 65. N. 1. P. 99—107.
- Zhong G. Y., Dvorak J. Chromosomal control of the tolerance of gradually and suddenly imposed salt stress in the *Lophopyrum elongatum* and wheat, *Triticum aestivum* L. genomes // Theor. Appl. Genet. 1995a. V. 90. N. 2. P. 229—236.
- Zhong G. Y., Dvorak J. Evidence for common genetic mechanisms controlling the tolerance of sudden salt

stress in the tribe *Triticeae* // Plant Breeding. 1995b. V. 114. N. 4. P. 297—302.

Summary

Investigations of plant tolerance to extreme environmental factors, including salt tolerance is a problem large biological importance. The NaCl tolerance of wheat-rye substitution lines *Triticum aestivum* L. (cv. Saratovskaya 29)-*Secale cereale* L. (cv. Onokhoiskaya) was studied. A new approach that consist in using of introgressive

lines with alien chromosome substitution when only one pair of homologous chromosomes from another species present in hexaploid wheat genetic background ($2n = 42$).

The aim of the work — to elucidate the role of individual rye chromosomes in salt tolerance control. It was established, that rye chromosome 1R carry the genes controlling seedlings salt tolerance and wheat chromosome 5A — the genes, controlling sensitivity to NaCl.

Wheat-rye substitution line 1R(1A)–1 with high salt tolerance, high meiotic stability may be used as donor of salt tolerance genes in wheat breeding programs.

УДК 632.04.01/08:582.971.1

Н. Г. Уланова*, И. Н. Клочкова**,
 А. Н. Демидова*
 N. G. Ulanova, I. N. Klochkova,
 A. N. Demidova

*Московский государственный
 университет им. М. В. Ломоносова.
 119991, Москва,
 Ленинские горы, д. 1, корп. 12.
 E-mail: DEMIDOVA_A@rambler.ru
 **Институт физики атмосферы
 им. А. М. Обухова РАН.
 119017, Москва,
 Пыжевский переулок, д. 3.
 E-mail: ikokl@orc.ru

статья поступила 20.08.2007

Моделирование популяционной динамики *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth при зарастании вырубке ельника сложного

Modelling of *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth population dynamics during reforestation on mixed spruce forest clearcut

Аннотация. Изучение динамики популяционной структуры вида-доминанта *Calamagrostis epigeios* после сплошной вырубке ельника сложного проведено на постоянных пробных площадях в охранной зоне Центрально-Лесного государственного заповедника (Тверская область). Мониторинг популяции с учетом переходов онтогенетических стадий и возрастов всех кустов проведен в течение 3-х лет. Использование методов линейного матричного моделирования позволило формализовать экспериментальные результаты мониторинговых исследований становления популяции вейника в период интенсивного роста без конкуренции с другими видами на свободной территории после вырубке леса. Модели опираются на формальное описание развития растений в виде графа жизненного цикла и соответствующие данные наблюдений за маркированными особями для оценок возрастнo- и стадийно-специфических параметров популяции. Анализ свойств линейной модели дает количественную оценку динамики скорости роста популяции.

Ключевые слова: структура популяций, *Calamagrostis epigeios*, матричные модели, граф жизненного цикла.

Key words: population structure, *Calamagrostis epigeios*, Matrix models, Life-cycle graph

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. — вейник наземный — один из самых распространенных видов на Земном шаре, относится к группе наиболее агрессивных видов, доминирующих на ранних стадиях сукцессий и энергично захватывающих свободные территории в Европе (Prach, Pysek, 1999). Это многолетний травянистый поликарпический длиннокорневищный злак (Серебрякова, 1971). Несмотря на широкое распространение вида в природе и хорошую изученность (Любарский, 1967; Серебрякова, 1971; Чижов, 1981; Уланова, 1995, 2006; Ulanova, 2000), до сих пор остается загадкой как же вейник наземный ведет себя на вырубках лесов, что позволяет этому виду стремительно захватывать огромные пространства в короткие промежутки времени и как изменяется численность популяций по годам?

Цель настоящей работы — изучение структуры популяции вейника наземного на вырубках на

ранних стадиях развития популяции. В теоретической популяционной биологии решение этой задачи осуществляется путем построения соответствующей математической модели динамики популяции во времени и выявления — в ходе анализа модели — количественных связей между демографическими параметрами популяции, ее репродуктивным потенциалом и равновесной структурой. Традиционно для построения таких моделей используют матричный аппарат (Caswell, 2001), однако мы предлагаем — в рамках матричного формализма — нетрадиционный способ описания статуса популяции, учитывающий как возрастную структуру, так и разбиение на стадии онтогенеза (Logofet et al., 2006). При этом основные математические понятия, применяемые в анализе традиционных моделей, распространяются и на данный случай.

