

Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза

**Материалы I Международной научно-практической
конференции
(Астрахань, 7–10 августа 2011 г.)**



Analytical Approaches in Floristic Studies and Methods of Biogeography

**Proceeding of the First International Conference:
“Analytical Approaches in Floristic Studies and Methods of Biogeography:
Simple Examples and Frameworks for the Future”**

(Russia, Astrakhan, Astrakhan State University, August 2011)

АСТРАХАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

ФЛОРИДСКИЙ МУЗЕЙ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ
УНИВЕРСИТЕТ ФЛОРИДЫ

**МЕТОДЫ АНАЛИТИЧЕСКОЙ ФЛОРИСТИКИ И ПРОБЛЕМЫ
ФЛОРОГЕНЕЗА**

Материалы I Международной научно-практической конференции
(Астрахань, 7–10 августа 2011 г.)

Издательский дом «Астраханский университет»
2012

ASTRAKHAN STATE UNIVERSITY
FLORIDA MUSEUM OF NATURAL HISTORY
UNIVERSITY OF FLORIDA

**ANALYTICAL APPROACHES IN FLORISTIC STUDIES
AND METHODS OF BIOGEOGRAPHY**

Proceedings of the First International Conference:
"Analytical Approaches in Floristic Studies and Methods of Biogeography:
Simple Examples and Frameworks for the Future"
(Russia, Astrakhan, Astrakhan State University, August 2011)

Publishing House "Astrakhan University"
2012

УДК 0.91.58
ББК 28.58
М41

Рекомендовано к печати редакционно-издательским советом
Астраханского государственного университета

Редакционная коллегия:
Сытин А.К., Пилипенко В.Н., Лактионов А.П.,
Афанасьев В.Е., Мавродиев Е.В.

Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза : материалы I Международной научно-практической конференции (Астрахань, 7–10 августа 2011 г.) / сост. А. П. Лактионов ; ред. кол. А. К. Сытин, В. Н. Пилипенко, А. П. Лактионов, В. Е. Афанасьев, Е. В. Мавродиев. – Астрахань : Астраханский государственный университет, Издательский дом «Астраханский университет», 2012. – 188 с.

Analytical Approaches in Floristic Studies and Methods of Biogeography : Proceedings of the First International Conference: "Analytical Approaches in Floristic Studies and Methods of Biogeography: Simple Examples and Frameworks for the Future" (Russia, Astrakhan, Astrakhan State University, August 2011) / comp. A. P. Laktionov ; ed.: A. K. Sytin, V. N. Pilipenko, A. P. Laktionov, V. E. Afanasiev, and E. V. Mavrodiev ; reviewers: A. K. Sytin (The Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia), and E. V. Mavrodiev (University of Florida, FLMNH, FL, USA). – Astrakhan : Astrakhan State University, Publishing House "Astrakhan university", 2012. – 188 p.

В сборнике опубликован ряд материалов, представленных на I-ой Международной научно-практической конференции «Методы аналитической флористики и проблемы флорогенеза». Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям высших учебных заведений, аспирантам, студентам и магистрантам.

ISBN 978-5-9926-0581-5

© Астраханский государственный университет,
Издательский дом «Астраханский университет», 2012
© А. П. Лактионов, составление, 2012
© Е. Е. и М. Е. Мавродиевы, дизайн обложки, 2012

ПРЕДИСЛОВИЕ

В августе 2011 года в городе Астрахани состоялась конференция, посвященная проблемам флорогенеза. Присутствовавшие ботаники обсуждали методы изучения структуры и возраста флоры в самых разных аспектах. Место проведения конференции фокусировало интерес на генезисе флоры Нижней Волги – одной из своеобразнейших территорий Земли, где растения туранских пустынь соседствуют с зарослями лотоса, что и наблюдали воочию участники экскурсии в знаменитый Астраханский заповедник. Прикаспийская низменность и дельта Волги – пространство, изучаемое с начала XVIII в., – часто ставит перед исследователями загадки. Так, например, первый действительный член Петербургской академии наук по ботанике Иоганн Христиан Буксбаум нашел "*ad ripas Wolgae non longo ab Astracano*" (на берегах Волги недалеко от Астрахани) некий невзрачный мох, который назвал в честь своего отца *Vuxbaumia* (1728). Этот вид оказался морфологически настолько своеобразен, что был выделен в особое семейство *Vuxbaumiaceae*. Но загадочность находки заключается и в том, что *Vuxbaumia* – характерный лесной вид, обитающий, как правило, в сосняках, которых вблизи Астрахани сейчас нет. Может ли растительный покров меняться столь радикально за сравнительно недолгий срок? Участники академических экспедиций последней трети XVIII в., С.Г. Гмелин (младший) отметил признаки некогда существовавшего морского бассейна, а П.С. Паллас создал гипотезу о «древних берегах Каспийского моря» и показал их положение на карте. Контуры приблизительно совпадают с размерами хвалынской трансгрессии Каспия, одной из последних трансгрессий позднего плейстоцена. Таким образом, преемственность наблюдений натуралистов подтверждает возможность и последствия быстрых смен природной среды. В XIX в. гениальный географ Карл Бэр, столь же разносторонний естествоиспытатель, как и Паллас, истолковал некоторые явления, на которые обращали внимание его предшественники, в частности, высказал предположение о природе бэровских бугров – характерном элементе рельефа Прикаспийской низменности, им же объяснена и другая закономерность ландшафта: С.Г. Гмелин заметил, что «правый берег Волги, так же как у всех российско-азитских в сих странах рек, у Дона, Воронежа, Хопра, Медведицы и прочих – высок и горист, а левый низок <...> высокая сторона нагорною, а низкая луговою называются. Стремление Волги и всех здесь вышеупомянутых рек бывает, наипаче на правый берег, отчего оному превеликий вред делается, и для того я упоминал о Черном Яре, что может быть по прошествии тридцати лет не будет более сей крепости». Это явление, возникающее за счет действия сил Кориолиса, лишь в 1857 г. объяснил К.М. Бэр (Закон Бэра). Таким образом, Прикаспийская низменность является достаточно динамичным ландшафтом, где наземная растительность полностью уничтожалась неоднократно и заселялась растения-

ми-мигрантами, большая часть которых отличалась весьма специфическими требованиями к условиям субстрата. Условия долин крупных рек благоприятны для микроэволюционных процессов, способствующих возникновению локального эндемизма. Таких взглядов придерживался саратовский ботаник Александр Дмитриевич Фурсаев (Фурсаев, 1940), и эти его идеи воплощаются в поисках его последователей и коллег, представленных в этом сборнике.

В позднем плейстоцене молодая поверхность суши в бассейне Нижней Волги формировалась в условиях резко континентального холодного климата, на вечной мерзлоте развивались криогенные почвы, господствовали перигляциальные степи. В раннем голоцене на юго-востоке Русской равнины формировались биоценозы злаково-полынных и полынно-маревых степей. Такой характер изменения ландшафтов представляется вероятным на основе интерпретации данных спорово-пыльцевых спектров и ископаемых останков палеофауны (2008).

Е.В. Мавродиев и А.П. Лактионов, основные инициаторы конференции, попытались восстановить историю флоры, предложив более объективный метод, основанный на углубленном и формализованном анализе самой флоры. Этому этапу работы предшествовало детальное флористическое изучение Астраханской области, предпринятое А.П. Лактионовым, выявившим немало новых видов, а также ряд таксономических исследований Е.В. Мавродиева, существенно поколебавших традиционные представления об объеме и степени изменчивости видов. Благодаря его весьма тонким наблюдениям, пересмотрено таксономическое значение многих морфологических признаков, что позволило различать в природе множество дискретных единиц, вполне заслуживающих, по мнению Мавродиева, таксономического статуса вида. Научное знание развивается спиралеобразно, и мы, возможно, находимся на витке, который соответствует, если обратиться в прошлое, тому энтузиазму, с которым ботаники приветствовали подход немецких ботаников П.Ф. Ашерсона и К.О. Гребнера, радикально пересмотревших объем видов Средней Европы. Большинство названий этих мельчайших морфологических форм ныне стали синонимами. Однако в XXI в. систематики вооружены методами молекулярного анализа, иногда весьма убедительно подтверждающими филогенетические схемы, выстроенные с помощью классических методов систематики, а иногда решительно их опровергающие. Абсолютизация того или иного метода ведет в область сухого доктринерства и бесплодного теоретизирования. Признание честной правоты взглядов оппонента и собственных, смиренное сознание того, что и собственное мнение, и точка зрения оппонента, возможно, и не являясь истиной в последней инстанции, всегда имеет право на существование. Аргументы, высказываемые в диалектической полемике, обнажают суть проблемы, намечают новые подходы к разрешению противоречий. Вставить знак или слово всегда плодотворнее хотя бы тем,

что будоражит мысль и заставляет прозревать умопостигаемые пути эволюционных процессов, позволяют, все более приближаясь к природе, искать синтез органического мира и косной материи.

В настоящем сборнике отражены проблемы динамики растительного покрова, главным образом на уровне исследования природы и распределения видов в пространстве. Таким образом, он сопрячен к тому исключительно сложному для изучения, но и необыкновенно плодотворному направлению отечественной ботаники, которое основано на представлении о флоре как о природной системе Б.А. Юрцева (1982), а также на идее флористического подхода к растительному покрову (Юрцев, 1988). Явления гибридогенеза и его значение для видообразования, миграционные процессы и автохтонные явления в происхождении флоры – вот круг проблем, которым посвящены многие статьи этого сборника.

*А.К. Сытин, д.б.н.,
ведущий научный сотрудник
Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН*

ПРОСТЕЙШИЕ МЕТОДИКИ БИОГЕОГРАФИИ И ИХ ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИМПЛИКАЦИИ

*Раздел посвящен светлой памяти
выдающихся советских флористов
М.Г. Попова и Б.А. Юрцева*

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ДОЛИНЫ НИЖНЕЙ ВОЛГИ МЕТОДОМ PAE/CADE: ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ПРИМЕР СИНТЕЗА РЕГИОНАЛЬНОЙ ФЛОРИСТИКИ И ИСТОРИЧЕСКОЙ БИОГЕОГРАФИИ

Мавродиев Е.В., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е.

CLADISTIC ANALYSIS OF THE LOW VOLGA VALLEY'S FLORA: AN ELEMENTARY EXAMPLE OF SYNTHESIS OF LOCAL FLORISTIC STUDIES WITH HISTORICAL BIOGEOGRAPHY

Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Alexeev Yu.E.

Using parsimony analysis of endemism (PAE, CADE) we generate a testable hypothesis of the relationships for 11 local floras of the lower Volga valley. We obtained a single Maximum Parsimony tree where the relationships of most floras investigated are resolved. There is a substantial amount of historical signal in recent species distributions, when large numbers of taxa are considered and all putative alien species were excluded. Based on the optimisation option "all most parsimonious state options on each node", we can reconstruct the putative composition of ancestral floras of the lower Volga valley. We concluded that even if the 11 local floras have different ages, the age of the present day native flora of the valley is young and the genesis of this flora generally started after the last transgression of the Caspian Sea.

Локальные флоры (ЛФ) Астраханской области (Лактионов, 2003, 2007) распадаются на две группы: 1) ЛФ Богдинского и Баскунчакского районов (всего 2) (Пилипенко и др., 1998; Попов, 2004); 2) ЛФ долины Нижней Волги (ДНВ) (Голуб и др., 2002; Лактионов, 2003, 2007; Лосев и др., 2008; Фурсаев, 1940; Golub, Mirkin, 1986) (всего 11).

Предметом нашего сообщения станет реконструкция флорогенеза 11 ЛФ ДНВ, для которой указывалось 953 вида споровых и цветковых растений (Лосев и др., 2008), сейчас мы принимаем, что только число аборигенных видов сосудистых растений ДНВ соответствует 1018. Предположительно адвентивные виды исключены нами из анализа.

Со времен работ М.Г. Попова (1940, 1963) исследование флоры – это в конечном счете описание ее генезиса. Однако во флористике аналитическая составляющая, по сути, – рациональная основа реконструкции флорогенеза, порой ограничивается вычислениями коэффициентов сходства флор по Жаккару (Jaccard, 1912 по: Warrens, 2009) либо близкими по духу методиками (Малышев, 1987; Шмидт, 1984). Иными словами, аналитиче-

ские методы флористики все еще лежат в плоскости фенетики. При фенетических подходах основой анализа служат те или иные коэффициенты сходства флор, вычисленные на основании их таксономического состава, при этом предполагается, что сходство флор будет мерой родства последних. Результатом фенетического анализа оказывается фенограмма (дендрограмма) – граф сходства исследуемых флор. Последний может стать основой косвенных предположений о характере флорогенеза.

На наш взгляд, при реконструкции истории флор нужно пользоваться не только фенетическими, но и кладистическими методами. Важнейшее отличие кладизма от фенетики состоит в том, что он имеет дело со свойствами изучаемых предметов (например, индивидуумов, таксонов или флор) либо непосредственно с гипотезами об их родстве, но не с мерами сходства изучаемых объектов. Кладизм допускает различные толкования (Brower, 2000; Williams, Ebach, 2008). В рамках концепции экономного кладизма (Farris, 1983), аналитический аппарат которого используется нами ниже, идея трансформации, или преобразования признака от плезиоморфного состояния к состоянию апоморфному, инкорпорирована в самый *modus operandi* метода (Farris, 1983; Maddison, Maddison, 2005; Swofford, 2002). Текущее научное согласие состоит в толковании графа – кладограммы – итога кладистического анализа, как древа родства, кладограмма понимается как наглядная реализация принципа "descent with modification", который, в свою очередь, служит казуальным объяснением кладограммы (Kluge, 2001).

Сутью кладистического подхода оказывается поиск групп, включающих в себя всех потомков одного предка («клад», или «монофилетических групп»). Согласно принципу синапоморфии, монофилия группы определяется только посредством синапоморфий. Дополнительно в кладизме вводятся понятия об аутапоморфных признаках и о гомоплазиях. Первые – это свойства, характеризующие терминальные ветви кладограммы, а вторые – это признаки, возникающие параллельно. Синапоморфия данной кледы, равно как и аутапоморфия ветви, может быть или не быть гомоплазией в контексте кладограммы в целом.

В рамках кладистического экономного анализа эндемизма (англ. PAE, аббр. от *Parsimony Analysis of Endemicity*) (Legendre, 1986; Rosen, 1988, 1992) объектом изучения оказывается территория (биота), а ее признаками – связанные с ней таксоны. В рамках PAE можно говорить об установлении отношений родства как между анализируемыми территориями (областями), так и между биотами или их составляющими.

Мы далее, где возможно, следуем той модификации PAE, в рамках которой исследуемые территории, или «области эндемизма», постулируются до начала анализа (ниже – CADE, от англ. *Cladistic Analysis of Distributions and Endemism*) (Cracraft, 1991; Porzeczanski, Cracraft, 2005).

Основой последнего оказывается простейшая матрица, в которой горизонтальные строки соответствуют локальным флорам, вертикальные

столбцы – общему списку видов (один столбец – один вид), символ «1» кодирует присутствие вида, символ «0» – его отсутствие, знак вопроса означает неопределенный статус вида. Построенная матрица анализируется любым подходящим программным обеспечением, в нашем случае – программой PAUP* (Swofford, 2002). Стандартные параметры анализа даны в многочисленных публикациях по теме (обзор см.: Porzeczanski, Cracraft, 2005; Morrone, 2009). Для укоренения итоговой топологии в качестве «внешней группы» обычно используется ряд нулей (e.g., Cracraft, 1991; Rosen, 1988, 1992) либо наиболее плезиоморфная из флор, т.е. флора, содержащая наименьшее число таксонов.

CADE ставит целью показать родство территорий / биот (Porzeczanski, Cracraft, 2005) и, в отличие от PAE, понимается его автором как строго исторический подход (Cracraft, 1991; Porzeczanski, Cracraft, 2005). Речь идет, иными словами, об установлении гомологий между территориями или «областями эндемизма» (Cracraft, 1991; Morrone, 2009; Porzeczanski, Cracraft, 2005), принципиально соответствующими «локальным флорам». Таким образом, ниже мы реконструируем флорогенез 11 ЛФ ДНВ в соответствии с логикой PAE/CADE, согласно которой ЛФ аналогична таксону, а составляющие ее виды – свойствам этого таксона.

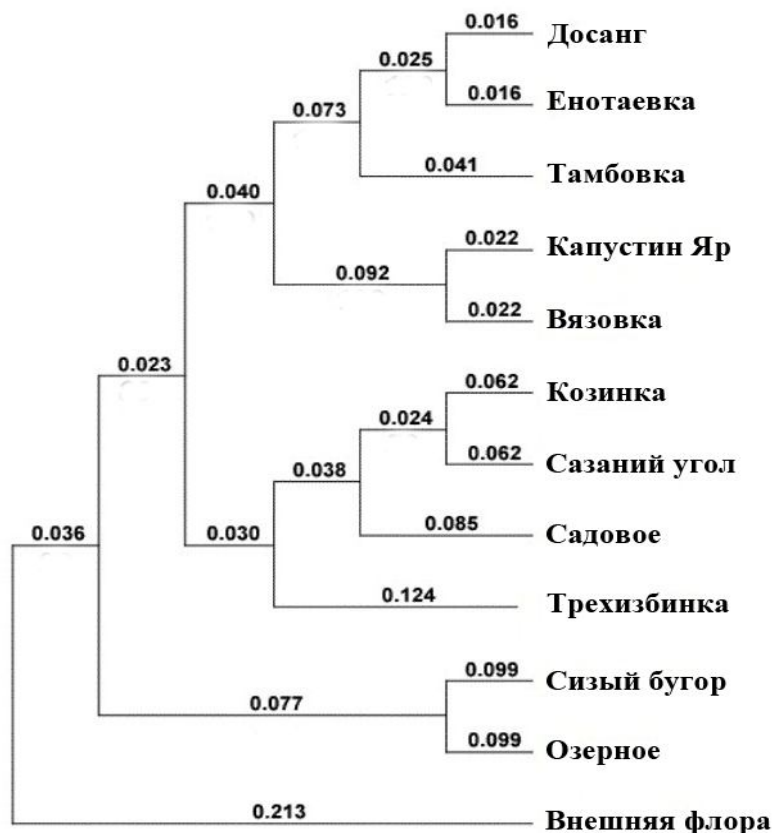


Рис. 1. UPGMA-фенограмма, полученная в результате анализа 11 ЛФ ДНВ

Обоснование флористической имплементации PAE/CADE видится нам в представлении о флоре как о природной системе (Юрцев, 1982), а также

в идее флористического подхода к растительному покрову (Юрцев, 1988). Логика PAE/CADE полностью соответствует важнейшей идейной установке флорогенетических построений М.Г. Попова (Попов, 1940, 1963), согласно которой текущее распространение видов несет в себе огромный объем исторической информации, извлекаемый в рамках PAE/CADE, в том числе посредством экспликации апоморфий кладограммы. Поскольку каждое из ребер кладограммы в экономном кладизме указывает направление перехода между признаками, отношения которых принципиально интерпретируется как «исходное» – «производное» (Farris, 1983), тезис о генетической обусловленности ЛФ (Толмачев, 1986) получает в PAE/CADE совершенно определенное инструментальное содержание.

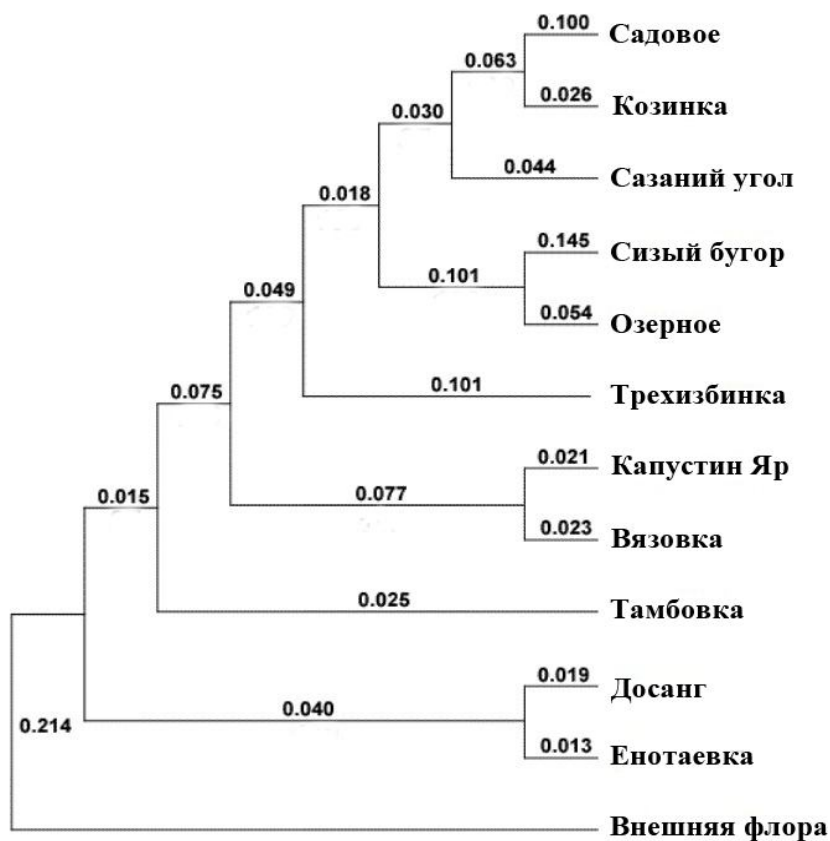


Рис. 2. NJ-фенограмма, полученная в результате анализа 11 ЛФ ДНВ (Minimum evolution score = 1.25)

В рамках PAE/CADE гомоплазиями, син- и аутапоморфиями оказываются конкретные виды растений, а ЛФ группируются в клады – родственные группы флор. Синапоморфия толкуется как следствие «разделения» исходно широкого первичного ареала таксона (vicariance event), гомоплазия, или параллелизм, – как следствие распространения таксона в пределах территории ЛФ (dispersal event), а специфический вид гомоплазий, реверсии, – как результат исчезновения (extinction) таксона (Morrone, 2009). Это толкование кажется нам релевантным в случае анализа аборигенной фракции ЛФ ДНВ, но оно не единственное – в частности, синапоморфии в

CADE принципиально могут формироваться за счет дисперсий, хотя подразумеваемый CADE викариантный подход к анализу флорогенеза предполагает известное ограничение роли новых дисперсий в процессе становления ЛФ. Иными словами, нами принимается, что при вторичном распространении диаспор вида в регионе последние проще выживают именно в тех районах и местообитаниях, где названный вид уже имеется. Впрочем, адвентивные виды составляют очевидное исключение. Связанная с самой природой явления известная неопределенность понятия «адвентивный вид», безусловно, оставляет простор для оценок и реконструкций, влияние которого на окончательный результат, впрочем, не стоит переоценивать.

Онтологизация трансформационных серий признаков – основа анцестральных реконструкций в экономном кладизме, не бесспорна (Williams, Ebach, 2008) и представляет собой, скорее, путь формулировки тестируемых гипотез для будущих исследований. Тем не менее эвристичность и, в особенности, описательную ценность данного подхода не отрицали и его критики. PAE и его производные – это всего лишь одна из многих методик исторической биогеографии, синтез которых с флористикой и фаунистикой видится нам важной задачей.

На возможность экологической интерпретации PAE указывал еще автор метода Б. Роузен (Rosen, 1988; Trejo-Torres, Ackerman, 2001). Следует, однако, отметить, что противопоставление «статической» (экологической) и «исторической» трактовок PAE (Rosen, 1988; Trejo-Torres, 2001) порой кажется излишне заостренным, поскольку история флоры, казалось бы, очевидным образом связана с экологическими (в широком смысле) изменениями, происходящими на территории флоры (Rosen, 1988; Trejo-Torres, 2001). Более того, использование PAE/CADE для реконструкции флорогенеза ЛФ, т.е. на относительно коротких временных интервалах, предполагает, что флорогенетические события обусловлены в первую очередь экологическими причинами.

Поскольку локальные флоры в целом моложе слагающих их видов, использование производных PAE при описании генезиса локальных флор не требует с необходимостью обращения к филогениям отдельных таксонов.

Дополнительно к кладистическому анализу аборигенных фракций 11 ЛФ ДНВ нами предпринят их фенетический анализ в двух вариантах: (1) Neighbor-joining (NJ) (Saitou, 1987) и (2) Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean (UPGMA) (Sokal, Michener, 1958), аналогичный построению графа сходства флор на основании коэффициента Жаккара.

Вообще фенограмма может быть либо не быть конгруэнтной кладограмме. Это мы и наблюдаем ниже. Топология UPGMA-фенограммы (рис. 1) неконгруэнтна топологиям NJ-фенограммы (рис. 2) и кладограммы (рис. 3).

Таким образом, формальное сходство ЛФ еще не дает основания для заключения об их генезисе ($RI = 0.70$; см. рис. 3). С другой стороны, топология фенограммы NJ идентична топологии кладограммы, исключение составляет лишь положение ветви с локальной флорой Сазаний угол (рис. 2,

3). Неконгруэнтность фенограмм UPGMA и NJ указывает на то, что накопление видов в различных ЛФ происходит с различной скоростью.

В отличие от фенограмм UPGMA и NJ (рис. 1, 2), которые лишь могут быть использованы для реконструкции флорогенеза, кладограмма (рис. 3) имплицитно уже содержит в себе реконструкции историй каждого из 1018 аборигенных видов 11 ЛФ ДНВ.

В качестве примера остановимся на двух легендарных видах Астраханской области – водяном орехе и лотосе.

Лотос, по-видимому, не входил в состав анцестральных флор ДНВ: вид оказывается гомоплазией ветви Трехизбинка, для которой он – аутапоморфия, и клады Сизый бугор + Озерное, для которой он – синапоморфия, т.е. *Nelumbo nucifera*, судя по всему, независимо появляется во флорах Трехизбинка и Сазаний бугор + Озерное либо заносится из ЛФ Трехизбинка в ЛФ Сазаний бугор + Озерное (рис. 4). Это согласуется с предположением о древней антропогенной интродукции вида на изученную территорию (Лактионов, 2009). Альтернативное толкование реконструкции состоит в том, что лотос – это анцестральный вид волжской поймы, текущее распространение которого связано с его вымиранием в более северных районах.

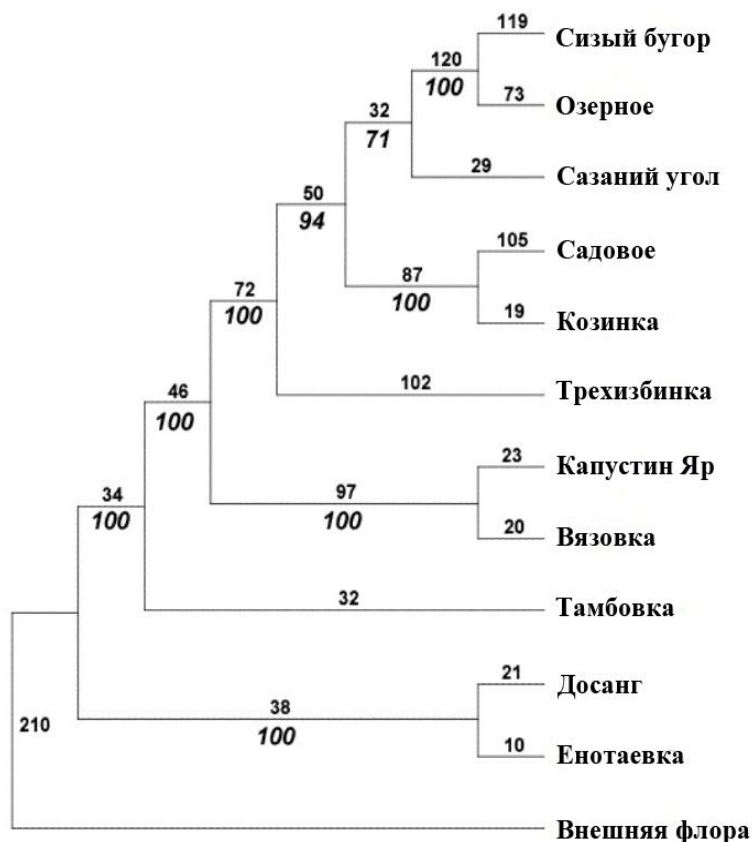


Рис. 3. Единственное кратчайшее дерево (кладограмма), полученное в результате PAE/CADE-анализа 11 ЛФ НД (Fitch Parsimony, критерий: Maximum Parsimony, длина дерева = 1339; CI = 0.67; RI = 0.70; оптимизация: DELTRAN. Jackknife-индексы достоверности клад показаны снизу от ветвей)

Тот же анализ показывает, что *Trapa astrachanica* – вид, характерный для анцестральной флоры Приморско-дельтового (Лактионов, 2003) и пойменных районов (рис. 5) – он оказывается истинной синапоморфией клады (Сизый бугор + Озерное) + Сазаний угол + (Садовое + Козинка) + Трехизбинка. Наша реконструкция хорошо согласуется с представлением о таксономической самостоятельности астраханского водяного ореха.

Пустынные и степные флоры Досанг + Енотаевка, Тамбовка и Капустин Яр + Вязовка не образуют клады, иными словами, они не едины в генетическом отношении (рис. 3), что указывает на необходимость нового флористического районирования ДНВ и Астраханской области в целом (рис. 6).

При обсуждении возможных причин флорогенеза Северного Прикаспия традиционно обращают внимание на большую роль трансгрессий и регрессий Каспийского моря (Бакташева, 2001; Сагалаев, 2001). При этом сами геологи далеко не всегда едины в оценках масштабов и самого катастрофизма каспийских трансгрессий (Свиточ, 2007; Svitoch, 2008, 2009). Результаты флористических реконструкций должны быть согласованы с имеющимися геологическими интерпретациями, но не должны исходить из последних ввиду их гипотетичности.

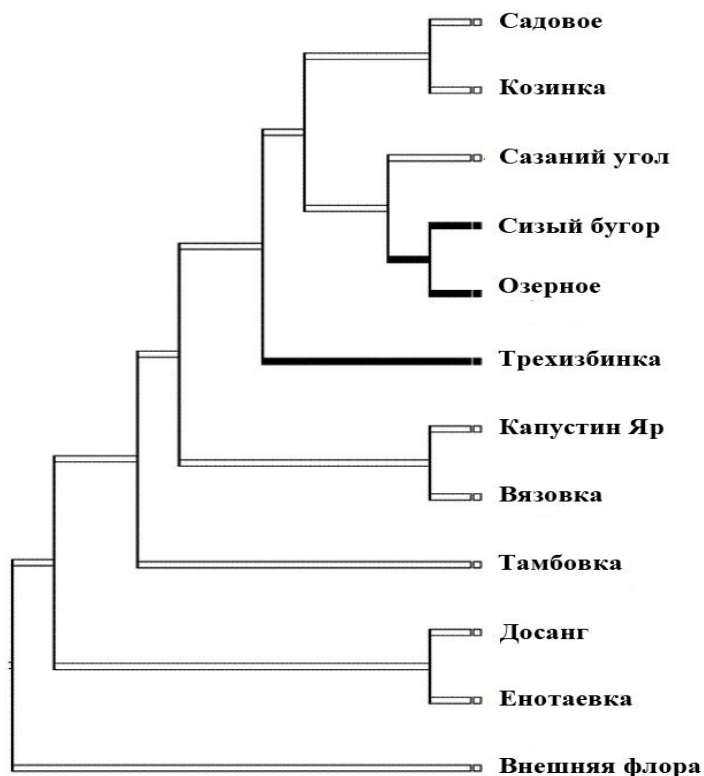


Рис. 4. Экспликация истории *Nelumbo nucifera* Gaertn. в пределах НД (кладограмма оптимизирована посредством опции “all post parsimonious state options on each node” (Maddison, Maddison, 2005))

Как следует из изложенного, древнейшим флористическим районом ДНВ является Пустынный район (ЛФ Досанг + Енотаевка) (рис. 3). При

этом, однако, его оригинальная флора не анцестральная для долины. Если следовать текущим представлениям о характере трансгрессионных влияний на территорию Северного Прикаспия (Свиточ, 2006), то нужно признать, что пространства Пустынного района, образованные песками и опесчаненными субстратами, в основном сформировались в результате отступления Хвалынского моря, т.е. Пустынный район не является самым старым геологическим районом ДНВ.

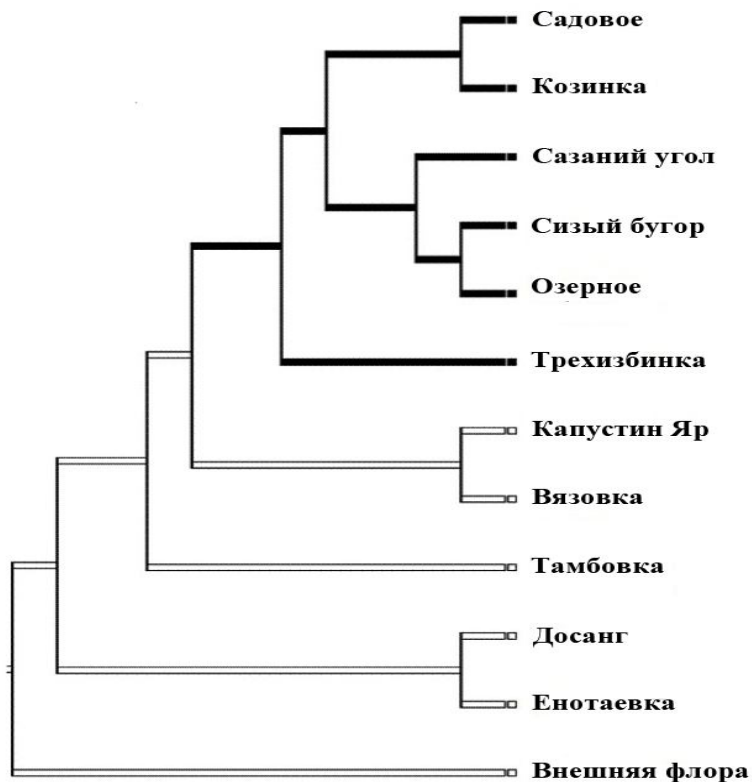


Рис. 5. Экспликация истории *Trapa astrachanica* (Flerow) Winter в пределах НД (кладограмма оптимизирована посредством опции "all post parsimonious state options on each node" (Maddison, Maddison, 2005))

От вод Каспия раньше всего освободилась территория Степного района (ЛФ Капустин Яр + Вязовка), самого молодого из всех «непойменных» флористических районов ДНВ.

У этого результата может быть несколько объяснений. Первое состоит в том, что предпринятый нами анализ неверен, и что предложенная нами реконструкция флорогенеза ДНВ не согласуется с имеющимися геологическими данными. Можно также счесть, что неверны последние. Наконец, третье объяснение, которое нами и принимается, сводится к тому, что флорогенез ДНВ «стартовал» уже после того, как ее ландшафт, за вычетом современного волжского русла, был в основном образован последней из каспийских трансгрессий. Иными словами, современное состояние аборигенной флоры ДНВ естественно связать с посттрансгрессионным временем, флора ДНВ является молодым образованием, напрямую не связанным с теми действительными и предполагаемыми катастрофами, которые несли с собой трансгрессии Кас-

пия. Современные флоры ДНВ формировались не по мере отступления вод Каспийского моря, но в пределах территории, полностью освободившейся от вод последней каспийской трансгрессии.

Наши выводы принципиально совпадают с выводами А.Д. Фурсаева (Фурсаев, 1940), согласно которому долина Волги окончательно оформилась лишь в конце Хвалынского времени. Фурсаев отмечает, что периоды более ранние представляют меньший интерес для понимания генезиса долины Волги из-за того, что существовавший растительный покров палео-Волги наступившими морями совершенно уничтожился, и в дальнейшем заселение территории ДНВ новыми видами происходило вновь (Фурсаев, 1940).

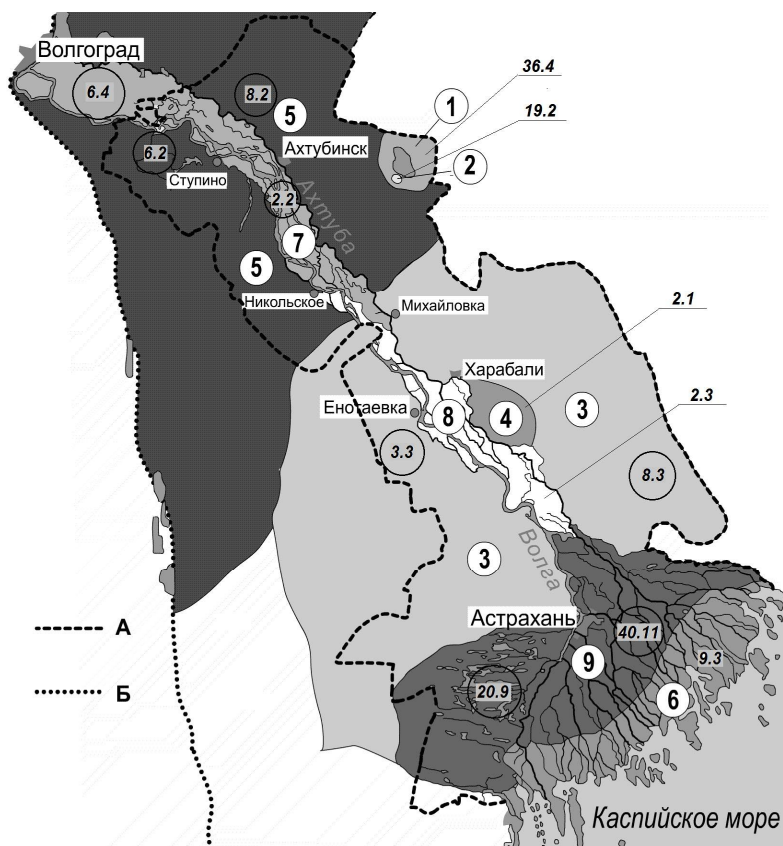


Рис. 6. Флористическое районирование Астраханской области, детализированное по итогам РАЕ/CADE-анализа 11 ЛФ НД: 1 – Баскунчакский район (ЛФ Нижний Баскунчак); 2 – Богдинский р-н (ЛФ Б. Богдо); 3 – Пустынный р-н (ЛФ Досанг + Енотаевка); 4 – Харабалинский р-н (ЛФ Тамбовка); 5 – Степной р-н (ЛФ Капустин Яр + Вязовка); 6 – Приморский р-н (ЛФ Трехизбинка); 7 – Северный пойменный р-н (ЛФ Садовое + Козинка); 8 – Южный пойменный р-н (ЛФ Сазаний угол); 9 – Бахтемиро-Кигачский р-н (ЛФ Сизый бугор + Озерное). На рисунке обозначены числа редких эндемичных видов в ЛФ; А – административная граница Астраханской области; Б – граница Прикаспийского округа

Если наш анализ неверен, непонятно, почему – на основании чисто флористического подхода мы можем показать отсутствие в пределах Северного Прикаспия современного волжского русла, доказываемое объединением в кладу ЛФ Досанг и Енотаевка и Капустин Яр и Вязовка, располагающихся

соответственно на левом и правом берегах современной Волги. Наш чисто флористический анализ показывает и то, что Приморский район не только самостоятелен по отношению к пойменным районам ДНВ, но и формируется одновременно с рядом последних. И это очевидно так, поскольку образование района связано именно с появлением разветвленной волжской дельты. Большое число семейств, представленных во флоре ДНВ малым числом видов (Лактионов, 2009), также указывает на флористическую молодость НД, независимо следующую из сравнения результатов анализа 11 ЛФ ДНВ методом CADE с текущими геологическими сведениями о характере трансгрессий Каспийского моря.

Если предпринимаемый нами флорогенетический анализ неверен, непонятно, почему он подтверждает принципиальную правильность флористического районирования ДНВ, предложенного ранее на основе чисто хорологических критериев (Лактионов, 2007).

**О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ОБЛАСТЯХ И ЦАРСТВАХ ЗЕМЛИ
А.Л. ТАХТАДЖЯНА ПО ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫМ РЕЗУЛЬТАТАМ
CADE-АНАЛИЗА АРЕАЛОВ 700 ТАКСОНОВ ЕГО СИСТЕМЫ
Афанасьев В.Е., Лактионов А.П., Мавродиев Е.В.**

**A PRELIMINARY CADE-ANALYSIS OF RAW DISTRIBUTIONS OF
700 TAXA OF TAKHTAJAN'S SYSTEM OF FLOWERING PLANTS AS
A PUTATIVE FRAMEWORK FOR FUTURE REVISIONS OF THE
EARTH'S FLORISTIC KINGDOMS
Afanasiev V.E., Laktionov A.P., Mavrodiev E.V.**

A preliminary CADE-analysis of raw distributions of 700 taxa of Takhtajan's System of flowering plants (mostly families and orders) is established as a putative framework for future revisions of Earth's Floristic Kingdoms. Both ecological and historical interpretations of the results are briefly discussed and new boundaries for Kingdoms and sub-Kingdoms are proposed. Future work should be aimed at comparing the CADE analysis based on the APG IV system and different phylogeny-based methods of the biogeography.

А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) предложена полная система флористических единиц Земли трех основных уровней: флористическое царство, область, провинция/округ, которая вызывала дискуссию в научной среде (McLaughlin, 1992; Сох, 2001 и др.). Монографии А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) резюмируют значительное число предшествующих исследований предмета. Сведение воедино всех источников, прямо или косвенно касающихся биогеографического районирования Земли, тем более, их краткий обзор, потребовали бы больших печатных объемов, поэтому ниже приведен некоторый минимум источников, который ни в коем случае не является достаточным.

MP

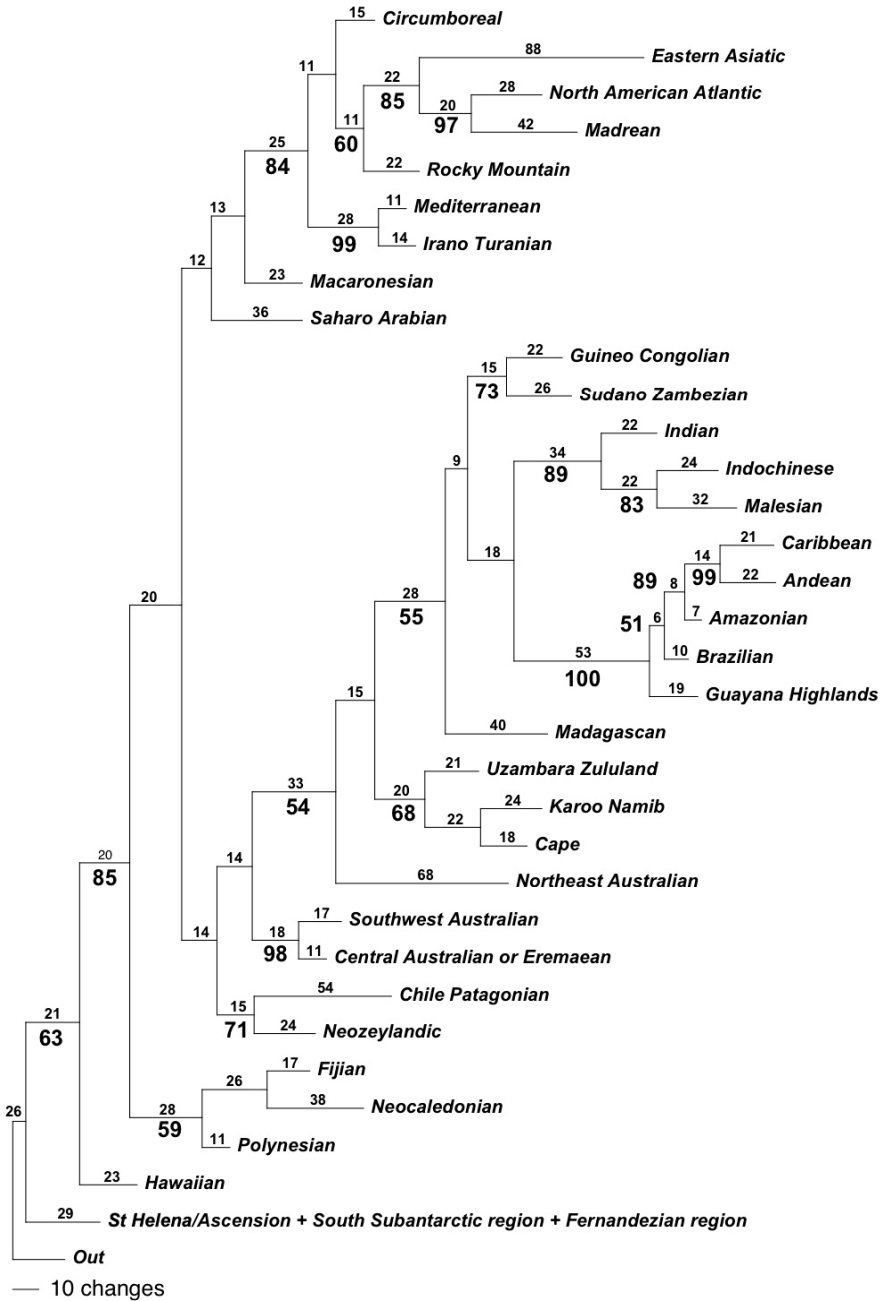


Рис. 1. Единственное кратчайшее древо (кладограмма), полученное в результате CADE-анализа (Porzeczanski, Cracraft, 2005) ареалов 700 таксонов системы А.Л. Тахтаджяна (1987) (Fitch Parsimony, критерий: Maximum Parsimony, длина дерева = 2105; CI = 0,3330; RI = 0,6188; оптимизация: DELTRAN). Jackknife (JK) – индексы достоверности клад показаны снизу от ветвей (2500 псевдорепликаций)

Исходя из предположения о том, что текущее распространение таксонов несет значительный объем скрытой исторической информации (Попов, 1963; Porzeczanski, Cracraft, 2005), мы предпринимаем первую простейшую попытку реконструкции отношений флористических областей А.Л. Тахтаджяна (Тах-

таджян, 1978; Takhtajan, 1986) по данным анализа ареалов 700 таксонов его системы (Тахтаджян, 1987), в основном семейств и порядков. Полученные результаты представляют собой лишь «первое приближение», они, несомненно, будут детализированы либо скорректированы в будущем.

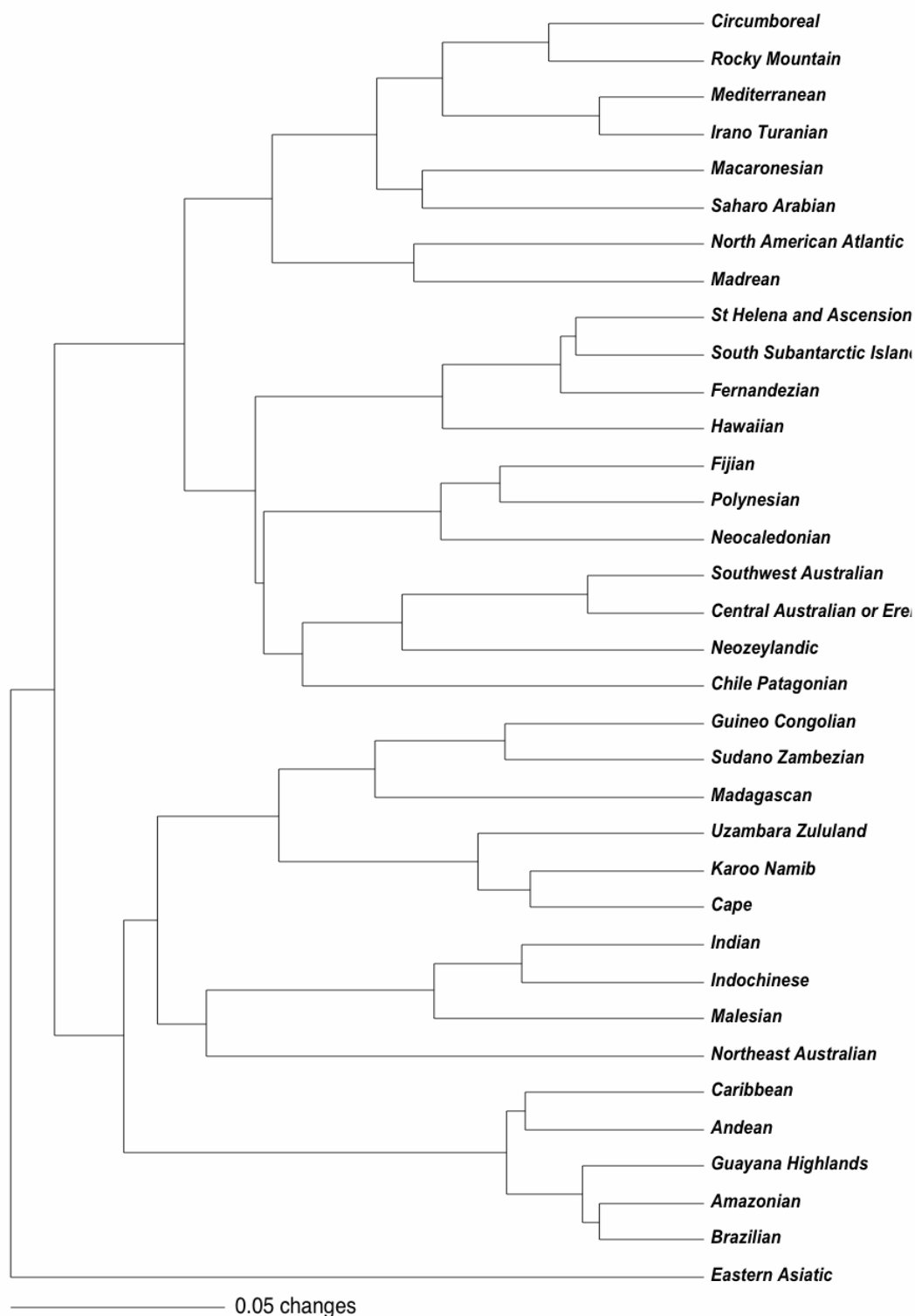


Рис. 2. Древо сходства, построенное по результатам UPGMA-анализа ареалов 700 таксонов системы А.Л. Тахтаджяна (1987)

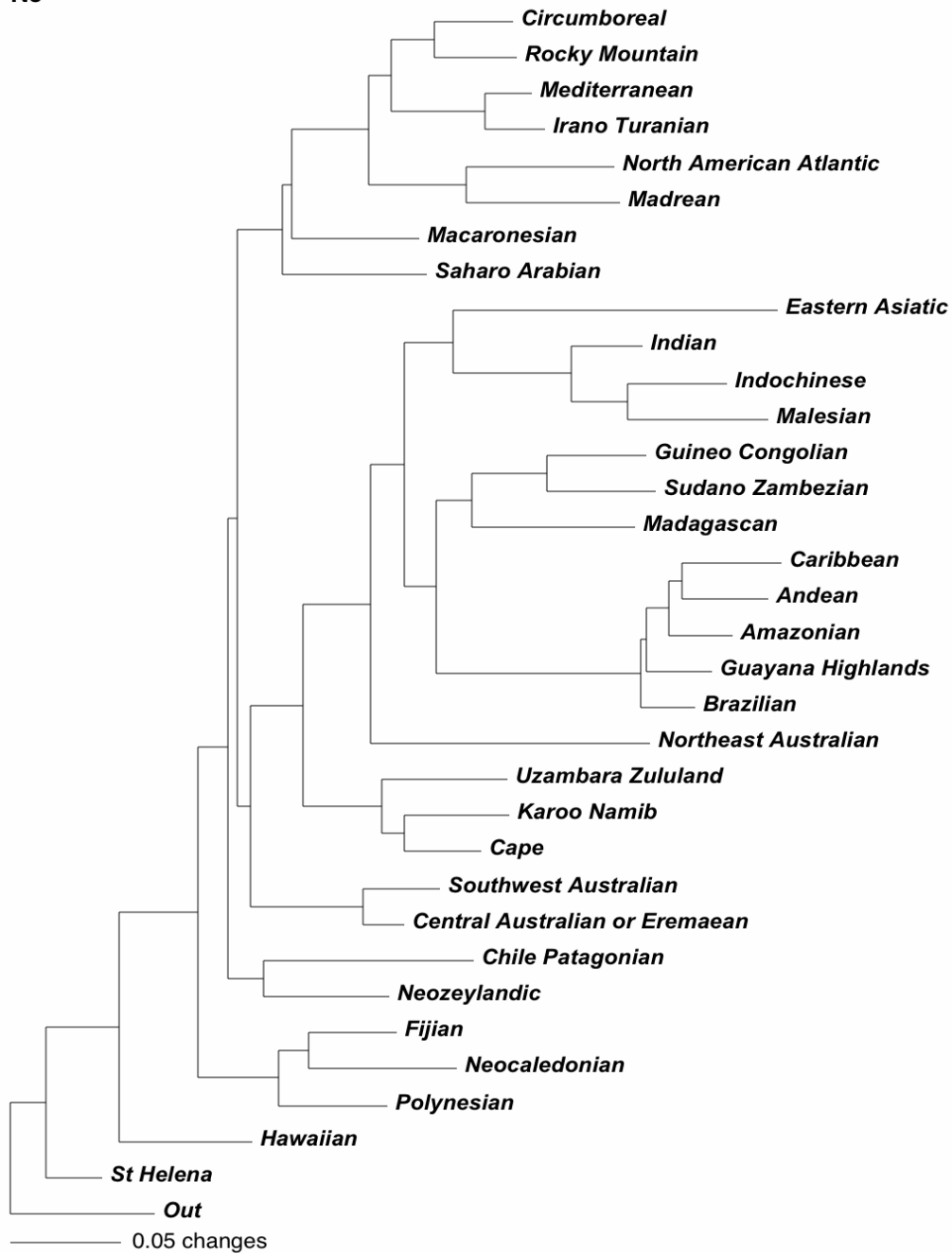


Рис. 3. Древо сходства (NJ), построенное по результатам анализа ареалов 700 таксонов системы А.Л. Тахтаджяна (1987) по методу Neighbor-joining (NJ).
Minimum evolution score = 2.668

Данные о распространении таксонов взяты из работ А.Л. Тахтаджяна и Р. Торна (Тахтаджян, 1978, 1987; Takhtajan, 1986; Thorne, 1992) и в случае ряда критических областей дополнены по результатам анализа серии других исследований (Cronk, 1995; Danton, Perrier, 2006; Greene, Walton, 1975; Frenot et al., 2005; Imada, 2008). Новые дисперсии, где возможно, распознаны и исключены из матрицы. Последняя проанализирована в соответствии с логикой CADE (Porzeczanski, Cracraft, 2005). Кладограмма – результат

анализа, приведена на рисунке 1. Помимо филогенетического (Maximum Parsimony), предприняты фенетические (UPGMA, NJ) анализы матрицы, результаты которых представлены на рисунках 2 и 3.

Наш анализ (рис. 1–3) позволяет в первом приближении пересмотреть систему шести флористических царств А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) и предложить эскиз собственной системы (рис. 1, 4–5).



Armen Takhtajan, Floristic Regions of the World. © 1986 by the Regents of the University of California. Modified by permission of the University of California Press.

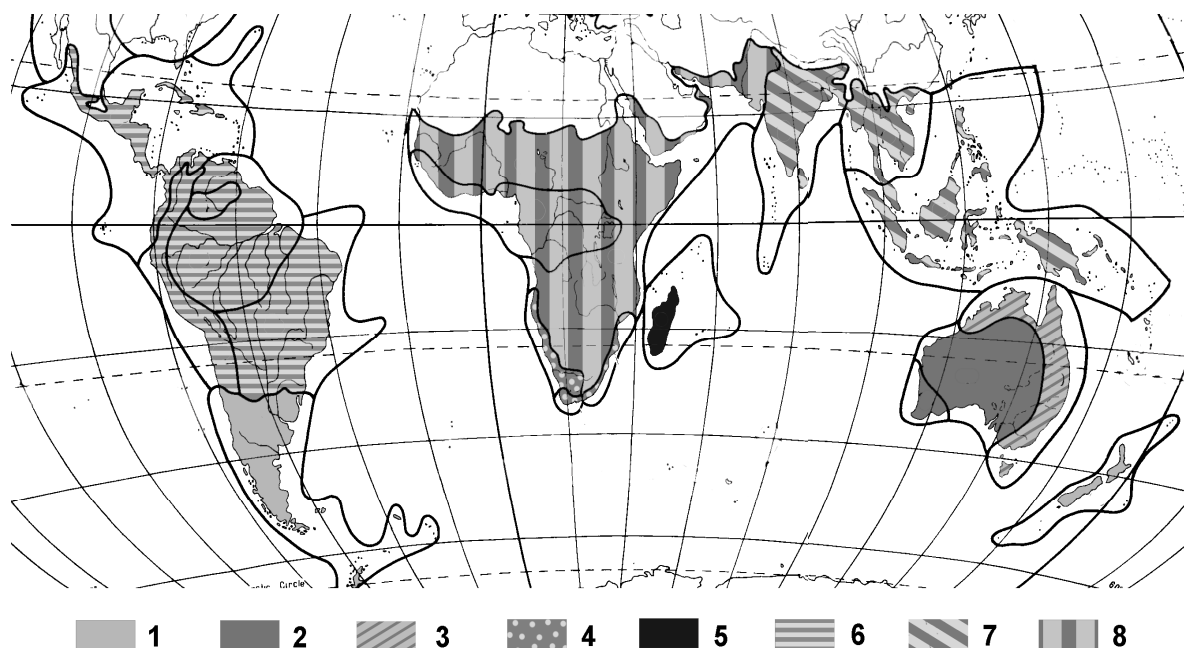
Рис. 4. Флористические царства Земли, выделенные на основании CADE-анализа распространения 700 таксонов системы А.Л. Тахтаджяна (1987) в пределах 35 флористических областей Земли (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986): 1 – Островное; 2 – Гавайское; 3 – Фиджийско-Полинезийское; 4 – Тропическое; 5 – Голарктическое

Царства перечислены в порядке, обусловленном топологией кладограммы (рис. 1), их названия даны с известной степенью условности. Также отметим, что, в силу самой проблемы построения ранговых классификаций в рамках кладизма, в известной степени условным оказывается и ранги выделяемых паттернов родства.

Островное и Гавайское царства. Первое включает три островные флористические области: острова Св. Елены и Вознесения, архипелаг Хуан-Фернандез и область субантарктических островов (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Несмотря на географическую удаленность островных систем, их флора на уровне семейств и таксономических единиц высших рангов обнаруживает значительное сходство (рис. 2). **Гавайское царство** включает в себя единственную флористическую область – Гавайскую (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Флора Гавайских островов при колоссальном уровне видового и родового эндемизма (Тахтаджян, 1978;

Takhtajan, 1986) по составу высших таксономических единиц формально и генетически близка ко флорам Островного царства (рис. 1–3).

Плезиоморфный характер флор обсуждаемых территорий, на первый взгляд, легко объясняется относительно небольшой площадью островов, а также экологическими условиями. Предположение о древнем характере флор, населяющих острова двух царств, казалось бы, находится в противоречии с многочисленными данными о геологическом возрасте островов. Тем не менее наблюдаемая плезиоморфия может иметь и чисто историческое объяснение.



Armen Takhtajan, Floristic Regions of the World. © 1986 by the Regents of the University of California. Modified by permission of the University of California Press.

Рис. 5. Подцарства, выделяемые в пределах Тропического царства (пояснения в тексте)

Базальное положение Островного и Гавайского царств на кладограмме (рис. 1) может свидетельствовать о том, что входящие в них островные системы являются *рефугиумами* фрагментов древних флор (Stuessy et al., 1984). Присутствие старых эндемичных видов и родов на геологически молодых территориях достоверно документировано – классический пример – указание древнего рода *Lactoris* для геологически молодой Хуан-Фернандезской области (Stuessy et al., 1984), *Amborella trichopoda* для флоры Новой Каледонии и т.д. Экологическое толкование флористической примитивности Островного царства никак не объясняет ситуаций вроде обитания, к примеру, на Субантарктических островах и на Хуан-Ферандезе древнейшей *Peperomia berteriana* s. l. (Valdebenito et al., 1990).

Тропическое царство объединяет области, относимые А.Л. Тахтаджяном (1978, 1986) к Неотропическому, Австралийскому и Капскому царствам, а

также ряд областей, принадлежащих к Палеотропическому и Голантарктическому царствам (e.g., Takhtajan, 1986).

Топология кладограммы позволяет в первом приближении разделить Тропическое царство на восемь подцарств (рис. 5).

1. **Чилийско-Новозеландское подцарство** включает две области: Чилийско-Патагонскую и Новозеландскую, которые в системе флористических областей А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) входят в Голантарктическое царство.

2. **Эремийское подцарство** включает Юго-Западноавстралийскую и Центральноавстралийскую (Эремийскую) области, отнесенные А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) к Австралийскому царству.

3. **Австрало-Тасманское подцарство** включает одну область – Северо-Восточноавстралийскую (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Флора данной области на уровне семейств и порядков имеет больше сходства с флорой лежащих севернее азиатских областей, чем с флорой остальной части Австралии, которая более сходна с новозеландской и чилийско-патагонской флорами (рис. 2). Тем не менее генетически позиция Северо-Восточноавстралийской области (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986), несомненно, обособленной от других флористических областей Австралии, остается, скорее, неопределенной (рис. 1, JK = 54 % после областей Эремийского подцарства).

4. **Капское подцарство** включает Капскую, Карро-Намибскую и Узамбаро-Зулулендскую области (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Капская область, выделяемая А.Л. Тахтаджяном в отдельное царство, таким образом, допускает объединение с прилегающими областями (Сох, 2001). Область отличается необычайно высоким уровнем видового эндемизма (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986; Сох, 2001), однако по составу таксонов ранга семейства и выше капская флора весьма сходна с флорами прилегающих областей (рис. 2), с которыми связана генетически (рис. 1).

5. **Мадагаскарское подцарство** включает единственную Мадагаскарскую область, также выделяемую А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) в Мадагаскарское подцарство.

6. **Неотропическое подцарство** включает все области, выделяемые А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) в Неотропическое царство, которое, таким образом, монофилетично. Обособленное положение подцарства как на кладограмме, так и на фенетических деревьях не оставляет сомнений в необходимости его отделения от южной части Южной Америки и противоречит идее выделения единого биогеографического царства в границах материка, выдвигаемой прежде всего на основе зоогеографических данных (Толмачев, 1974; Сох, 2001).

7. **Индо-Малезийское подцарство** включает три из четырех областей (Индийскую, Индокитайскую и Малезийскую), сгруппированные Тахтаджяном в одноименное подцарство.

8. **Африканское подцарство** включает две обширные области на территории Африканского континента – Судано-Замбезийскую и Гвинео-Конголезскую (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Хотя на кладограмме подцарство реконструируется как клада, уровень ее поддержки средний (рис. 1). Мы не исключаем дальнейшего разделения Африканского подцарства на самостоятельные флористические единицы.

Фиджийско-Полинезийское царство включает три области, относимые А.Л. Тахтаджяном к Палеотропическому царству: Фиджийскую, Новокаледонскую и Полинезийскую. Несмотря на то что А.Л. Тахтаджян (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) относит эти области к трем разным подцарствам (Индомалезийскому, Новокаледонскому и Полинезийскому), флоры трех названных областей весьма близки формально и генетически (рис. 1, 2). Однако с учетом низкого уровня поддержки соответствующего фрагмента топологии дерева (рис. 1), ранг и состав Фиджийско-Полинезийского царства могут быть пересмотрены в ходе дальнейших анализов.

Голарктическое царство – это наиболее крупное из всех флористических царств, обособлено в тех границах, которые приняты для него А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986). Между тем, среди биогеографов нет единого мнения относительно последних. Так, А.И. Толмачев (1974) проводил южную границу Голарктики по северному, а не по южному краю североафриканских и аравийских пустынь, включая их, таким образом, в Палеотропическое царство («Сахаро-Синдская область» по А.И. Томачеву (1974) или «Сахаро-Аравийская» по А.Л. Тахтаджяну (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986)). Сходного мнения придерживаются и другие исследователи (e.g., Sanmartín, Ronquist, 2004; Cox, 2001). В частности, Б. Кокс (Cox, 2001) отмечает, что флора Сахары генетически связана со старой флорой Северной Африки, являясь ее обедненной, вследствие изменения климата региона, модификацией. В то же время флора Средиземноморского региона является модификацией старой южно-европейской субтропической флоры (Cox, 2001). Исходя из этого, границу между Голарктическим и Тропическим (Палеотропическим) царствами следует проводить по границе между Средиземноморской и Сахаро-Аравийской областями (Cox, 2001). Наш анализ показывает, что генетически флора Сахаро-Аравийской умеренно тяготеет именно ко флорам Голарктики (рис. 1 (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986)).

Топология голарктической клады (рис. 1), как кажется, самым убедительным образом свидетельствует в пользу правильности идеи Древнего Средиземноморья (см. обзор: Попов, 1963), причем именно в трактовке самого М.Г. Попова (1963).

Помимо Микронезии и Сахаро-Аравийской области, проблематичным элементом Голарктического царства оказывается Восточная Азия. Отнесение Восточной Азии к Голарктике требует дополнительного исследования.

Итак, система флористических царств А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) должна быть пересмотрена. В новую систему целиком переходит Голарктическое царство, а также Неотропическое царство (в ранге подцарства). Впрочем, Тропическое царство (рис. 4–5) можно понять и уже, приняв выделенные А.Л. Тахтаджяном (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) Австралийское и Голантарктическое царства в ином объеме, а именно: первое – в составе Чилийско-Патагонской и Новозеландской флористических областей, второе – в составе Юго-Западноавстралийской и Центральноавстралийской областей. Иными словами, анализ показывает, что Австралийское и Голантарктическое царства А.Л. Тахтаджяна (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986) существенно монофилетичны (рис. 1). С выделением областей Северной Австралии в отдельное царство появляется теоретическая возможность принять и Капскую флористическую область в ранге царства (Тахтаджян, 1978; Takhtajan, 1986), с возможным включением в него соседних областей юга Африки.

Историческое толкование предложенной кладограммы (рис. 1) заставляет связывать появление основных флористических царств с древнейшими викариантными событиями в геологической истории Земли и указывает на принципиальную возможность широчайшей параллельной эволюции в целом ряде филлуумов покрытосеменных. Общая неконгруэнтность кладограммы и древа общего сходства (рис. 1, 2) говорит о том, что допущения в духе идеи "molecular clock", по-видимому, не имеют смысла при описании генезиса флористических областей, исторические времена которых оказываются в известном смысле взаимно несравнимыми.

М.Г. Попов, как, скажем, Леон Круаза или Ларс Брундин, полагал, что исследование пространственных закономерностей распространения таксонов способно дать для понимания истории таксонов и биот значительно больше, чем изучение ископаемых остатков (напр., Williams, Ebach, 2008). В рамках настоящего исследования мы исходили из основной флорогенетической интуиции М.Г. Попова (1963) о принципиальной возможности точной реконструкции флорогенеза строго по данным текущего распространения таксонов, т.е. без прямых отсылок к палеонтологии и даже филогении самих таксонов. По сути, весь блок методик PAE/CADE (обзор см.: Porzeczanski, Cracraft, 2005) можно рассматривать как воплощение именно этой простой интуиции, осуществленное в ином философском и методическом контекстах.

Следующий логический шаг нашего анализа – это замещение причинного объяснения флорогенеза, предполагающего контекстное истолкование экономного кладистического алгоритма в рамках хрестоматийной триады «викариантные события/дисперсии/вымирания», члены которой мыслятся не как чисто описательные термины, толкованием модельным, т.е. анализ матрицы ареалов таксономических единиц системы А.Л. Тахтаджяна (и других систем) методами статистической филогенетики (Mavrodiev et al., in

prep.). Другой возможностью, которую мы также реализуем в дальнейшем (Mavrodiev et al., in prep.), оказывается построение системы флористических царств строго по данным текущей филогении цветковых, шире – семенных растений, т.е. собственно методами кладистической биогеографии, но вовсе необязательно – непременно в рамках традиционной кладистической парадигмы. Сравнение результатов этих двух подходов – это во многом сравнение допущений, почему каждый из подходов принципиально предполагает возможность экспликации найденного в его рамках вне обязательной отсылки к своей альтернативе.

БИОГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ ИНВАЗИЙ: ОБЗОР СУЩЕСТВУЮЩИХ ГИПОТЕЗ

Архипова Е.А., Вострикова Н.О., Лактионов А.П., Мавродиев Е.В.

BIOGEOGRAPHY OF PLANT INVASIONS: A BRIEF REVIEW

Arkhipova E.A., Vostrikova N.O., Laktionov A.P., Mavrodiev E.V.

В новой русской ботанической литературе причинный аспект биогеографии растительных инвазий традиционно не обсуждается. Обзор ряда модельных статей (Fridley et al., 2007, Allen et al., 2008; Hierro et al., 2005; см. также: Морозова, 2003), однако, показывает, что можно выделить не менее семи гипотез, которые объясняют успех/неуспех адвентивных видов в новых сообществах (табл.).

Таблица

Основные гипотезы, объясняющие успех/неуспех адвентивных видов в новых сообществах

Условное название гипотезы	Суть	Источники (по: Fridley et al., 2007)
1. Гипотеза натурализации	В силу общности генеалогии, в естественные сообщества проще внедряются виды, родственные видам, слагающим аборигенные сообщества	Darwin (1859), Williams (1954), Elton (1958)
2. Гипотеза «прогресса инвазивности»	У адвентиков происходят быстрые генетические изменения, способствующие закреплению в новых местообитаниях и/или усиливающие их агрессивность	Blossey & Notzold (1995), Lee (2002), Stockwell et al. (2003)
3. Гипотеза «свободной ниши»	Адвентики используют ресурсы/ниши, которые не используются аборигенными видами	Elton (1958), MacArthur (1970)

4. Гипотеза «нового оружия»	Адвентики открывают новые пути биохимического взаимодействия в сообществах-реципиентах	Callaway & Aschehoug (2000), Bais et al. (2003)
5. Гипотеза «стимула интенсивных изменений»	Адвентики быстрее и лучше аборигенов приспосабливаются к типу и интенсивности изменений среды	Gray (1879), Baker (1974)
6. Гипотеза «сопротивления разнообразия»	В силу исчерпания свободных ниш, богатые видами сообщества являются более стойкими к инвазии, чем бедные видами сообщества	Elton (1958), MacArthur (1970, 1972)
7. Гипотеза «давления диаспор»	Изменения в уровнях инвазии среди сообществ-реципиентов обусловлены именно количеством адвентиков, внедряющихся в сообщество	di Castri (1989), Williamson (1996), Lonsdale (1999)

Ряд гипотез очевидным образом логически взаимосвязаны либо касаются различных аспектов процесса инвазий. Дополнительно отметим, что существуют гипотезы, связывающие успех адвентивных видов с широтой, на которой находится исследуемая территория, с количеством людей, ее посещающих, площадью территории и с другими факторами (e.g., Lonsdale, 1999; Long et al., 2009; Морозова, 2003).

Данные в поддержку каждой из гипотез противоречивы. Остановимся в качестве примера на «гипотезе сопротивления разнообразия» (табл.). Вопреки первичным данным Элтона (Elton, 1958), J. Allen с соавторами (Allen et al., 2008) на примере многочисленных флор американских национальных парков установила положительную корреляцию между разнообразием аборигенов и разнообразием адвентиков. Близкие по смыслу результаты были получены и для 11 локальных флор долины Нижней Волги (рис.). Положительная корреляция между разнообразием аборигенов и адвентиков показана для флор целого ряда штатов США и Мексики (Fridley et al., 2007).

Fridley et al. (2007) дают описание парадоксальной ситуации, которая сложилась в ходе многолетнего тестирования «гипотезы сопротивления разнообразия». Парадокс состоит в том, что гипотеза, по-видимому, неверна для флор «больших» территорий (обычно от 10 км² км и более), но, как правило, справедлива для флор «малых» территорий (от одного км² до нескольких квадратных метров).

Пытаясь понять причины как положительной, так и отрицательной связи между разнообразием адвентивных и аборигенных видов, Fridley et al. (2007) насчитывают и обсуждают не менее восьми различных объяснений, ни одно из которых не оказывается исчерпывающим. Ими также отмечено,

что дополнительно к смысловому конфликту результатов работ, выполненных в различных масштабах, существует известный конфликт между результатами экспериментальных и описательных исследований, но, к сожалению, экспериментальная литература, касающаяся гипотезы сопротивления разнообразия, состоит почти исключительно из исследований «малых» территорий.

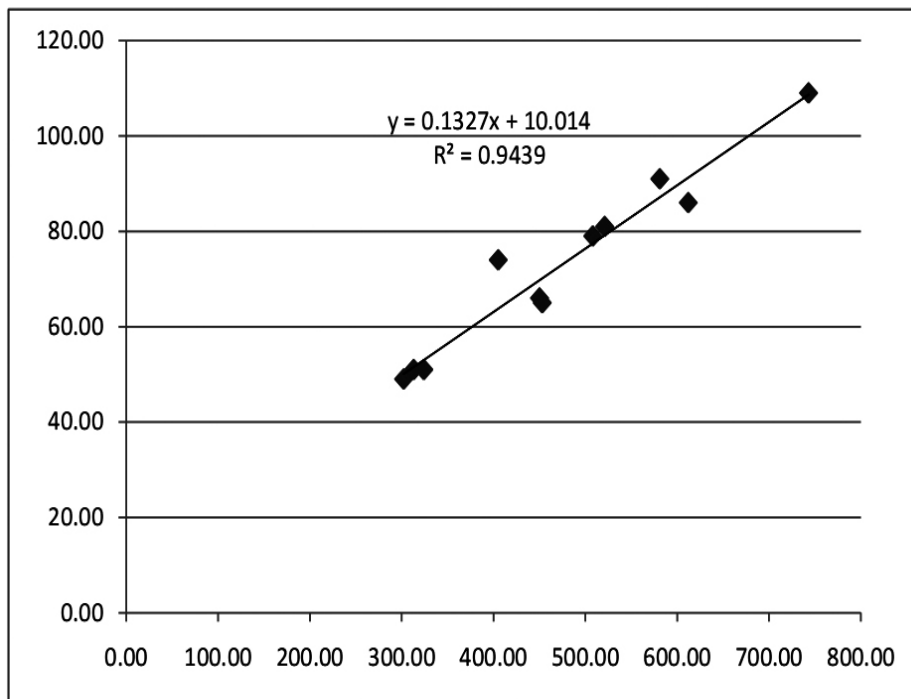


Рис. Корреляция между богатством аборигенных и адвентивных флор (на примере 11 локальных флор долины Нижней Волги)

Мы убеждены в том, что колоссальный материал, накопленный многочисленными исследователями адвентивной флоры России, поможет не только пролить дополнительный свет на ситуацию вокруг только что обрисованного «парадокса инвазивности» (Fridley et al., 2007), но окажется крайне полезным и при обсуждении каждой из семи гипотез, перечисленных в таблице. Также отметим, что обсуждение проблем адвентивной флоры в рамках, задаваемых гипотезами, сделает последнее строгим и продуктивным в научном плане.

ПРОБЛЕМА «СКРЫТЫХ» ТАКСОНОВ

*Раздел посвящен памяти
Мишеля Гандоже
(Michael Gandoger
(1850–1926))*

ЧАСТО ЛИ ВСТРЕЧАЮТСЯ СКРЫТЫЕ ВИДЫ У РАСТЕНИЙ?

Шнеер В.С., Коцербуа В.В.

CRYPTIC SPECIES OF PLANTS: HOW FREQUENTLY DO THEY OCCUR?

Shneyer V.S., Kotseruba V.V.

Cryptic species (two or more distinct species, morphologically similar but reproductively isolated and differing in other characters, classified as a single species) were known long ago. They can be recognized as distinct genotypic clusters and were found numerous in different groups of animals since the advent of PCR reaction, and especially after an analysis of a sufficient number of individuals for each species was possible. DNA barcoding revealed many cryptic species in animals, fungi, alga. However papers reporting cryptic species in higher plants are relatively few. Till recently most of plant cryptic species have been found in mosses and ferns, and many of them were discovered by isozymes electrophoresis method. Lately they were confirmed by DNA sequence analyses, and new cryptic species were detected. Last years the number of cryptic species found in seed plants also increases, especially in angiosperms. A mini review of this issue and examples are given by emphasizing the need to investigate multiple plant accessions of each species to assess monophyly and intraspecies differentiation as soon as to use both nuclear and chloroplast DNA markers. The cytoraces may represent cryptic species, though various authors do not agree if they should be treated as distinct species or not. Cryptic species can differ also in scent and other chemical components, in ecological niches, in phenological, physiological, developmental and other characters. It is debatable if their distribution is random across taxa and biomes, or they prevail in marine, soil, tropics and some other environment. Recognizing and investigation of cryptic species is essential for describing biodiversity, progress in biogeography, evolution and speciation theory, conservation management and others.

Скрытые (криптические) виды также называют видами-двойниками (sibling species). Это виды, выявляемые в пределах ранее описанных видов, морфологически не различимые (или почти не различимые), но репродуктивно изолированные и различающиеся какими-либо другими особенностями (поведенческими, экологическими, цитогенетическими и др.). Впрочем, неоднократно замечалось, что иногда такие виды правильнее называть «псевдоскрытыми», т.к. скрупулезное изучение нередко позволяет обнаружить между ними небольшие но четкие морфолого-анатомические различия.

Около полувека назад Э. Майр, уделявший большое внимание видам-двойникам (их существование было одним из главных аргументов за ис-

пользование биологического критерия вида), отмечал, что большинство их было открыто не в процессе обычного таксономического анализа, а при изучении видов, имеющих особое значение для медицины, сельского хозяйства, генетики и других областей науки и практики (Maug, 1963), т.е. более скрупулезного, чем обычно, изучения. В настоящее время важным свидетельством наличия скрытых видов признается генетическая дифференциация, первым молекулярным методом выявления которой был электрофоретический анализ изозимов, затем добавились методы анализа нуклеотидных последовательностей ДНК. Ситуация особенно резко поменялась с внедрением ПЦР (полимеразной цепной реакции), когда стало возможным массово секвенировать протяженные участки геномов (и тем более, когда получил развитие подход, названный ДНК-штрихкодированием) – количество обнаруживаемых скрытых видов начало увеличиваться экспоненциально (Bickford et al., 2007). Появилось множество сообщений о выявлении в пределах одного вида сильнодивергировавших по молекулярным признакам линий, которые могут оказаться скрытыми видами. Они обнаруживаются в самых разных группах животных, иногда в давно известных и хорошо изученных видах, часто по 2–3 вида, иногда их число превышает десяток. Оказалось, что они встречаются гораздо чаще, чем это ранее предполагали; их множество у беспозвоночных животных – бабочек, пауков, у обычных земляных червей и у многих других. Но немало их обнаруживается и у позвоночных, например, у амфибий, где частой является гомоплазия морфологических признаков, у рыб, птиц. Предполагают, что их много даже в таких, лучше других изученных группах, как млекопитающие.

Много сообщений об обнаружении скрытых видов у грибов. У них, впрочем, и до появления молекулярных методов скрупулезное изучение отдельных видов на большом и представительном материале почти в каждом таком виде выявляло репродуктивно изолированные линии, часто различающиеся по виду организма-хозяина, патогенности или условиям роста (Hawksworth, Rossman, 1997). Нередко обнаруживаются скрытые виды у водорослей, особенно у красных, зеленых и диатомовых (Saunders, 2005).