Полевой материал собран в охранной зоне Центрально-Лесного государственного биосферно-



Рис. 2. Онтогенетические стадии вейника наземного *Calamagrostis epigeios*.

го заповедника (Тверская область) в 2002—2004 гг. на узко-лесосечной сплошной вырубке ельника сложного. Лес был вырублен зимой 1999 г. с использованием тяжелой техники. В 2002 г. было заложено пять постоянных пробных площадок размером 1×1 м. Площадки закладывали в типичных местообитаниях вейника. Все парциальные кусты вейника в первый год эксперимента были промаркированы. Для каждой учетной единицы (парциального куста) были определены стадия онтогенеза и календарный возраст. Использована разработанная ранее шкала стадий онтогенеза вейника (рис. 1) и критерии их выделения (Уланова, 1995; Ulanova, 2000). В 2003 г. были проведены повторные учеты на постоянных площадках по идентичной методике. В 2004 г. для уточнения возраста и онтогенетического состояния растений все маркированные парциальные кусты на площадках были выкопаны. При оценке абсолютного возраста вейника использованы такие признаки, как число, цвет и степень разложения побегов прошлых лет или их следов и морфология узла кущения.

Линейная модель может быть адекватной на этапе экстенсивного (экспоненциального) роста популяции (Уланова и др., 2002). Построена линейная матричная модель роста популяции вейника $x(t+1) = A_i x(t)$, где $x(t)$ — это вектор, описывающий структуру популяции в год t в виде набора численностей ее возрастно-стадийных групп, а A_i — проекцион-

ная матрица модели, $i=1, 2$, $t=2002, 2003, 2004$. На выбранных площадках вейник доминировал в течение всех лет наблюдений и произрастал без какой-либо межвидовой конкуренции. Общее количество изученных растений на них в первый год наблюдения составило 420, во второй — 681, на третий — 949. На основании этих данных был построен граф жизненного цикла (ГЖЦ) вейника (рис. 2), отражающий поливариантность путей онтогенеза и репродукции, а также состояние популяции в каждый год наблюдения. На основе ГЖЦ построена и откалибрована по данным наблюдений линейная матричная модель динамики изолированной популяции вейника с возрастно-стадийной структурой. Построены матрицы переходов A_1 и A_2 , имеющие структуру матриц Логофета (Логофет, Клочкова, 2002). Получены количественные оценки максимальной скорости роста популяции — доминантные собственные числа $\lambda_1(A_1) = 2.2474$, $\lambda_1(A_2) = 2.1899$ (табл. 1). Численность популяции увеличивается в основном за счет интенсивного вегетативного размножения (263 виргинильных куста в 2002 году, 338 в 2003 и 367 в 2004), однако происходит замедление скорости роста популяции с возрастом. Присутствие в возрастно-стадийной структуре, при которой скорость роста достигает максимального значения, 65,15% и 54,09% самой молодой стадии v_1 , также говорит о ее росте.