В то же время авторы обзора-сводки по скрытым видам отметили, что на удивление мало сообщений об обнаружении скрытых видов у растений (Bickford et al., 2007). Впрочем, поиск статей для обзора велся по ключевым словам *cryptic species* и *sibling species*. Однако знакомство с литературой показывает, что эти термины (особенно второй) более популярны у зоологов, тогда как ботаники не всегда прибегают к ним, констатируя в работе выявление возможного нового вида. Может быть, причиной этого служит то, что признание вида скрытым требует более тщательного изучения морфологии данного вида, что не всегда наличествует при молекулярных исследованиях. В любом случае вышеприведенное наблюдение о скудости обнаружений скрытых видов у растений в большей степени можно отнести к семенным

растениям, в меньшей – к мохообразным и папоротникам, у которых такие виды выявлялись уже давно.

Некоторые виды мохообразных при единообразии морфологических признаков занимают очень широкие ареалы, встречаясь на разных континентах, в различных условиях, и вопрос о том, действительно ли столь разобщенные популяции представляют один вид, занимал биологов давно. Некоторые авторы (Shofield, Crum, 1972) полагали, что среди систематиков мхов преобладали «укрупнители», хотя не все готовы с этим согласиться. Так или иначе, уже к 2001 году были достоверно выявлены (часто методом электрофореза изозимов) скрытые виды не менее чем в 7 видах мхов (*Fontinalis antipyretica*, *Mielichhoferia elongata*, *M. mielichhoferiana*, *Mnium hornum*, *Neckera pennata*, *Plagiomnium ciliare*, *Polytrichum commune*) и 7 видах печеночниц (*Aneura pinguis*, *Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia endivifolia*, *Porella cordeana*, *Reboulia hemisphaerica*, *Riccia dictiospora*) (Shaw, 2001). При этом найдено, что, например, представитель маршанциевых *Conocephalum conicum* включает 6–7 морфологически очень сходных видов, генетическое расстояние между которыми больше, чем между многими морфологически различными видами маршанциевых. Определение дивергенции участков ДНК подтвердило многие результаты, полученные электрофоретически, и существенно расширило список скрытых видов мохообразных (*Frullania asagrayana*, *F. tamariscii*, *Grimmia laevigata*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Herbertus sendtneri*, *Hymenodontopsis mnioides*, *Leucodon sciuroides*, *Marchesia brachiata*, *Ptilidium ciliare*, *Ptychanthus striatus*, *Pyrrhobryum mnioides* и др.). В виде печеночника *Frullania tamariscii*, возможно, содержится до 8 видов (Heinrichs et al., 2010). Обычно считается, что скрытые виды молодые, представляют собой начальные этапы видообразования. Однако показано, что возраст некоторых может быть солидным. Так, время дивергенции видов, представляющих мох *Pyrrhobryum mnioides*, оценивается в 80 млн лет (McDaniel, Shaw, 2003). В большинстве случаев скрытые виды мохообразных имеют широко перекрывающиеся ареалы, хотя экологически дифференцированы. Например, изучение около 50 образцов произрастающего на камнях космополитного мха *Grimmia laevigata* (методом AFLP – анализа длин амплифицированных фрагментов) лишь в одной Калифорнийской флористической провинции показало существование двух репродуктивно изолированных видов с перекрывающимися ареалами (Fernandez et al., 2006). Тщательное исследование таких групп показало, что выделяемые нередко «морфовиды» представляют собой искусственные группировки, появившиеся в результате конвергентного развития признаков, например, формы листа. В то же время стоит заметить, что исследование многих групп мхов с широким ареалом хотя и выявило генетическую дифференциацию, она была недостаточна для предположений о видовом статусе дивергентных линий.

Скрытые виды были найдены в нескольких видах папоротников: *Adiantum pedatum*, *Athyrium oblitescens*, *Botrichium lunaria*, *Ceratopteris thalictroides*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Microlepia marginata*, *Metaxya lanosa*, *Polypodium vulgare*, *Pityrogramma triangularis*. По большей части это полиплоидные комплексы. Преобладает мнение, что в полиплоидных комплексах папоротников, включающих скрытые виды, тетраплоидные виды представляют собой чаще гибриды разных диплоидных видов, чем результат внутривидовых скрещиваний (Hauk, Hoffler, 1999). При этом у папоротников внутривидовые дивергентные линии обнаружены даже по такому консервативному гену, как *rbcL* – (*Metaxya lanosa*, *Ceratopteris thalictroides*, *Asplenium nidus*). У *A. nidus* уровень его дивергенции по этому гену составляет 4–5 % (найденно 5 линий). В *C. thalictroides* – тетраплоидном виде в роде, где есть еще 3 диплоидных вида, – нашли три скрытых вида, эта группа тщательно изучена с применением различных методов, в том числе экспериментальных скрещиваний (Masuyama, 2008).

Скрытые виды были найдены и у голосеменных, в том числе и с помощью секвенированных участков ДНК, – в родах *Juniperus* (Adams et al., 2005), *Taxus* (Liu et al., 2011) и др.

А как же обстоит дело с выявлением скрытых видов в самой большой группе покрытосеменных растений молекулярными методами? Действительно, их найдено пока сравнительно немного, но постепенно их количество увеличивается (табл. 1). Для некоторых видов были получены подтверждения ранее существовавших гипотез о существовании скрытых видов (из родов *Potamogeton*, *Carex*), иногда они обнаруживаются в составе сложных видовых комплексов (*Cesalpinia*), иногда выявляются очень неожиданно (*Milium*). Род *Schoenocaulon* мало изучен, включает более 20 эндемичных видов Южной Америки и Мексики, разграничение которых неясно, а сборов немного; 4 вида из 24 изученных (Zomlefer et al., 2006) оказались немонофилетичными, авторы предполагают, что в выборке присутствует не менее двух скрытых видов. Интересно, что по крайней мере в большинстве приведенных работ скрытые виды не являются циторасами и по большей части, по-видимому, сосуществуют симпатрически со своими видами-двойниками. Исследование 10 видов рода *Mitella* выявило скрытые виды в двух из них (одного было 18 образцов, другого – 30) и двух подвидов – в третьем (20 образцов), причем наличие репродуктивной изоляции (и повышенного уровня стерильности гибридов между подвидами) было показано проведением экспериментальных скрещиваний (Okuyama, Kato, 2009). Авторы этой работы, обсуждая причины редких находок скрытых видов у растений, допускают, что классификации, основанные на морфологии, высоко надежны, но замечают, что таких экспериментальных работ явно недостаточно.

В нашей работе (Коцеруба и др., 2008; неопубл. данные) был секвенирован участок внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) ядерной рРНК у широко распространенного, весьма обычного вида злаков *Milium*

effusum (45 образцов из разных мест ареала). Образцы разделились на две клады: в одну вошли 6 образцов из Восточной Азии, в другую – все остальные (из Европы, Сибири, Средней Азии, Канады и др.), при этом восточноазиатская клада выделяется даже за пределы своей секции *Milium*. Возможно, это тоже скрытый вид. Хромосомное число в этом тетраплоидном виде постоянное, морфологических отличий пока найти не удалось.

По-видимому, число исследованных образцов может быть очень важным фактором для обнаружения скрытых видов. Сообщения о нахождении их у животных, как правило, основаны на изучении большого числа образцов. Однако у растений пока не выявлено одного ДНК-маркера, достаточно варибельного на внутривидовом уровне во всех таксонах. Возможно, поэтому в работах по молекулярной филогении растений пока редко исследуется множество образцов одного вида, хотя постепенно также происходит увеличение выборок. Систематика семейства *Apiaceae* (считается, что виды в нем неплохо разграничены) очень активно изучается молекулярными методами, и часто исследуется много образцов каждого вида. Мы взяли такие работы по 5 родам (Downie et al., 2004; Lee, Downie, 2006; Feist, Downie, 2008) и обнаружили, что в четырех из них была выявлена выраженная внутривидовая дивергенция по ITS участку, позволившая авторам предположить наличие новых видов в *Perideridia lemonii* (4 образца), *Ptilimnium nodosum* (18 образцов), *Oxypolis occidentalis* (15 образцов) и *Cicuta douglasii* (10 образцов). При этом явно виды скрытыми в статьях не названы, поэтому не попадают в их число при поиске по ключевым словам, по-видимому, немало подобных случаев и в работах по другим таксонам.

Таблица

Выявление скрытых видов у покрытосеменных с использованием молекулярных маркеров*

Таксоны	Число образцов одного вида	Маркеры и/или метод	Ссылки
<i>Linanthus bicolor</i> (Polemoniaceae)	22	ITS	Goodwillie, Stiller, 2001
<i>Carex</i> (Cyperaceae)	3,4	ITS, ETS	Roalson, Friar, 2004
<i>Potamogeton clystocarpus</i> (Potamogetonaceae)	3	AFLP	Whittall et al., 2004
<i>Perideridia lemonii</i> (Apiaceae)	4	ITS	Downie et al., 2004
<i>Cicuta douglasii</i> (Apiaceae)	10	ITS, <i>psbI</i> , <i>trnK</i>	Lee, Downie, 2006

<i>Schoenocaulon</i> (Melanthiaceae)	от 4 до 13	ITS	Zomlefer et al., 2006
<i>Caesalpinia oyamae</i> (Leguminosae)	25	<i>trnL</i> , <i>trnL-F</i> , <i>trnH-psbA</i> , <i>accD-psaI</i>	Sotuyo et al., 2007
<i>Milium effusum</i> (Poaceae)	45	ITS	Коцера и др., 2008
<i>Allium darwasicum</i> (Alliaceae)	4	ITS, RAPD	Gurushidze et al., 2008
<i>Plantago princeps</i> (Plantaginaceae)	7	ITS, ETS, <i>ndhF-rpl 32</i> , <i>rpl 32-trnL</i>	Dunbar et al., 2008
<i>Oxyopolis occidentalis</i> (Apiaceae)	15	ITS	Feist, Downie, 2008
<i>Ptilimnium nodosum</i> (Apiaceae)	18	ITS	Feist, Downie, 2008
<i>Spiraeanthemum</i> (Cunoniaceae)	4,	<i>nepGS</i> , <i>GapC</i>	Pillon et al., 2009
<i>Mitella</i> (Saxifragaceae)	от 3 до 30	ITS, ETS	Okuyama, Kato, 2009
<i>Ancistrocladus tectorius</i> (Ancistrocladaceae)	75	ITS, интрон <i>trnK</i> , ISSR	Meimberg et al., 2010
<i>Navarretia sinistra</i> (Polemoniaceae)	32; 16, 8	ITS, интроны <i>idhA</i> , <i>g3pdh</i> , <i>trnL-trnL-trnF</i> , <i>trnS-G</i> , <i>trnG-G</i>	Johnson, Cairns-Heath, 2010
<i>Gaultheria</i> (Ericaceae)	3–11	ITS, <i>matK</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnL-trnF</i> , <i>trnS-trnG</i>	Lu et al., 2010
<i>Downingia yina</i> (Campanulaceae)	11	ITS, <i>trnK</i> , <i>matK</i>	Schultheis, 2010
<i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae)	6	ITS, <i>psbB</i> , <i>psbN</i> , <i>psbT</i> , <i>trnS-trnG</i>	Muellner et al., 2010

Примечание: *жирным шрифтом выделены ядерные участки генома.

В работе, где изучались виды рода *Gaultheria* (Lu et al., 2010), большая внутривидовая дифференциация и немонофилетичность были найдены у тех (четырех из шести) видов серии *Trichophyllae*, которые были представлены 3–11 образцами. Поэтому весьма вероятно, что по мере увеличения выборки число обнаруживаемых скрытых видов растений будет расти еще быстрее.

Вторая сторона дела – использование тех или иных маркеров: от них тоже зависит, будет ли выявлена дифференциация. Образцы *Ancistrocladus tectorius* (Meimberg et al., 2010), *Cicuta douglasii* (Lee, Downie, 2006), *Downingia yina* (Schultheis, 2010) и *Navarretia sinistra* Johnson, Cairns-Heath, 2010) показывали дифференциацию и по ITS, и по хлоропластным участкам.

Дифференциацию, свидетельствующую о наличии скрытых видов в таксономически сложной серии *Trichophyllae* рода *Gaultheria*, которой присуща высокая внутривидовая вариабельность, отразившаяся в выделении подвидов у ряда видов, показали участки хлоропластной ДНК, а по ITS полиморфизм практически отсутствовал (Lu et al., 2010). А вот в работе (Okuyama, Kato, 2009) представлена обратная картина: хлоропластный участок *psbA-trnH* дифференцировал виды рода *Mitella* хуже, чем ядерные ITS+ETS. При этом степень репродуктивной изоляции больше соответствовала генетическим расстояниям, выявляемым ядерными маркерами, чем хлоропластными. Хотя из всех работ, приведенных в таблице, лишь в одной использовались только хлоропластные маркеры, в качестве ДНК-штрихкодов пока рекомендованы только хлоропластные участки (CBOL PWG, 2009), однако, по-видимому, для надежного выявления скрытых видов желательнее исследование и ядерных участков.

Морфологически не различимые скрытые виды животных могут различаться по характеру издаваемых звуков, демонстрационному и миграционному поведению, феромонам, специфичности по «хозяину», пищевым предпочтениям и т.п. Существование скрытых видов у цветковых растений связывают в первую очередь с полиплоидией. У многих видов существуют хромосомные расы (цитотипы) с разным уровнем ploидности, и обычно предполагается, что это результат автополиплоидии. Часто между хромосомными расами вида при тщательном изучении выявлялись небольшие морфологические, а также экологические, различия. Однако В. Грант, Д.Л. Стеббинс и ряд других видных исследователей не считали автополиплоидию значимым механизмом видообразования (считали строго доказанными менее десятка примеров), не допускали, что цитотипы могут представлять собой разные виды и при главенствовании морфологического критерия вида относили растения разной ploидности к одному виду. Грант писал, что автополиплоидия – явление, необычное у растений, а цитогенетические критерии, по которым оно обычно распознается, в первую очередь – спаривание бивалентов в мейозе – нельзя считать диагностическими (как и морфологическое сходство полиплоидов с близкими диплоидными видами). В последнее десятилетие использование генетических, и в особенности молекулярных, маркеров позволило получать во многих случаях убедительные свидетельства автополиплоидии и показало, что автополиплоидия распространена гораздо более, чем предполагалось раньше (Soltis et al., 1999), особенно в некоторых семействах, например, *Saxifragaceae* и *Cactaceae*.

Грант, тем не менее, допускал, что виды-двойники встречаются во многих видах высших растений, особенно в сочетании с полиплоидией (Grant, 1971). В качестве яркого примера он приводил комплекс видов *Gilia transmontana* (*Polemoniaceae*), содержащий три диплоидных и два тетраплоидных вида, столь сходных по фенотипу, что их идентификация затруднена, но полностью интерстерильных. Все же Грант полагал, что такие виды

нельзя считать хорошими таксономическими видами в силу трудностей с их определением, поэтому за единицу классификации приходится принимать весь комплекс видов-двойников. К сожалению, эти виды, произрастающие в пустыне Мохаве, до сих пор не проанализированы с помощью молекулярных методов, хотя в некоторых других видах рода *Gilia* (и *Navarretia*) скрытые виды найдены (Johnson, Cairns-Heath, 2010).

Наиболее последовательными сторонниками выделения циторас в самостоятельные виды были Лове и Лове (Löve, 1964). Не так давно группа авторитетных авторов опять выступила с предложением описывать цитотипы как отдельные виды (Soltis et al., 2007), если получены дополнительные доказательства их видового статуса. В статье приводились примеры наиболее подходящих, по мнению авторов, кандидатов в новые виды – это цитотипы видов: *Tolmiea menziesii* и *Heuchera grossulariifolia* (Saxifragaceae), *Galax urceolata* (Diapensiaceae), *Chamerion angustifolium* (Onagraceae), *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). Чтобы избежать путаницы в названиях, было предложено «обратиться к единственному известному примеру, когда диплоид и производный от него тетраплоид получили разные названия» – был известен тетраплоидный *Zea perennis*, а найденный позже похожий диплоидный вид был назван *Zea diploperennis* (Iltis et al., 1979). Соответственно, рекомендовалось в названиях новых видов добавлять к видовому эпитету существовавшего вида указание на уровень пloidности, как это было сделано для теасинте. Справедливости ради надо отметить, что автополиплоидное происхождение тетраплоидной *Zea perennis* еще не полностью доказано. Дивергенция последовательностей четырех ядерных низкокопийных генов (*adh1*, *glb1*, *c1* и *waxy*) у видов *Zea perennis* и *Z. diploperennis* такова, что может быть трактована и в пользу предположения о происхождении *Z. perennis* путем межвидовой гибридизации с участием предка вида *Z. diploperennis* и какого-то ныне вымершего вида рода (Tiffin, Gaut, 2001).

Из числа вышеперечисленных видов у *Tolmiea menziesii* типовой экземпляр вида принадлежит тетраплоидной популяции, поэтому было предложено название для нового (диплоидного) вида *T. diplomenziesii* и опубликована статья с описанием этого вида (Judd et al., 2007). Растения монотипного (ранее) рода *Tolmiea* произрастают по западному побережью Сев. Америки, причем тетраплоиды – в северной части ареала, диплоиды – в южной, с очень узкой зоной перекрытия в центре ареала, поэтому в данном случае их можно считать аллопатрическими и можно различить по ареалу. Между тем, даже те кандидаты, которые приведены в статье, пока вызывают некоторые сомнения в том, что предложение осуществимо на практике. У *Galax urceolata* – вида монотипного рода, классического примера автополиплоидии – единственного, признававшегося Стеббинсом несомненным и изучавшегося Грантом, цитотипы симпатричны. *Heuchera grossulariifolia* – американский эндемик, один из растительных модельных объектов для изучения полиплоидии. Молекулярные исследования популяций почти по все-

му ареалу вида (Segraves et al., 1999) с использованием хлоропластных маркеров дали политомическое филогенетическое дерево, где гаплотипы сгруппировались и не по плоидности, и не по географии. Распределение их свидетельствует о множественном (от 2 до 7 раз) происхождении полиплоидных популяций. Непонятно, как можно будет разделить их на два вида и определять растения без сопутствующего цитологического анализа. Тем не менее, как можно видеть, многие специалисты склоняются к признанию циторас скрытыми самостоятельными видами, таким образом, комплексы циторас представляют собой потенциальный резерв скрытых видов и ожидают своего исследования современными методами, включая молекулярные.

Еще один известный к настоящему времени признак, по которому могут различаться морфологически очень сходные виды цветковых, – аромат цветка, особенно у двудомных растений, опыляемых животными, насекомыми и птицами. Различия в ароматах могут привести к репродуктивной изоляции (или, по крайней мере, коррелировать с нею), как показано, например, для видов рода *Silene* (Wälti et al., 2008). Как замечал еще Грант (Grant, 1971), понятие криптического вида (вида-двойника) может в некоторых случаях совпадать с понятием микровида. По-видимому, можно считать таким случаем орхидеи рода *Ophrys*, которые называют *sexually deceptive* («сексуально обманывающие» – их цветки имитируют внешний вид самок насекомых-опылителей, привлекая этим самцов). В этом роде, кроме десяти макровидов с широким ареалом, опыляемых каждый несколькими видами-опылителями, насчитывают множество локальных микровидов, отличающихся уникальными опылителями и запахом цветков (присутствуют так называемые псевдоферомоны). То и другое может практически или хотя бы теоретически послужить таксономическим признаком (Bateman et al., 2011). Получены сведения, позволяющие предположить, что скрытые виды цветковых могут различаться также фенологически (например, по времени цветения), физиологически – особенностями развития и фотосинтеза, экологически (разные ниши). Различия по другим химическим компонентам, чем аромат цветков, также могут быть сигналами их присутствия.

Пока неясно, есть ли области Земли, где более вероятно найти скрытые виды. Даже среди зоологов, имеющих большой материал по животным, пока нет согласия относительно того, к каким географическим, климатическим, экологическим регионам в большей мере приурочены такие виды. Проведя анализ публикаций и базы данных по животным Zoological Record (1978–2006), М. Pfenniger и К. Schwenk (2007) пришли к выводу о равномерной встречаемости скрытых видов животных в разных макротаксонах и разных биогеографических районах. Однако другие исследователи склоняются к тому, что особенно много скрытых видов в водной и почвенной средах, менее доступных для непосредственного наблюдения, а также в тропических районах (Vrijenhoek, 2009; Strutzenberger et al., 2011). Есть также предположения, что изобилие их связано с экстремальными условиями, ог-

раничивающими разнообразие путей адаптации, такими как глубоководные, как в Арктике, в карстовых пещерах и т.д. (Bickford et al., 2007). Сравнительно небольшое число найденных скрытых видов цветковых пока не позволяет судить, равномерно ли они распространены и приурочены ли к определенным местообитаниям. Из перечисленных в таблице примеров *Ancistrocladus tectorius*, *Caesalpinia oyamae*, *Plantago princeps*, виды *Schoenopoa* – растения тропического пояса, остальные – умеренных районов. В то же время методом экспериментальных скрещиваний были обнаружены многочисленные скрытые виды в трех арктических видах рода *Draba* (Brassicaceae) (Grundt et al., 2006), и высказано предположение, что и в других арктических видах растений скрытые виды могут быть найдены.

Выявление и изучение криптических видов очень важно для описания биоразнообразия, познания эволюции и видообразования, биогеографии, охраны редких видов и других областей науки и практики.

Работа поддержана грантами РФФИ 09-04-01469 и 11-04-01167 и программой «Динамика генофондов».

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ *BIDENS FRONDOSA* L. И ЕЕ ГИБРИДОВ НА ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ Папченков В.Г.

***BIDENS FRONDOSA* L. AND ITS HYBRIDS WITHIN FLORAS OF THE VOLGA'S RESERVOIRS** Paptshenkov V.G.

Bidens frondosa L. – череда олиственная – однолетнее североамериканское растение. Наиболее яркие отличительные его черты – сидящие на черешках боковые доли листа и семянки, покрытые щетинками на бугорках (рис. 1).

В XVIII веке это растение проникло в Европу и постепенно расселилось по всему европейскому континенту (Koch, 1988). Поначалу она была известна лишь в ботанических садах и не дичала. Массовое дичание вида стало наблюдаться лишь с конца XIX века. Бурный период инвазии вида в Европу и на Дальний Восток начался после Первой мировой войны (Виноградова, 2003; Виноградова и др., 2010).

На Волге *B. frondosa* известна с 70-х годов XVIII столетия (Скворцов, 1982). К началу 90-х эта череда уже отмечалась в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском, Чебоксарском, Горьковском (ниже выхода из Костромского расширения) и Ивановском водохранилищах. На Ивановском водохранилище и в районе Костромского расширения на Горьковском водохранилище *B. frondosa* задержалась почти на 10 лет, и лишь затем началось ее дальнейшее, но уже медленное, продвижение по Волге.

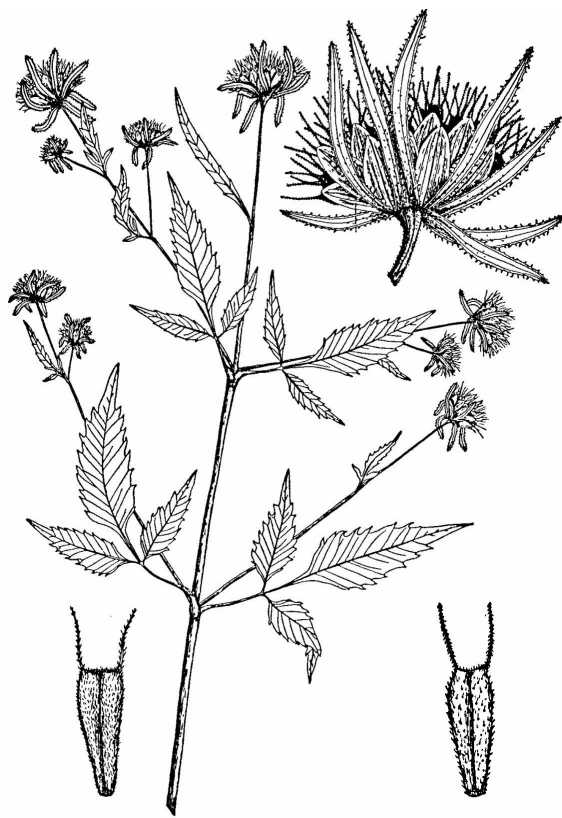


Рис. 1. *Bidens frondosa* L. (по: Fassett, 1985)

В конце 90-х вид был обнаружен на Угличском водохранилище (Папченков, Гарин, 2000), а к 2004 г. он распространился по всему этому водоему. В 2000 г. его первые вегетирующие экземпляры были собраны в г. Ярославле. Летом 2004 г. они уже отмечались на разных участках побережья р. Которосли и р. Волги в черте города. В 2002 г. *B. frondosa* наконец проникла в Рыбинское водохранилище – один экземпляр растения был обнаружен у г. Мышкин (Папченков, 2003), а в 2004 г. вид найден у пос. Борок. Это 58-я широта. Дальнейшего продвижения этого растения по Волге на север не наблюдается до сих пор. Сдерживающим фактором, по-видимому, являются климатические условия (Цвелев, Бочкин, 1992; Папченков, 2005).

Экспедиция 2001 г. по водохранилищам Средней и Верхней Волги показала, что практически везде, где присутствовали заросли *B. frondosa*, встречался его гибрид с *B. tripartita* L., известный как *B. x garumnae* Jean-jean et Debrau, при этом наблюдалось явное сокращение зарослей череды трехраздельной. Возникло предположение, что имеет место негативное воздействие заносной череды на местную. Чтобы проверить это, в 2002 г. были выбраны легко доступные для посещения и имеющие заросли различных видов череды места на Куйбышевском (г. Казань, г. Козловка, г. Марийский Посад), Чебоксарском (г. Чебоксары, г. Козьмодемьянск, с. Фокино, г. Нижний Новгород) и Горьковском водохранилищах (г. Чкаловск, г. Пучеж, г. Кинешма, г. Кострома, г. Ярославль).



Рис. 2. Гербарные листы с *B. frondosa* L. (слева) и *B. tripartita* L. (справа)

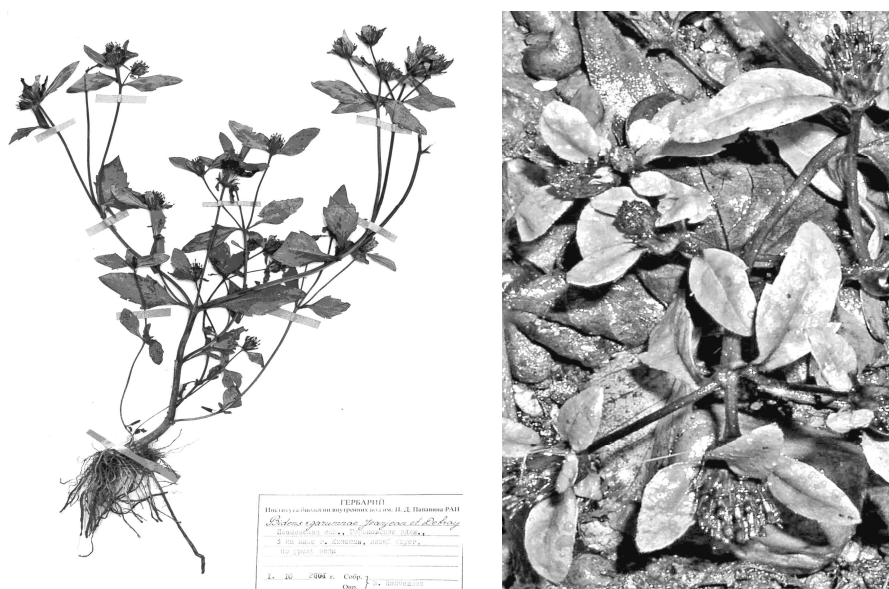


Рис. 3. *B. x garumnae* Jeanjean et Debray – гербарный лист (слева) и растение в природе (справа)

Начиная с 2002 г. в конце сентября в этих местах фиксировалось число экземпляров всех произрастающих там видов и гибридов череды. Кроме упомянутых *B. frondosa*, *B. tripartita* и *B. x garumnae*, это были *B. cernua* L., *B. connata* Muehl. ex Willd., *B. radiata* Thuill., *B. frondosa* x *B. radiata* и возвратные гибриды. Подсчет числа растений производился либо в пределах естественного контура местообитания с чередой, если этот контур был не слишком большим и число растений не превышало 1–2 сотен либо в пределах учетных площадок 1 × 1 м или 0,5 × 0,5 м в зависимости от плотности популяций череды. Поскольку размеры стационарных участков и учетных площадок были разными как по местам наблюдений, так и по годам, в связи с чем имелаась очень большая разница в числе учитываемых растений, все материалы наблюдений рассчитывались как доли видов и гибридов от об-

щего числа растений череды на площадке или в контуре, в пределах пункта и года наблюдений. Во всех пунктах производился сбор семян. Семена использовались для экспериментов, которые помогли понять причины быстрого распространения *B. frondosa* и механизмы воздействия ее на местные виды череды (Васильева, Папченков, 2001, 2007; Vasileva, Papchenkov, 2010). Наблюдение за популяциями череды позволило установить динамику их состояния. Полученные материалы показали, что вскоре после вселения *B. frondosa* появляются растения ее гибрида с *B. tripartita* и имеет место довольно быстрое сокращение площадей, занимаемых последней.

Уже в первый (2002) год наблюдений было замечено, что среди обильных зарослей *B. frondosa* и *B. tripartita* присутствуют гибридные особи *B. x garumnae*.

О внешнем виде нашей *B. frondosa*, *B. tripartita* и их гибрида можно судить по фотографиям гербарных листов этих растений (рис. 2 и 3). *B. x garumnae* (рис. 3) по своему габитусу и форме листьев в полной мере не похож ни на одного из их родителей.

Таблица

Соотношение доли (в %) растений разных видов и гибридов *Bidens* на стационарных площадках в разные годы наблюдений

Виды и гибриды <i>Bidens</i>	2002 г.	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2009 г.	2010 г.
<i>B. frondosa</i>	45,7	44,1	39,3	43,7	31,0	9,3	0
<i>B. x garumnae</i>	11,4	15,7	9,6	6,0	3,9	1,0	2,4
<i>B. frondosa</i> x <i>B. x garumnae</i>	0,0	7,4	11,2	19,8	40,3	59,5	37,7
<i>B. frondosa</i> восстановленная	0,0	0,0	0,0	0,0	6,6	21,2	17,3
<i>B. tripartita</i>	42,9	17,2	19,1	4,4	0,6	0,0	0,0
<i>B. tripartita</i> x <i>B. x garumnae</i>	0,0	0,0	0,0	0,8	1,9	1,0	0,2
<i>B. radiata</i>	0,0	14,7	14,0	13,3	5,8	2,6	6,7
<i>B. radiata</i> x <i>B. frondosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	3,9	5,0	34,8
<i>B. cernua</i>	0,0	0,0	6,7	11,1	4,1	0,4	0,6
<i>B. connata</i>	0,0	1,0	0,0	0,8	1,9	0,0	0,4
Всего	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таких растений прежде, до появления *B. frondosa*, у нас наблюдать не приходилось. *B. tripartita* в них узнается по форме роста, характеру листовых пластинок и форме семян, а *B. frondosa* – по красно-бурой окраске стебля, форме корзинок и едва бугорчатой и слабоволосистой поверхности семян. О характере динамики популяций *B. frondosa*, *B. tripartita* и их гибрида, а также других видов череды можно судить по данным, приведенным в таблице, и графикам, представленным на рисунке 4.

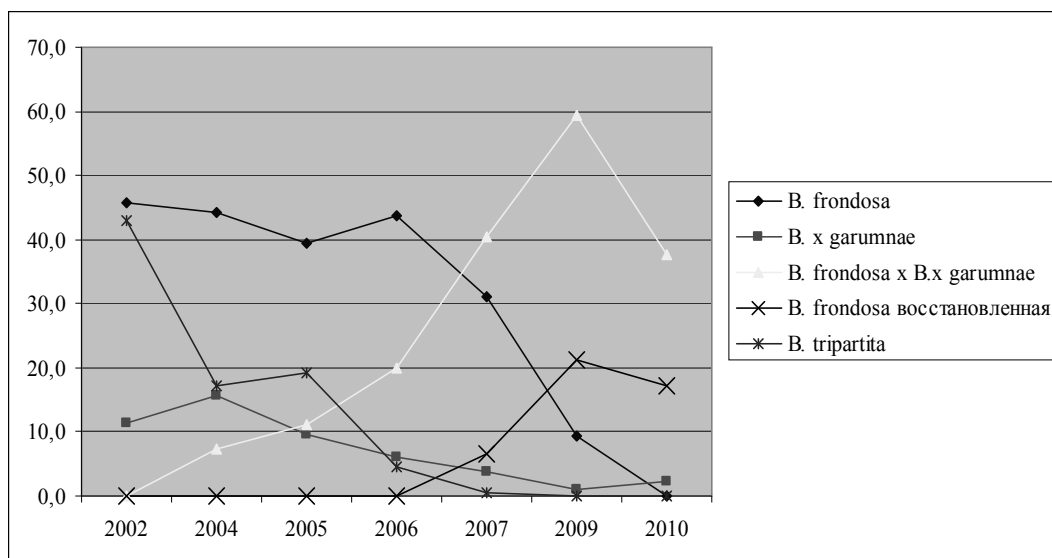


Рис. 4. Динамика доли (в %) растений *B. frondosa*, *B. tripartita* и их гибридов в зарослях различных видов череды на стационарных площадках наблюдений



Рис. 5. Возвратный гибрид первого поколения – *B. frondosa* x *B. x garumnae*



Рис. 6. Восстановленная *B. frondosa*



Наблюдения начались при высокой численности *B. frondosa* и *B. tripartita* и небольшом числе экземпляров *B. x garumnae* (рис. 3). Высокий уровень присутствия *B. frondosa* на площадках сохранялся до 2006 г.; с 2007 г. он начал стремительно падать. *B. tripartita* резко сократила свою численность к 2004 г.; к этому времени несколько увеличилась численность *B. x garumnae*. В 2006 г. было мало и той, и другой, а с 2007 г. *B. tripartita* на площадках уже не отмечалась. В 2010 г. не удалось обнаружить и той первичной формы *B. frondosa*, которая наблюдалась при заносе. С падением численности двух родительских видов и первого поколения их гибрида появляются и стремительно увеличивают численность сначала возвратный гибрид *B. frondosa* x *B. x garumnae*, а затем восстанавливающаяся при неоднократном возвратном скрещивании *B. frondosa*.



Рис. 7. Гибрид *B. frondosa* x *B. radiata*

Возвратный гибрид первого поколения во многом похож на *B. frondosa* (рис. 5). Отличия наиболее ярко видны по боковым долям листа, которые не имеют четко выраженного черешка, или он ширококрылатый.

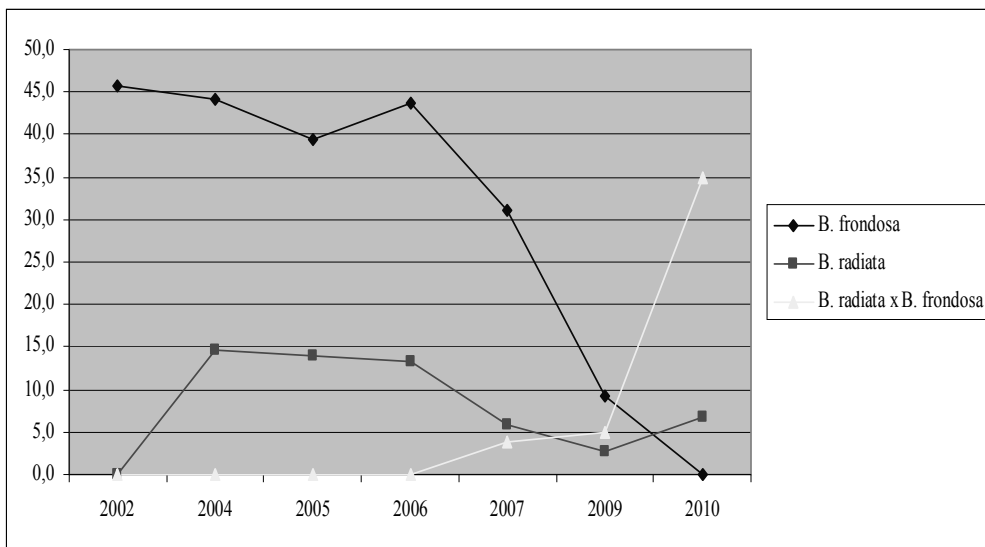


Рис. 8. Динамика популяций *B. frondosa*, *B. radiata* и их гибрида

Восстановленная *B. frondosa* отличается от начальной ее формы наличием у верхних листьев слабокрыленного, а не тонкого округлого, черешка (рис. 6), при этом черешки у листочков средних и нижних листьев вполне типичны для *B. frondosa*. В 2006 г. было обнаружено несколько растений, которые можно было отнести к восстанавливающейся *B. tripartita*. На следующий год их уже было отмечено около десятка, а в 2010 г. на их месте появились растения, которые можно трактовать как гибрид этой возвратной *B. tripartita* с *B. radiata* либо гибрид *B. x garumnae* с *B. radiata*.

Гибрид *B. frondosa* x *B. radiata* (рис. 7) на стационарных площадках появился лишь в 2007 г., а в 2010 г. он стал встречаться очень часто (рис. 8).

Процесс поглощения при гибридизации *B. frondosa* одной местной череды стал повторяться по отношению к другой.

Таким образом, после появления *B. frondosa* в долине Волги в начале 1970-х годов первые полтора-два десятилетия наблюдалось ее расселение. Затем, в конце 1990-х – начале 2000-х годов поднялась волна резкого нарастания ее численности в местах заселения, сопровождаемая интенсивной естественной гибридизацией с местным видом *B. tripartita* и быстрым исчезновением последней.

Работа поддержана грантами программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

ПРОБЛЕМА СКРЫТЫХ ВИДОВ И ГИБРИДНАЯ СОСТАВЛЯЮЩАЯ ФЛОРЫ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ БАССЕЙНА ВОЛГИ

В.Г. Папченков

CRYPTIC SPECIES AND HYBRIDS OF VOLGA RIVER'S BASIN

V.G. Paptshenkov

Понятие «скрытые виды» имеет биоценотический, экологический, систематический и таксономический аспекты.

С позиций систематики и таксономии скрытым (криптическим) называется вид, по внешним признакам мало отличимый от другого вида и потому ошибочно к нему причислявшийся, но имеющий другие генетические характеристики. Практически такое же определение имеет понятие «виды-двойники», которые рассматриваются как морфологически не различимые или почти не различимые, но репродуктивно изолированные, виды и, как правило, имеющие биологические отличия (Майр, 1947; Белошапкин и др., 1992; Арефьев, Лисовенко, 1995; Сапунов, 2002 и др.). В связи с этим данные понятия часто рассматриваются как синонимы.

Между тем, они далеко не равнозначны, и первое явно шире второго. Ведь к скрытым относят и те виды, численность которых слишком мала для устойчивой фиксации методами полевой экологии, но которые объективно присутствуют в экологической системе (Сапунов, 1998, 2000, 2010). И совсем не обязательно, чтобы эти виды были двойниками доминирующих или хорошо известных редких видов. Совокупность скрытых биологических систем, практически не влияющих на структуру и функционирование в данное конкретное время, при определенных условиях могут быть востребованными и быстро размноженными по экспоненциальному закону (Сапунов, 2010). Это своего рода стратегический резерв биосферы, включаемый в оборот при глобальных и катастрофических изменениях в ней.

Есть и еще одна группа скрытых видов – виды семенного банка почв, способные долгое время не прорасти и оставаться жизнеспособными. Они являются тактическим биоценотическим резервом. Данная группа по

таксономическому критерию к скрытым, конечно же, не относится (хотя в ее составе могут быть и истинно скрытые виды), эта скрытость биоценотическая. Вполне возможно, что именно с таким депонированием плодов и семян связано периодическое обнаружение, казалось бы, исчезнувших редких краснокнижных видов нулевой группы, быстрое заселение водными и воздушно-водными растениями свежих копаней и карьеров, появление водяного ореха в старичных водоемах, в которых его не было, а ближайшие его находки в долине реки расположены намного ниже по течению. Расселение последнего обычно связывают с водоплавающими птицами, но как-то сложно представить утку или даже гуся, которые наглотались этого ореха с его длинными и, как шило, острыми рогами, остались живы и разнесли плоды по другим водоемам.

Вопросам депонирования давно уделяется внимание в генетике. Еще в 1926 г. С.С. Четвериков (Четвериков, 1983) отмечал, что популяция, как губка, впитывает мутации. При этом большая их часть оказывается в скрытом, рецессивном гетерозиготном состоянии. Каждый организм несет мутации, которые не проявляются на фенотипическом уровне. Но иногда они переходят в явное, гомозиготное состояние, влияют на фенотип и при благоприятном действии естественного отбора могут быстро размножиться в популяции. В этом же направлении работает и так называемый «дестабилизирующий отбор» (Беляев, 1979), направленный на расширение изменчивости. Отмечается, что в самой здоровой популяции 5 % особей имеют нетипичный облик. В экстремальной ситуации доля атипичных форм возрастает примерно в 2 раза. Это возрастание – один из механизмов адаптации на популяционном уровне (Сапунов, 1996).

Помимо рецессивных, есть еще так называемые «спящие гены» (Цукеркандль, Полинг, 1964), которые могут оставаться в неактивном состоянии миллионы лет и никак не проявляться в фенотипе. В спящих генах долгое время бесконтрольно накапливаются мутации. При включении этих генов в состав главного компонента генома, что может произойти в экстремальных условиях среды, новые мутации порождают качественно новый фенотип (Сапунов, 2010), который может быть воспринят как новый вид. При слабом фенотипическом проявлении генетических изменений возникают виды-двойники.

Видообразование – процесс неоднозначный, поэтому нередко можно столкнуться с формами, статус которых вызывает вопросы. С позиций биологической концепции вида, например, ряд форм не могут считаться самостоятельными видами, поскольку гибридизируют в природе, но их уже сложно воспринимать как подвиды, поскольку морфологические различия между ними весьма существенны. Такие формы прежде назывались «пограничными случаями», «проблемными видами» или «полувидами» (Шапошников, 1966), а в последнее время их чаще всего называют «мелкими видами». Им дают бинарные названия, но обычно стремятся отличать от «хоро-

ших видов», по сути, определяя им, таким образом, роль «скрытых видов». Такие «мелкие» виды, как показывает практика, встречаются совсем не редко, более того, они встречаются очень часто, просто существующая у многих флористов предубежденность против рассмотрения их наравне с «хорошими» видами не позволяет выявить реальное положение дел с флористическим богатством территорий и биоценозов. Вместе с тем, мы зачастую не подозреваем, что многие из окружающих нас «хороших» видов могут быть типичными примерами «пограничных случаев», порожденных гибридизацией, либо они, по сути, являются комплексом морфологически близких видов и видов-двойников.

В качестве комплекса близких видов, осложненного гибридными процессами, можно привести принимаемый в широком объеме вид *Veronica anagallis-aquatica* L. s.l. В его пределах сначала были описаны *V. anagallis-aquatica* L. s.str., *V. anagalloides* Guss., *V. catenata* Pennell, *V. heureka* (M. A. Fisch) Tzvel., *V. poljensis* Murb., *V. scardica* Griseb., *V. tenuis* Ledeb., *V. x gracilis* (Hechtr) Velen. (*V. anagallis-aquatica* x *V. beccabunga* L.), *V. x lackschewitzii* J. Keller (*V. anagallis-aquatica* x *V. catenata*), а затем *V. breviramosa* Papch., *V. divaricatoramosa* Papch., *V. minutissima* Papch., *V. pseudoanagalloides* Papch., *V. pseudocatenata* Papch., *V. pseudoheureka* Papch., *V. pseudoscardica* Papch., *V. scardicoides* Papch. (Папченков, 2001).

Таким же видом является *Potamogeton pusillus* L. s.l., к которому относятся *P. berchtoldii* Fieb., *P. lacunatus* Hagstr., *P. panormitanus* Biv.-Bern., *P. pusillus* L. s.str., *P. sturrockii* A. Benn. и гибриды: *P. x acutus* (Fisch.) Papch. (*P. berchtoldii* x *P. pusillus*), *P. x franconicus* Fisch. (*P. berchtoldii* x *P. trichoides* Cham. et Schlecht.), *P. x grovesii* Dandy et G. Taylor (*P. pusillus* L. x *P. trichoides*), *P. x lacunatifolius* Papch. (*P. berchtoldii* x *P. lacunatus*), *P. x mucronulatus* (Fisch.) Papch. (*P. lacunatus* x *P. panormitanus*), *P. x pseudolacunatus* Papch. (*P. lacunatus* x *P. pusillus*) (Папченков, 2001).

Не менее разнообразен *P. gramineus* L. s.l., в состав которого входят *P. biformis* Hagstr., *P. gramineus* L. s. str., *P. graminifolius* (Fries) Fryer., *P. heterophyllus* Schreb. и *P. wolfgangii* Kihlm., а также гибриды: *P. x angustifolius* J. Presl (*P. gramineus* x *P. lucens*), *P. x biformoides* Papch. (*P. biformis* x *P. graminifolius*), *P. x mariensis* Papch. (*P. nodosus* x *P. biformis*), *P. x zizii* Mert. et Koch. (*P. heterophyllus* x *P. lucens*) (Папченков, 1997, 2001, 2007).

Насыщен «скрытыми видами» род *Typha* L., в пределах которого многие флористы европейской части России различают лишь рогоз узколистный *Typha angustifolia* L., рогоз широколистный *T. latifolia* L. и рогоз Лаксмана *T. laxmannii* Lepech. Вместе с тем, на этой территории встречаются *T. australis* Schum. et Thonn., *T. austro-orientalis* Mavrodiev, *T. domingensis* (Pers.) Steud. s.str., *T. elata* Boreau, *T. elatior* Boenn., *T. incana* Kapitonova et Dyukina, *T. intermedia* Schur, *T. shuttleworthii* W.D.J. Koch & Sond., *T. tichomirovii* Mavrodiev, *T. x agroviensis* Haussk. ex Ascherson et Graebner (*T. latifolia* x *T. shuttleworthii*), *T. x geze* Rothm. (*T. angustifolia* L. x *T. australis* Schum. et

Thonn.), *T. x glauca* Godron (*Typha angustifolia* x *T. latifolia*), *T. x smirnovii* Mavrodiev (*T. latifolia* x *T. laxmannii*) (Мавродиев, 1997, 1999, 2000; Мавродиев, Алексеев, 1998; Капитонова, Дюкина, 2005, 2008; Мавродиев, Сухоруков, 2006; Капитонова и др., 2009; Лисицына и др., 2009 и др.).

Процессы гибридизации вообще играют очень заметную роль в формировании таксономического состава флор территорий. Однако роль эта не имеет постоянной величины во времени – периоды высокой активности этих процессов чередуются с периодами их относительного затишья. Первые связаны с активизацией катастрофических изменений в атмосфере, гео-, гидро- и биосфере планеты и связанными с ними «великими переселениями», вторые – с периодами стабильной ритмики их функционирования. Прошедший век, и особенно вторая его половина, дали все нарастающую волну заносов человеком или с человеком чужеродных видов на различные далекие от места их происхождения территории. В последние десятилетия на этот поток наложилась поднимающаяся волна естественного расселения южных видов различных таксономических групп в северном направлении. На чужие территории уходят и легче всего их осваивают краевые члены популяций, имеющие высокую потенциальную способность к изменчивости и адаптации в неблагоприятных условиях среды. В дополнение к этому у таких видов наблюдается ослабление механизмов репродуктивной изоляции и многие из них проявляют склонность к межвидовому скрещиванию с аборигенными организмами, у которых не выработан защитный репродуктивный барьер против неизвестных здесь прежде пришельцев. Возникает масса гибридов, часть которых в условиях нестабильных экосистем находит себе эконошу, выживает, размножается, закрепляется и расселяется по свободным местообитаниям. Некоторые из них приобретают высокую конкурентную способность, внедряются в естественные биоценозы, нередко вытесняя из них местные, близкие по экологии организмы. Такие гибриды могут стать основой для формирования новых молодых видов. Но они уже и сами по себе воспринимаются как таксоны видового ранга, имеющие хорошие морфологические, биологические и экологические отличия от других гибридов и давно сформировавшихся видов. Их популяции принимают активное участие в формировании и развитии биоценозов. Не принимая их в видовом статусе, мы пополняем группу «скрытых видов» и искусственно занижаем нашу оценку уровня биологического разнообразия экосистем и их видового богатства.

История творится каждый день, микроэволюционные процессы идут на наших глазах. Какова судьба возникающих форм, как долго они проживут? Мы это не знаем, как не знаем (а лишь предполагаем) происхождение и протяженность истории многих уже принятых нами видов. Но сегодня они есть и были в относительно недалеком нашем вчера, и ничего не говорит о том, что исчезнут в ближайшем завтра. Они входят в состав естественных биоценозов, нередко сами формируют сообщества, они активны и конку-

рентноспособны, ими насыщена биота, они в ее структуре. Разве этого мало для того, что уделять им должное внимание?

Возрастающее обилие и разнообразие естественных гибридов растений, возникающих в условиях все нарастающей трансформации флоры под воздействием жизнедеятельности человека, ярче других демонстрируют водные и околоводные местообитания. Анализ флоры водоемов и водотоков в бассейне Верхней и Средней Волги показал, что ее гибридная составляющая очень высока, но колеблется в широких пределах в зависимости от типа и параметров водных объектов, природной обстановки, в которой они находятся, и антропогенной нагрузки, которую испытывают.

К числу водных и заходящих в воду сосудистых растений в бассейне Волги относится 543 таксона видового ранга, из которых 100, или 18,4 %, имеет гибридную природу. В Верхнем и Среднем Поволжье из 390 и 427 таксонов флоры водных объектов гибридными соответственно являются 20,2 и 12,9 %. Значит, наиболее высокий уровень гибридогенной активности в Волжском бассейне связан с Верхним Поволжьем. В пределах же последнего выделяется в этом отношении его Вологодско-Ярославская часть, прилегающая к Рыбинскому водохранилищу (Папченков, 2002).

Изобилие гибридов в бассейне Рыбинского водохранилища обусловлено очень высоким разнообразием гибридных таксонов на малых реках территории. Выделяются в этом плане северные реки Ярославской области, особенно те из них, которые долгое время служили для молевого сплава леса. Именно в них гибридных растений необычно много. Особенно выделяются в этом плане рдесты (15 таксонов). Обращает на себя внимание широкое распространение и обилие растений в отдельных популяциях гибридов. Некоторые гибридные рдесты, шелковники и особенно гибридная кубышка Спеннера. *Nuphar* x *spenneriana* Gaudin (*N. lutea* (L.) Smith x *N. pumila* (Timm) DC.) встречаются на очень многих реках области, образуют обширные сообщества, иногда тянущиеся по руслу рек на многие километры, а нередко и господствует в растительном покрове.

Гибридизация – явление для рек более естественное, чем для озер. Хорошо известно, что гибриды, как и большинство пришлых видов, с большим трудом внедряются в сформированные растительные сообщества, для их нормального существования необходимы не только пригодные для жизни условия, но и свободные от других растений местообитания. Поэтому уже сам факт большого разнообразия и обилия гибридов на малых и средних реках Ярославского Поволжья является свидетельством существенных нарушений естественного состояния его речных экосистем.

Тяготение гибридов к участкам рек с повышенным антропогенным воздействием хорошо видно, например, по распространению *Potamogeton* x *salicifolius* Wolfg. (*P. lucens* L. x *P. perfoliatus* L.), ставшего в последнее время одним из наиболее распространенных рдестовых гибридов. Другие гибриды рдестов отмечаются заметно реже, но все они наиболее обильны и

разнообразны, прежде всего на реках, на которых имел место интенсивный сплав леса (Ухра, Согожа, Сить, Юхоть, Обнора, Устье, Пахма, Соть и др.).

В целом в речных местообитаниях Ярославского Поволжья, весьма изменчивых как по своей природной сути, так и в связи с большим разнообразием постоянных антропогенных воздействий, обнаружено 47 гибридов и гибридных видов. Очень высокая величина этой составляющей флоры рек подчеркивается низким уровнем разнообразия гибридов в таких наиболее стабильных по условиям обитания водоемах, как водораздельные озера – в них на Верхнем Поволжье обнаружено всего 5 гибридных таксонов.

Относительно немного гибридов, всего 22, отмечено и на обширном Рыбинском водохранилище с его резко переменным уровнем наполнения, периодически создающим огромные пространства свободного от растений обсыхающего дна. Казалось бы, здесь не в полной мере проявляется обозначенная выше закономерность. Однако если рассматривать все Верхнее Поволжье, в границах которого расположены не только Рыбинское, но и Иваньковское, Угличское, Горьковское и Уводьское водохранилища, то окажется, что большое разнообразие местообитаний с нарушенным или несформированным растительным покровом на водохранилищах в целом дает и большее разнообразие гибридов – их на верхневолжских водохранилищах 54, при варьировании числа таких таксонов по отдельным водоемам – от 10 до 23. Следовательно, у каждого водохранилища есть свой набор гибридов и очень мало общих. К последним относятся известные со всех водохранилищ *Nymphaea x borealis* E. Camus (*N. alba* L. x *N. candida* J. Presl) и *Salix x rubens* Schrank (*S. alba* L. x *S. fragilis* L.), а также отмеченные на большинстве из них *Nuphar x spenneriana* и *Batrachium x felixii* Soo (*B. circinatum* (Sibth.) Spach x *B. trichophyllum* (Chaix) Bosch).

При этом флора водохранилищ Верхней Волги явно продолжает обогащаться гибридными таксонами, что не в последнюю очередь связано с потоком продвигающихся с юга на север растений-вселенцев, активно осваивающих новые территории. Одним из таких видов является Североамериканский кипрей *Epilobium adenocaulon* Hausskn. В России впервые он был собран в конце XIX века в Псковской губернии, в 50-х годах XX столетия, судя по ставшим появляться сообщениям о его находках, начал стремительно расселяться и проник на восток вплоть до Приморского края. В бассейне Волги этот вид теперь обычен, нередко гибридизирует с местными представителями рода и явно вытесняет некоторые из них.

Такое же стремительное расселение в Европейской России имеет и другой североамериканец – череда олиственная *Bidens frondosa* L., в последние десятилетия ставшая на юге и в средней полосе России видом с высокой жизнеспособностью, обильным плодоношением и высокой гибридогенной активностью. Особенно широко распространенным и обильным по началу был гибрид *B. frondosa* с *B. tripartita* L. (*B. x garumnae* Jeanjean et Debray), нередко, в свою очередь, гибридизирующий с родительскими видами; сей-

час довольно часто стала встречаться *B. frondosa* L. x *B. radiata* Thuill. В результате этих процессов в местах, где поселялась *B. frondosa* очень быстро исчезала *B. tripartita*, которая заместилась *B. x garumnae* и возвратными гибридами *B. frondosa*. В 2010 г. уже не удалось найти первоначального морфологического варианта вселившегося *B. frondosa*, везде господствовали возвратные гибриды этого вида и был обильным гибридом *B. frondosa* x *B. radiata* (Parchenkov, 2010). Все это говорит о высокой жизнеспособности и активном расселении гибридов *B. frondosa*.

Таким образом, следует признать, что гибридная составляющая флоры водоемов и водотоков Верхнего и Среднего Поволжья весьма велика и продолжает увеличиваться за счет освоения обсыхающих мелководий волжских водохранилищ быстро расселяющимися пришлыми видами растений, появление которых на новых территориях провоцирует активизацию гибридизационных процессов. Большое разнообразие гибридов водных макрофитов свидетельствует о нестабильности и сильной нарушенности естественного состояния водных экосистем региона.

Работа поддержана грантами программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» и программы фундаментальных исследований отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России».

**ЗАМЕТКИ О «ТЕОРЕМЕ ФУРСАЕВА»
(К ВОПРОСУ ОБ ЭНДЕМИЗМЕ ФЛОРЫ ПОВОЛЖЬЯ,
ЕГО ОЦЕНКАХ И ПЕРСПЕКТИВАХ ИЗУЧЕНИЯ)**

Лактионов А.П., Вострикова Н.О., Пилипенко В.Н., Мавродиев Е.В.

**NOTES ON "FURSAJEV'S THEOREM" OF ENDEMISM
IN THE VOLGA VALLEY FLORA**

Laktionov A.P., Vostrikova N.O., Pilipenko V.N., Mavrodiev E.V.

Formulated more than 70 years ago, "Fursajew's theorem" states that, the valley of lower Volga River contains a significant number of recognized/unrecognized endemic taxa; the observed level of endemism at least partly connected with rapid speciation within the valley due to the "floodplain factor" or spatial and phenological isolation of valley's plants. This theorem may be relevant to any valley's flora. If theorem is correct, the whole flora and vegetation of lower Volga valley are endangered due to the modern hydroelectric-dam-related regimes of the spring and summer floods.

В 30–40-х годах XX века флору и растительность долины Нижней Волги детально изучал классик советской ботаники – А.Д. Фурсаев. К сожалению, выводы фундаментальных трудов Александра Дмитриевича не оказались вполне востребованными современниками и потомками.

О масштабах флористических и геоботанических исследований, проведенных саратовским натуралистом, можно судить уже по следующим де-

талям: А.Д. Фурсаевым описаны детали композиции многочисленных локальных флор окрестностей Астрахани, Камышина, Маркса, Саратова, Сталинграда, Хвалынска, а также Алексеевки, Бахтемира, Верхнего Балык-лея, Владимировки, Енотаевска, Житного, Замьян, Зеленги, Золотого, Ивановки, Калиновки, Красного Яра, Марфино, Николаевки, Обжоровского промысла, Оля, Сергиевки, Синеньких, Черного Яра (Астраханская, Волгоградская и Саратовская обл.), Дамчикского и Обжоровского участков Астраханского биосферного заповедника (Астраханская обл.). При обследовании Харабалинского и Енотаевского участков Волго-Ахтубинской поймы, а также Астраханского заповедника, А.Д. Фурсаеву помогали студенты-геоботаники Саратовского государственного университета: В.В. Гришанин, З.П. Гутовский, Н.Г. Басов, Е.А. Ионкина, М.П. Кирсанов, В.А. Клотухина, В.И. Князевская, М.В. Крымская, Т.И. Ладушкина, Э.Н. Ледавская, З.М. Мочалова, О.И. Орлова, Е.Ф. Пахмурина, А.А. Пайдиева, В.А. Пригородская, А.А. Смотрина, А.Ф. Урядова, Н.Я. Хвалина, Н. Чулкова, Е.И. Шнейдмюллер и др. В течение сезонов 1935–1937 гг. в окрестностях сел Никольское, Енотаевка, Сасыколи и Харабали (Астраханская обл.) исследовательской группой А.Д. Фурсаева производились сплошные стационарные геоботанические описания Волго-Ахтубинской поймы, имевшие целью составление ботанической карты масштаба 1 : 10000, всего было описано около 250000 га долинных земель.

Неудивительно, что именно Фурсаевым дана первая детальная сводка флоры и растительности собственно долины Нижней Волги, и именно им показано, что во флоре долины имеется ряд уникальных «рас», таксономическая оценка которых может варьировать от формы до вида. В частности, саратовский исследователь отмечает, что своеобразными «расами», морфологически и фенологически резко отличающимися от внепойменных «форм», в долинной флоре представлены виды родов *Alopecurus*, *Althaea*, *Astragalus*, *Bromopsis*, *Carex*, *Corispermum*, *Elytrigia*, *Glyceria*, *Hierochloe*, *Lotus*, *Phalaris*, *Plantago*, *Poa*, *Polygonum*, *Rorippa*, *Salix*, *Senecio*, *Setaria*, *Simphytum*, *Thalictrum*, *Trapa*, *Veronica* и др. При этом, согласно Фурсаеву, в перечисленных группах в пределах долины Нижней Волги происходит процесс быстрого видообразования, увеличивающий число эндемиков. Как следует даже из приведенного списка, активное формообразование наблюдается как среди сухопутных, так и среди водных и прибрежно-водных групп растений (Фурсаев, 1937).

Александр Дмитриевич полагал, что существенным фактором видообразования в поймах крупных рек следует считать фенологическую изоляцию. В частности, им отмечено, что расхождение в сроках наступления фенологических фаз способствует невозможности скрещивания внепойменных форм с пойменными, что, в свою очередь, приводит к видообразованию (Фурсаев, 1940).

Таким образом, фактор «поемности», определяющий возможность поселения того или иного вида в долине реки, есть, по мнению А.Д. Фурсаева, фактор преимущественно селективный, пойменные «формы» тех или иных видов, таким образом, отличаются от исходных не только в экологическом отношении, но и специфичными морфологическими чертами, позволяющими им эффективно противостоять поемности (Фурсаев, 1937, 1940).

Работая в Гербарии Саратовского государственного университета, мы могли наблюдать, как в четкой последовательности, согласно описаниям, приведенным в докторской диссертации и черновых набросках к ней, А.Д. Фурсаевым были разложены по отдельным папкам-«рубашкам» намеченные им к публикации новые таксоны.

В своей статье «К вопросу о видообразовании в условиях пойм рек» (Фурсаев, 1937) и в защищенной в 1942 г. докторской диссертации, А.Д. Фурсаев формулирует ряд изящных тестируемых положений, объясняющих, по его мнению, поразительное флористическое своеобразие волжской долины:

1) разнообразие пойменной флоры во многом является результатом процессов быстрого видообразования, идущего в долине;

2) пространственная и фенологическая изоляция имеют наибольшее значение для долинных процессов видообразования, продолжительный паводок способствовал отбору лишь тех «форм», которые выживают и размножаются в пойме; иными словами, невозможность скрещивания пойменных «форм» с внепойменными естественным образом способствует развитию пойменного эндемизма;

3) именно луговые пойменные ценозы «среднего» уровня максимально богаты уникальными «расами», другими словами, максимальная скорость видообразования наблюдается в пойме в местах со «средней» высотой, т.е. на лугах среднего экологического уровня;

4) в поймах больших рек, например, Волги и Урала, наблюдается большее число эндемичных «рас», чем в поймах малых рек;

5) в условиях гумидного климата разница составов пойменной и внепойменной флор будет минимальной, а в условиях аридного климата, наоборот, максимальной;

6) исходные виды флоры долины реки будут определяться в первую очередь флористическим окружением речной долины;

7) на скорость видообразования большое значение оказывает продолжительность весенне-летнего половодья и высота полых вод над меженивым уровнем.

Согласно А.Д. Фурсаеву (1937, 1940), приспособление к условиям поймы может достигаться разными способами, в частности:

1) путем расселения растений на повышенных местах;

2) за счет вегетации в до-/послепаводковые периоды;

3) в силу способности выживать в условиях длительного затопления.

Наиболее высокий уровень половодья наблюдается в северной части Волго-Ахтубинской поймы, а наиболее длительное затопление долины полыми водами происходит в дельте Волги, где продолжительность залива лугов может достигать трех месяцев. Если А.Д. Фурсаев (1937, 1940) прав, то наиболее интенсивный процесс видообразования должен наблюдаться в северной части Волго-Ахтубинской поймы, в Западном ильменно-бугровом и Приморском районах долины Волги (Фурсаев, 1937, 1940).

По мнению А.Д. Фурсаева (1937, 1940), полиплоидия также может выступать в качестве одного из условий изоляции пойменных популяций. Детальное кариосистематическое исследование современной волжской пойменной флоры, таким образом, оказывается в числе научных приоритетов. Следующим шагом должна стать аппроксимация эволюционных возрастов уникальных долинных генотипов, выявленных Фурсаевым (Фурсаев, 1937, 1940) и другими авторами.

За последние годы из районов Нижнего Поволжья, непосредственно прилегающих к волжской долине, как и из самой долины, был описан ряд предположительно эндемичных видов (*Astragalus baerii* Sytin & Laktionov, *Puccinellia vitalii* Yu. Alexeev & A. Laktionov et N. Tzvelev, *Salix fursaevii* Mavrodiev, *Schoenoplectus halophilus* Papch. et Laktionov, *Tragopogon soltisorum* Mavrodiev и др.). Это обстоятельство оказывается дополнительным доводом в пользу необходимости прочтения и переосмысления работ А.Д. Фурсаева в более широком контексте, включающем анализ и переоценку уровня эндемизма районов Средней и Нижней Волги и Заволжья. Так, самого пристального внимания требуют не только известные таксоны, открытые в регионе Д.Г. Виленским, А.Г. Еленевским, М.М. Ильиным, Г.Ю. Клинковой, М.В. Клоковым, В.И. Кречетовичем, Д.И. Литвиновым, С.А. Никитиным, Е.Г. Победимовой, П.П. Поляковым, А.И. Поярковой, Г.А. Родионенко, А.К. Скворцовым, П.А. Смирновым, Н.Н. Цвелевым, Ю.Д. Цинзерлингом, С.В. Юзепчуком, Д.Е. Янишевским и др. и нередко «автоматически» синонимизируемые с другими названиями, но и целый ряд «старых» видов, традиционно пропускаемых в самых разных таксономических и флористических сводках. В качестве примера приведем далеко не полный список названий, которые требуют оценки не только на предмет номенклатуры, точной географии и морфологии: *Atriplex astracanic* Balb. (= ? *A. astrachanica* Ledeb.), *Carex astracanic* Willd. ex Kunth, *C. beckeri* C. A. Mey. ex Claus, *Centaurea astrachanica* Spreng., *Chenopodium astracanicum* Ledeb., *Cucubalus astrachanensis* S. G. Gmel., *C. wolgensis* Willd., *Dracocephalum inderiense* Less. ex Kar. & Kir., *Euphorbia astrachanicus* C. A. Mey. ex Claus, *Hesperis wolgensis* Kuntze, *Hordeum tanaiticum* R. E. Regel, *Lythrum wagneri* Bunge ex Claus, *Malus astracanic* Hort. ex Dum., *Muretia tanaicensis* Boiss., *Orobanche trotzii* Wagn. ex Claus, *Panicum astracanicum* Hort. ex Steud., *Pyrus astracanic* DC., *Schanginia inderiensis* Bunge, *Stachys astracanic* Bellardi ex Colla.

Далеко не все из перечисленных, традиционно не замечаемых названий, оказываются синонимами/номенклатурными приоритетами ранее известных. Вскрытие биологического смысла, лежащего за видами списка, позволит решить и имеющиеся номенклатурные вопросы.

Сегодня можно говорить о том, что вследствие теоретических просчетов прошлого, в частности, в результате чрезмерного акцента на постулатах, лежащих в основе майровской «биологической концепции вида» (исходно орнитологической), изучение и инвентаризация флоры долины Нижней Волги, как и Нижнего Поволжья в целом, десятилетиями велись в ошибочном ключе. Редкие исключения из этого правила хорошо известны.

Сделанный просчет во многом способствовал тому, что не только мнение научного сообщества, но и общественное мнение, пока плохо подготовлены к восприятию самой мысли об уникальном характере флоры долины Волги. Реальные опасности, проистекающие в наше время из этого обстоятельства, переоценить сложно. Так, мы знаем, что в силу сознательной модификации графика волжских разливов, зависящих теперь от режима работы каскада волжских ГЭС, Волго-Ахтубинская пойма в последние 10–15 лет подвергается хроническому иссушению в летние и осенние месяцы. В итоге уникальная флора, тысячелетиями адаптировавшаяся к режиму переувлажнения, пребывает в совершенно не свойственных ей стрессовых условиях – и этот момент особенно ясен именно в свете трудов А.Д. Фурсаева (1937, 1940). Стрессовая ситуация грозит скорым массовым исчезновением самых «обычных» пойменных видов – в действительности представленных уникальными, биологически своеобразными генотипами/«расами», **устойчивыми именно к длительному затоплению, но во все не к недостатку влаги.** Таким образом, при сохранении современного порядка вещей в обозримом будущем Нижнюю Волгу ждет череда экологических катастроф, последствия которых нетрудно предсказать. Требуется не только немедленное изменение графика волжских разливов, но и срочная организация в долине Нижней Волги серии охраняемых/заповедных территорий, начиная, по крайней мере, с Черного Яра.

Труды А.Д. Фурсаева, касающиеся исследования долины Нижней Волги (Фурсаев, 1937, 1940) и нижневолжских лиманов, идейно связаны с прекрасной саратовской ботанической школой начала – середины прошлого века (С.А. Петров, Б.А. Келлер, но прежде всего Д.Г. Вилленский, Д.Е. Янишевский и Л.И. Казакевич), они являются одними из первых отечественных биосистематических исследователей – их авторитет должен быть признан наряду с авторитетом трудов биосистематиков Вавиловской школы. Работы саратовского классика имеют глубокие научные и гуманитарные коннотации. До сих пор не изданная диссертация Александра Дмитриевича, цитируемая нами по ветхой машинописной рукописи, требует скорейшего издания в виде монографии.

Исследования А.Д. Фурсаева (1937, 1940) показывают, насколько не соответствующим действительности оказывается расхожее ныне представление об упадке советской биологической науки, который якобы случился в конце 30-х – в 40-е годы XX века. Более того, анализ многочисленных позднейших экологических и микроэволюционных исследований топей и речных пойм, выполненных западными авторами, доказывает, что идеи А.Д. Фурсаева значительно опередили свое время. В свете результатов А.Д. Фурсаева, представление о Нижней Волге как об уникальном модельном объекте современных высокотехнологичных популяционных и микроэволюционных исследований выглядит совершенно естественным.

Выражаем признательность Н.Н. Цвелеву и А.П. Сухорукову за полезное обсуждение таксономии ряда критических циклов, благодарим В.А. Болдырева и Е.А. Архипову за помощь в работе с Гербарием Саратовского государственного университета (SARAT).

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОГЕОГРАФИИ СОЛОДОК СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОПРОСОВ ФЛОРОГЕНЕЗА

Беляев А.Ю., Дымшакова О.С., Васфилова Е.С., Кутлунина Н.А.

HOW ENZYME ELECTROPHORESIS DATA MAY HELP TO RECONSTRUCT THE HISTORIES OF FLORAS **Beliaev A.Yu., Dymshakova O.S., Vasfilova E.S., Kutlunina N.A.**

Нами получены предварительные данные о географической структуре генетической изменчивости широкоареальных диплоидных видов рода *Glycyrrhiza* L. – солодки голой (*G. glabra* L.), с. Коржинского (*G. korshinskyi* Grig.) и с. уральской (*G. uralensis* Fisch.) в районах их естественного распространения в Северной Евразии. Им свойственна энтомофилия и перекрестное опыление. В большинстве популяций периодически наблюдается достаточно большой урожай семян, но очень высока доля твердых семян (в среднем до 80 %), поэтому, а возможно, и по другим еще не известным причинам, абсолютно преобладает вегетативное размножение (это длиннокорневищно-стержнекорневые поликарпики).

Наиболее подробные сведения о генетической структуре популяций солодок нами получены для лесостепных и степных районов Южного Урала и прилегающих равнин Приуралья (Беляев, Васфилова, 2008). В некоторых частях данной территории ареалы указанных видов перекрываются (Мусаев, 1976). Поскольку эти виды являются достаточно близкородственными и способны к естественной гибридизации (Зимницкая, 2009), то с этим связано возникновение зон гибридогенеза и широкое распространение явления интрогрессивной гибридизации.

Естественная межвидовая гибридизация у солодки в уральской части ареала была выявлена нами с использованием аллозимного анализа (Беляев, Вержбицкий, 2003; Беляев, Васфилова, 2008), это позволило лучше понять природу генетической (аллозимной) изменчивости солодки.

Как показали наши наблюдения, в природных популяциях солодки новые достаточно развитые особи семенного происхождения появляются крайне редко. Исследованные нами популяции состоят из относительно немногочисленных, более-менее обособленных куртин-клонов, возраст которых может составлять несколько десятков (а возможно, и сотен) лет (Беляев, Васфилова, 2010; Беляев и др., 2010). Гибридные формы (клоны) также длительно могут сохраняться в природных условиях за счет вегетативного размножения. Соответственно, в почве могут накапливаться и гибридные семена.

Таким образом, в ряде лесостепных и степных провинций Северной Евразии у изучаемых нами видов солодки (в том числе и в зонах гибридогенеза) смена семенных поколений происходит очень медленно, и в популяциях может длительно сохраняться генетический материал, появившийся в результате очень давних межпопуляционных и межвидовых взаимодействий, маркируя тем самым флорогенетические связи разных регионов.

Основная задача нашего исследования состояла в оценке аллозимного полиморфизма солодки в природных популяциях Южного Урала и Приуралья. Популяционные выборки растений были взяты в природных местобитаниях солодки в бассейне р. Урал и р. Тобол в границах Уральской горной страны с охватом некоторых равнинных территорий Предуралья и Зауралья. Каждое растение было представлено надземным побегом, который гербаризировался, и отрезком корневища, которое в лабораторных условиях проращивалось, и отрастающие побеги использовались для получения экстрактов белков-ферментов для последующего аллозимного анализа. В двенадцати изученных выборках насчитывалось от 4 до 25 куртин-клонов. Для выявления клонов в разных частях куртин брали повторные пробы корневищ. Для сравнительного анализа использовался также материал (популяционные образцы семян и выращенные из них растения) из некоторых районов Сибири, Казахстана, Средней Азии и Закавказья, расположенных вне зон перекрытия ареалов изучаемых видов. В четырех выборках из этих районов исследовано от 5 до 15 растений.

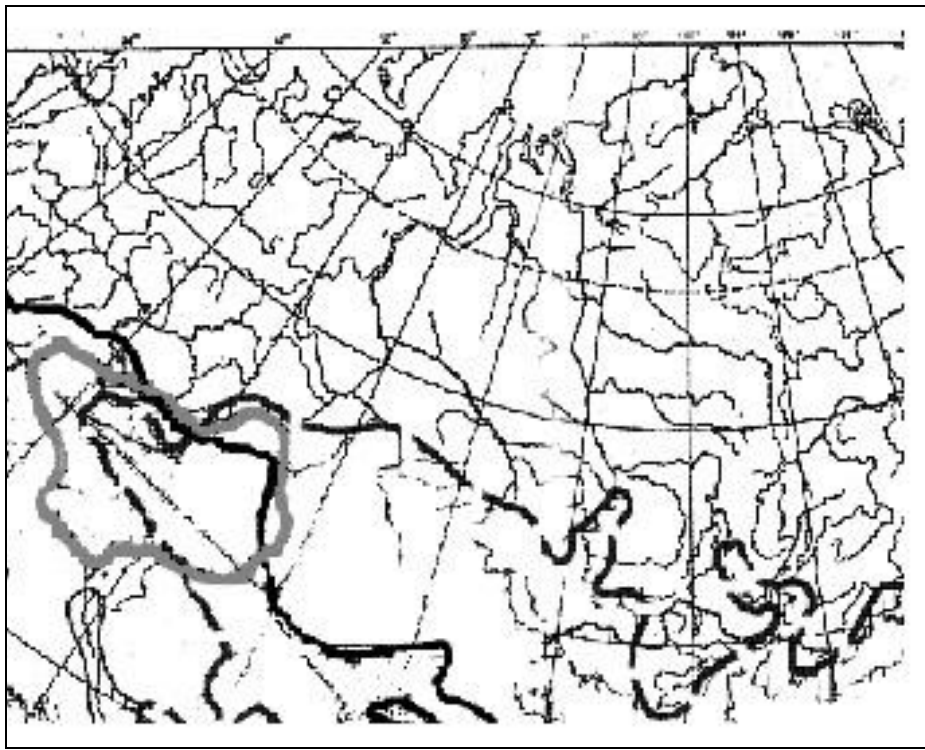
Для получения экстрактов белков-ферментов живые ткани проросших корневищных почек либо зеленых частей молодых растений, полученных из семян в лабораторных условиях, растирали в экстрагирующем буфере. Электрофорез белков-ферментов проводили в полиакриламидном геле по стандартной методике (Семериков, Беляев, 1995). Анализы были проведены с использованием двенадцати ферментных систем, по восьми из них получены удовлетворительные результаты. Полиморфными оказались следующие ферментные системы: 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD) – 2 локуса, глутаматоксалоацетат-трансаминаза (GOT) – 3 локуса, изоцитрат-

дегидрогеназа (IDH) – один локус, фосфоглюкоизомераза (PGI) – 2 локуса, шикиматдегидрогеназа (SkDH) – один полиаллельный локус, формиатдегидрогеназа (FDH) – 2 локуса, эстераза флюоресцентная (F-Est) – один полиаллельный локус, лейцинаминопептидаза (LAP).

Таким образом, всего выявлено 12 интерпретируемых изоферментных локусов, определен их аллельный состав (LAP хотя и полиморфна, но не интерпретирована в терминах аллель-локус). Сходство электрофореграмм по всем этим ферментным системам у исследуемых проб растений (корневищ) оценивалось нами как доказательство принадлежности этих корневищ к одному клону, а наличие различия хотя бы по одному бэнду (полоске на геле) – как доказательство генетических различий между растениями, принадлежности их к разным клонам.

В исследованных выборках наблюдался достаточно высокий уровень аллозимного полиморфизма. Анализ материала из популяций солодки уральской и *G. glabra* из районов, значительно удаленных от зоны контакта ареалов, позволил выявить у данных видов специфичные альтернативные аллели в ферментных системах 6-PGD, GOT, IDH, F-Est. Оказалось, что в ряде популяций в пойме р. Урал и ее малых притоков наблюдается повышенная частота гетерозигот с этими альтернативными аллелями, что является доказательством наличия в этих популяциях межвидовых гибридов. При этом, например, в популяции в пойме р. Урал к западу от Оренбурга преобладает генетический материал солодки голой, а в популяции на р. Донгуз (левый приток) велика доля генетического материала солодки уральской. Был выявлен определенный параллелизм морфологической и аллозимной изменчивости в этих популяциях, проясняющий природу наблюдаемых различий между популяциями. В популяциях солодки уральской и солодки Коржинского вне зон контакта ареалов этих видов с *G. glabra* аллозимный полиморфизм заметно снижался, однако изредка в гетерозиготах встречались альтернативные аллели, что свидетельствует о наличии интрогрессивной гибридизации в этом комплексе видов в уральской части ареала.

При переходе от одних районов к другим происходят и закономерные изменения частот аллелей ряда аллозимных локусов в ферментных системах 6-PGD, GOT, IDH, F-Est и др. С продвижением от долины р. Урал и ее притоков в среднем течении к северо-востоку и востоку через степные и лесостепные районы Урала к лесостепному Зауралью резко возрастает частота аллелей, характерных для *G. korshinskyi* и *G. Uralensis*, и, соответственно, уменьшается (до нескольких процентов) частота аллелей, характерных для *G. glabra*. Но имеются и значительные отклонения от этой закономерности: по долине р. Тобол распространяется генетический материал *G. glabra* вплоть до юга Курганской области.



■ ■ ■ ■ ■
 Солодка уральская, солодка голая, солодка Коржинского

Рис. Карта ареалов исследованных видов рода солодка (*Glycyrrhiza*)

Были исследованы местонахождения солодки в долине реки Тобол на крайнем юге Курганской области в границах Прорывинского комплексного заказника. Здесь солодка образует довольно обширные заросли по берегам стариц и встречается отдельными куртинами по остепненным пойменным лугам с зарослями кустарниковых ив. Солодка в этом районе также встречается с высоким обилием в прибрежной части озера Горькое по солончаковым лугам. В этих сообществах встречены преимущественно типичные особи *G. korshinskyi*, а также формы с промежуточными признаками между и *G. glabra*, т.е. здесь прослеживается наиболее далеко продвинувшаяся к северу зона контакта этих двух видов. С этими наблюдениями согласуются и аллозимные данные. Так, в ферментной системе 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD) в локусе 6-Pgd-B преобладает характерный для с. голой медленный аллель, встречающийся в гомозиготном или гетерозиготном состоянии. В системе глутаматоксалоацетат-трансаминаза (GOT) в локусе Got-B также преобладает аллель, свойственный этому виду. Системы изоцитратдегидрогеназа (IDH) и эстераза (F-Est) тоже демонстрируют высокую частоту встречаемости аллелей *G. glabra*. Предварительные исследования «чистых» образцов с. Коржинского из частей ареала, удаленных от зон контакта с другими видами солодки (крайний юго-восток Башкирии), показали, что данный вид почти не содержит аллелей солодки голой, но весьма близок по аллельному составу солодке уральской. Это расходится с гипотезой Ю.С. Григорьева

(Григорьев, Васильченко, 1948) о гибридном происхождении солодки Коржинского, но в то же время свидетельствует в пользу объединения *G. korshinskyi* в одной секции с *G. uralensis* по В.П. Гранкиной (2008).