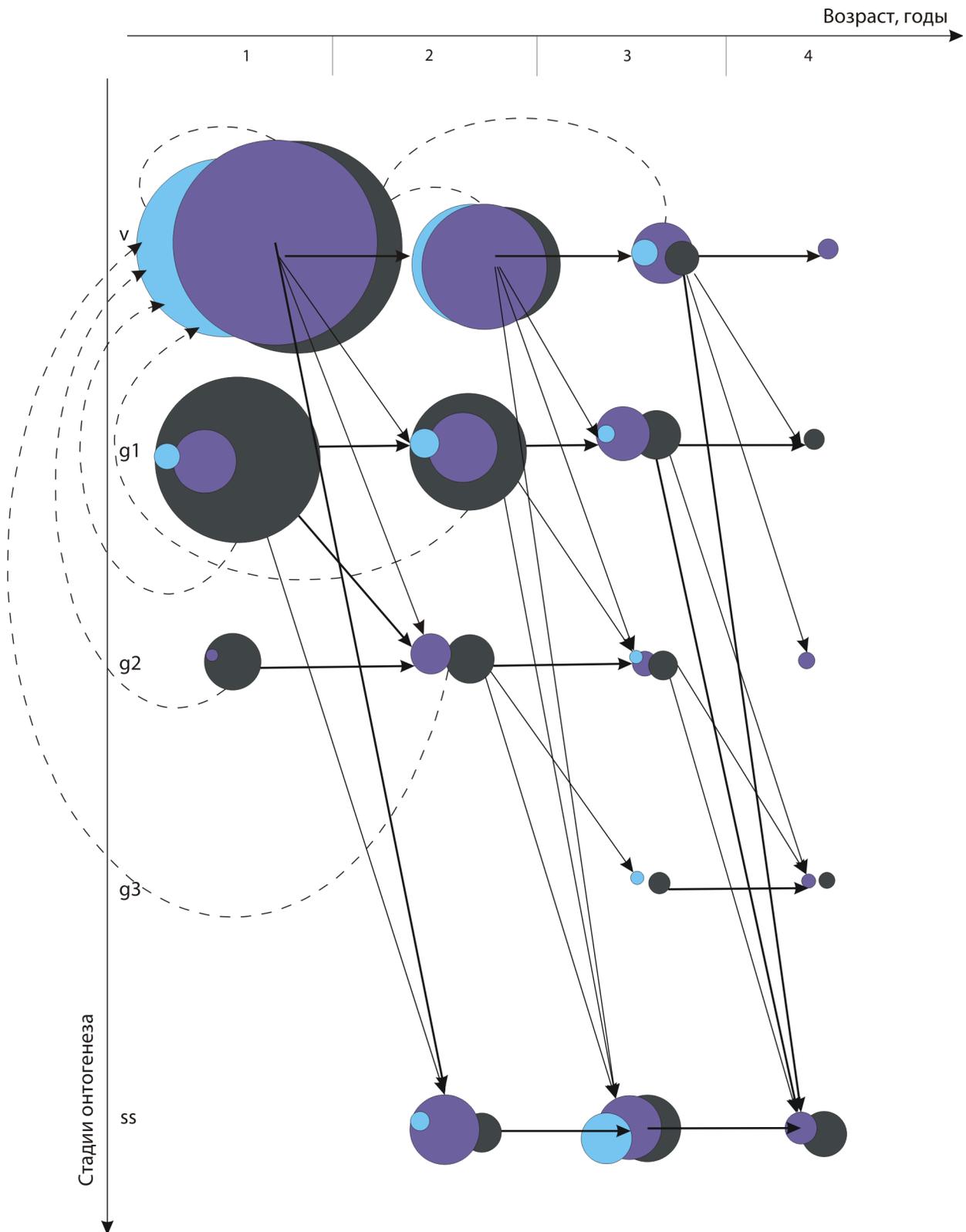


Рис. 2. Граф жизненного цикла вейника *Calamagrostis epigeios* на 3—5 год после вырубki ельника сложного, учитывающий стадии онтогенеза и хронологический возраст парциальных кустов. Площадь круга пропорциональна числу кустов на постоянных пробных площадях в 2002 (голубой круг), 2003 (фиолетовый круг) и в 2004 (серый круг) годах. Сплошные стрелки отвечают старению и онтогенетическим переходам за 1 год (жирные — основные пути), пунктирные — вегетативному размножению.

Таблица 1. Стадийно-возрастной структура вейника *Calamagrostis epigeios* в 2002, 2003 гг. и характеристики модели.