Изучены встречаемость и географическое распределение на Южном Урале и в Приуралье редких и специфичных для отдельных видов солодки аллелей аллозимных локусов. Установлено, что в полосе юго-восточных предгорий Урала и в Южном Зауралье, где расположены краевые части ареалов двух близкородственных видов – солодки Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi*) и с. уральской (*G. uralensis*), – в популяциях этих видов с примесью их вероятных гибридов с солодкой голой (*G. glabra*) с невысокой частотой (3–5 %) встречается нуль-аллель в медленном локусе 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6Pgd-B). По своему положению на электрофореграммах (видно у гетерозиготных по данному локусу особей) этот нуль-аллель соответствует быстрому аллелю 1, который характерен для солодки Коржинского и солодки уральской. В популяциях солодки уральской восточнее Южного Зауралья данный нуль-аллель нами не обнаружен. Характерный только для солодки голой медленный аллель 3 в локусе 6Pgd-B, встречающийся с относительно высокой частотой в среднеазиатских популяциях, очень редко встречался в популяциях солодки в Южном Зауралье и в среднем течении реки Урал, что указывает на возможное генетическое взаимодействие уральских и зауральских популяций солодки с распространявшейся из Средней Азии солодкой голой. Аналогичные генетические связи прослеживаются и по системе шикиматдегидрогеназы (SkDH).

В популяциях солодки голой по правобережью реки Дон в районе Цимлянского водохранилища (вне зоны контакта ареалов с близкородственными видами) в системах фосфоглюкоизомеразы (PGI) и глутаматоксалоацетат-трансаминазы (GOT) встретились аллели аллозимных локусов, характерные для солодки Коржинского и солодки уральской.

С применением метода PCR-RFLP изучалась изменчивость хлоропластной ДНК (cpDNA) у 96 растений солодки, относящихся к трем вышеуказанным видам. При этом отбор проб растений за пределами Урала был сделан так, чтобы обеспечить достаточно широкий охват ареалов исследуемого комплекса видов солодки.

С помощью универсальных праймеров (Taberlet et al., 1991; Dumolin-Lapegue et al., 1997) амплифицированы два фрагмента хлоропластной ДНК. Рестрикция проводилась с помощью рестриктаз *TaqI* и *HinfI*. При последующем электрофорезе в полиакриламидном геле продуктов рестрикции в исследуемом комплексе растений выявлены два гаплотипа. У всех образцов солодки голой обнаружен только первый гаплотип, он же абсолютно преобладает в популяционных выборках растений из Южного Урала и Приуралья. Второй гаплотип выявлен у всех образцов солодки уральской из Казахстана и Монголии, и он же изредка встречается в выборках солодки из Южного Зауралья. Это свидетельствует о наличии зоны интрогрессивной гиб-

ридизации между южноуральскими популяциями (состоящими из с. Коржинского и западной расы с. уральской – *G. uralensis* по В.П. Гранкиной (2008)) и популяциями солодки из внутренних степных и пустынных районов Азии, где, по мнению того же автора, распространены популяции других видов солодки, объединяемых ранее в один вид – солодка уральская (Григорьев, Васильченко, 1948). Интересно отметить, что второй гаплотип встретился у пяти из четырнадцати растений в выборке из популяции близ заповедника Аркаим. Этот факт интересен в плане интерпретации флорогенетических процессов на Южном Урале. Весьма вероятно, что долины степных рек в районе Аркаима – это одно из тех мест, где происходил «прорыв» азиатских флористических элементов в степные районы Южного Урала.

Все эти факты указывают на существование в прошлом обмена генетическим материалом между разными видами солодки в широком географическом масштабе. Распределение и встречаемость определенных аллелей аллозимных локусов и хлоропластных генов в зонах гибридогенеза, связанного с генетическим взаимодействием солодок голой, Коржинского и уральской, и сопряженность этих характеристик с определенными физико-географическими структурами позволит изучить генетические потоки между популяциями и выявить некоторые особенности становления флористического разнообразия на исследуемых территориях.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 10-04-00989а, 10-04-96012-р_урал_а, 11-04-10091).

ПРОБЛЕМА КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *POLYGONUM L. S.STR.*

Юрцева О.В.

CRYPTIC SPECIES IN THE CIRCUMSCRIPTION OF *POLYGONUM L. S.STR.* (POLYGONACEAE)

Yurtseva O.V.

Cryptic species complex is a group of morphologically similar species which are reproductively isolated from each other. Molecular differences between species can serve the evidence of long-term isolation and serve the base to consider them cryptic species. The examples of concordance or mismatching of the results of morphological and molecular analyses are considered using *Polygonum L. s.str.* species. More detail morphological research, involvement of the phylogeography approach and extension of the specimen number can clear up situation in the most of cases. The real cryptic species are sympatric, have no morphological differences and are reproductively isolated.

Под криптическими видами, или видами-двойниками (*sibling-species*), понимают виды, не имеющие заметных морфологических отличий, но изолированные репродуктивно или обнаружившие какие-либо другие особенности, кроме морфологических, – поведенческие, экологические, цитогенетические, молекулярно-генетические (Шнеер, Коцеруба, 2010). Для видов, образовавшихся недавно, применяют название *sibling-species* (Шнеер, Коцеруба, 2010), хотя есть масса видов-двойников древнего происхождения. Если для криптических видов все же находят морфологические различия, то они переходят в разряд «псевдокриптических». Проблема критических видов состоит в том, что нет единого мнения в вопросе о том, следует ли придавать им статус таксономических видов, или в связи со сложностями идентификации их стоит объединять в составе одного таксономического вида или видового комплекса.

Криптические виды широко известны у животных, особенно морских и беспозвоночных, поскольку при поиске партнера они часто ориентируются не на морфологические особенности, а на биохимические и звуковые сигналы. Среди растений криптические виды обнаружены у мохообразных и папоротников, у покрытосеменных растений они редки и с большей вероятностью могут быть обнаружены у ветроопыляемых и самоопыляющихся видов, не требующих распознавания насекомыми.

Криптические виды часто репродуктивно изолированы вследствие различий в числе хромосом, наличия хромосомных перестроек и накопления мелких генетических изменений. Цитотипы с разным уровнем ploидности, создающим ограничения при скрещивании, соответствуют биологическим видам. Рассматривая возможности разграничения цитотипов с разным уровнем ploидности, А.К. Скворцов (1971) указывал, что не ploидность определяет вид, а вид сам регулирует свою ploидность. Он считал, что при отсутствии морфологических различий между ди- и тетраploидами им нельзя придавать статус разных видов. К тому же цитотипы одного вида способны к ограниченному генному обмену через нередуцированные гаметы, и чем выше уровень ploидности, тем легче осуществляется этот обмен.

С появлением биохимических и молекулярно-генетических методов исследования практически во всех группах живых организмов были обнаружены расы, почти не отличающиеся по морфологии, но имеющие различия по структуре отдельных участков ДНК. Крупные индели или многочисленные замены отдельных нуклеотидов в структуре определенных участков хлоропластной и ядерной ДНК – причина тому, что образцы сходного морфологического облика оказывались в разных субкладах молекулярно-филогенетического дерева. Репродуктивные отношения их обычно не изучены. По мнению А.К. Скворцова (1971), не следует придавать различиям в структуре отдельных участков ДНК определяющую роль при решении таксономических вопросов, поскольку молекулярный подход не может заменить собой систематику. «Объекты систематики – организмы или на-

дорганизмальные образования, а геномика изучает молекулярные структуры, т.е. часть организма. Осмысление различий и сходства этих структур в плане их значимости для основной задачи систематики – выяснения степени генетического родства между разными группами организмов – дело систематики, а геносистематика – частный раздел систематики, имеющий дело с определенными структурами и методами их сопоставления».

Противоречия в результатах морфологического и молекулярного анализа, вскрывшиеся с развитием молекулярных методов исследования во многих группах, требуют осмысления. Теоретически возможны следующие варианты.

1. Виды отличаются по морфологии, кроме того, обнаружены различия в структуре изученного участка (участков) ДНК. Это служит дополнительным основанием для признания таксономической самостоятельности этих видов. Расы, отличающиеся по составу тех или иных соединений, аллозимов или структуре каких-либо участков ДНК, могут не утратить при этом способности к скрещиванию.

2. Морфологических отличий и отличий в структуре исследованных участков ДНК не обнаружено. Последнее служит дополнительным основанием в пользу объединения образцов в составе единого таксономического вида, однако отсутствие полиморфизма по отдельному маркеру ДНК не гарантирует отсутствия полиморфизма по другим маркерам ДНК, еще не изученным. Для вынесения таксономического решения требуется дополнительное изучение изменчивости, хромосомных чисел, экологии рас, репродуктивных отношений, оценка генетических расстояний между расами, сопоставленная с таковой для хороших видов и для внутривидовых таксонов. Как отмечал А.К. Скворцов (1971), для решения вопроса об объединении или разделении рас картину внутривидового многообразия необходимо рассматривать как некую структуру в целом, пересекая границы популяций и изучая амплитуду и рисунок изменчивости признаков в их полном объеме на протяжении всего ареала вида. Только составив себе достаточное представление о структуре вида в целом, мы можем судить и о правильности установления самих границ и объема вида, и о возможности различения в нем подвидов или иных «несовершенных таксонов». Для выявления изменчивости на молекулярном уровне необходимо филогеографическое исследование с использованием самых разных молекулярных маркеров (Абрамсон, 2007, 2009; Семерикова, 2008; Шанцер, 2010).

Кроме того, сходство в морфологии и строении отдельных участков ДНК может наблюдаться у гибридов и их родителей. Примером служит группа морфологически близких видов из подсекции *Patula* (*P. patulum* M.Bieb. *P. bellardii* All., *P. novoascanicum* Klok., *P. oxanum* Kom., *P. inflexum* Kom., *P. tiflisiense* Kom.), имеющих мелкие отличия в размерах и окраске листьев, цветков и плодов (Комаров, 1936; Цвелев, 1979). Широкая изменчивость диагностических признаков не позволяет прочесть сколько-

нибудь определенные границы между *P. bellardi*, *P. patulum* и *P. novoascanicum* (Юрцева, Крамина, 2004). Тем не менее для *P. patulum*, *P. bellardi* и других характерно $2n = 20$, в то время как у *P. novoascanicum* $2n = 40, 60$ (Юрцева, 2002; Юрцева, Крамина, 2007), что, на первый взгляд, формально позволяет считать их криптическими видами. Анализ структуры фрагмента ITS 1–2-ядерной рибосомной ДНК показал практически полное единообразие строения этого участка у представителей секций *Patula*, вследствие чего на молекулярно-филогенетическом дереве они попали в единую субкладу (Юрцева и др., 2010). Однако при этом у части образцов *P. novoascanicum* фрагмент ITS 1–2 оказался идентичен таковому у *P. aviculare*, а у другой части образцов – идентичен таковому у *P. patulum*, что говорит о гибридном происхождении *P. novoascanicum* с участием представителей секций *Patula* и *Polygonum*. Общие размеры, ширина листьев, размеры цветков и плодов аллополиплоида *P. novoascanicum* уступают диплоидам *P. patulum* и *P. bellardi*. Таким образом, секция *Patula* объединяет диплоидные родительские виды и их аллополиплоидные гибриды. Анализ морфологических признаков и RAPD и ISSR-маркеров показал, что *P. patulum* широко гибридизирует с *P. aviculare* и *P. arenastrum* (Юрцева, Крамина, 2007; Юрцева и др., 2007). Некоторые их гибриды известны под собственными видовыми названиями, например, *P. samarense* (Войлокова и др., 2009), *P. bordzilowskii* Klok., *P. rurvagum* Jord., *P. neglectum* Besser и др. (Юрцева, Крамина, 2007). Они несут признаки листьев, раструбов, околоцветников, поверхности плодов то одного, то другого, то обоих родителей. Наиболее отличающиеся формы получили статус видов. Несмотря на политопное образование одних и тех же форм по всему ареалу совместного произрастания родителей, их самостоятельное и независимое от родителей воспроизведение дает основание объединить их в виды аллополиплоидного происхождения. Другие формы, менее дифференцированные, хотя также возникающие повсеместно, идентифицируются нами как гибриды.

3. Морфологические отличия между видами есть, но различий в структуре изученного участка ДНК не обнаружено. Возможно, дивергенция затронула другие участки ДНК, еще не исследованные. Например, близкие виды *P. calcatum* и *P. aviculare* хорошо отличаются строением цветка, числом тычинок и хромосом (Юрцева, 2002), имеют видоспецифичные RAPD-маркеры, но оба имеют сходные варианты в структуре участка ITS 1–2 (Юрцева и др., 2010). Отсутствие различий или единичные замены на участках ДНК у морфологически разных видов могут говорить о низкой скорости замен на данном участке, о недавней дифференциации, а также о геномном обмене между ними через бэккроссинг их аллополиплоида *P. arenastrum* с родителями, в основном в сторону полиплоидного *P. aviculare*.

4. Морфологических отличий нет, однако обнаружены различия в структуре изученного участка(ов) ДНК. Эта ситуация имеет непосредственное отношение к проблеме криптических видов и требует более внимательного

морфологического исследования образцов, оказавшихся в разных субкладах дерева. Молекулярно-генетические различия стимулируют также к поиску кариологических, биохимических, экологических различий, свидетельствующих о длительной фактической репродуктивной изоляции.

Примером служит группа среднеазиатских видов рода *Polygonum* с широкими эллиптическими или обратно-яйцевидными листьями из серии *Cognata* Kom. На молекулярно-филогенетическом дереве, построенном на основе анализа нуклеотидного полиморфизма участка ядерной рибосомной ДНК ITS 1–2, представители этой группы попали в две обособленные и достаточно удаленные субклады (Юрцева и др., 2010). *Polygonum alpestre* С.А. Меу. из Передней Азии и *P. fibrilliferum* Kom. из Средней Азии попали в одну кладу, в то время как *P. cognatum* Meisn., *P. serpyllaceum* Jaub. et Spach и *P. myrtillifolium* из Средней Азии – в другую. Впоследствии были выявлены различия в строении околоцветников, плодов и раструбов этих видов. *Polygonum cognatum*, *P. serpyllaceum* и *P. myrtillifolium* обнаружили более тесное родство и представляют, по-видимому, высотные экотипы *P. cognatum* Meisn. Если морфологических отличий у образцов, обнаруживших различия в структуре отдельных фрагментов ДНК, найти не удастся, то следует принять во внимание характер распространения этих образцов. В случае симпатрии, т.е. обитания в пределах одного участка ареала, можно говорить о настоящих видах-двойниках и проверять гипотезы об ограниченности генного обмена между ними на данной территории. При наличии молекулярных особенностей у географически разобщенных образцов возникает вопрос об их таксономическом выделении, который требует взвешенного подхода. Признание их видового статуса невозможно, прежде чем будет охвачен исследованиями весь ареал и выявлено все многообразие гаплотипов в его пределах. При использовании молекулярных маркеров применим подход, рекомендованный А.К. Скворцовым при исследовании морфологической изменчивости (Скворцов, 1971), задача сводится к приложению методов филогеографии – выявлению всех возможных гаплотипов и установлению связей между гаплотипами. Картина распределения гаплотипов позволит судить о наличии и длительности их изоляции или, наоборот, о генном обмене, обнаружить экологические и исторические факторы, сыгравшие роль в изоляции гаплотипов, сделать выводы о числе и взаимоотношениях таксонов (Avise et al., 1987; Templeton, 1998).

Иногда различия в структуре фрагмента ДНК у мелких видов из одного региона оказываются меньшими, чем между образцами тех же или близких видов из других регионов, и в молекулярно-филогенетическом дереве наблюдается группировка таксонов по регионам. Это возможно при длительной изоляции регионов и недавней локальной расовой дифференциации в их пределах, при интенсивном генном обмене в пределах региона. Примером служит группа мелких видов родства *P. aviculare*, описанных В.Н. Ворошиловым с территории Приморья и Дальнего Востока (Ворошилов, 1967;

Цвелев, 1989) – *P. fusco-ochreatum*, *P. liaotungense*, *P. rigidum*. Несмотря на незначительные и трудноуловимые отличия от *P. aviculare*, образцы этих видов попали в состав особой клады, в то время как образцы *P. aviculare*, *P. calcatum*, *P. arenastrum* с территории Европейской России попали в иную кладу (Юрцева, 2010). В итоге близкие таксоны группируются по региональному признаку, и либо локальная дифференциация на мелкие виды прошла значительно позднее времени расселения их общего предка, либо в пределах региона происходит интенсивный обмен генами. Таксономическое решение для таких ситуаций требует более тщательного исследования локальных ситуаций на предмет гибридизации и изучения многообразия гаплотипов по всему ареалу и применения методов филогеографии.

Таким образом, в случае несоответствия результатов применения морфологических и молекулярно-генетических методов решение вопроса о таксономическом статусе требует более подробного исследования изменчивости как на морфологическом, так и на молекулярном уровне, стимулирует к более глубокому и всестороннему исследованию с изучением уровней плоидности, репродуктивных отношений, экологии, проверке гипотезы о гибридизации видов.

Настоящие криптические виды – это таксоны с одной территории, не имеющие морфологических отличий и не способные к скрещиванию, как правило, в силу структурных изменений хромосом. Со временем их длительная изоляция может привести к становлению четких морфологических различий и дифференциации ниш в природе.

АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРИЗНАКОВ КРУПНЫХ ГРУПП РОДА *DYSPHANIA* (КЛАДА *CHENOPODIACEAE/AMARANTHACEAE*) В СВЯЗИ С ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИЕЙ

Сухоруков А.П.

THE REPRODUCTIVE ORGAN MORPHOLOGY OF *DYSPHANIA* R.BR. (*CHENOPODIACEAE*) IN THE CONTEXT OF GEOGRAPHIC ISOLATION

Sukhorukov A.P.

New reproductive traits provided for the genus *Dysphania* in its recent circumscription (ca. 40 worldwide distributed species). Three major groups are recognized according to perianth and fruit characters: (1) Eurasian and African taxa + *D. graveolens* (probably Central America). The distinctive features of the group are: fruits 0,7–1 mm in diameter as the only type of diaspores (perianth persistent on the plant), presence of small papillae on the pericarp that can be additional character for the diagnostics of the species; (2) South and Central American members. Perianth fused at least in lower part, enclosing the fruit of 0,8–1,2 mm in diameter; pericarp surface with scattered glandular hairs with large terminal cell. *Roubieva* is very close to this group and differs in hardened and balustriform perianth; (3) Australian taxa have perianth with diverse outgrowths, seeds of diverse shape, tiny fruits (0,3–0,6 mm) and

almost straight (not curved) seed embryo that are uncommon for the entire subfamily *Chenopodioideae*.

Род *Dysphania* описан более 200 лет назад (Brown, 1810). Долгое время он считался приуроченным исключительно к Австралийскому континенту и относился к семейству *Caryophyllaceae*. До конца XX века систематическое положение рода и его объем вызывали много споров (Pax, 1889; Pax, 1928; Aellen, 1930; Eckardt, 1967a, b, 1978; Weber, 1985), однако в дальнейшем эмбриологические исследования показали несомненную близость рода к семейству *Chenopodiaceae*, и в частности к роду *Chenopodium* (Eckardt, 1967a, b, 1968). Результаты молекулярно-филогенетических исследований (Kadereit et al., 2003, 2010; Fuentes et al., 2011) показали, что *Dysphania* вместе с некоторыми иными родами (*Teloxys*, *Suckleya*, *Cycloloma*) образует собственную кладу, имеющую трибальный ранг (*Dysphanieae* Pax). За последние годы объем рода претерпел существенные изменения, пополнившись новыми видами, в основном за счет перевода в его состав таксонов из рода *Chenopodium* (Verloove, Lambinon, 2006; Shepherd, Wilson, 2008; Mosyakin, Clemants, 2008). В настоящее время род *Dysphania* насчитывает не менее 40 представителей, распространенных в тропических и субтропических районах Австралии, Америки, Евразии и Африки. Многие виды имеют небольшие ареалы или, напротив, являются обременительными сорняками в Старом и Новом Свете (Wilson, 1984; Simón, 1996). Этот род характеризуется следующими известными признаками: характер опушения растений (на его разных частях всегда присутствуют железистые волоски, железки или простые многоклеточные волоски); зубчатые или лопастные, реже – рассеченные листья. В традиционном делении рода на отдельные секции используются и мелкие признаки, однако в данной работе такая классификация, основанная только на нескольких морфологических параметрах, не используется.

Собственные карпологические исследования показали, что перикарпий плодов этого рода тонкий, 1–2-слойный, толщиной 5–10 (15) мкм, плотно прилегает к семенной кожуре. Семенная кожурка также тонкая, до 15 (20) мкм, клетки тесты (наружного слоя, возникающего из наружного интегумента семязачатка) не содержат в своих оболочках отложений дубильных веществ в форме «сталактитов». По репродуктивным признакам род *Dysphania* может быть разделен на три большие группы.

(2) Южно- и Центральноамериканские таксоны. Околоцветник состоит из (4) 5 срастающихся в нижней половине или даже на большем протяжении листочков, плотно прикрывает плод и, таким образом, является антокарпием (Сухоруков, 2010). Тычинок 5. Преобразование репродуктивных диаспор («плод, заключенный в околоцветник → плод») нехарактерно. Плоды более крупные (0,8–1,2 мм), шаровидные или эллипсоидные, имеют на поверхности перикарпия многоклеточные железистые волоски с крупной конечной клеткой

(*D. ambrosioides*, *D. anthelmintica*, *D. chilensis*, *D. multifida* (\equiv *Roubieva multifida*), *D. bonariensis* (\equiv *Roubieva bonariensis*)). Такой тип индумента (рис. 6), несмотря на ранние данные (Mahabale, Solanky, 1954), не отмечен на поверхности перикарпия у представителей *Chenopodium* s. str. (Sukhorukov, unpubl.). Семена с горизонтальным или (реже) вертикальным изогнутым зародышем. Имеются сведения о наличии в пределах одного и того же растения семян с зародышем обоих типов (Clemants, Mosyakin, 2003). Отличия *D. multifida* и *D. bonariense* от остальных американских видов сводятся, по существу, к необычному для всех *Chenopodioideae* веретеновидному и одревесневающему околоцветнику из спаянных доверху листочков.

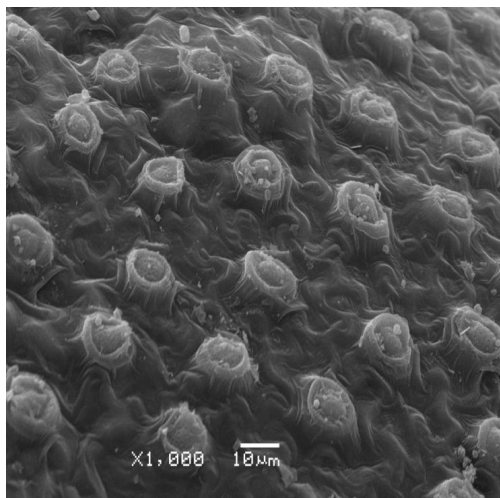


Рис. 1. Папиллы на поверхности перикарпия *D. botrys*. 1000 х. Происхождение материала: Молдавия, Дубоссары, VIII.1947, В.Н. Андреев 91 (MW)

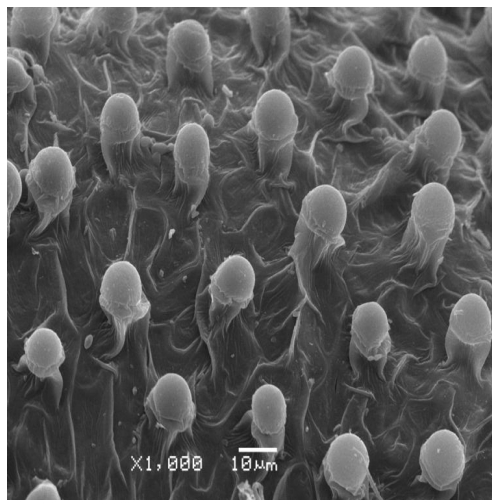


Рис. 2. Папиллы на поверхности перикарпия *D. nepalensis*. 1000 х. Происхождение материала: Nepal, Jumla vill., X. 2010, A. Sukhorukov s.n. (MW)

(3) Австралийские таксоны. Эта группа видов представляется гетерогенной и требует дальнейшего изучения. Околоцветник из 1–4 листочков, обычно срастающихся в основании и имеющих на спинной части разнообразные выросты. Тычинок по сравнению с первыми двумя группами также меньше (1–2). Плоды очень мелкие, диаметром 0,3–0,6 мм. Такие мелкие плоды, видимо, более не встречаются ни у одного представителя подсемейства *Chenopodioideae*. Перикарпий или ровный, без выростов, или с мельчайшими коническими папиллами. Семена по форме очень разнообразные, шаровидные, продолговатые с бороздой, с килем или без него (Wilson, 1984), как правило, с вертикально-ориентированным и почти прямым зародышем (Рах, 1928; Eckardt, 1967a). Такая ориентация зародыша нехарактерна для подсемейства *Chenopodioideae* в целом.

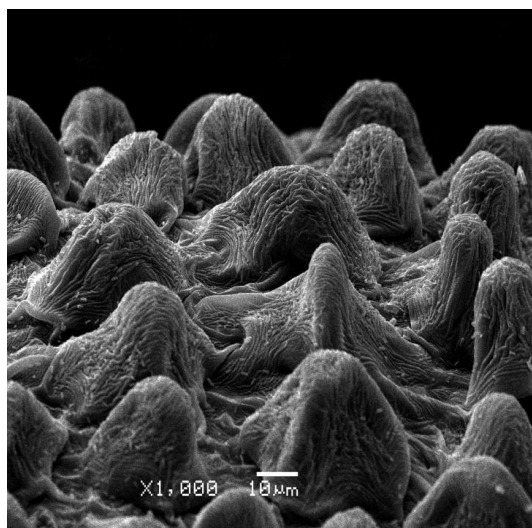


Рис. 3. Папиллы на поверхности перикарпия *D. procera*. 1000 х. Происхождение материала: (SE Africa), Nyasaland. 1891, J. Buchanan 845 (LE)

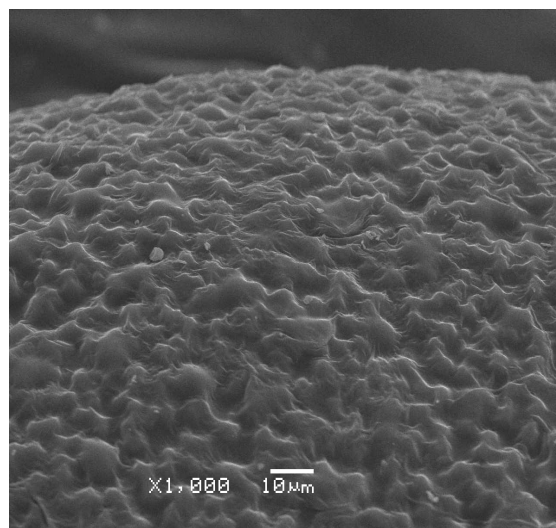


Рис. 4. Папиллы на поверхности перикарпия *D. pseudomultiflora*. 1000 х. Происхождение материала: South Africa, (Eastern Cape), Кап, Uitenhage, (без даты), leg. Zeyher 103/4 (W-18377)

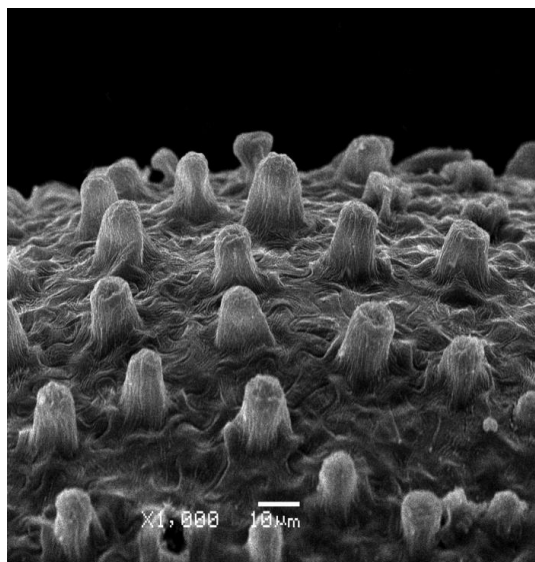


Рис. 5. Папиллы на поверхности перикарпия *D. schraderiana*. 1000 х. Происхождение материала: Москва, Воробьевы горы, Ботанический сад, IX.2008, Ю.Е. Алексеев *s.n.* (MW)

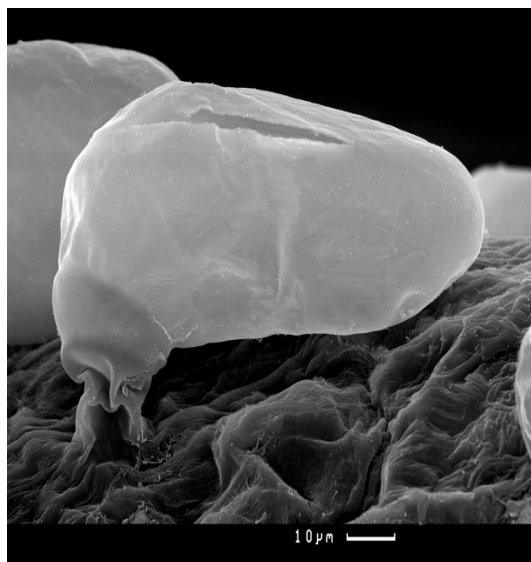


Рис. 6. Железистые волоски на поверхности перикарпия *D. multifida*. 1000 х. Происхождение материала: USA, California, San Francisco county, XI.1932, L.S. Rose 32678 (MW)

Из проведенного исследования ясно, что род *Dysphania* демонстрирует значительную гетерогенность и хорологическую зависимость ряда репродуктивных признаков. Эти данные должны быть учтены при разработке будущей молекулярной филогении рода.

Благодарю М.А. Кушунину за полезное обсуждение материалов настоящей работы. Работа выполнена при содействии гранта РФФИ (№ 11-04-00123-а).

ТРАДИЦИОННАЯ ФЛОРИСТИКА, КАРИОЛОГИЯ, ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

ГЕНЕЗИС ВЕТЛЯНИКОВ (*SALIX ALBA* L.) И ОЛЬШАНИКОВ (*ALNUS GLUTINOSA* (L.) GRAETH., *ALNUS INCANA* (L.) MOENCH.) РОССИИ
Харитонцев Б.С.

ON THE ORIGIN OF WILLOW (*SALIX ALBA* L.) AND ALDER (*ALNUS GLUTINOSA* (L.) GRAETH., *A. INCANA* (L.) MOENCH.) DOMINATED
PLANT COMMUNITIES OF RUSSIA
Kharitontsev B.S.

The process of *Alnus incana* (L.) Moench., *Alnus glutinosa* (L.) Graeth. and *Salix alba* L. forests origin is being examined in this work. The period from tertiary time. It is pointed out. That origin process depends on territory peculiarities of Asian and European parts of Russia. On the basis of comparative analysis there is a scheme of *Alnus incana*, *Alnus glutinosa* and *Salix alba* forests development.

Генезис ветляников и ольшаников отличается рядом сходных черт. Во-первых, ценозообразователи формаций (*Salix alba* L., *Alnus glutinosa* (L.) Graeth., *Alnus incana* (L.) Moench.) предпочитают переувлажненные места произрастания. Особенности увлажнения мест произрастания субъектов во многом определили набор травянистых спутников, многие из которых – гигрофиты. Во-вторых, у ольхи черной и серой, а также ивы белой, – однотипное проявление наследия прошлых адаптивных признаков. Это листопадные породы с листвой, опадающей осенью зеленой. Листопадность – явление, характерное для территорий с циклическим климатом. Климатическая цикличность может быть температурной (жаркое лето – холодная зима) или воздушно-влажной (влажное лето – сухая зима). Если в первом варианте адаптационная реакция лиственных деревьев проявляется через каротиноидную листопадность, то во втором случае – через опадение зеленых листьев. Второй вариант характерен для субтропических и тропических экосистем. Несоответствие второго варианта листопадности современным климатическим характеристикам экотопов произрастания ивы белой и видов ольхи свидетельствуют и о гетерохронности, и о гетеротопности генезиса ивняков и ольшаников к их состоянию в современных экотопах России.

Любая формация на территории России гетерохронна своему современному состоянию по причине исторической длительности процесса генезиса.

Гетеротопность генезиса (возникновение ветляников и ольшаников за пределами России) выявляется при ареалогическом анализе как ценозообразователей, так и их травянистых спутников. Сравним ареалы *Salix alba* L. и *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.

Ива белая – Европа, Западная Сибирь, Малая Азия, Иран, Средняя Азия, Казахстан, Северная Африка (Флора Сибири, 1982).

Ольха черная – Кавказ, Западная Сибирь, Атлантическая, Средняя и Восточная Европа, Малая Азия, Северная Африка (Флора Восточной Европы, 2004). Для двух видов характерна евразиятско-североафриканская дизъюнкция ареалов. Средиземное море является остаточным бассейном западного сектора моря Тетис. Совпадение средиземноморской дизъюнкции в ареалах ивы белой и ольхи черной свидетельствует о сходстве начальных этапов генезиса ветляников и черноольшаников, протекающих в пределах западного сектора моря Тетис. Для выяснения детальных аспектов генезиса данных формаций определяющее значение имеет анализ ареалов их спутников (кустарников, лиан, трав). Например, в Сибири в ветляниках бассейнов рек Иртыша, Оби и их притоков зарегистрировано 200 видов сосудистых растений, в том числе 6 видов деревьев, 24 вида кустарников, 2 полукустарника и 168 видов трав (Зеленая книга Сибири, 1996). Распространены ветляники и в европейской части России (Растительность европейской части СССР, 1980). Черноольшаники также встречаются в России по обе стороны от Уральского хребта. Но, в отличие от ветляников, в европейской части они распространены шире. В азиатской части России, наоборот, шире представлены ветляники, черноольшаники приурочены только к поймам рек, текущих с Урала в пределах Тюменской и Курганской областей. Набор травянистых спутников и ветляников, и черноольшаников подчинен принципам зональности (Растительность европейской части СССР, 1980). Анализ травянистых спутников черноольховых и ветловых лесов при сходных чертах выявил и региональные особенности. Например, вблизи южных границ Западной Сибири в пределах Казахского мелкосопочника выявлены реликтовые черноольшаники, подробный анализ которых проведен П.Л. Горчаковым (1987). Нами в окрестностях г. Тобольска описан ветляник разнотравный. Среди его видов отмечены: 1) растения, встречающиеся не только в Евразии, но и в Северной Америке – *Lapsana communis* L., *Geranium sibiricum* L., *Barbarea orthoceras* Ledeb.; 2) виды, основной ареал которых тяготеет к Средиземноморью – *Elymus caninus* (L.) L., *Stachys palustris* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv. и др.; 3) среднеазиатско-европейские виды – *Myosoton aquaticum* (L.) Moench и др.; 4) эндемичные виды – *Myosotis* sp., *Galium* sp., *Cerastium* sp.; 5) виды, ареал которых простирается от Европы до Дальнего Востока – *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Adoxa moschatelliana* L. и др. Анализ травянистых спутников ветляников Западной Сибири, в том числе и охарактеризованного выше из окрестностей Тобольска, позволил разделить их по происхождению на три группы: 1) виды-мигранты, пришедшие в Западную Сибирь вместе с *Salix alba* L.; 2) исконно пойменные виды, в эконисше которых формировались ветляники; 3) виды, рецентно сместившиеся из других формаций. Из мигрантов определенный интерес вызывают *Lythrum sali-*

caria L., *Galium physocarpum* Ledeb., *Stachys sylvestris* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Festuca gigantea* (L.) Villar.

Первые два вида имеют в Сибири дизъюнктивный ареал с разрывом в Средней Сибири (*Galium physocarpum* Ledeb.) или же в Средней и Восточной Сибири (*Lythrum salicaria* L.). Природа ареальных дизъюнкций данных видов может быть по времени аналогичной третичным реликтам (*Stachys sylvestris* L., *Astragalus glycyphyllos* L., *Festuca gigantea* (L.) Villar. или же плейстоценовой. Особенности экологии этих видов (экотонные пойменные места), а также совпадение дизъюнкций с местом формирования холодного плейстоценового комплекса видов И.М. Крашенинникова подтверждают плейстоценовое время возникновения подобных дизъюнкций. Сравнивая западное крыло ареалов подмаренника вздутоплодного и дербенника иволлистого с ареалом ивы белой, можно отметить их совпадение только в паре ивы – дербенник (евразиатско-североафриканская дизъюнкция). Иной характер дизъюнкций характерен для третичных реликтов (*Stachys sylvestris* L. и др.). Исходя из этого, можно предположить, что ива белая с травянистыми спутниками неоднократно проникала в Западную Сибирь в третичное время, плейстоцене и голоцене. С голоценом связано проникновение в ветляники ряда травянистых спутников, находящихся в настоящее время в ветляниках в состоянии эндемикогенеза (*Thalictrum* sp., *Myosotis* sp. и др.).

Взаимодействия ветляников и черноольшаников. Произрастание дидоминантных ветляниково-черноольшаников вблизи побережий моря Тетис подтверждается наличием группы общих видов тропического генезиса (*Impatiens* sp., *Urtica* sp. и др.), в настоящее время в бореальной области представляющие олиготипные семейства, чуждые ее флоры. В результате усыхания моря Тетис и аридизации палеоклимата в эоцене произошло перемещение дидоминантных ветляниково-черноольшаниковых экосистем на север вначале в Малую Азию, а затем на Кавказ и в Седиземноморье. Начальная малоазиатская стадия отмечена обогащением дидоминантных экосистем субтропическими евразиатскими видами: *Solanum* sp., *Matteuchia shrutriopteris* и др. В то же время произрастание в ветляниках среднеазиатских (европейско-) видов свидетельствует о разделении дидоминантных ветляниково-черноольшаниковых экосистем на два потока: более аридизированный малоазиатско-среднеазиатский ветляниковый и малоазиатско-кавказский дидоминантный. В это время происходит их насыщение переднеазиатско-кавказскими видами (*Geranium* и др.).

На территорию равнинной европейской части России ветляниково-черноольховые сообщества попадают во время существования здесь полтавской флоры, представленной в современных лесах ее отдельными дериватами.

Следующий этап в генезисе растительности – тургайские леса. Наследие тургайской флоры – *Humulus lupulus* L. и ряд крупнотравных видов.

Большинство евроазиатско-американских травянистых спутников ветляников и черноольшаников – представители тургайских лесов.

В плиоцене зональным типом растительности становится черневая тайга, в которой тургайская флора представлена уже в состоянии реликтовой. С черневотаежных сообществ в ветляники и черноольшаники проникли виды крупнотравья, например, *Calamagrostis langsdorfii* (Link.) Trin.

Рассматривая вопросы генезиса ветляников и черноольшаников, нельзя упустить вопрос о генезисе сероольшаников. И прежде всего по той причине, что сероольшаники с момента своего становления участвовали в рецентных обменах с ветляниками и черноольшаниками.

Виды ольхи в европейской и западносибирской части России образуют викариантный генезисный ряд: *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn = *Alnus incana* (L.) Moench = *Alnus fruticosa* Rupr. На востоке такой же экогенезисный ряд составляют *Alnus sp.* = *Alnus mandshurica* (Callier) Hand.-Mazz = *Alnus kamtschatica* (Regel) Kom. Экогенезисные викариантные ряды отражают североголарктический ход экологических событий Северной Голарктики в интервале третичное время – плейстоцен, в первую очередь бореализацию экосистем от тургайских до плейстоценово-перигляциальных.

Начиная с олигоцена происходит формирование сероольшаников и их рецентно-обменные взаимоотношения с ветляниками и черноольшаниками. Мы предполагаем, что оформление сероольшаников произошло в Европе севернее 60° с.ш. В настоящее время именно на этой территории произрастает наибольшее число видов секции *Proskumostemon* Czer., куда относится *Alnus incana* (L.) Moench (Флора Восточной Европы, 2004). Сероольшаники – производное тургайской флоры. По мнению О.Д. Никифоровой, на этой территории на границе эоцена – олигоцена при очередном похолодании сформировался флорогенетический центр (мезогигрофитный), давший начало видам пребореальной флоры (Никифорова, 2000). *Alnus incana* (L.) Moench является видом такой пребореальной флоры. На генезис сероольшаников определяющее влияние оказали рецентные обмены, с одной стороны, с черневой тайгой, а с другой – с пранеморальными лесами. Определяющим этапом развития ольшаников и ветляников является плейстоценовый. Плейстоценовые события в лесах, травянистых и болотных формациях подчинялись циклу М. Гричук – Г. Крылова. М. Гричук показала, что чередование оледенений и межледниковий каждой ледниковой эпохи определялось сменой четырех климатических стадий: криогигротической (КГ), криоксеротической (ККс), термогигротической (ТГ), термоксеротической (ТКс) (Гричук, 1961). Г. Крылов, анализируя экологические поля лесов Западной Сибири, выявил существование четырех типов таких полей (Крылов, 1950). Оказалось, что экологические параметры выявленных типов леса полностью совпали с климатическими характеристиками четырех стадий ледниковой эпохи (Харитонцев, 2009). Такое совпадение оказалось существенным, т.к. в каждую климатическую стадию ледниковой эпохи происходило формирование соответствующего экологического поля и

развитие в его пределах адаптационного класса формации. Черноольшаники и сероольшаники – викариантные; сообщества и их взаимоотношения в цикле М. Гричук – Г. Крылова отличались тем, что в термостадии в данной паре доминировала ольха черная, а в криостадии – ольха серая. Вся территория, находящаяся под влиянием ледника, подразделялась на четыре зоны: контактгляциальную, перигляциальную, дистансгляциальную и плювиальную (Харитонцев, 2009). Формирование растительности синхронно циклу М. Гричук – Г. Крылова происходило в перигляциальной зоне. На дистансгляциальном пространстве процесс генезиса растительности регулировался циклом И.М. Крашенинникова, согласно которому сценарий плейстоцена подчинялся чередованием аридных (засоление) и гумидных (осолодение) стадий (Крашенинников, 1951). Этим циклом регулировались в плейстоцене взаимоотношения ветляников и черноольшаников.

Рассмотрим генезис отдельных спутников ветляниково-ольховых лесов (виды *Myosotis*, *Viola*, *Carex*, *Polypodiopsida* и др.). О.Д. Никифорова, характеризуя происхождение бореальных секций рода *Myosotis*, показала путь возникновения секции *Myosotis*, куда относятся *Myosotis lithuanica* (Schmalh.) Besser ex Dobrocz., *Myosotis scorpioides* L. и другие виды (Никифорова, 2000). Большинство из них связано с переувлажнением, в первую очередь, черноольшовыми лесами. О.Д. Никифорова показала, что формирование секции *Myosotis* с «черноольшовыми» видами происходило на севере Европы (в Скандии) при переходе от эоцена к олигоцену. Интересно отметить, что с черноольшаниками связаны *Viola palustris* L., *Viola uliginosa* L. – длиннокорневищные виды с североевропейским (*Viola palustris* L.) и атлантикоевропейским (*Viola uliginosa* L.) ареалами. Ареал «черноольшовый» видов незабудок и фиалок свидетельствует о распространении лесов из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. на границе эоцена – олигоцена из южноевропейского региона на север и запад Европы. Из осок в ольшаниках встречается рыхлокурсавая *Carex elongata* L., а также ряд кочкарных видов осок. Как отмечено выше, *Carex acuta* L. и кочкарные осоки – виды древнего (доолигоценового) комплекса, в эконише которых происходило формирование ветляниковых и черноольшовых лесов на евразийских равнинах России.

Carex elongata L. – кавказско-европейско-западносибирский вид. По происхождению все бореальные виды осок на Кавказе – плейстоценовые мигранты с севера. Осока удлиненная чаще встречается в сероольшаниках. На Кавказ она попадает вместе с ольхой серой в плейстоцене. В черноольшовых топях на западе России отмечена *Carex paniculata* L., которая произрастает в Скандинавии, Средней и Атлантической Европе, Средиземноморье (Флора европейской части СССР, 1976). Ареал данного вида показывает западное крыло перемещения черноольшаников с Южной Европы и Кавказа через Среднюю и Атлантическую Европу до Скандинавии.

Папоротники ольшаников и ветляников. По экологическим характеристикам из характеризуемых ольшаников и ветляников оптимальными для

папоротников выступают черноольшаники. Из папоротников тропическими являются осмунда королевская (элемент ивово-ольховых топей побережья моря Тетис), субтропическими – страусник (евразийский субтропический элемент малоазиатско-средиземноморского этапа становления ветляниково-черноольховых топей). Все остальные папоротники данных сообществ – выходцы тургайских лесов.

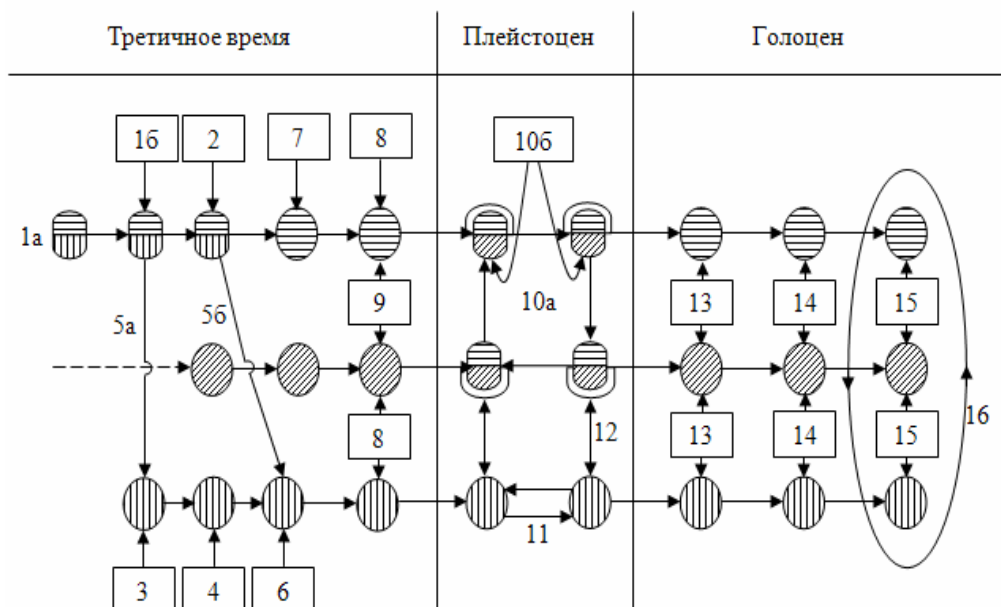


Рис. Формирование черноольшаников (▨), сероольшаников (▧) и ветляников (▩) России: 1а – виды ольхово-ивовых топей побережья моря Тетис; 1б – малоазиатско-средиземноморские субтропические виды; 2 – кавказско-средиземноморские виды; 3 – средиземноморско-среднеазиатские виды; 4 – аборигенные (европейско-западносибирские) виды; 5а – первичное отделение ветляников (средиземноморское); 5б – вторичное отделение ветляников (южнорусское); 6 – виды арктотретичных лесов второй волны; 7 – виды полтавской флоры; 8 – виды тургайской флоры; 9 – среднеевропейско-атлантические виды; 10 – крупнотравье черневой тайги; 10а – ольшаники в цикле М. Гричук – Г. Крылова; 10б – проникновение бореальных осок; 11 – ветляники в цикле И.М. Крашенинникова; 12 – ветляниково-ольховые леса в цикле М. Гричук – Г. Крылова; 13 – процесс бореализации; 14 – процесс неморализации; 15 – эндемикогенез; 16 – кустарники ветляниково-ольховых лесов

Голоценовый отрезок формирования ветляниково-ольховых сообществ характеризовался процессами их бореализации (проникновение видов *Ryrolaceae*), неморализации (проникновение *Anemone nemorosa* L.) и эндемикогенеза. В черноольшаниках окрестностей г. Тюмени нами собрана *Ptar-mica septentrionalis* (Serg.) Klokov & Krytzka – растение, произрастающее на востоке европейской части России и в Зауралье. Вид с признаками эндемика, подтверждающий протекание эндемикогенеза в современных условиях черноольшаников. В ольховых и ветловых лесах России произрастают также виды кустарников.

Swida alba (L.) Opiz, *Swida sanguinea* (L.) Opiz – дериваты арктотретичных лесов их второй волны расщепления (Попов, 1947). *Frangula alnus* Miller, *Rhamnus cathartica* L. – наследие субтропической стадии состояния характеризуемых сообществ (малоазиатско-средиземноморской). В целом генезис ветлово-черноольховых лесов включал следующие этапы (рис.).

Третичное время: 1) перемещение ивово-ольхового камплекса от побережий западного сектора моря Тетис на север; 2) первичное и вторичное отделение ветляников; 3) формирование сероольшаников на севере Европы; 4) насыщение ольшаников и ветляников видами полтавской тургайской, черневотаежной флоры.

Плейстоцен: 1) формирование комплексов черноольшаники – сероольшаники, черноольшаники – ветляники по циклу М. Гричук – Г. Крылова; 2) генезис ветляников синхронно циклу И.М. Крашенинникова; 3) насыщение ивово-ольховых лесов бореальными осоками.

Голоцен: 1) бореализация комплексов; 2) неморализация комплексов; 3) эндемикогенез.

АНАЛИЗ КАРИОТИПОВ *ASTRAGALUS LONGIPETALUS* CHATER И *A. VARIUS* S. G. GMEL. S. I. С БЭРОВСКИХ БУГРОВ

Козак М.Ф., Скворцова И.А., Волобоева О.В., Щепетова Е.В.

THE KARYOTYPES OF *ASTRAGALUS LONGIPETALUS* CHATER. AND *A. VARIUS* S. G. GMEL. (FABACEAE) FROM THE BEAR'S KNOLLS (ASTRAKHAN REGION, RUSSIAN SOUTH EAST)

Kozak M.F., Skvortsova I.A., Voloboyeva O.V., Stshepetova E.V.

Lower Volga Valleys's *Astragalus longipetalus* Chater. (*A. longiflorus* Pall.) confirmed as a diploid ($2n = 16$), In contrast, *A. varius* S. G. Gmel. (*A. virgatus* Pall.) from the same area found as a tetraploid ($2n = 32$). The nature of high-chromosome plants of *A. varius* s. l. requires more investigation.

На основании изучения кавказских и болгарских популяций оба исследованных вида (*Astragalus longipetalus* Chater. = *A. longiflorus* Pall. и *A. varius* S. G. Gmel. = *A. virgatus* Pall.) ранее были охарактеризованы как диплоиды ($2n = 16$) (Магулаев, 1989; Pavlova, Kozhuharov, 1993), при этом хромосомные числа нижеволжских растений названных астрагалов не были предметом специального изучения.

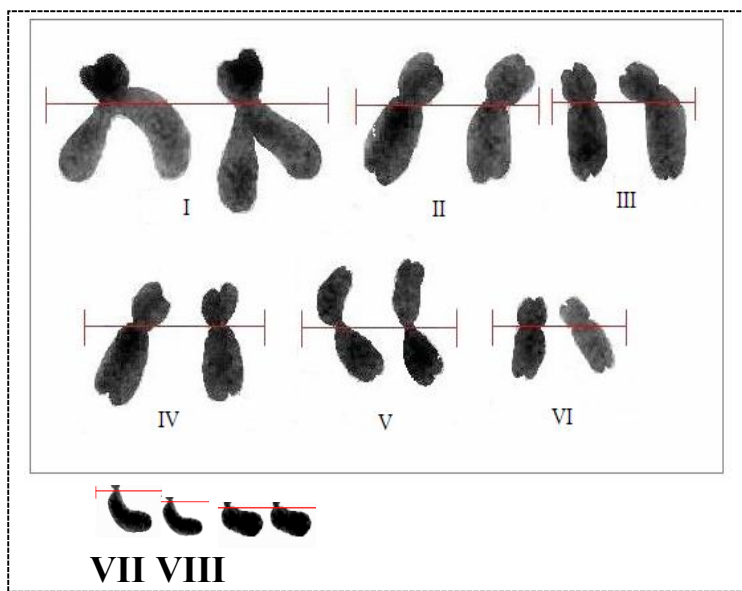
Материал и методика. Исследованы природные популяции *Astragalus varius*, произрастающие на южных склонах бэровских бугров Приволжского района Астраханской области (окрестности села Три протока, вдоль ерика Баткачный), а также популяции *A. longipetalus* с бугров в окрестностях ерика Солянка (Астраханская область, Трусовский район).

Для цитологического анализа плоды собирались в конце мая – начале июня 2008–2010 гг.

Семена, прошедшие период покоя, проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, обильно смачиваемой дистиллированной водой, в термостате при температуре 25,5 °С, в темноте и в зимнее время года.

Зародышевые корешки длиной 0,7–1,0 см фиксировали ацетоалкоголем (1 : 3) в период с 12 до 13 часов дня по стандартной методике (Пухальский и др., 2007). Цитологическое изучение кариотипа проводилось в клетках апикальной меристемы корешков на метафазных пластинках на временных препаратах с использованием предобработки колхицином для укорочения хромосом и выявления центромерной зоны. После фиксации осуществлялась проводка материала в 80%-спирте. Корешки окрашивали ацетокармином по методике В.А. Пухальского и др. (2007).

Анализ препаратов проводился при помощи микроскопа МИКМЕД-2 при увеличении 10 × 40 и 10 × 90. Фотографии с микропрепаратов получены с помощью цифровой фотокамеры Mercury Cyber Pix E-560 M. Автоматическое кариотипирование хромосом проводилось с помощью компьютерной системы ВидеоТесТ-Карио 3.1 (с программным обеспечением на базе Windows XP).



$$K(2n) = 2x(1L_s + 3M_s + 1M_m + 1S_s + 2S_a) = 16$$

Рис. 1. Идиограмма и формула кариотипа *Astragalus longipetalus*

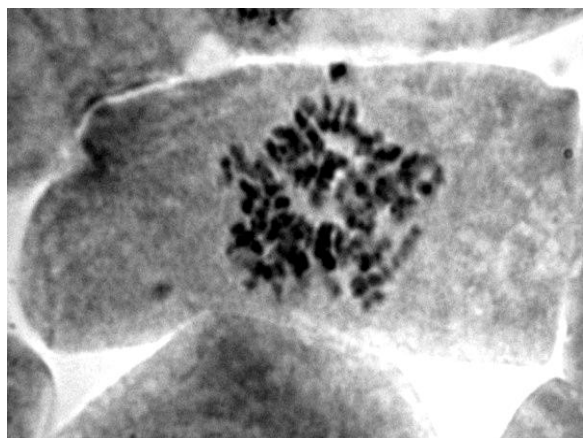
Анализировалось не менее 10 метафазных пластинок. Последние зарисовывались и фотографировались, на их основе строились идиограммы и определялись хромосомные числа.

Описание хромосом проводилось в соответствии с терминологией Н.Д. Агаповой и В.Г. Грифа (1981). По размерам хромосомы делили на 3 группы: L – Большие (длинные); M – Средние; S – Малые (короткие).

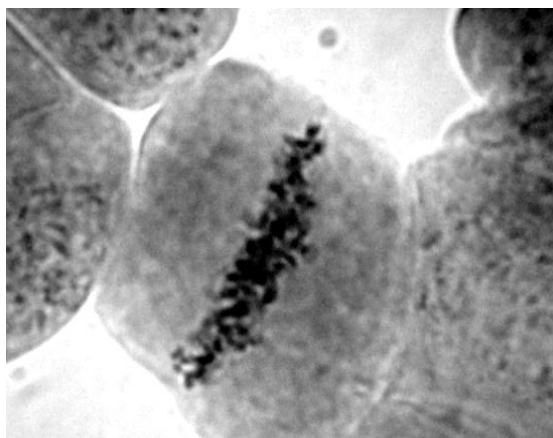
Морфологическая характеристика хромосом основана на положении центромеры (Иванов, 2007).

Результаты и обсуждение. Кариотип *A. longipetalus* представлен метацентрическими, субметацентрическими и акроцентрическими хромосомами (рис. 1).

- I пара хромосом – длинные, субметацентрические хромосомы (центромерный индекс 0,20–0,24);
- II пара хромосом – средние, субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой (центромерный индекс 0,40);
- III пара хромосом – средние субметацентрические с субмедианной центромерой (центромерный индекс 0,30);
- IV пара хромосом – средние субметацентрические с субмедианной центромерой (центромерный индекс 0,30);
- V пара хромосом – средние метацентрические хромосомы с медианной центромерой (центромерный индекс 0,48–0,49);
- VI пара хромосом – короткие субметацентрические с субмедианной центромерой (центромерный индекс 0,24);
- VII пара хромосом – короткие акроцентрические хромосомы (центромерный индекс 0,13–0,33)
- VIII пара – короткие акроцентрические хромосомы (центромерный индекс 0,13–0,33).



1)



2)

Рис. 2. Митоз у предположительно высокохромосомных особей *Astragalus varius*:
1 – вид метафазы с полюса; 2 – вид метафазы с экватора (10 × 90)

Кариотип *Astragalus varius* представлен метацентрическими, субметацентрическими и акроцентрическими хромосомами в следующем их соотношении:

- I, II, III пары хромосом – длинные, субметацентрические с субмедианной центромерой;

- IV–IX пары хромосом – средние, субметацентрические с субмедианной центромерой;
- X пара хромосом – средние, акроцентрические с субтерминальной центромерой;
- XI, XII пары хромосом – средние, метацентрические с медианной центромерой;
- XIII, XIV пары хромосом – короткие, субметацентрические с субмедианной центромерой;
- XV пара хромосом – короткие, метацентрические с медианной центромерой;
- XVI пара хромосом – короткие, акроцентрические с субтерминальной центромерой.

Формула кариотипа *A. varius*:

$$K(2n) = 2x(3L_s + 6M_s + 1M_a + 2M_m + 2S_s + 1S_m + 1S_a) = 32.$$

Из 323 ранее изученных видов астрагалов 150 имеет в основном наборе 16 хромосом, а 21 вид – 32 хромосомы, полиплоиды с большим числом хромосом отмечались в роде значительно реже (табл.). Эти данные принципиально совпадают со статистиками, приводимыми А.Ю. Магулаевым (1989) и А.К. Сытиным (2009).

Таблица

Числа хромосом видов *Astragalus* L. (по: Хромосомные числа ... , 1969)

$2n$	16	20	2	24	26	28	32	44	48	64	82	160	Всего изучено видов
Число видов	150	2	66	40	12	6	21	1	9	11	1	1	323

Популяции *Astragalus longipetalus* с бэровских бугров представлены диплоидными растениями, что совпадает с данными других исследователей (напр., Магулаев, 1989).

Напротив, *Astragalus varius* представлен в Нижнем Поволжье тетраплоидной расой. Более того, результаты нашего исследования ряда образцов этого вида заставляют предполагать, что число хромосом в их основном наборе может быть больше, чем 32 (рис. 2).

Уникальная кариология астраханских образцов *Astragalus varius* s. l. указывает на комплексный характер последнего вида, являясь доводом в пользу правомерности недавнего выделения из него ряда таксонов (*A. astrachanicus*

Sytin & Laktionov; *A. varius* S.G.Gmel. subsp. *eupatoricus* Sytin). Природа по- волжских полиплоидных рас *A. varius* s. l. требует дальнейшего исследования.

МАТЕРИАЛЫ К ПОЗНАНИЮ ФЛОРЫ ВОДОЕМОВ ДОЛИНЫ РЕКИ ВОСТОЧНЫЙ МАНЫЧ И НИЗОВЬЕВ РЕКИ КУМЫ

Степанова Н.Ю.

ON THE AQUATIC FLORA OF THE KUMA AND MANYCH RIVER BASINS (SOUTHERN RUSSIA)

Stepanova N.Yu.

Флора водоемов Восточного Маныча и низовьев Кумы требует дополнительного изучения (Бакташева, 2000; Гринталь, 1983; Хабарова, 2006).

Исследование водных растений долины р. Восточный Маныч и низовьев р. Кумы велось летом и осенью 2010 г. и частично летом 2011 г. Маршрутным методом обследованы крупные водоемы, относящиеся к гидрографическим сетям рек Восточный Маныч и Кумы в ее низовьях р. Рагули, Голубь, Чограй, Восточный Маныч, Светлый Ерик, Кума, каналы Черноземельский, Чограйский, Кумо-Манычский, Чограйское водохранилище, Состинские, Дадынские озера и несколько небольших озер и каналов вдоль старого русла р. Восточный Маныч и р. Кумы.

Сбор гербарного материала осуществлялся в прибрежной зоне водоема, на более глубоких участках – с лодки.

В большинстве изученных водоемов проводились замеры уровня общей минерализации воды кондуктометрическим методом (Зори и др., 2000) с помощью портативного электронного кондуктометра.

Ниже изложены предварительные результаты этих исследований и приведен список водных растений, традиционно относимых к гидрофитам и гелофитам (Папченков и др., 2003), прибрежно-водные растения – гигрофиты из обзора исключены.

Гербарные образцы, собранные во время экспедиций, хранятся в Гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

Изученная водная флора включает 32 вида сосудистых растений, относящиеся к 16 семействам и 19 родам (Бакташева, 2000; Гринталь, 1983; Иванов, 2001; Флора..., 2006; Хабарова, 2006; оригинальные данные).

Список видов водных растений, зарегистрированных на изучаемой территории, и их распространение в водоемах указаны в таблице.

Уточним распространение некоторых видов.

Salvinia natans. Впервые обнаружена в Чограйском канале и на Чограйском водохранилище. Ранее на территории Калмыкии отмечалась только для окр. с. Джалыково Каспийского р-на (Бакташева, 2000), а в Ставропольском крае – в среднем течении реки Кумы (Иванов, 2001).

Lemna trisulca. Обнаружена в долине Восточного Маныча, где встречается на протяжении всего Чограйского водохранилища, а также в Чограйском и Черноземельском каналах и в р. Светлый Ерик. Ранее вид указывался для юга Нижнего Поволжья (Волго-Ахтубинская пойма) (Флора..., 2006), для Манычских озер и для долины р. Западный Маныч (Бакташева, 2002).

Potamogeton pusillus. Новость для флоры Калмыкии. В регионе встречается практически во всех слабосоленоватых водоемах с небольшим течением. Не показан для р. Рагули, Голубь и Чограй.

Schoenoplectus litoralis. Вид был известен из единственной точки на Черноземельском канале и указывался для Состинских озер (Гринталь, 1983). В действительности распространен значительно шире: от озер вдоль р. Кумы у пос. Андратинский на востоке и до р. Западный Маныч на западе. Нередко образует сплошные заросли вдоль мелководий различных водоемов, в том числе и в водоемах, минерализация которых может достигать 6,8 г/л.

Распределение видов по водоемам крайне неравномерно (табл.). Наиболее богатыми во флористическом отношении оказались Чограйское водохранилище, р. Восточный Маныч, Кума, Светлый Ерик, каналы Чограйский, Черноземельский (19–25 видов). Меньше всего видов было отмечено в р. Рагули, Голубь и озерах Киркита (из группы Состинских) и в Додынских (всего 1–6 видов).

Таблица

**Список видов флоры водоемов р. Восточный Маныч
и низовьев р. Кумы**

Название вида	Р. Рагули	Р. Голубь	Устье р. Чограй	Чограйское водхр.	Р. Восточный Маныч	Черноземельский канал	Чограйский канал	Р. Светлый Ерик	Кумо-Манычский канал	Левокумская ветвь Кумо-Манычского канала	Р. Кума (низовья)	Оз. Киркита (из гр. Состинских озер)	Дадынские озера	Озера вдоль Восточного Маныча	Озера вдоль р. Кумы
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.						+	+								
<i>Typha angustifolia</i> L. s. l.						+	+			+				+	
<i>T. australis</i> Schumacher et Thonn.						+	+						+		
<i>Typha laxmannii</i> Lepech.										+					
<i>Potamogeton crispus</i> L.						+	+								

<i>P. pectinatus</i> L.							+	+					+	+	
<i>P. perfoliatus</i> L.							+	+							
<i>P. pusillus</i> L.														+	
<i>Ruppia maritima</i> L.								+					+	+	
<i>Zannichellia pal-</i> <i>ustris</i> L.														+	
<i>Z. pedunculata</i> Rchb.								+					+	+	+
<i>Najas major</i> All.							+	+					+		+
<i>Alisma gramineum</i> Lej.															+
<i>Butomus umbella-</i> <i>tus</i> L.								+							
<i>Phragmites aus-</i> <i>tralis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.							+	+		+	+		+	+	+
<i>Bolboschoenus</i> <i>maritimus</i> (L.) Palla							+	+		+	+				+
<i>B. planiculmis</i> (F. Schmidt) T.V. Egorova															
<i>Schoenoplectus</i> <i>hippolyti</i> (V.I. Krecz.) V.I. Krecz. ex Grossh.								+			+				
<i>S. lacustris</i> (L.) Palla							+	+							+
<i>S. litoralis</i> (Schrad.) Palla							+	+							
<i>Cyperus glomera-</i> <i>tus</i> L.										+					
<i>C. serotinus</i> Rottb.											+				
<i>Eleocharis klingei</i> (Meinsh.) B. Fedtsch.								+			+				
<i>Lemna minor</i> L.							+	+							
<i>L. trisulca</i> L.							+	+							
<i>Ceratophyllum</i> <i>demersum</i> L.							+	+							+
<i>C. submersum</i> L.							+	+							+

<i>Myriophyllum spicatum</i> L.						+	+			+		+	+	+	
<i>M. verticillatum</i> L.						+	+								
<i>Utricularia vulgaris</i> L.							+								
<i>Batrachium rionii</i> (Lagger) Nyman						+	+								
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.						+	+		+	+				+	
Всего	1	1	10	21	23	19	25	9	5	11	17	5	6	14	10

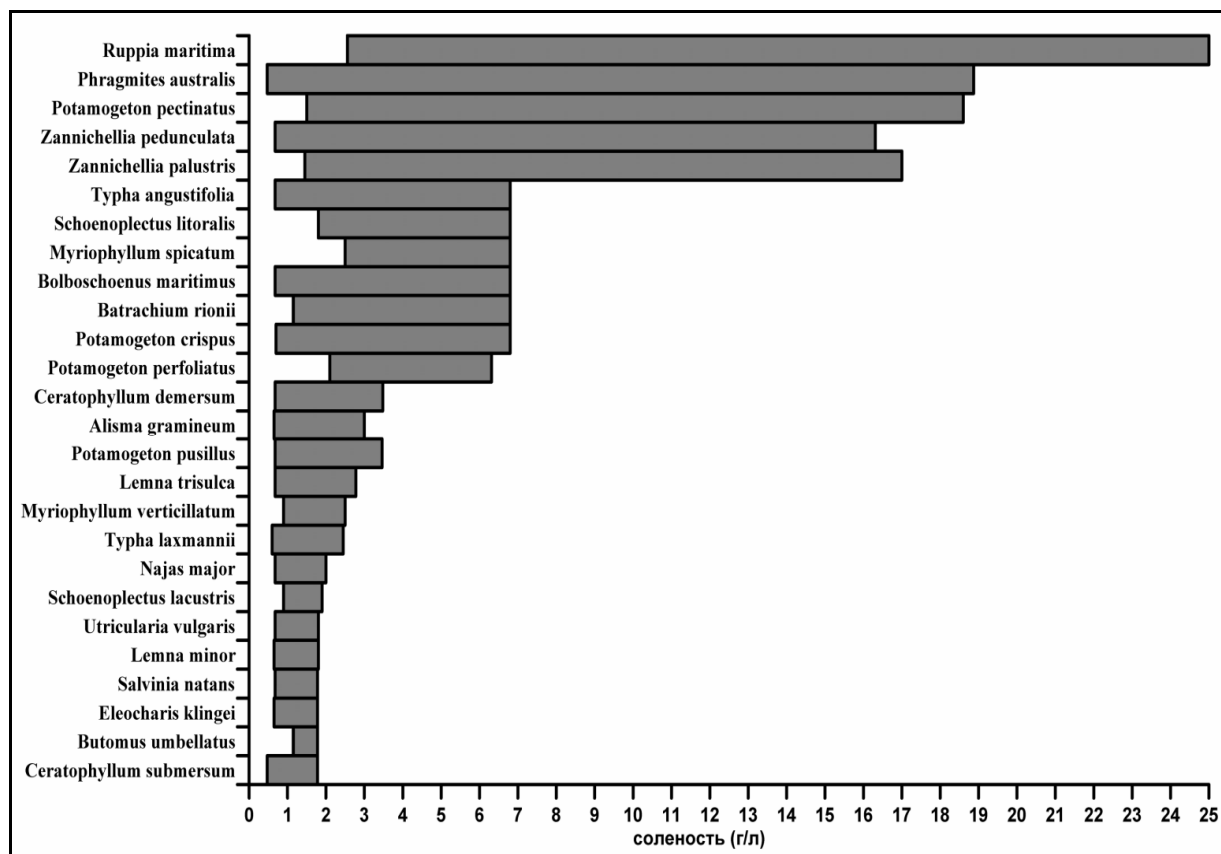


Рис. Диапазоны солевых выносливости

Мы подтверждаем обратную зависимость богатства флоры водоема от уровня его солености (Свириденко, 2000; Зарубина, Дурникин, 2005). Таким образом, из всех экологических факторов, определяющих видовое разнообразие конкретного водоема в условиях аридного климата, наиболее значимым, на наш взгляд, является уровень минерализации воды.

Впрочем, необходимо отметить, что галотолерантность многих видов высших водных растений не до конца изучена, а классификации экологических групп водных галофитов по отношению к солености среды (Свириденко, 2000; Зарубина, Дурникин, 2005; Николаенко, 2009) требуют доработки.

Приведем диапазоны солевых выносливости видов изученной флоры (рис.).

Анализ гистограммы (рис.) показывает, что по отношению к фактору солевыхосливости все исследованные виды можно разделить на четыре группы-комплекса.

1. Комплекс характерен для водоемов, опреснение которых происходит за счет поступления терской и кумской слабоминерализованной воды, т.е. для тех, которые входят в систему каналов р. Кумы и Восточный Маныч. Это Чограйское водохранилище (восточная часть), Черноземельский, Чограйский, Кумо-Манычский каналы, р. Светлый Ерик, Восточный Маныч и Кума.

2. Виды **слабосоленоватого комплекса**, способные расти в водоемах с минерализацией воды от 3 (4) до 7 г/л, всего девять: *Batrachium rionii*, *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus gerardii*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. perfoliatus*, *Schoenoplectus litoralis*, *Typha australis*, *T. angustifolia*. Произрастают в озерах вдоль р. Кумы, в западной части Чограйского водохранилища и в устье р. Чограй.

3. К **средне-солончатому комплексу** относятся четыре вида, выдерживающие соленость воды от 7 (12) до 19 г/л. Это *Phragmites australis*, *Potamogeton pectinatus*, *Zannichellia palustris* и *Z. pedunculata*. Комплекс характерен для группы Дадынских озер и для некоторых озер вдоль сухого русла р. Восточный Маныч.

4. **Соляноводный комплекс** составляет единственный вид – *Ruppia maritima*, – выдерживающий соленость воды более 25 г/л (р. Рагули, Голубь и небольшие озера вдоль старого русла р. Восточный Маныч).

Наша классификация сходна с классификацией, разработанной для флоры водоемов Северного Казахстана (Свириденко, 2000), но отличается от нее иной оценкой диапазонов солевыхосливости отдельных видов.

КАРИОТИП ЛОФАНТА АНИСОВОГО (*LOPHANTHUS ANISATUS* BENTH., *LAMIACEAE*)

Козак М.Ф., Нургалиева Р.Т., Щепетова Е.В.

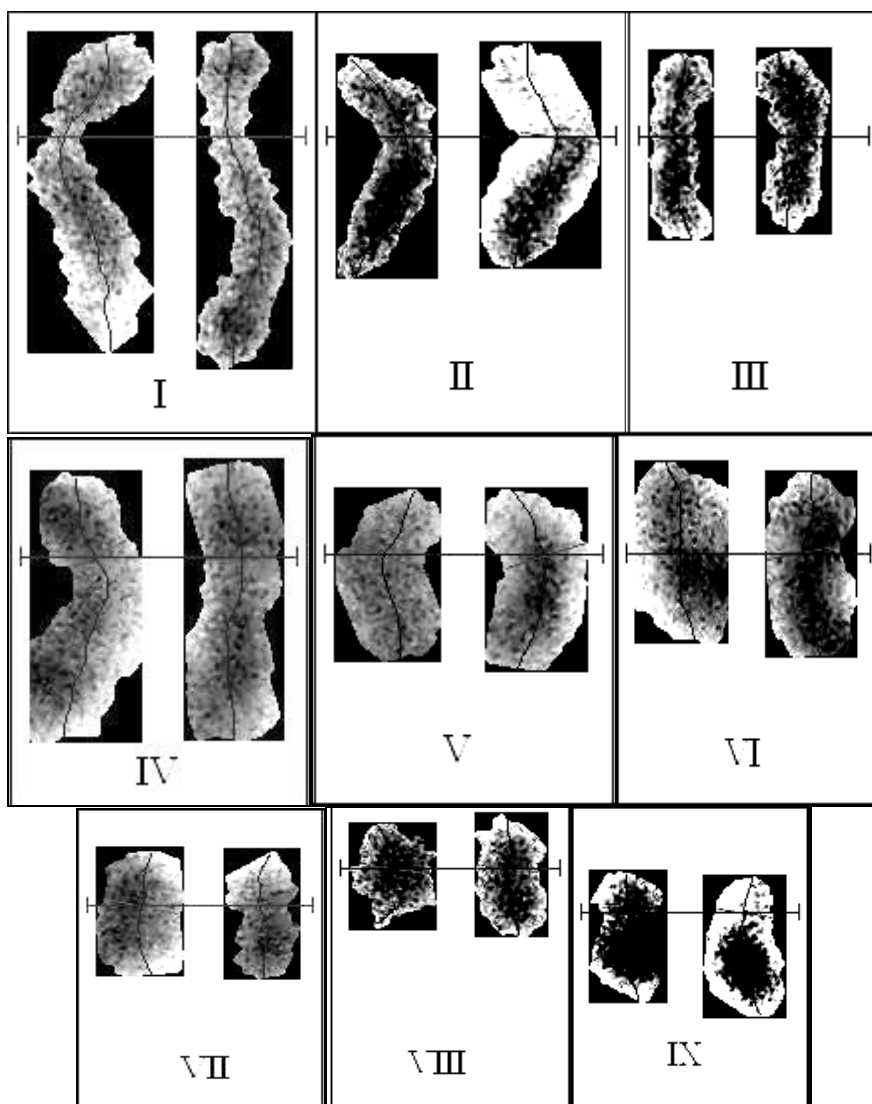
THE KARYOTYPE OF *LOPHANTHUS ANISATUS* BENTH. (*LAMIACEAE*)

Kozak M.F., Nurgaliyeva R.T., Stshepetova E.V.

Культивируемый в Астраханской области лофант анисовый (*Lophanthus anisatus* Benth, Lamiaceae) – медонос, лечебное и эфиромасличное растение (Абделаал, 2010), кариотип которого не исследовался.

Целью работы был анализ кариотипа лофанта анисового.

Материал, методы и описательная терминология сведены выше (с. 74). Исследовались прошедшие период покоя семена лофанта, собранные под Астраханью в 2010 г. Проанализировано 10 метафазных пластинок.



$$K(2n) = 2x(1L_s + 4M_s + 1M_m + 2S_s + 1S_m) = 18$$

Рис. Идиограмма формулы кариотипа *Lophanthus anisatus*

Результаты и обсуждение. Основное число хромосом ($2n$) *Lophanthus anisatus* равно 18, кариотип вида представлен метацентрическими и субметацентрическими хромосомами (рис.), среди которых:

I пара хромосом – большие (длинные), субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой;

II, IV, V, VI пары хромосом – средние, субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой;

III пара хромосом – средние, метацентрические хромосомы с медианной центромерой;

VII, IX пары хромосом – малые (короткие), субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой;

VIII пара хромосом – малые (короткие), метацентрические хромосомы с медианной центромерой.

Пары гомологичных хромосом *L. anisatus* различаются морфологически (рис.).

Для рода *Lophanthus* ранее указывались следующие значения основного хромосомного набора: $2n = 16, 18$ и 32 (IPCN).

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИДЕНТИФИКАЦИОННЫХ ПРИЗНАКОВ
В ПОПУЛЯЦИЯХ АСТРАГАЛОВ БЭРОВСКИХ БУГРОВ
АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ**
Скворцова И.А., Козак М.Ф.

**POPULATION VARIABILITY OF *ASTRAGALUS* L.
(*FABACEAE*) FROM THE BEAR'S KNOLLS
(ASTRAKHAN REGION, RUSSIAN SOUTH EAST)**
Skvortsova I.A., Kozak M.F.

В большинстве случаев виды астрагалов бугров Бэра существуют в виде изолированных популяций. Для таких малых популяций высок риск их исчезновения вследствие снижения генетической изменчивости и приспособленности растений. Астрагалы обладают узкой привязанностью к определенным особенностям рельефа, почвы, увлажнения. В растительных сообществах бэровских бугров астрагалы нередко встречаются отдельными экземплярами. В настоящее время значительная часть бэровских бугров уничтожена. Изменение ландшафта приводит к сокращению численности популяций астрагалов, поэтому дальнейшее изучение внутривидовой изменчивости этих важнейших представителей флоры Астраханской области весьма актуально.

Мы ставили своей целью определить характер и уровень полиморфизма диагностических морфологических признаков в модельных популяциях ряда астрагалов Астраханской области.

Анализ полиморфных признаков является ключом к изучению генетических процессов. Определение уровня изменчивости вида и соответствия внутри- и межпопуляционной изменчивости принципиально необходимо для объективного применения кладистического подхода для реконструкции генезиса флоры, а также для создания научно обоснованных программ сохранения генофонда редких видов. Одной из причин высокого разнообразия признаков может быть относительно недавнее сокращение ареала ранее распространенного вида. В этом плане астрагалы бэровских бугров оказываются удобным модельным объектом.

Изучены популяции *A. dolichophyllus* Pall. (*A. diffusus* Willd.) и *A. longipetalus* Chater (*A. longiflorus* Pall.) бугров Бэра, восточной части дельты Волги (Володарский р-н Астраханской области, близ с. Диановка), бугры Бэра подстепных ильменей, в западной части дельты Волги (пологие бугры

поймы ерика Солянка Трусовского р-на Астрахани), склоны бугров ерика Ножовский и пос. Бахтемир Икрянинского р-на Астраханской области.

Результаты и обсуждение. При обследовании популяции всех видов астрагалов обнаружен высокий уровень морфологического полиморфизма.

Выявлен полиморфизм *Astragalus dolichophyllus* по окраске венчика цветка (рис. 1).

Во многих определителях (напр., Маевский, 1964; Станков, 1949) отмечается, что для *A. dolichophyllus* характерна желтовато-белая окраска венчика. Однако в исследуемых популяциях этого астрагала выявлены следующие типы окраски венчика цветка: бело-розовая, розовая и лиловая в соотношении, близком к 3 : 2 : 1.