Компоненты стадийно-возрастной структуры			Уравнения динамики	Модельные параметры		Модельные результаты	
обозн.	данные по годам			обозн.	калибровка	структура макс. роста, %	репрод. ценность, %
	2002	2003					
v^1	263	338	$v^1(t+1) = p_1 v^1(t) + p_2 v^2(t) + p_3 v^3(t) + p_4 g_1^1(t) + p_5 g_1^2(t) + p_6 g_2^2(t)$	$p_1, p_2, p_3, p_4, p_5, p_6$	23/263, 68/112, 112/6, 45/4, 90/7, 0	65,15	4,4
v^2	112	114	$v^2(t+1) = c_1 v^1(t)$	c_1	114/263	12,58	5,4
v^3	6	29	$v^3(t+1) = c_2 v^2(t)$	c_2	29/112	1,45	36,58
v^4	0	2	$v^4(t+1) = c_3 v^3(t)$	c_3	1/3	0,21	0
g_1^1	4	34	$g_1^1(t+1) = q_1 v^1(t) + q_2 g_2^2(t) + q_3 g_2^3(t)$	q_1, q_2, q_3	32/263, 2/7, 0	4,12	25,22
g_1^2	7	39	$g_1^2(t+1) = c_4 v^1(t) + c_5 g_1^1(t)$	c_4, c_5	38/263, 1/4	4,65	28,4
g_1^3	2	21	$g_1^3(t+1) = c_6 v^2(t) + c_7 g_2^2(t)$	c_6, c_7	21/112, 0	1,05	0
g_1^4	0	0	$g_1^4(t+1) = c_8 v^3(t) + c_9 g_1^3(t)$	c_8, c_9	0, 0	0	0
g_2^1	0	1	$g_2^1(t+1) = r_1 g_2^2(t) + r_2 g_2^3(t)$	r_1, r_2	1/7, 0	0,3	0
g_2^2	0	14	$g_2^2(t+1) = c_{10} v^1(t) + c_{11} g_1^1(t) + c_{12} g_2^1(t)$	c_{10}, c_{11}, c_{12}	14/263, 0, 0	1,54	0
g_2^3	1	6	$g_2^3(t+1) = c_{13} v^2(t) + c_{14} g_1^2(t) + c_{15} g_2^2(t)$	c_{13}, c_{14}, c_{15}	3/56, 0, 0	0,3	0
g_2^4	0	2	$g_2^4(t+1) = c_{16} v^3(t)$	c_{16}	1/3	0,21	0
g_3^3	1	0	$g_3^3 = c_{17} g_2^2(t)$	c_{17}	0	0	0
g_3^4	0	2	$g_3^4 = c_{18} g_1^3(t) + c_{19} g_2^3(t) + c_{20} g_3^3(t)$	c_{18}, c_{19}, c_{20}	0, 1, 1	0,13	0
ss^2	3	38	$ss^2 = c_{21} v^1(t) + c_{22} g_1^1(t)$	c_{21}, c_{22}	35/263, 3/4	5,23	0
ss^3	21	33	$ss^3(t+1) = c_{23} v^2(t) + c_{24} g_2^2(t) + c_{25} g_2^3(t) + c_{26} ss^2(t)$	$c_{23}, c_{24}, c_{25}, c_{26}$	15/56, 3/7, 0, 0	2,38	0
ss^4	0	8	$ss^4(t+1) = c_{27} v^3(t) + c_{28} g_1^3(t) + c_{29} g_2^3(t) + c_{30} ss^3(t)$	$c_{27}, c_{28}, c_{29}, c_{30}$	1/3, 1/2, 0, 5/21	0,7	0
x	420	681	$x(t+1) = A_1 x(t)$	A_1	$\lambda_1(A_1) = 2,2474$	100	100

Использование методов матричного моделирования позволило формализовать экспериментальные результаты мониторинговых исследований становление популяции вейника в период интенсивного роста без конкуренции с другими видами на свободной территории после вырубке леса. Анализ свойств линейной модели дает количественную оценку динамики скорости роста популяции.

Благодарности

Благодарим за научное консультирование главного научного сотрудника Института физики атмосферы РАН, профессора Д. О. Логофета. Выражаем признательность за предоставление результатов эксперимента ассистенту кафедры геоботаники МГУ, канд. биол. наук О. В. Чередниченко и аспиранту М. В. Андреевой. Работа проведена при финансовой поддержке грантов INTAS № 01-0527, РФФИ № 05-04-49291, гранта Президента РФ государственной поддержки научных исследований, проводимых ведущими научными школами № 7063.2006.4.

Библиографический список

Логофет Д. О., Клочкова И. Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимпто-

тические циклы // Математическое моделирование, 2002. Т. 14, № 10. С. 116—126.

Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, 1967. 182 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.

Уланова Н. Г. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2006. 46 с.

Уланова Н. Г. Вейник наземный // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 4—19.

Уланова Н. Г., Демидова А. Н., Клочкова И. Н., Логофет Д. О. Структура и динамика популяций вейника седеющего *Calamagrostis canescens*: модельный подход // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 6. С. 509—521.

Чижов Б. Е. Биоморфологическая характеристика травянистых растений вырубок подзоны сосново-березовых лесов Тюменской области // Научн. тр. Тюменского ун-та. Тюмень, 1981. Т. 82. С. 70—91.

Caswell, H. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd ed. Sunderland, MA, 2001. 722 pp.

Logofet D. O., Ulanova N. G., Klochkova I. N. and Demidova A. N. Structure and dynamics of a clonal plant population: classical model results in a non-classic formulation // Ecological Modelling, 2006. Vol. 192, № 1—2. P. 95—106.