Разнообразие обнаруженных типов окраски венчика цветка популяций астрагала длиннолистного отчасти представлено на рисунке 1. Растения с бело-розовым венчиком встречаются, таким образом, чаще остальных.



1



2



3



4

Рис. 1. Полиморфизм растений популяции *Astragalus dolichophyllus* по окраске венчика цветка

Число цветков в соцветиях *Astragalus longipetalus* также значительно варьирует (от 1 до 13 в популяциях ерика Солянка).

Предметом внимания были нижние срединные листья серии.

Длина листа растений популяций *Астрагала длинноцветкового* варьировала, но достоверно не отклонялась от обычного «нормального» фенотипа. Так, на бэровских буграх окрестностей ерика Солянка длина листа изменялась от 7 до 25,4 см, в популяциях бугров окрестностей ерика Ножовский – от 8,3 до 30,8 см, пос. Бахтемир – от 7,2 до 30,7 см.

Напротив, максимальная длина листа астрагала длиннолистного заметно варьировала. Так, на бэровских буграх близ села Диановка она изменялась от 3,9 до 9 см, в среднем составляя 4,5 см. В районе ЗПИ рассматриваемый показатель варьировал от 5 до 17,2 см (в среднем 7,5–8 см), что значительно превышает результаты, полученные в районе восточных подступных ильменей, прилегающих к восточной части дельты Волги (Скворцова и др., неопубл.).

Таблица

Внутрипопуляционная изменчивость *A. dolichophyllus* и *A. longipetalus* по числу листочков на оси листа

Вид, местонахождение популяций бугров Бэра	Вероятность (%) встречаемости листьев с различным числом листочков на оси листа									
	Число листочков									
	9–14	15– 16	17– 18	19– 20	21– 22	23– 24	25– 26	27– 28	29– 44	Пар- ные %
Село Диановка <i>A. dolichophyllus</i>	1	1	7	27	31	18	11	4	0	8
Ерик Солянка <i>A. dolichophyllus</i>	2	5	7	13	21	12	25	14	1	10
Ерик Ножовский <i>A. dolichophyllus</i>	2	6	14	16	19	25	10	6	2	33
Пос. Бахтемир <i>A. dolichophyllus</i>	–	4	9	11	11	22	19	20	4	46
Ерик Ножовский <i>A. longipetalus</i>	2	2	7	23	20	20	12	9	5	25
Ерик Солянка <i>A. longipetalus</i>	–	2	–	3	9	6	14	17	49	19
Пос. Бахтемир <i>A. longipetalus</i>	5	3	4	9	14	16	9	12	27	46

Выявлена значительная изменчивость не только по длине листа, но и по количеству листочков на его оси (табл., рис. 2). Доля отклонения от «нормального» («гауссового») фенотипа у *A. dolichophyllus* составила 90 % (ерик Солянка), 77 % (ерик Ножовский), 54 % (пос. Бахтемир) и 92 % (бугры Бэра близ с. Диановка); у *A. longipetalus* Chater – 81 % (ерик Солянка), 75 % (ерик Ножовский) (рис. 2) и 54 % (пос. Бахтемир). В этой связи уместно вспомнить, что на практике популяция считается «полиморфной», если частота «альтернативного аллеля по некоторому локусу» > 1–5 % (напр., Cavalli-Sforza et al., 1994).

Далее в основных определителях (Маевский, 1964, Станков, 1949 и др.) отмечается, что на оси листа *A. longipetalus* расположено от 5 до 16 **парных** листочков. Мы, однако, нашли, что листочки здесь часто оказываются непарными и их количество заметно варьирует – от 13 до 30 (ерик Ножовский), от 15 до 37 штук (ерик Солянка) и от 9 до 44 (пос. Бахтемир). Более того, частота встречаемости непарных листочков на оси листа астрагала длиннолистного превышала частоту встречаемости парных листочков (табл.).

Отмечена высокая степень разнообразия формы листочков и многочисленные варианты расположения их на оси листа. Причины показанного полиморфизма могут быть различными – от недавней фрагментации ранее широкого ареала до длительной изоляции популяций и отбора в стрессовой среде. При этом речь может идти как о естественных, так и об антропогенных факторах стресса (Динамика популяционных генофондов..., 2004; Хедрик, 2003).

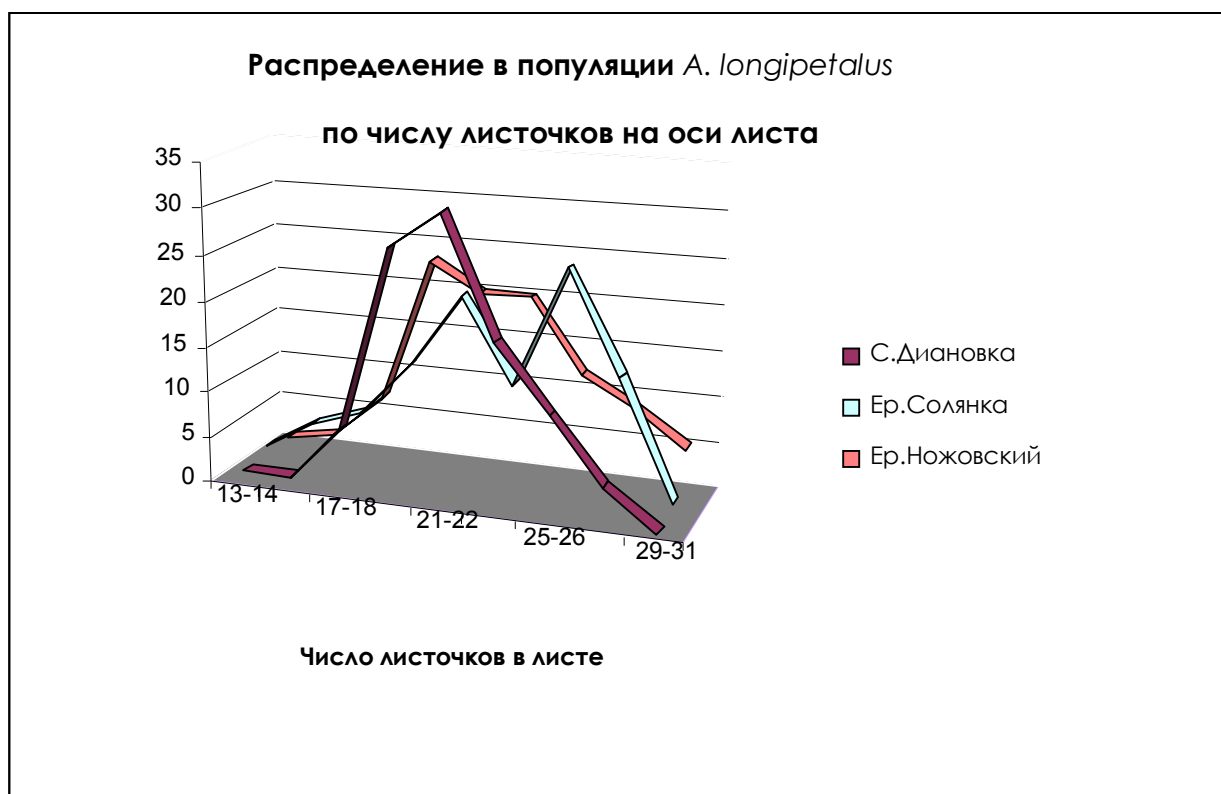


Рис. 2. Внутрипопуляционная изменчивость *A. longipetalus* по числу листочков на оси листа

Полученные первичные данные создают, таким образом, возможную основу большого популяционного исследования астрагалов бэровских бугров, которое мы надеемся осуществить в дальнейшем.

ФЛОРА СТЕПНОЙ ЗОНЫ БАСЕЙНА РЕКИ АФИПС (ЗАПАДНОЕ ПРЕДКАВКАЗЬЕ)

Бондаренко С.В.

THE STEPPE FLORA OF THE AFIPS RIVER BASIN (WESTERN CISCAUCASIA, RUSSIAN FEDERATION)

Bondarenko S.V.

Река Афипс – левый приток Кубани в ее нижнем течении. Устье реки преобразовано в Шапсугское водохранилище, расположенное в 15 км к юго-западу от г. Краснодара. Бассейн реки находится на стыке 4-х ботанико-географических провинций: Понтической, Крымско-Новороссийской, Кавказской и Эвксинской. Во флоре просматривается их воздействие. В данной публикации речь пойдет о площади в пределах Понтической провинции, на юге ограниченной линией ст. Азовская – ст. Смоленская – ст. Новодмитриевская.

Бассейн реки Афипс находится в умеренном климатическом поясе. Благодаря его географическому положению годовой радиационный баланс достигает 40 ккал/см^2 , т.е. такой же величины, как и в самых южных районах Средней Азии. В летний период радиационный баланс приближается к величинам баланса в тропических широтах. Особенности циркуляции воздушных масс в летний сезон заключаются в смещении субтропических областей повышенного давления к северу и в выносе на Кавказ тропического воздуха из Ирана и Малой Азии (Тушинский, Давыдова, 1976).

Материнской породой в районе является кора выветривания коренных пород, преимущественно известняков и глинистых сланцев. В почвенном отношении господство принадлежит черноземам. Здесь развиты долинные слитые, выщелоченные черноземы (Калесник, 1946). Также широко распространены лугово-болотные почвы. Они залегают в поймах рек на равнине, имеют однородный, преимущественно глинистый механический состав, довольно сильно затемненный гумусный горизонт мощностью около 60–70 см (Троицкий, 1960; Соляник, 1976). Годовое количество осадков – 600–700 мм/год.

В системе ботанико-географического районирования Евразии территория относится к Евразийской степной области (в понимании Е.М. Лавренко (1947), Понтической провинции, Азово-Кубанской подпровинции (Шифферс, 1953)). Подпровинция во флористическом отношении неоднородна. Она с запада испытывает на себе воздействие Азовского моря, с севера и северо-востока – холодных масс воздуха зимой из континентальной части Евразии, с юга – влияние Кавказского перешейка. Исследуемая территория нами относится к Прикубанскому району, наиболее сильно испытывающему на себе воздействие кавказской флоры. На левобережье Кубани граница района совпадает с границей Кубанской наклонной равнины до предгорий Кавказа, северную на правобережье Кубани еще предстоит уточнить.

Исследуемый нами участок Западного Предкавказья, согласно районированию, разработанному А.Л. Тахтаджяном и Ю.Л. Меницким для «Конспекта флоры Кавказа», относится к Азово-Кубанскому району Западного Предкавказья (Меницкий, 1991).

В докультурное время растительность устья Аффипса, вероятнее всего, была представлена широколиственными лесами из *Quercus robur* L., северной границей распространения которых являлись пойменные луга левого берега Кубани в сочетании с плавневыми сообществами (Нагалеvский, Сергеева, Тильба, 1996). Собственно степей не было. Территория в настоящее время условно относится к степной зоне как почти лишенная лесной растительности.

На Кубанской наклонной равнине большую площадь занимают сельскохозяйственные угодья: сады, огороды, поля, дачи и т.д., а естественная растительность представлена пойменными лесами и заливными и остепненными лугами.

Равнинные леса образует *Q. robur*. Сохранился один не подвергшийся вырубке участок леса в окрестностях ст. Северной, вокруг которого расположены поля. В нем часто встречается *Leucosium aestivum* L. Ранее этот редкий вид был распространен значительно шире (Липский, 1891). Здесь же зарегистрированы *Colchicum umbrosum* Stev., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Staphylea pinnata* L.

Для сохранившихся в устье реки Аффипс пойменных лесов характерны ивняки из *Salix alba* L. К ней единично примешиваются *Populus alba* L., *P. nigra* L., *P. tremula* L., *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* L., *Ulmus minor* Mill. В составе подлеска обычны *Corylus avellana* L., *Acer negundo* L., *A. tataricum* L., *Swida australis* (С.А. Мей.) Pojark. ex Grossh. и др.; в виде единичной примеси отмечены *Morus nigra* L., *Viburnum opulus* L., *Euonymus europaea* L., *Prunus divaricata* Ledeb. В травянистом ярусе встречены *Carex remota* L., *Iris pseudacorus* L., *Periploca graeca* L., *Ranunculus repens* L., *Solanum dulcamara* L. и др.

Восточнее ст. Северной обнаружены заросли *Amorpha fruticosa* L., переплетенные *Echinocystis lobata* (Michx.) Torrey et Gray.

На лугах здесь доминирующую роль играют *Ambrosia artemisiifolia* L., *Bromus tectorum* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Campanula rapunculoides* L., *Daucus carota* L., *Echium vulgare* L., *Elythrigia repens* (L.) Nevski, *Euphorbia falcata* L., *Geranium dissectum* L., *Glycyrrhiza echinata* L., *Inula helenium* L., *Kickxia elatine* (L.) Dumort., *Linaria vulgaris* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Sonchus oleraceus* L. и др. В основном это сорные растения, появившиеся из-за антропогенного воздействия на фитоценозы.

На исследуемой территории представлены сообщества водной и лугово-болотной растительности. Водная растительность представлена следующими видами: *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Bosch, *Vallisneria*

spiralis L. В стоячих водах на поверхности воды попадают *Salvinia natans* (L.) All., *Lemna minor* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L.

Обычными видами водно-болотных экотопов являются: *Alisma plantago-aquatica* L., *Equisetum arvense* L., *Juncus bufonius* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Ranunculus sceleratus* L. и др.

Для изучаемой территории в лугово-болотной растительности наиболее характерны формации *Beckmannia eruciformis* (L.) Host, *Bidens tripartita* L., *Bolboschenus maritimus* (L.) Palla, *Iris pseudacorus* L. Среди полидоминантного разнотравья отметим *Lysimachia nummularia* L., *Rorippa palustris* (L.) Bess., *Sisymbrium loeselii* L., *Stachys palustris* L. и др. На берегах реки Афипс у пос. Афипский часто встречаются *Butomus umbellatus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Sparganium erectum* L. и некоторые другие.

Основные водно-болотные фитоценозы образованы монодоминантными зарослями *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris* L., которые иногда занимают сравнительно большие площади как в воде, так и вблизи водоемов. Также на берегах нередко заросли *Typha latifolia* L. и *T. angustifolia* L. Большинство из эдификаторов водно-болотной растительности характеризуется широкой экологической амплитудой, почему, независимо от уровня грунтовых вод, меняющегося в течение одного вегетационного сезона, эдификаторы остаются неизменными (Гулисашвили и др., 1975).

Река Афипс протекает в зоне высокой степени культурного освоения. Относительно низкая высота над уровнем моря в этой части Кавказа способствует высокой степени заселенности. Все эти факторы благоприятны для развития сорной флоры.

Некоторые виды благодаря своей широкой экологической валентности приспособлены ко всем местообитаниям, нарушенным деятельностью человека, что способствует их широкому расселению. К таким карантинным сорнякам можно отнести *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Convolvulus arvensis* L., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort. и др.

Для дворов, обочин дорог и в местах, часто посещаемых человеком и животными, характерны виды, хорошо приспособленные к вытаптыванию. В основном это злаки: *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Eragrostis minor* Host, *Poa annua* L. и некоторые другие, а также *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Centaurea diffusa* Lam., *Lepidium ruderale* L., *Malva neglecta* Wallr., *Polygonum aviculare* L., *Prunella vulgaris* L., *Tribulus terrestris* L. (на сухих местах) и др.

На мусорных местах представлены виды, предпочитающие субстрат, богатый органическими веществами: *Datura stramonium* L., *Solanum nigrum* L., *Urtica dioica* L., *Sigesbeckia orientalis* L., *Tussilago farfara* L. и др.

Основные сорняки огородов с высокими показателями обилия – *Abutilon theophrasti* Medik., *Convolvulus arvensis*, *Portulaca oleracea* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Sonchus oleraceus* L., *Stellaria media* (L.) Vill., *Veronica persica* Poir. и др. Состав синантропных сорняков плодовых садов более

разнообразен и представлен видами, характерными для местной флоры. Из них наиболее часто встречаются: *Agrimonia eupatoria* L., *Althaea cannabina* L., *A. officinalis* L., *Calamagrostis epigeios*, *Cirsium ciliatum* (Murr.) Moench, *Crepis rhoeadifolia* Vieb., *Geum urbanum* L., *Glechoma hederacea* L., *Lamium maculatum* (L.) L., *Lavatera thuringiaca* L. и др.

В пределах обозначенной территории нами зарегистрировано 377 видов сосудистых растений из 247 родов и 82 семейств. В это число также входят адвентивные растения.

Большинство видов флоры относится к отделу Magnoliophyta – 374 вида (99,2 %). Класс Magnoliopsida насчитывает 292 вида (77,4 %), Liliopsida – 82 (21,8 %). Отдел Polypodiophyta представлен одним видом – *Salvinia natans*. Отдел Equisetophyta насчитывает 2 вида (табл. 1).

Таблица 1

Основные пропорции флоры

Таксоны	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	Число семейств
Equisetopsida	2	0,5	1	1
Polypodiopsida	1	0,3	1	1
Magnoliophyta	374	99,2	245	80
Magnoliopsida	292	77,4	194	63
Liliopsida	82	21,8	51	17
Всего	377	100	247	82

Аборигенная флора насчитывает 358 видов из 231 рода и 78 семейств. Родовой коэффициент невысокий – 1,55, что свидетельствует о миграционном характере флоры. Комплекс адвентивных растений представлен 19 видами из 17 родов и 12 семейств. Уровень адвентизации флоры составляет 5 %.

В 10 ведущих семействах аборигенной флоры сосредоточено 214 видов – 59,7 % видов всей флоры. В составе ведущих семейств Poaceae (42; 11,7 %), Asteraceae (39; 10,9 %), Fabaceae (27; 7,5 %), Brassicaceae (21; 5,9 %), Lamiaceae (20; 5,6 %), Scrophulariaceae (19; 5,3 %), Apiaceae (13; 3,6 %), Cyperaceae (13; 3,6 %), Boraginaceae (10; 2,8 %), Rosaceae (10; 2,8 %).

В 10 ведущих семействах бассейна р. Афипс в целом содержится 57,8 %. Во флоре степной зоны – 58,9 % (табл. 2), поскольку в относительно засушливых районах этот показатель, как правило, выше по сравнению с более гумидными местностями.

С включением адвентивных видов на первое место в спектре ведущих семейств выходит Asteraceae (45 видов), как и во всех флорах Голарктики. Бореальные черты флоры проявляются прежде всего в том, что Poaceae играет ведущую роль после Asteraceae. Тройку лидирующих по количеству видов семейств замыкает Fabaceae.

На территории идет интенсивный выпас скота и сенокошение, а, как известно, на сенокосах и пастбищах наблюдается повышенная роль представителей семейств Poaceae и Fabaceae. Доля участия Brassicaceae высока благодаря большому числу сорных видов. Представители Lamiaceae отличаются большим разнообразием на Кавказе и в Юго-Западной Азии.

Таблица 2

Крупнейшие семейства флоры

Ранг	Наименования семейств	Число родов	Число видов	% от общего числа видов
1	Asteraceae	30	45	11,9
2	Poaceae	26	42	11,1
3	Fabaceae	11	29	7,7
4	Brassicaceae	16	21	5,6
5	Lamiaceae	15	20	5,3
6	Scrophulariaceae	8	19	5
7–8	Apiaceae	13	13	3,5
7–8	Cyperaceae	5	13	3,5
9–10	Boraginaceae	8	10	2,65
9–10	Rosaceae	9	10	2,65
Итого		141	222	58,9

В кавказских флорах они особенно многочисленны в Предкавказье. Кроме того, во флорах нарушенных местообитаний доля губоцветных повышена. Scrophulariaceae выходит на шестое место в спектре ведущих семейств благодаря большому количеству рудеральных видов рода *Veronica*. Cyperaceae в число ведущих 10 семейств флоры бассейна реки Афипс не входит. В степной зоне широко развита сеть каналов, присутствуют плавневые сообщества по берегам Шапсугского водохранилища, что благоприятно для видов рода *Carex* и это семейство имеет довольно высокий ранг.

К крупным родам флоры относятся *Veronica* (10), *Carex* (9), *Bromus* s.l. (8), *Chenopodium*, *Lathyrus*, *Trifolium*, *Vicia* (по 6), *Euphorbia*, *Juncus*, *Polygonum* (по 5). Состав крупнейших родов флоры подчеркивает ее принадлежность к циркумбореальной области. Это выражается прежде всего в том, что самыми многочисленными, как и в большинстве бореальных флор, являются *Veronica* и *Carex*, что характерно также и для большинства флор Северного Кавказа и флоры Горного Крыма.

Большого разнообразия экотопов на исследуемой территории не наблюдается. На ней можно выделить 4 узловых экотопа: открытые пространства с луговой растительностью, сорные местообитания, лесные территории, водоемы и переувлажненные места. Распределение видов флоры по основным типам местообитаний представлено в таблице 3.

Таблица 3

Распределение видов флоры по типам местообитаний

Тип местообитаний	Число видов	% от общего числа видов
Луга	214	56,8
Сорные места	180	47,8
Леса (широколиственные)	86	22,8
Леса (пойменные)	63	16,7
Водоемы	8	2,1

Наиболее многочисленной является флора лугов (214 видов). Луговые формации не занимают больших площадей. Большинство из них используются под выпас и сенокос. Второе место по обилию видов занимает сорная флора (180), что свидетельствует о сильной нарушенности растительного покрова. Коэффициент антропогенной трансформации немного меньше 50 %. Лесная флора представлена двумя типами растительности: широколиственными (86) и пойменными лесами (63). Более многочисленным является первый. Водно-болотные и водные местообитания на территории бассейна реки Афипс не имеют широкого распространения. Этим обусловлено относительно небольшое содержание гидрофитных видов (8).

В аборигенной флоре доля участия луговых (57,5 %) и лесных (широколиственные леса – 23,5 %, пойменные леса – 17,3 %) видов несколько повышается, а водных (2 %) и сорных (46,4 %) незначительно понижается.

Показателем природных условий местности является состав жизненных форм растений (по Раункиеру). В изучаемой флоре преобладают гемикриптофиты (табл. 4). В аборигенной флоре их 160. Около трети видов относится к терофитам, что характерно для флор засушливых районов и нарушенных местообитаний. Основная часть терофитов – сорные виды. Третьей по числу видов является группа криптофитов, представленных геофитами и гидатофитами. Виды этой группы предпочитают лесные и переувлажненные сообщества. Наличием лесных формаций обусловлено относительное разнообразие фанерофитов, подразделяемых на мезо-, микро- и нанофанерофиты. Хамефитов всего 2 % из-за отсутствия на территории характерных для них местообитаний – необлесенных местностей с фрига-ноидной, степной и петрофильной растительностью.

Распределение видов аборигенной флоры по жизненным формам

Жизненная форма	Число видов	% от общего числа видов
Фанерофиты, в том числе:	30	8,4
мезофанерофиты	11	3,1
микрофанерофиты	14	3,9
нанофанерофиты	5	1,4
Хамефиты	7	2
Гемикриптофиты	160	44,7
Криптофиты, в том числе:	49	13,7
геофиты	43	12
гидатофиты	6	1,7
Терофиты	112	31,3
Итого	358	100

За основу для географического анализа флоры степной зоны бассейна реки Афипис взята система географических элементов флоры Кавказа, разработанная Н.Н. Портениером (2000а, 2000б, 2001). Она базируется на современном флористическом районировании Земли, изложенном в трудах А.Л. Тахтаджяна (1974, 1978, 1986), в которое внесены некоторые изменения.

Нами на изучаемой территории было установлено наличие 14 географических элементов (табл. 5), связующие элементы при этом не рассматриваются.

В составе группы обширных элементов много синантропных, водных и водно-болотных видов, имеющих широкое распространение в Евразии и за ее пределами. Преобладающим из них является палеарктический элемент, виды которого своими ареалами охватывают умеренные и субтропические области Голарктики в пределах нашего континента. В этом элементе также значительна доля луговых видов.

Бореальные элементы в естественной флоре имеют почти такое же значение, как и представители предыдущей группы. Многочисленными элементами в группе можно считать евро-кавказский и евро-сибирский, по числу видов стоящие на втором и третьем месте после палеарктического. В евро-кавказском элементе много как луговых, так и лесных видов, присутствуют сорные. В евро-сибирском элементе большинство видов луговые, сорные почти отсутствуют. Остальные элементы группы не играют существенной роли в формировании флоры района. Понтичско-южносибирско-кавказский и кавказский элементы включают равное число видов. Однако первый элемент в степной зоне представлен видами, находящимися здесь в

оптимальных условиях, в то время как представители второго, хотя и показывают влияние флоры Кавказа на флору прилегающей части Западного Предкавказья, находятся в угнетенном состоянии и встречаются спорадически. Общебореальный элемент включает виды различных флороцено типов. В эвксинском элементе два вида вероники (*Veronica filiformis* Smith., *V. melissifolia* Desf. et Poir), имеющих большое обилие в лесах. Крымско-предкавказский элемент представлен единственным видом – *Nonea pulla* (L.) DC. Из Новороссийского района он распространяется вдоль железнодорожного полотна Новороссийск – Краснодар.

Среди группы древнесредиземноморских элементов главенствующее положение занимает общедревнесредиземноморский. Преобладают в нем сорные виды и растения остепненных лугов. В средиземноморско-южноевропейско-кавказском элементе сорные виды почти отсутствуют (*Cerastium anomalum* Waldst. et Kit.). Он представлен преимущественно луговыми и отчасти лесными видами. Ирано-туранский элемент, напротив, содержит по большей части сорные виды.

Во флоре обнаружено 19 адвентивных видов из 17 родов и 12 семейств. Наиболее представительное семейство – Asteraceae (6 видов). Amaranthaceae, Fabaceae включают по 2 вида, остальные семейства – 1 вид. Крупные роды – *Amaranthus* и *Xanthium* (по 2 вида).

Родина большинства видов – Северная Америка (12). Выходцев из Южной Америки – 3, тропической Америки – 2, Китая – 1, Южной Европы – 1. Большинство являются самыми распространенными и злостными сорняками.

Согласно современной классификации (Флора Липецкой области, 1996; Бакташева, 1998 и др.), заносные виды анализируются по трем показателям: времени заноса; способу заноса; степени натурализации.

По времени заноса представлены виды, появившиеся сравнительно недавно, – кенофиты или неофиты (*Acer negundo*, виды родов *Amaranthus*, *Xanthium* и др.).

По способу заноса адвентивные виды подразделяют на ксенофиты – занесенные случайно и эргазифиты – занесенные сознательно. Около половины адвентиков – ксенофиты (10 видов). Эргазифиты – растения, натурализовавшиеся из культуры: декоративные (*Ipomoea purpurea* (L.) Roth, *Amorpha fruticosa*, *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle и др.) и выращиваемые на огородах (*Rheum compactum* L.). Всего их 9 видов.

По степени натурализации адвентивную флору низовой реки Афипис можно подразделить на две группы. Первая – агриофиты – виды, внедряющиеся в естественные сообщества. Она представлена 6 видами (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Echinocystis lobata*, *Juglans nigra* L., *Robinia pseudo-acacia* L.), тяготеющими к лесным сообществам (в том числе лесополосам) и опушкам. Вторая группа – эпекофиты (13 видов). Это растения, растущие преимущественно в различных нарушенных местообитаниях (виды рода *Amaranthus*, *Acalypha australis* L. и др.).

Географические элементы флоры

№ п/п	Географический элемент	Кол-во видов	% от общего числа видов флоры
<i>Обширные элементы</i>		154	43
1	Плюрирегиональный	25	7
2	Голарктический	24	6,7
3	Палеарктический	105	29,3
<i>Бореальные элементы</i>		158	44,1
4	Общевореальный	9	2,5
5	Евро-сибирский	56	15,6
6	Евро-кавказский	62	17,3
7	Понтическо-кавказско-южносибирский	14	3,9
8	Кавказский	14	3,9
9	Эвксинский	2	0,6
10	Крымско-предкавказский	1	0,3
<i>Древнесредиземноморские элементы</i>		46	12,9
11	Общедревнесредиземноморский	27	7,5
12	Средиземноморско-южноевропейско-кавказский	12	3,4
13	Ирано-Туранский	7	2
<i>Итого</i>		358	100
14	Адвентивный	19	5
<i>Всего</i>		377	100

Преобладают в адвентивной флоре терофиты (9). Фанерофитов – 5. Среди них 3 мезофанерофита, по одному микро- и нанофанерофиту. Гемикриптофитов – 4, гидатофит – 1 (*Elodea densa* (Planch.) Caspari). Большинство видов – сорные растения (14), девять также встречаются на лугах, два – в широколиственных лесах, один – в водной растительности.

Локальные эндемики во флоре отсутствуют. К региональным эндемикам относятся 17 видов (4,8 % от общего числа видов аборигенной флоры: кавказский, эвксинский, крымско-предкавказский элементы). В водоемах встречается единственный представитель третичной флоры – *Salvinia natans*.

В Красную книгу Краснодарского края (2007) занесены *Colchicum umbrosum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Leucojum aestivum*, *Platanthera bifolia*, *Staphylea pinnata*, *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz. К видам, требующим особого внимания к их состоянию, в природной среде Краснодарского края отнесены *Convallaria majalis* L., *Ornithogalum arcuatum* Stev. В Красную книгу РФ (2008) включены *Colchicum umbrosum*, *Leucojum aestivum*, *Platanthera bifolia*, *Staphylea pinnata*. Таким образом, в изучаемой флоре 6 охраняемых видов (1,7 %). Состояние их популяций можно оценить как удовлетворительное.

О НОВЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В ЧУВАШИИ

Гафурова М.М.

FLORISTIC FINDINGS IN CHUVASHIA (EUROPAEAN RUSSIA)

Gafurova M.M.

В статье приводятся новые для флоры Чувашской Республики (от 54°38' до 56°24' с.ш. и от 46° до 48°27' в.д.) таксоны сосудистых растений, выявленные автором в 2006–2011 годах. В алфавитном порядке приведены названия таксонов растений по С.К. Черепанову (1995) и опубликованным позднее сводкам (Маевский, 2006; Флора..., 2001, 2004; Цвелев, 2000), тип ареала на основе системы фитохорий А.Л. Тахтаджяна, места и даты находок автора. Звездочкой (*) помечены адвентивные виды.

Alchemilla decalvans Juz. Восточноевропейский. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. п. Кучеки, луговая поляна (26 VI 2010, LE). Отмечен в Нижег. (Маевский, 2006).

**Allium sativum* L. Отмечено дичание близ мест культивирования. Мариинско-Посадский район, близ д. Ящерино, балка на склоне у дачных участков (30.VII.2011).

**Aster novi-belgii* L. Собран в Комсомольском районе: у с. Комсомольское, придорожный кювет (21.VII.2011).

**Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach. Отмечено дичание близ мест культивирования: Мариинско-Посадский район, д. Ящерино, открытый склон у дачных участков (2009).

Dactylorhiza hebridensis (Wilmott) Aver. (Цвелев, 2000). Евро-сибирский. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. с. Бичурга-Баишево, сырой луг (19.VI.2011).

Elymus fibrosus (Schrenk) Tzvel. Восточноевропейско-сибирский. Указывался для Чувашии (Маевский, 1964, 2006), однако зарегистрирован не был. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. Кириллстана (5.IX.2010). Занесен в Красную книгу Республики Мордовии.

Erigeron podolicus Bess. (*E. acer* L. subsp. *macrophyllus* auct. p.p.) (Флора..., 1994). Евро-западноазиатский. Собран в г. Новочебоксарске, на пустыре (6.VII.2011).

E. uralensis Less. (*E. acer* L. subsp. *decoloratus* (Lindb. fil.) Hiit.) (Флора..., 1994). Восточноевропейско-сибирский. Места находок: Мариинско-Посадский район, близ д. Юрьевка, мергелистый склон (6.VI.2006); Заволжье, оз. Светлое, сосняк (15.VII.2008); Шемуршинский район, национальный парк «Чаваш вармане», окр. п. Баскаки (24.VI.2010, LE), с. Бичурга-Баишево, сосняк (20.VII.2011); Ядринский район, окр. д. Никитино, пойма р. Суры (24.VII.2011), окр. д. Никитино, у песчаной дамбы (24.VII.2011); Козловский район, в 1 км сев.-вост. с. Тюрлема, остепненный склон

(17.VII.2011), Цивильский район, близ д. Конары, опушка дубравы (17.VII.2011). Очевидно, на территории Чувашии нередок.

Geranium bohemicum L. Европейский. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. с. Бичурга-Баишево, сырой луг, лесная дорога (17.VI.2011).

Hemerocallis fulva (L.) L. Культивируется, иногда дичает. Отмечен в Мариинско-Посадском районе: д. Ящерино, край поля близ дачных участков (14.VII.2011); г. Чебоксары, на пустыре (26.VII.2011); Шемуршинском районе: с. Бичурга-Баишево, канава, окр. д. Русские Чукалы, пустырь (20.VII.2011).

**Matthiola incana* R. Вг. Собран в Шемуршинском районе: с. Бичурга-Баишево, у дороги (21.VII.2011). В сопредельных регионах дичание не отмечено.

**Padus virginiana* (L.) Mill. Отмечено дичание близ мест культивирования. Мариинско-Посадский район, окр. д. Ящерино, край поля близ дачных участков, на открытом склоне (10.V.2008).

**Populus simonii* Carr. Собран в Шемуршинском районе: НП «Чаваш вармане», в 6 км сев.-зап. с. Бичурга-Баишево, на песках у дороги (21.VII.2011). Указывается для Тат. (Папченков, Шпак, 1992).

Potentilla ruthenica Willd. (*P. norvegica* L. var. *degenerata* Lehm.) (Цвелев, 2000). Вероятно, результат гибридизации *P. intermedia* x *P. norvegica* (Цвелев, 2000). Восточноевропейско-сибирский. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», близ п. Кучеки, грунтовая дорога в сосняке (25.VI.2010).

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz. Восточноевропейско-сибирско-дальневосточный. Собран в Заволжье: район оз. Б. Лебединое, вырубка в сосновом лесу (25.VI.2009, Ю. Егорова, det. М. Гафурова). Произрастает в Марий-Эл, окр. Йошкар-Олы (Флора..., 2001).

Ranunculus polyphyllus Waldst. et Kit. ex Willd. Европейско-южносибирский. Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. с. Бичурга-Баишево, низинное луговое болото на опушке ольховника (17.VI.2011). Редкий вид в сопредельных регионах.

Schedonorus pratensis × *Lolium perenne* = × *Schedololium loliaceum* (Huds.) Soreng et Terrell (*Festuca pratensis* × *Lolium perenne* (non × *Festulolium loliaceum* C. E. Hubb.)). Собран в Шемуршинском районе: национальный парк «Чаваш вармане», окр. п. Кучеки, с. Бичурга-Баишево (24.VI.2010, 10.VII.2010, М. Гафурова, det. Н.Н. Цвелев – LE). В сопредельных регионах не отмечен.

Stellaria subulata Voeber ex Schlecht. (*S. graminea* L. var. *hippocotona* Czern.). Восточноевропейско-югозападносибирский. Собран в Присурье: Алатырский район, окр. п. Соловьевский, поляна в сосновом лесу (26.VII.2006); Шемуршинский район, национальный парк «Чаваш вармане», окр. с. Бичурга-Баишево, сырой луг (18.VI.2011). Указывается для юга и вост. Волж.-Дон. подрайона (Флора..., 2004).

Taraxacum reinthalii Markl. (Флора..., 1989). Восточноевропейский. Собран в г. Новочебоксарске, на обочине тропинки (24.VI.2005, М. Гафурова, det. Н.Н. Цвелев – LE). В сопредельных регионах не отмечен.

Автор выражает искреннюю признательность члену-корреспонденту РАН Н.Н. Цвелеву за помощь и проверку правильности определения образцов растений, направленных в LE, заместителю директора по научной работе национального парка «Чаваш вармане» А.А. Яковлеву – за помощь в обследовании территории, а также Е. Егоровой – за предоставленный образец гербария.

ФЛОРА ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ В ПРЕДЕЛАХ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Драчев Н.С., Шауло Д.Н.

FLORA OF THE SOUTHERN TAIGA WITHIN THE TUMEN REGION (RUSSIAN FEDERATION): CRITICAL REMARKS

Drachiov N.S., Shaulo D.N.

Введение. Сохранение биологического разнообразия невозможно без проведения детальных флористических исследований. Особенно важно это для Тюменского Зауралья (Тюменская область, Ханты-Мансийский и Ямало-Ненецкий автономные округа), где добывается 64 % нефти и 91 % газа Российской Федерации. Несмотря на длительную историю освоения и изучения природы зауральской части Западной Сибири, до последнего времени не было сводных работ, специально посвященных выявлению и анализу флоры как всего региона, так и отдельных его частей, за исключением северной и средней тайги (Определитель растений ХМАО, 2006) и лесостепи (Науменко, 2008). Высокая заболоченность, слабо развитая дорожная сеть, некоторые исторические и экономические причины обусловили на несколько порядков меньшую степень изученности южнотаежной подзоны по сравнению с прилегающими территориями. В крупных флористических сводках флора региона характеризуется на основании старых сборов из окрестностей Тобольска. Многие виды известны в регионе по одной или немногим случайным находкам.

Исходя из этого, нами был предпринят всесторонний анализ флоры с флористическим районированием южной тайги Тюменской области на основе полной инвентаризации видового состава сосудистых растений. Детальное исследование сосудистых растений Тюменской области в подзоне южной тайги, по площади равной половине региона, было проведено впервые. Учтена большая часть ранее опубликованных работ по флоре и растительности региона, критически обработаны и систематизированы материалы ведущих гербариев Российской Федерации. Полученные сведения позволили сформировать объ-

ективное представление о структуре и составе флоры, ее происхождении. Выполнено флористическое районирование (будет рассмотрено в последующей публикации). Впервые выполненный анализ распространения растений является основанием для проведения долгосрочного мониторинга и мотивированного выделения особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Уточнены ранее известные и выявлены новые локалитеты охраняемых видов, несколько видов обнаружено впервые в регионе (Шауло и др., 2010). Полученные результаты являются необходимым элементом устойчивого развития рационального природопользования и охраны природы при развернувшемся в наше время промышленном освоении южной тайги. Они учтены при проектировании 11 нефтяных месторождений Уватской группы, проектировании и инвентаризации 7 региональных заказников в южнотаежной подзоне, историко-гуманитарных и краеведческих проектах. Выдвинуты предложения по охране редких видов и оптимизации существующей схемы размещения ООПТ.

История изучения и хозяйственного освоения растительного покрова. Нами выделено несколько исторических периодов познания южнотаежной природы.

Начальный период наступает при освоении юга Западной Сибири человеком в конце палеолита 15–20 тыс. лет назад. По археологическим работам дана характеристика использования растений древним населением. С I тысячелетия н.э. регион заселяют угорские и самодийские племена (ханты, манси, ненцы). В XIII в. появляются тюркские племена, которые к XV в. образовали новую народность – западносибирских татар. В главе изложены этноботанические материалы о сакральном и хозяйственном значении растений в жизни народов, различиях между ними в подходах к миру растений.

Период хозяйственного освоения и познания природы региона русскими поселенцами – XV–XVII вв. Походы землепроходцев, постройка первых русских городов в Сибири (Тюмени и Тобольска), составление карт и описаний природы, начало крупномасштабного земледелия.

Период научных академических экспедиций. XVIII в. сравнительно мало дал для изучения Тюменской области. Работы научных экспедиций, в которых участвовали Д.-Г. Мессершмидт, И.-Г. Гмелин, Г.-В. Стеллер, Э. Лаксман, П.-С. Паллас и др. были направлены на изучение иных земель Российской империи. В нашем регионе они бывали лишь проездом, часто зимой, проводя эпизодические наблюдения.