Prach K., Pyšek P. How do species dominating in succession differ from others? // J. Vegetation Science, 1999. Vol.10. № 3. P. 383—392.

Ulanova N. G. Plant age stages during succession in woodland clearing in central Russia // Vegetation science in retrospect and perspective. Uppsala, 2000. P. 80—83.

Summary

A population dynamics of dominant species *Calamagrostis epigeios* after mixed spruce forest clear cut has been studied on permanent sample plots located in the Cen-

tral Forest State Reserve protection zone (Tverskaya oblast, RF). The population monitoring with registration of some ontogenetical stages transitions and calendar ages of partial shrubs has been conducted during three years. A linear matrix model designed for *Calamagrostis epigeios* population growth allowed to formalize field data during period of its intensive growth without competition with other species. The models are based on both formal description of plant development in the form of a life cycle graph and on the corresponding observations of marked plants, which are enable to estimate the age-stage-specific parameters of the population. Analysis of the suggesting linear model gives the quantitative estimation of populations growth rates.

УДК 581.52:582.711.71(571.151)

Е. К. Комаревцева
E. K. KomarevcevaЦентральный сибирский
ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101.
E-mail: komarevceva@mail.ru

статья поступила 15.12.2007

Эколого-ценотическая характеристика *Pentaphylloides fruticosa* (L) O. Schwarz в Горном Алтае

Ecological and coenotic characteristic *Pentaphylloides fruticosa* (L) O. Schwarz in mountain Altai

Аннотация. *Pentaphylloides fruticosa* — вид, широко распространенный на территории Горного Алтая. В разных частях горной страны вид приурочен к различным растительным поясам. В северных районах вид в небольшом обилии встречается только в высокогорном поясе. На западе вид участвует в образовании закустаренных луговых степей. В центре ареала *Pentaphylloides fruticosa* встречается во всех растительных поясах — от степного до высокогорного. На юго-востоке горной страны вид отмечен в составе криофитной растительности. Вид приурочен, в основном, к влажным местообитаниям (поймы рек). Основными лимитирующими факторами на склонах северной экспозиции является затенение из-за развития лесных сообществ, на южных — дефицит влаги.

Ключевые слова: *Pentaphylloides fruticosa*, местообитание.

Key words: *Pentaphylloides fruticosa*, place of inhabitancy.

Номенклатура: Черепанов, 1995.

Введение

Pentaphylloides fruticosa (L) O. Schwarz (пятилистник кустарниковый) — прямостоящий сильноветвистый кустарник из сем. *Rosaceae* высотой от 20 до 150 см. *P. fruticosa* — голарктический вид с обширным дизъюнктивным ареалом. Основная (азиатская) часть его ареала охватывает всю Восточную Сибирь и Дальний Восток, Алтай-Саянскую горную область, горы Средней Азии, Монголию, Китай и Японию. Остальные фрагменты ареала значительно меньше по площади и удалены от его азиатской части: в Северной Америке, в Европе, на Кавказе (Юзепчук, 1941, Горчаковский, 1966, Коропачинский, Востовская, 2002). Практически во всех точках своего ареала данный вид тяготеет к горным местообитаниям, реже к сырым, временно затопляемым местам (Северной и Приатлантической Европе).

Цель работы — дать эколого-фитоценотическую характеристику *P. fruticosa* на территории Горного Алтая, как одного из характерных районов распространения вида в азиатской части ареала.

Материал и методы

Описания фитоценозов проводились по общепринятым методикам (Корчагин, 1964). В работе использованы материалы фитоценотеки лаборатории

геоботаники ЦСБС (57 описаний, авторы — А. В. Куминова, Т. В. Мальцева, Н. И. Макунина, Л. П. Паршутина) и собственные фитоценотические описания 10 ценопопуляций *P. fruticosa*, сделанные в разные годы. Видовая насыщенность ценозов колеблется от 21 до 79 видов. В работе принимается геоботаническое районирование, предложенное А. В. Куминовой (1960). В пределах Горного Алтая, как части Алтай-Саянской геоботанической провинции, с учетом вертикальной поясности растительности, выделено 4 геоботанические подпровинции: Северный, Западный, Центральный и Юго-Восточный Алтай (Куминова, 1960).

Результаты и обсуждения.

Для Северного Алтая характерен низкогорный и среднегорный рельеф. Западный Алтай представлен рядом широтно расположенных хребтов, высота которых постепенно увеличивается с запада на восток. Окраинное расположение обеспечивает эти подпровинции большим количеством влаги, что сказывается на мощном развитии в этих районах лесного пояса. На Западном Алтае, кроме лесного, хорошо выражены степной и высокогорный пояса, последний представлен, в основном, субальпийскими и альпийскими лугами. На Северном Алтае степной пояс полностью отсутствует, а высокогорный



Рис. 1. Заросли *Pentaphylloides fruticosa* по берегу р. Чуя.

пояс выделяется только на северо-востоке, в районе Телецкого озера и представлен тундровыми сообществами.

Центральный Алтай, занимающий срединное положение, характеризуется континентальным климатом. Здесь располагаются наиболее высокие хребты — Северо-Чуйский, Южно-Чуйский, Катунский и Теректинский, являющиеся мощным центром современного оледенения. Вертикальная поясность выражена наиболее полно: у подножия и по южным склонам располагаются степи, по северным склонам — леса, на вершинах более 1800—2000 м — высокогорная растительность, включающая в себя субальпийские и альпийские луга, а также высокогорную тундру.

Юго-Восточный Алтай, располагаясь в глубине материка, подвержен влиянию континентальных масс, формирующихся над великими центрально-азиатскими пустынно-степными нагорьями, что обуславливает резко континентальный климат (Огуреева, 1980). В подпровинцию входят Чуйская и Курайская котловины и два плоскогорья — Чулышманское и Уюк. Отличительной чертой растительного покрова является выпадение лесного пояса, который встречается только по окраинам района.

Степной пояс выше 2000 м через криостепи сменяется высокогорным, представленным кобрезиевыми тундрами.

На севере горной страны (Северный Алтай) *P. fruticosa* практически отсутствует (Огуреева, 1980; Ревушкин, 1988). Как сопутствующий, вид отмечается на северо-востоке района в составе ерниковых тундр (Куминова, 1960; Шафранова, 1964).

На Западном Алтае курильский чай наиболее обычен в степном поясе, где участвует в сложении степных и луговых сообществ. Определяющее значение *P. fruticosa* в формировании кустарниковых луговых степей по широким днищам долин рек Чарыш, Коксы и Иело отмечает А. В. Куминова (1960), рассматривая данный вид здесь как реликт плейстоценового времени. В небольшом обилии (проективное покрытие 1—5 %) вид встречается в составе настоящих лугов и остепненных луговых сообществ, расположенных в пойменной части рек Тургунсу и Чарыш или в нижней трети склонов восточного макросклона Коргонского хребта близ с. Медур-Соккон. Обильно вид произрастает в местообитаниях с неглубоким залеганием грунтовых вод. Так на заболоченных луговинах в долинах рр. Чарычмень и Абай (окрестности с. Амур) проективное покрытие вида

составляет 18—25%. В лесном поясе в некоторых случаях вид образует практически чистые заросли (проективное покрытие 60—65%), например, в долине рр. Чарыш и Юстик (окр.с. Юстик) в составе редкостойных лиственничников.

На хребтах Центрального Алтая *P. fruticosa* — обычный вид и встречается в степном, лесном и высокогорном поясах (Ревушкин, 1988). В степном поясе с обычно с небольшим (1%) проективным покрытием присутствует в составе луговой степи, например, в окр. с. Усть-Кан и Ябоган, но на некоторых участках в условиях несильного выпаса проективное покрытие *P. fruticosa* достигает 35—37%. В долине р. Песчанная (окр. с. Ильинка) и ее притока р. Курзун курильский чай образует кустарниковый ярус с проективным покрытием 7 и 40% соответственно на участках луговой степи, расположенных на пологих юго-восточном и южном склонах.

В лесостепном и лесном поясе *P. fruticosa* часто образует практически чистые заросли в поймах рек, активно участвует в закустаривании (до 45—50%) злаково-разнотравных пойменных лугов (р. Песчанная в окрестности с. Шаргайта, р. Каракол в окрестности с. Каракол, р. Сема в окрестности с. Топучая). Кроме этого, вид заходит на склоны различной экспозиции в составе луговых сообществ. Но наибольшее обилие вида наблюдается в поймах горных рек. На высоте 1140 м над ур. м., на северо-западных отрогах Башчелакского хребта, по периферии Канской котловины *P. fruticosa* образует в пойме р. Бажинты (окр. с. Яконур) чистую заросль с проективным покрытием 70% и высотой кустов до 120 см. Проективное покрытие травостоя составляет 30%. Из злаков наиболее обильны *Agrostis gigantea* (7%) и *Elymus mutabilis* (10%). В пойме р. Б. Ак-кем (окрестности с. Беш-Озек) на восточном макросклоне Ануйского хребта, в редкостойном ельнике (1135 м над ур. м.) отмечается мощный кустарниковый ярус из *P. fruticosa* (проективное покрытие 30%). В пойменной части р. Н. Карасу (окрестности с. Кулада) *P. fruticosa* образует кустарниковый ярус на заболоченном и настоящем лугах. В травостое сообществ преобладает *Equisetum arvense* (63% на заболоченном лугу и 38% — на настоящем). Проективное покрытие курильского чая составляет 38%. Кроме пойменных фитоценозов *P. fruticosa* участвует в сложении пионерных группировок на галечниковых поймах (р. Катунь, окрестности с. Тюнгур). Проективное покрытие *P. fruticosa* доходит до 30%, травостоя — 15—20%.

Участвуя в склоновых группировках, вид не поднимается высоко и отмечается в нижней трети склона. Это связано, по-видимому, с ухудшением водного режима на южных склонах, а на северных — с затенением из-за развития лесных сообществ. На северных склонах *P. fruticosa* участвует, как правило, в сложении сообществ, переходных к лесным фитоценозам. При подъеме по северо-восточному склону

от поймы р. Б. Ак-кем заросли *P. fruticosa* сменяются настоящим лугом под пологом редкостойного лиственничника, где курильский чай образует негустой кустарниковый ярус (1%). На другом берегу реки заросли *P. fruticosa* продолжают на заболоченном луге. При небольшом подъеме на южный склон вид образует кустарниковый ярус с проективным покрытием в 20% на остепненном луге. Луг сменяется далее луговой степью, а затем каменистой степью. В последних двух сообществах присутствие *P. fruticosa* незначительно (проективное покрытие 1%). Подобная картина наблюдается и в долине р. Бажинты. При поднятии от поймы на юго-восточный склон густые заросли *P. fruticosa* сменяются деградированным остепненным лугом, где вид образует ярус с проективным покрытием 1—2%. На высоте 1155 м над ур. м. начинается луговая степь, где проективное покрытие вида также невелико (1%). Такое же невысокое проективное покрытие (1%) *P. fruticosa* отмечается в долине р. Н. Карасу на засоленном и остепненном лугах, расположенных выше поймы. На южном макросклоне Семинского хребта, по р. Турала отмечаются настоящие и заболоченные луга с невысоким проективным покрытием *P. fruticosa* (1%), что объясняется развитой злаковой основой на настоящем луге (*Festuca rubra* — 20%, *Decshumpsia cespitosa* — 10%, *Agrostis gigantea* — 7%, *Poa sibirica* — 7%) и чрезмерным развитием *Carex cespitosa* — 63% на заболоченном луге.

В высокогорном поясе *P. fruticosa* участвует в сложении высокогорных лугов. На Курайском хребте вид относится к группе эвритопных видов, поднимается до 2800 м (Данилов, 1990). Нами он отмечен в составе влажного низкотравного субальпийского луга на верхней границе лиственничника, расположенного на северо-западном крутом склоне, близ с. Курай. Проективное покрытие *P. fruticosa* составляет 38%, травостоя — 65%. На Семинском хребте, около перевала, на высоте 1735 м над ур. м., на опушке кедрового леса *P. fruticosa* и *Betula rotundifolia* образуют кустарниковый ярус (10 и 15% соответственно).

В Юго-Восточном Алтае *P. fruticosa* участвует в сложении криофитной растительности. Кроме этого, вид входит в состав разнотравной луговой степи (Намзалов, 1994). Луговые степи не образуют здесь сплошного пояса, а ограничены в своем распространении склонами северной экспозиции. Они встречаются, в основном, по опушкам разнотравных лиственничных лесов на черноземных, щелбнистых почвах. В закустаривании луговой степи участвуют *Spiraea media*, *P. fruticosa*, *Cotoneaster melanocarpus*. Участки разнотравной луговой степи сочетаются со стоповидноосоковыми степями. В мезофильных вариантах стоповидноосоковых степей изредка отмечается *P. fruticosa* (Намзалов, 1994).

P. fruticosa отмечен в составе овсецовых луго-востепных сообществ в Чуйской степи, в долине

р. Тархата (окрестности с. Кош-Агач). Проективное покрытие вида — 1%. В травостое злаковую основу составляют *Festuca valesiaca* (20—25%), *Poa attenuata* (5—23%), *Helictotrichon desertorum* (7—17%). Разнотравье представлено *Carex pediformis* (7%), *Aster alpinus* (5%), *Artemisia laciniata* (5%), *Galium verum* (5%).

На плато Укок *P. fruticosa* отмечается в долине р. Жумалы на высоте 2190 м над ур. м. в составе альпийского закустаренного луга, занимающего понижения в мелкохолмистом рельефе. Кустарниковый ярус образован *P. fruticosa* (10%) и *Betula rotundifolia* (17%). Злаковая основа представлена *Festuca altaica* (20%), *F. ovina* (10%). Заметно, также, участие *Kobresia myosuroides* (5%) и *Carex pediformis* (7%). Из разнотравья можно отметить *Aconitum baicalense* (20%), *Bistorta major* (8%), *Gentiana algida* (5%).

Кроме альпийского луга в долине р. Жумалы *P. fruticosa* отмечен на участках дерновинно-злаковой криостепи. Основу травостоя составляют *Agrostis trinii* (15%), *Kobresia myosuroides* (12%), *Carex pediformis* (12%), проективное покрытие курильского чая — 1%.

Нами *P. fruticosa* обнаружен в составе мелкодерновинной степи в нижней части южного склона (хр. Чихачева, окрестности с. Кокоря) на границе с галечниковым руслом временного водотока. Проективное покрытие *P. fruticosa* довольно высокое и составляет 30%. Здесь развивается неравномерный и невысокий травостой (10—12 см) из степных видов (*Festuca valesiaca* Gaudin, *Poa attenuata* Trin., *Artemisia frigida* Willd.) с проективным покрытием 50%.

Таким образом, *P. fruticosa* широко распространен практически по всей территории Горного Алтая, кроме северных и северо-западных районов. Вид встречается во всех растительных поясах — от степного до высокогорного.

Несмотря на способность развивать глубокую корневую систему (Куминова, 1960) и произрастать в каменистых местообитаниях (Пяк, 2003), *P. fruticosa* предпочитает местообитания с неглубоким залеганием грунтовых вод — это поймы и долины горных рек. В степном поясе *P. fruticosa* встречается по поймам рек или в нижней части склонов в составе настоящих и остепненных лугов. Вид играет большую роль в формировании кустарниковых луговых степей в долинах рек Западного Алтая.

По поймам рек вид поднимается через лесостепной и лесной пояс до высокогорного. В лесостепном и лесном поясах вид часто образует пойменные чистые заросли с проективным покрытием 30—40% (до 70%). Участвуя в склоновых группировках вид, как правило, не поднимается выше нижней трети склонов и становится менее обильным. На северных склонах вид образует кустарниковый ярус в

редкостойных лиственничниках, на южных склонах *P. fruticosa* закустаривает остепненные луга (до 20% проективного покрытия), луговую степь (1—2%), а также каменистую степь (до 1%). Лимитирующим фактором для произрастания вида на северных склонах является недостаток освещения в связи с развитием лесных сообществ, а на южных склонах — дефицит влаги.

В высокогорном поясе вид участвует в закустаривании низкотравных субальпийских лугов (до 30%) и деградированных альпийских лугов (10%). Как постоянный вид отмечается в ерниковой тундре (до 1%).

Библиографический список:

- Горчаковский П. Л. Флора и растительность высокогорного Урала // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, 1966. Вып. 48. С. 3—269
- Данилов М. П. Флора Курайского хребта (Алтай): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1990. 32 с.
- Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. С. 63—131.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. С. 341—342.
- Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.
- Огуреева Г. Н. Ботаническая география Алтая. М., 1980. 187 с.
- Пяк А. И. Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003. 188 с.
- Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.
- Шафранова Л. М. Жизненные формы и морфогенез *Potentilla fruticosa* L. в различных условиях произрастания // Бюл. МОИП, 1964. Т. 71, вып. 4. С. 101—110.
- Юзепчук С. В. Род Курильский чай — *Dasiphora* Raf. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 68—73.

Summary

In this work we see ecology-phytocenologic characteristic *Pentaphylloides fruticosa* on the territory of the Mountain Altai. This species is widespread in the regions, except northern and north-western regions, and it is met in all plant zones — from steppe to high-mountain. It prefers moist places — wide vallies of mountain rivers. *P. fruticosa* is common for meadow and steppe association and is met in thinned larch forests and is a constant species in ernik tundras.