Период научных и краеведческих ботанических изысканий XIX – начала XX вв. Начинается с экспедиций К.-Ф. Ледебура и А.-Ф.-В. Гумбольдта. Это время работы местных натуралистов-краеведов: декабристов, П.А. Словцова, И.Я. Словцова, Н.Л. Скалозубова, В.А. Ивановского, С.Н. Мамеева, Д.И. Менделеева и др., которые тесно взаимодействовали с крупными ботаниками того времени – А.Я. Гордягиным, Д.И. Литвиновым,

Б.С. Городковым, Б.А. Федченко. Обобщение всех сведений провел П.Н. Крылов в работе «Материал к флоре Тобольской губернии» (1892).

В советский период издаются крупные сводки «Флора Западной Сибири» (1927–1949, 1961, 1964), «Флора СССР» (1938–1964) и «Флора Сибири» (1987–1997, 2003), основанные все на тех же сборах XIX – начала XX вв. и внесшие мало нового в познание географии растений нашей территории. Угасает работа краеведов. Исследования растительного покрова дифференцируются на дендрологию (Ю.П. Хлонов), геоботанику (Г.В. Крылов), ботаническую географию (В.Б. Сочава) и картографию (И.С. Ильина, Е.И. Лапшина), флористику (П.Л. Горчаковский) и др. В 1959 г. в д. Миссия организован Нижнеиртышский стационар Института географии РАН, с 1971 г. на биостанции в д. Мазурова работают сотрудники ТюмГУ.

Современный период исследований (1992–2010 гг.) имеет характерные черты. Резкий рост прикладных работ для нефтедобывающей промышленности и сокращение научных работ, связанных с изучением биоразнообразия. Снижение интереса к Тюменской области и перенос большинства работ в ХМАО. Угасание флористического и геоботанического направлений при подготовке студентов-биологов. Активизация местного краеведческого движения. Работы в южной тайге вели сотрудники ТюмГУ (С.И. Зарубин, А.А. Донскова, И.В. Кузьмин и др.), ИПОС СО РАН (В.А. Глазунов, М.Н. Казанцева), ТюменНИИГипрогаз (Н.В. Хозяинова), ТюмГСХА (Н.Г. Ильминских) и др.

Материалы и методы исследования. Материал для работы был собран путем обобщения всех имеющихся данных по растительному покрову (анализа гербарных образцов, литературы и фондовых источников) и полученных авторами собственных полевых материалов. Изучены гербарии ЦСБС СО РАН (NS), БИН РАН (LE), ГБС РАН (MHA), МГУ (MW), ТюмГУ, ТюмГСХА, ИПОС СО РАН, а также гербарии тюменских коллекторов И.В. Кузьмина, Н.В. Хозяиновой. Полевые изыскания проводили в Уватском, Тобольском, Вагайском, Ярковском, Нижнетавдинском районах методом конкретных флор, на стационарах, наземных, речных и воздушных маршрутах в весенне-летне-осенние сезоны 2005–2009 гг. Собрано 7000 листов гербария из 5450 локалитетов (точек сбора), в работе в целом использовано 5826 локалитетов. Исследовано 9 локальных флор (ЛФ). При сборе и определении растений, анализе флоры и районировании использовали стандартные подходы и методы, в т.ч. ареалогический, сравнительно-флористический (Шмидт, 1984). Анализ флоры рассчитан как для полной флоры (в настоящей работе не приводится), так и для фракций.

Конспект флоры южной тайги Тюменской области (характеристика). В конспект включены сведения о 1058 видах и подвидах (включая 22 агрегата) и 58 гибридах, относящихся к 5 отделам, 7 классам, 106 семействам и 469 родам. Для агрегатов дополнительно приведены сведения о 51 микровиде. Выявлено 864 пронумерованных дикорастущих вида и подвида (включая 22 вида-агрегата, апомиктов, в понимании *sensu lato*) из 399 родов

и 96 семейств. В конспект внесены сведения о 36 межвидовых и 1 межродовом дикорастущих гибридах. Также в конспект вошли сведения о 85 видах и 11 гибридах, культивируемых на исследованной территории. Аргументированно исключены из флоры 79 видов и 8 гибридов, а 30 видов и 2 гибрида, распространенные на сопредельных территориях, указываются как потенциально возможные для флоры. Такие виды не пронумерованы. Таксоны расположены по системе А.Л. Тахтаджяна (1987), с изменениями по более поздним работам. Номенклатура, объем и трактовка таксонов приняты в соответствии с обработками во «Флоре европейской части СССР» – «Флоре Восточной Европы» (1974–1989, 1996, 2001, 2004), с учетом работы С.К. Черепанова (1995) и «Флоры Сибири», более поздних монографических обработок. Для каждого таксона приводятся: 1) латинское название, основные синонимы, русское название; 2) продолжительность жизни, биоморфа и размеры; 3) сроки цветения, пыления или спороношения; 4) отношение к влаге; 5) тип ареала; 6) граница ареала в нашей флоре; 7) распространение в южной тайге по ЛФ и доп. участкам; 8) местообитания; 9) частота встречаемости (6 градаций); 10) фракция и характеристика (апофит, археофит и т. п.); 11) хозяйственное значение и использование (реальное и потенциальное); 12) сведения о культивировании; 13) примечания.

Состав и анализ южнотаежной флоры и ее аборигенной фракции.

Таксономический состав флоры в целом представлен отделами Lycopodiophyta (6 видов), Equisetophyta (7 в.), Polypodiophyta (20 в.), Pinophyta (6 в.), Magnoliophyta (660 аборигенных и 165 адвентивных в.). Распределение видов по крупным систематическим группам и соотношения между группами характерны для бореальной флористической области. Далее следуют сведения об аборигенной фракции.

Систематическая структура флоры. В семейственно-видовом спектре южнотаежной флоры по численным показателям выделяется группа из 22 семейств. Она объединяет 525 видов (75,1 % абориг. фр.). Десять крупнейших семейств (27 и более в.) включают 383 вида (54,8 %). Наибольшую долю имеют Asteraceae и Poaceae (по 63 в., 9 %). Последующие 8 семейств – Cyperaceae (57 в.), Rosaceae (43), Ranunculaceae (39), Orchidaceae (29), Scrophulariaceae (27), Caryophyllaceae (24), Brassicaceae (20), Fabaceae (18) – постепенно снижают свои доли во флоре от 8,1 до 2,6 %. Качественный и количественный состав ведущих семейств характеризует флору как бореальную.

Вторую половину головной части спектра занимают 12 семейств: Polygonaceae (20 в.), Apiaceae (19), Lamiaceae = Salicaceae (по 16), Potamogetonaceae (13), Boraginaceae = Juncaceae = Ericaceae s. l. (по 10), Rubiaceae = Violaceae (по 8), Chenopodiaceae = Onagraceae (по 6 в.), – постепенно снижающие свою долю от 2,9 до 0,9 %. Олиговидовыми (1–5 в.) являются 70 семейств (24,9 % абориг. фр.). Такое соотношение характерно для умеренно-бореальных региональных флор (Толмачев, 1974), указывая на молодость и высокий уровень аллохтонности флоры.

Наиболее крупные роды – *Carex* (43 в.), *Ranunculus* (16), *Salix* (14), *Potentilla* = *Potamogeton* (по 13), *Veronica* (12), *Rumex* (11), *Calamagrostis* = *Poa* (по 10), *Galium* = *Viola* = *Juncus* (по 8). Кроме того, в 3 родах (*Stellaria*, *Rubus*, *Equisetum*) – по 7 видов, в 5 родах (*Batrachium*, *Persicaria*, *Lathyrus*, *Campanula*, *Artemisia*) – по 6, в 8 родах – по 5, в 4 родах – по 4. Маловидовыми (1–3 в.) являются 293 рода, вместе включающие 591 вид (68,40 % абориг. фр.). Обилие видов *Carex*, *Ranunculus*, *Salix*, *Rumex*, *Viola*, *Stellaria* говорит о бореальном характере флоры и месте ее среди типичных северных флор Голарктики (Юрцев, 1966; Толмачев, 1974).

Географический (хорологический) анализ. Структура географических групп и элементов является одной из наиболее важных характеристик флоры, отражает закономерности ее формирования и пути проникновения отдельных элементов. В соответствии с подходом В.М. Шмидта (2005) к изучению геоэлементов флор сопредельных территорий нами принята классификация геогрупп и геоэлементов, разработанная для Южного Зауралья Н.И. Науменко (2008), с изменениями. Выделено 5 геогрупп (табл.), каждая из которых объединяет несколько геоэлементов: полизональная (2 геоэлемента), голарктическая (3), палеарктическая (1), бореальная (10 «умеренно-северных» геоэлементов, различающихся привязкой к различным секторам и широтным поясам циркумбореальной области), лесостепная и степная (7 «южных» геоэлементов, принадлежащих различным секторам Евразии). Каждый из геоэлементов объединяет виды одного или нескольких типов ареалов. Географический анализ флоры показывает, что она формировалась в области постоянного климатического влияния Атлантики на основе широкоареальных комплексов видов, сменявших друг друга в разные эпохи. Распределение аборигенных видов по геогруппам показывает бореальный характер флоры, выявленной в пределах крупного зонального выдела (тайга), сформировавшейся на основе ядра циркумбореальных и евразийских бореальных видов с отдельными растениями из других флористических комплексов (в т.ч. небольшой долей лесостепных и степных растений – *Stipa pennata*, *Potentilla goldbachii* и др., – обитающих на высоких буграх и обрывистых берегах крупных рек).

Виды, находящиеся близ границ своего распространения или в отрыве от основного ареала. Пределы распространения на территории флоры проходят у 193 видов (27,6 % абориг. фр.). Преобладание растений с северными границами ареалов (142 в.), возможно, связано с переносом диаспор текущими с юга на север водами крупных рек Иртыша, Тобола, Ишима, Вагая. Северную границу ареала имеют многие луговые, водные и прибрежные виды, а также некоторые обитатели мелколиственных лесов, более характерные для подтаежной полосы. Северные и восточные границы ареалов имеют 13 видов, северные и западные границы – 5, восточную – 2, западную – 1, юго-восточную – 2, южную – 16, северную границу сплошного распространения – 13. Большое число пограничноареальных видов свидетельствует о том, что на нашей тер-

ритории в периоды с разными климатическими условиями пересекались миграционные пути растений, относящихся ко многим геоэлементам, и подчеркивает аллохтонный характер флоры.

Эколого-биологическая структура флоры. Анализ жизненных форм как показатель отношения растений со средой обитания проведен по традиционным системам.

По системе К. Raunkiaer (1905) выделены следующие группы. Фанерофиты насчитывают 60 видов (8,6 %) и включают мезо-, микро- и нанофанерофиты, а также виды с двумя жизненными формами (мезо- и микрофанерофиты; микро- и нанофанерофиты). К хамефитам относится 41 вид (5,9 %). Наиболее крупная группа – гемикриптофиты (346 в., 49,5 %). Криптофиты (185 в., 26,5 %) состоят из геофитов (104 в.), гелофитов (41 в.) и гидрофитов (40 в.). Терофитам принадлежит 52 в. (7,4 %). 15 видов (2,1 %) способны к существованию в двух жизненных формах. Спектр (Ph8,6 + Ch5,9 + H49,5 + Cr26,5 + Th7,4 + Ht2,1) свидетельствует о принадлежности флоры к умеренно-бореальному типу, или флорам «климата гемикриптофитов».

По системе И.Г. Серебрякова (1964) древесными растениями являются 67 в. (9,6 %), полудревесными – 10 в. (1,4 %). Наземные поликарпические травы (426 в., 61,0 %) представлены вегетативно неподвижными (26,6 %) и вегетативно-подвижными (34,3 %). Наземных монокарпических трав – 83 в. (11,9 %). Невелики доли земноводных и водных трав (по 40 в., 5,7 %). В отдельную группу выделены сосудистые споровые растения (33 в., 4,7 %). Биоморфологическая структура флоры схожа с таковой близких территорий (Таран и др., 2004; Куликов, 2005; Науменко, 2008) и поэтому представляется типичной – спектр ее характерен для равнинных флор гумидного климата бореальной флористической области.

Анализ флоры южной тайги по времени цветения. Согласно представлениям об отличии времени цветения туземных и заносных растений (Головкин, 1988; Ильминских, 1992), предполагалось, что массовое цветение адвентиков будет сдвинуто к осеннему сезону, в то время как пик цветения аборигенных видов придется на середину лета. В нашей флоре отличия эти выражены слабо (чуть более поздний пик цветения адвентиков), что вызвано нестабильными погодными условиями региона.

Экологический анализ флоры по отношению к фактору увлажнения позволяет интерпретировать видовой состав как отражение характеристики экологических условий территории и оценить степень освоенности растениями экологически различных местообитаний (Лашинский, Лашинская, 2007). Выделено 5 основных и 4 промежуточные группы. Основу флоры составляют мезофиты – 342 вида (49,0 % абориг. фр.). Вторая по численности группа – гигрофиты (159 в., 22,4 %) – объединяет растения сырых хвойных, смешанных и мелколиственных лесов, а также околоводных местообитаний, роль которых в растительном покрове подзоны очень велика.

К гидрофитам отнесен 61 в. (8,7 %), полностью или частично обитающий в водной среде. В группы мезогигрофитов и гигромезофитов входят 54 в. (7,7 %). Ксерофиты в нашей флоре вовсе не были обнаружены, что обусловлено зональным положением и ландшафтами района исследований. Наиболее сухолюбивые растения представлены ксеромезофитами (45 в., 6,4 %) и мезоксерофитами (9 в., 0,02 %). Группы оксигигрофитов и оксифитов (34 в., 3,9 %) объединяют обитателей верховых болот. Видовое богатство основного ядра гигроморф характеризует флору как гигро-мезофитную (мезофитную с уклоном к гигрофитности), сформировавшуюся в соответствующих современных климатических и гидрологических условиях региона.

При эколого-фитоценотическом анализе флоры каждому из видов присвоена характеристика, кратко отражающая его экологическую нишу (Цвелев, 1988), виды распределены по 7 эколого-фитоценотическим группам (ЭФГ). Наиболее представлены лесная (228 в., 32,6 %), луговая (204 в., 29,3 %), прибрежная и болотная (175 в., 25,0 %) группы. Невелика роль водной (39 в., 5,6 %), степной (31 в., 4,4 %), сорной (19 в., 2,7 %) и железнодорожной (3 в., 0,4 %) ЭФГ. Такое распределение характерно для лесной зоны.

Состав и анализ синантропного компонента южнотаежной флоры. Синантропный компонент флоры составляют преднамеренно и непреднамеренно занесенные человеком растения, а также туземные виды, приспособившиеся к обитанию на антропогенно нарушенных территориях (апофиты).

Таблица

Распределение аборигенных и адвентивных видов флоры южной тайги Тюменской области по географическим группам и элементам

Географические группы, элементы	Число видов-аборигенов	% от видов-аборигенов	Число видов-адвентиков	% от видов-адвентиков	Всего видов	Всего %
1-ПОЛИЗОНАЛЬНАЯ ГРУППА, элементы:	21	3,0	8	4,9	29	3,4
1/1-Плюрирегиональный	14	2,0	8	4,9	22	2,6
1/2-Биполярный внетропический	7	1,0	0	0,0	7	0,8
2- ГОЛАРКТИЧЕСКАЯ ГРУППА, элементы:	188	26,9	8	4,9	196	22,7
2/1-Голарктический	41	5,9	6	3,7	47	5,4
2/2-Циркумбореальный	145	20,7	2	1,2	147	17,1
2/3-Амфиатлантический	2	0,3	0	0,0	2	0,2

3-ПАЛЕАРКТИЧЕСКАЯ ГРУППА, элементы:	88	12,5	91	55,1	179	20,7
3/1-Палеарктический	88	12,5	91	55,1	179	20,7
4-БОРЕАЛЬНАЯ ГРУППА, элементы:	317	45,4	19	11,5	336	38,9
4/1-Европейский бореальный	5	0,7	2	1,2	7	0,8
4/2-Евразиатский бореальный	132	19,0	8	4,9	140	16,2
4/3-Европейско-сибирский бореальный	49	7,0	0	0,0	49	5,7
4/4-Европейско-западносибирский бореальный	38	5,4	2	1,2	40	4,6
4/5-Восточноевропейско-азиатский бореальный	26	3,7	0	0,0	26	3,7
4/6-Восточноевропейско-(западно)сибирский бореальный	30	4,3	0	0,0	30	3,5
4/7-Азиатский (в т.ч. сибирский) бореальный	17	2,4	0	0,0	17	2,0
4/8-Евразиатский монотанный	2	0,3	0	0,0	2	0,2
4/9-Европейско-западноазиатский бореальный	16	2,3	7	4,2	23	2,7
4/10-Азиатско-американский бореальный	2	0,3	0	0,0	2	0,2
5-ЛЕСОСТЕПНАЯ И СТЕПНАЯ ГРУППА, элементы:	85	12,2	30	18,1	115	13,3
5/1-Евразиатский степной	10	1,4	2	1,2	12	1,4
5/2-Европейский степной	1	0,1	2	1,2	3	0,4
5/3-Европейско-западноазиатский степной	26	3,8	3	1,8	29	3,3
5/4-Восточноевропейско-азиатский степной	20	2,9	11	6,7	31	3,6
5/5-Восточноевропейско-западноазиатский степной	16	2,3	6	3,6	22	2,5
5/6-Азиатский степной	11	1,6	6	3,6	17	2,0
5/7-Азиатско-американский степной	1	0,1	0	0,0	1	0,1

6-АМЕРИКАНСКИЙ АДВЕНТИВНЫЙ элемент:	0	0,0	8	4,9	8	0,9
7-КАВКАЗСКИЙ АДВЕНТИВНЫЙ элемент:	0	0,0	1	0,6	1	0,1
Всего	699	100	165	100	864	100

Апофитами в широком смысле (Rikli, 1903/1904, цит. по (Кравченко, 2007)) являются 477 аборигенных видов (68,2 % абориг. фр., 55,2 % флоры в целом). К гемерофобам (антропофобам) мы отнесли 222 вида (31,8 % абориг. фр., 25,8 % флоры).

Преднамеренно занесенные (культивируемые в открытом грунте) растения насчитывают 85 видов и 11 гибридов из 82 родов и 36 семейств. Они проанализированы отдельно от дикорастущих. Лидируют по числу видов Asteraceae (13 в.), Poaceae (7 в.), Rosaceae (6 в.) и Brassicaceae (6 в.). В 7 семействах – только культивируемые растения. Выделены группы эргазиофитов (54 в.), эргазиофитофитов (28 в.), эргазиолипофитов (3 в.). По характеру использования наиболее обширна группа декоративных травянистых и древесных растений, значительна также доля пищевых культур. Обращает на себя внимание относительная бедность состава культивируемых растений южной тайги. Связано это с суровыми климатическими условиями и малочисленностью поселений.

Непреднамеренно занесенные растения включают 165 видов из 111 родов и 31 семейства. Исключительно заносными видами представлены 74 рода и 4 семейства. Наибольшее число заносных видов среди Asteraceae (31 в.), Brassicaceae (18 в.), Fabaceae (17 в.), Chenopodiaceae (14 в.), Poaceae (12 в.), Caryophyllaceae s. str. (10), Boraginaceae и Lamiaceae (по 8), Onagraceae и Plantaginaceae (по 5), Rosaceae и Apiaceae (по 4). По 2–3 адвентика содержат 6 семейств, по 1 виду – 13 семейств. Из ведущих родов отметим *Chenopodium* (7 в.), *Plantago* (5 в.).

Среди адвентиков преобладают жизненные формы терофитов (71 в., 43 % адвентив. фр.) и гемикриптофитов (62 в., 37,6 %); наземных монокарпических трав (104 в., 63,0 %). Из гигроморф наиболее обильны мезофиты (127 в., 77,0 %) и ксеромезофиты (24 в., 14,6 %). Среди ЭФГ лидируют сорные растения (125 в., 75,8 %). К железнодородной ЭФГ отнесены растения (23 в., 13,9 %), в южной тайге приуроченные почти только к ж.-д. насыпям.

Ареалы видов адвентивной фракции охарактеризованы по той же схеме, что и аборигенной, и включены в выделенные гео группы (табл.). Преобладают адвентики с широкими ареалами – палеарктические (55,1 % адвентив. фр.), лесостепные и степные (18,1 %), а также бореальные (11,5 %). Полизо-нальная и голарктическая гео группы включают по 4,9 % видов. Отдельно условно выделены кенофиты американского происхождения (американский

адвентивный геоэлемент, 8 в., 4,9 %) и *Heracleum sosnowskyi* (кавказский адвентивный геоэлемент, 1 в., 0,6 %).

По времени заноса на территорию можно выделить археофиты, кенофиты и эуконофиты. Для Зауралья границу между архео- и кенофитами целесообразно провести по началу XVII в. – принятого времени широкого распространения русских оседлых поселений и занятий хлебопашеством. К археофитам мы отнесли 71 в., в т.ч. *Urtica dioica*, *Spergula arvensis*, *Alsine media*, *Thlaspi arvense* и др. К кенофитам (неофитам) – 64 в. (*Chelidonium majus*, *Fumaria officinalis*, *Cannabis ruderalis*, *Urtica cannabina*, *Lepidotheca suaveolens* и др.). Эуконофиты (30 в., в т.ч. *Gypsophila perfoliata*, *Salsola collina* и др.) появились во флоре с 1970 г. (начало строительства железной дороги Тюмень – Сургут).

Редкие виды и охрана растительного покрова южной тайги. Растительный покров Зауралья – один из основных объектов воздействия при ведении лесного и сельского хозяйства, строительстве и эксплуатации путей сообщения, комплексов по добыче и транспортировке нефти, газа и других полезных ископаемых. В связи с этим самым востребованным прикладным направлением флористических исследований в нашем регионе является разработка рекомендаций по сохранению видов растений, а также растительных сообществ и ландшафтов.

Видовой уровень охраны. В Красную книгу Тюменской области (2004) включено 252 вида сосудистых растений, в нашей флоре зарегистрировано 77 видов, что составило 8,9 % всей южнотаежной флоры. Из них 4 вида являются в ней заносными. Поэтому реально во флоре насчитывается 73 охраняемых аборигенных вида, т.е. 10,4 % аборигенной фракции. К I категории (исчезающий вид) относятся 5 видов, ко II категории (сокращающий численность вид) – 22 в., к III категории (редкий вид) – 39 в. и к IV категории (вид с неопределенным статусом) – 7 в. Нами выявлено 5 охраняемых видов, не отмеченных ранее для южной тайги; уточнены старые и найдены многочисленные новые локалитеты; внесены предложения по корректировке охранного статуса 4 видов; проведено сравнение списков нашего и сопредельных регионов; 11 видов предложены к включению в последующее издание Красной книги. Таким образом, в охране нуждается около 12 % южнотаежной флоры.

Ценотический уровень охраны. Отметим острую необходимость активной охраны лугов со степными растениями на склонах бугров в окрестностях Тобольска.

Ландшафтный уровень охраны. Сеть ООПТ включает 8 функционирующих заказников и 12 памятников природы. Проектируется 7 заказников. Нами предложено к охране в ранге памятников природы еще 3 объекта. Анализ распределения локалитетов 73 охраняемых видов по 15 действующим и проектируемым заказникам и близ их границ (Драчев, Кузьмин, 2010) позволил выделить ряд групп по их «встречаемости на ООПТ»: 1) виды, обнаруженные в 11–7 заказниках (3 в., 4,1 % охраняемых видов южнотаежной фло-

ры); 2) виды, обнаруженные в 6–4 заказниках (9 в., 12,4 %); 3) виды, обнаруженные в 3–2 заказниках (15 в., 20,5 %); 4) виды, обнаруженные в 1 заказнике (14 в., 19,2 %); 5) виды, не обнаруженные в контурах заказников, но найденные близ их границ в пределах одной и той же ЛФ (8 в., 11,0 %); 6) виды, не обнаруженные ни в заказниках, ни близ их границ (24 в., 32,8 %). Если учесть, что из 15 выделов только 8 являются реально функционирующими заказниками, очевидна недостаточная репрезентативность существующей системы ООПТ для сохранения редких растений и их локалитетов.

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ И МАКРОМИЦЕТОВ ПО ФЛОРИСТИЧЕСКИМ РАЙОНАМ И ВЫСОТНЫМ ПОЯСАМ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЗАПАДНАЯ ЧАСТЬ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА)

Крапивина Е.А., Курашева Л.Б., Шхагапсоев С.Х.

MACROFUNGI (MACROMYCETES) OF THE KABARDINO-BALKAR REPUBLIC (RUSSIAN FEDERATION, CAUCASUS): A SPECIES CHECKLIST AND PRELIMINARY GEOGRAPHICAL IMPLICATIONS

Krapivina E.A., Kurasheva L.B., Shkhagapsoyev S.Kh.

Итогом флористических исследований, как правило, является характеристика конкретной территории по составу, особенностям флоры. Выделение этих территорий является одной из самых сложных теоретических задач. Практический интерес связан с хозяйственным освоением и рациональным использованием растительных ресурсов. Однако районированию у нас в республике уделяется мало внимания. В силу этого нами предпринята попытка использовать данные о географическом распространении грибов для районирования Кабардино-Балкарии (западная часть Центрального Кавказа) на основе наших исследований.

В разных системах ботанико-географического районирования Кабардино-Балкария относится к различным районам.

По схеме районирования А.А. Гроссгейма (1948) данная территория относится к Терскому округу Кавказской флористической провинции, области горных лесов южной Европы.

Согласно геоботаническому районированию Северного Кавказа Е.В. Шифферс (1953) относит КБР в Терскую подпровинцию Северо-Кавказской геоботанической провинции Кавказской горной области Древнего Средиземья.

Р.И. Гагнидзе (1974) рассматривает Кавказ в целом в составе Субсредиземноморской подобласти Средиземноморской области.

А.Л. Харадзе (1979) изученную территорию включает в два округа – Центрального Кавказа и Скалистого хребта.

А.И. Галушко (1980) относит КБР к Центрально-Эльбрусскому, Балкарскому, Лескенскому, Палеоэльбрусскому и частично Терско-Сунженскому районам Терской и Эльбрусской подпровинции Кавказской. Согласно взглядам Ю.Л. Миницкого (1991), Кабардино-Балкария входит в Малкинский и Верхнее-Терский районы Центрального Кавказа.

В ходе проведения флористического районирования нами использовалась схема, включающая пять подрайонов, которые были впервые предложены С.Х. Шхагапсоевым и Н.В. Стариковой (2000), а также принималось во внимание районирование А.Л. Тахтаджяна и Ю.Л. Миницкого (1991).

1. Эльбрусский подрайон (Э) начинается с хребта Авасырт на востоке и до хребта Инал на юго-востоке по г. Томурбаши до Кестанды и на юг до Главного Кавказского хребта.

Здесь встречаются самые крупные в республике и один из самых крупных на Северном Кавказе березовые леса из березы бородавчатой, к которой прирешиваются березы Литвинова и Радде (Шхагапсоев и др., 1997). Обычными спутниками являются рябина кавказородная и ива козья; в поймах – ольха серая. Изредка встречаются осина, клен высокогорный, сосна, ильм эллиптический. Наиболее распространенный тип леса – березняк вейниковый. Березовые леса сменяют здесь остепненные луга и луговые степи. В этом же районе встречаются наиболее крупные массивы леса из *Pinus kochiana* в пределах Бокового и Главного Кавказского хребтов. Наиболее распространенный тип леса – сосняки травяно-кустарниковые, сосняки скальные.

В данном подрайоне отмечено 737 (31,49 % от общего числа видов) видов высших сосудистых растений. Из них «верными», встречающимися только в этом подрайоне является 81 (3,46 %) вид (*Delphinium dasycarpum* Stev. ex DC., *Cerastium elbrusense* Boiss., *Euphorbia baxanica* Galushko, *Sempervivum ingwersenii* Wale, *Saxifraga pseudolaevis* Oetting., *Rosa baxanensis* Galushko, *R. obtegens* Galushko, *Astragalus alexandri* Charadze, *Cicer balkaricum* Galushko, *Scabiosa micrantha* Desf., *Cruciata elbrusica* (Pobed.) Pobed., *Scutellaria paradoxo* Galushko, *Centaurea bacsanica* (G. Koss ex Tschuchrukidze) Gzer., *Colchicum speciosum* Stev., *Allium globosum* Bieb. ex Redoute, *Juncus elbrusicus* Galushko, *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, *Crypsis schoenoides* (L.) Lam., *Milium schmidtianum* C. Koch, *Poa glauca* Vahl и др.), что составляет 11 % от общего количества видов в данном п/районе.

Микобиота представлена 283 видами (52,21 %) из 95 родов и 43 семейств, из которых «верными» видами для этого подрайона считается 21 вид (3,87 % от общего числа видов): *Helvella infula* Fr., *Rhizina undilata* Fr.: Fr., *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod, *Bolbitius vitellinus* (Pers.) Fr., *Coprinus disseminatus* Fr.: S.F.Grey, *Hygrocybe conica* (Scop.: Fr.) Kumm., *Hygrophorus hypothejus* (Fr.:Fr.)Fr., *Pholiota mutabilis* Quel., *Tricholoma fucatum* Fr., *Gomphidius viseidus* (L.)Fr., *Cantharellus tubaeformis* Fr., *Cortinari* *aurantiacus* Mos., *Lenzites betulina* (Fr.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr) Karst., *Lactarius deliciosus* (L.: Fr.) S. F. Gray var. *pini* Vassilk., *L. deliciosus* (Fr.) S. F. Gray var. *picei* Vassilk., *L.*

insulsus Fr., *Russula alutacea* (Pers.) Fr., *R. rosacea* Pers.: S.F.Grey, *R. vetermosa* Fr., *R. xerampelina* Shaeff. По трофической приуроченности преобладают микоризообразователи – 99 (34,98 % от числа видов грибов в районе), ксилотрофы – 97 видов (34,27 %), сапротрофы опада и подстилки – 46 (16,25 %) видов, гумусовые сапрофиты – 32 (11,3 %) вида.

2. Чегемо-Черело-Суканский подрайон (Ч-Ч-С) начинается от Кестанды на восток через хребет Каргашинлитау по северному склону Скалистого хребта до Куинги, на восток и на юг тянется до Главного Кавказского хребта.

В данном подрайоне встречается 1351 (57,73 %) вид высших сосудистых растений, из которых «верными» являются 166 (12,28 %) видов (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach, *Batrachium aquatile* (L.) Dumort, *Ranunculus balkharicus* N. Busch, *Cerastium kasbek* Parrot, *C. multiflorum* C.A. Mey., *Dianthus imereticus* (Rupr.) Schischk., *Gypsophila glauca* Stev. ex Ser., *Minuartia colchica* Charadze, *M. trautvetteriana* Sosn. et Charadze, *Petrocoma hoefftiana* (Fisch.) Rupr., *Silene akinfiavii* Schmalh., *Androsace raddeana* Somm. et Levier, *Primula farinifolia* Rupr., *Sredinskya grandis* (Trautv.) Fed., *Euphorbia buschiana* Grossh., *Saxifraga adenophora* C. Koch, *S. carinata* Oetting., *Potentilla oweriniana* Boiss., *Rosa zaramagensis* Demurova, *Astragalus tschegemensis* Galushko, *Euonymus nana* Bieb., *Astrantia biebersteinii* Trautv., *Scabiosa owerinii* Boiss., *Cruciata rugosa* (Galushko) Galushko, *Campanula ciliata* Stev., *Doronicum orientale* Hoffm., *Jurinea galushkoi* Nemirova, *Fritillaria ophioglossifolia* Freyn et Sint., *Puschkinia scilloides* Adams, *Carex huetiana* Boiss., *C. microglochin* Wahlenb., *Agrostis olympica* (Boiss.) Vog и др.).

Своеобразие подрайона подчеркивает здесь присутствие ряда редких, условных эндемичных видов (*Euonymus nana*, *Saxifraga dinnikii* и *S. columnaris*). Леса, встречающиеся в этом подрайоне, отличаются своим составом. Так, в верховьях Черело-Балкарского на высоте около 2000 м над ур.м. встречаются леса из *Fagus orientalis* в подлеске с *Rhododendron luteum*. Урочище Штулу – единственное место произрастания *Picea orientalis* и *Abies nordmanniana*. Ниже произрастают *Fraxinus excelsior*, *Pyrus caucasica*, *Corylus avellana*, *Sorbus graeca*. В верховьях Черело-Безенгийского встречаются островки *Corylus avellana* (Портениер, 1992), имеющие, безусловно, реликтовый характер. Есть свой эндемик в этом подрайоне – *Saxifraga carinata*, своеобразный вид, близкий к одноцветковым камнеломкам секции *Kabschia*. В пойме реки Хазнидон небольшими фрагментами встречается редкий тип леса на Кавказе – березняк-кисличник (Шхагапсоев и др., 1997). Своеобразие района определяется прежде всего наличием громадных масс первично-обнаженных субстратов (скалы, осыпей, ледниковых морен) с интересной флорой. В этом районе сконцентрированы самые крупные заросли рододендрона кавказского в Кабардино-Балкарии.

В подрайоне обнаружено 447 видов (82,47 %) грибов из 127 родов и 43 семейств; для него характерно произрастание 32 верных видов (5,9 %): *Puteus lutivireus* Rea, *Hemipholiota albochrenoneata* (Peck) Romangnesi ex Bon, *Leucopaxillus candidus* (Bres) Sing., *Melanoleuca grammopodia* (Bull.: Fr.) Pat., *Mycena*

acicula (Shs)Kumm., *M. ammoniaca* (Fr.) Quel, *M. cinerella* (Karsten) Karsten, *M. filopes* (Bull.:Fr.) Kumm, *M. leptophylla* (Peck) Saccardo, *M. sanguinolenta* (Alb: Schw: Ffr.) Kummer, *Oudemansiella umbellifera* (L.: Fr.) Quel, *Tricholoma scalpturatum* (Fr.) Quelet, *Leccinum quercinum* (Pilát ex Pilát) Pilát: Drmek, *Porphyrellus porphyrosporus* (Fr.) Gilb., *Xerocomus armeniacus* (Quel.) Quel., *Cantharellus pallens* Pilát, *Cortinarius rufoolivaceus* (Pers.:Fr.) Fr., *Gymnopilus alpinus* (Sing.) Sing., *Galera semilanceata* Pk., *Inocybe griseovelata* Küher, *Astraeus hydrometricus* (Pers: Pers) Morgan, *Geastrum triplex* Junghuhn, *Trametes trogii* Berk, *Neolentinus lepidus* (Buxb: Fr) Redhead: Ginns, *Polyporus faquioni* Quel: Sacc., *P. tuber-ester* Fr., *P. varius* (Pers.) Fr., *P. zonatus* Fr., *Russula ochroleuca* (Pers.) Fr., *R. raultii* Quelet, *R. nigricans* Fr., *Cytidia salicina* (Fr.: Fr.) Burt. По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы (164 вида, 30,01 %), микоризообразователи составляют 121 вид, (20,06 %), сапротрофы опада и подстилки – 81 (18,12 %), гумусовые сапрофиты – 51 (11,40 %).

3. Подрайон Юрской депрессии (ЮД) прерывисто протянулся от Джинальского хребта на востоке до Хазни-Баши на западе.

Платообразность невысоких хребтов, слагающих депрессию в западной части, и наличие отдельных высоких равнинных поверхностей на хребтах и их склонах в восточной может указывать на участие в формировании рельефа депрессии обширных водных потоков, по всей вероятности, спускавшихся с Эльбруса. Формирование депрессии связано не только с тектоническими, но и с эрозионными процессами. Прорезающие депрессию отрезки долины рек весьма сильно расширяют, образуя здесь котловины (Былымскую, Актопракскую, Безенгийскую, Балкарскую и др.), что еще более усиливает депрессионный характер этого межхребтового пространства.

В Юрской депрессии заметное место занимают гидрофитные ценозы, приуроченные к выходам грунтовых вод и берегам ручьев. Здесь обильны *Deschampsia caespitosa*, *Carex acrifolia*, *C. capillaris*, *C. rostrata*, *C. transcaucasica*, *Eriophorum vaginatum*, *Cerastium cerastioides*.

Оригинальность флоры заключается в преобладании нагорно-ксерофитной и петрофитной растительности. Анализ нагорно-ксерофитной растительности (Шхагапсоев, Доильнищина, 1994) показывает интересную картину флорогенеза.

В этом подрайоне отмечено 1190 (50,85 %) видов сосудистых растений. «Верными» видами являются 206 (17,31) видов (*Ephedra procera* Fisch. et Mey., *Adonis aestivalis* L., *Dianthus elbrusense* Charadze, *Gypsophila acutifolia* Fisch. ex Spreng., *Polycnemum majus* A. Br., *Acantholimon glumaceum* (Jaub. et Spach) Boiss., *Cleome daghestanica* (Rupr.) Tzvel., *Crambe gibberosa* Rupr., *Erysimum meyerianum* (Rupr.) N. Busch, *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Daphne baksanica* Pobed., *Stelleropsis caucasica* Pobed., *Rosa galushkoi* Demurova, *R. teberdensis* Chrshan., *R. tchegemensis* Galushko, *As-tragalus polyphyllus* Bunge, *Erodium fumarioides* Stev., *Asperula biebersteinii* V. Krecz., *Heliotropium styligerum* Trautv., *Linaria baxanensis* Galushko, *Ne-*

peta supina Stev., *Iris pumila* L., *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Bothriochloa bladhii* (Retz.) S.T. Blake, *Festuca sommieri* Litardiere, *Poa caucasica* Trin., *Arum elongatum* Stev., *A. orientale* Bieb. и др.).

Наиболее интересно присутствие таких видов, как *Astracantha aurea*, *Caragana grandiflora*, *Rosa valentinae*, *Stelleropsis caucasica*, виды родов *Helianthemum* и др. Есть свои эндемичные растения, присущие данному подрайону (*Rosa kossii*, *R. balkharica* и др.).

В подрайоне обнаружено 196 видов грибов (36,16 %) из девяти родов и 43 семейств («верных» видов для этого подрайона не обнаружено).

По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы (80 видов, 40,81 %), микоризообразователи насчитывают 64 вида (32,65 % от числа видов в районе), гумусовые сапрофиты – 24 (12,24 %), сапротрофы опада и подстилки – 27 (13,77 %) видов грибов.

4. Лескено-Лашкутинский подрайон (Л-Л) – зона мезофитных широколиственных лесов; начинается от Жанхотеко до реки Нижний Черек на востоке.

В данном подрайоне отмечено 987 (41,79 %) видов сосудистых растений. Здесь отмечено максимальное число «верных» видов (320 видов) (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee, *Anemone blanda* Schott et Kotschy, *Helleborus caucasicus* A. Br., *Roemeria refracta* DC., *Cerastium argenteum* Bieb., *Dianthus armeria* L., *Hablitzia tamnoides* Bieb., *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze, *Ostrya carpinifolia* Scop., *Primula woronowii* Losinsk., *Viola alba* Bess., *Salix alba* L., *Lunaria rediviva* L., *Sisymbrium erucastrifolium* (Rupr.) Trautv., *Chrysosplenium alternifolium* L., *Crataegus curvisepala* Lindm., *Fragaria moschata* (Duch.) Wecton, *Mespilus germanica* L., *Rosa tscherekensis* (Galushko) Galushko, *Galega officinalis* L., *Acer campestre* L., *A. pseudoplatanus* L., *Euonymus europaea* L., *Sanicula europaea* L., *Torilis arvensis* (Huds.) Link, *Sambucus ebulus* L., *Valerianella carinata* Loisel., *Dipsacus laciniatus* L., *D. pilosus* L., *Vinca herbaceae* Waldst. et Kit., *Symphytum officinale* L., *Melissa officinalis* L., *Mentha arvensis* L., *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Bellis perennis* L., *Calendula officinalis* L., *Centaurea cabardensis* (G. Koss ex Tschuchrukidze) Gzer., *C. czerkessica* Dobroc. et Kotov, *C. nogmovii* (G. Koss ex Tschuchrukidze) Gzer., *Kemulariella caucasica* (Willd.) Tamamsch., *Sigesbeckia orientalis* L., *Tephroses cladobotrys* (Ledeb.) Griseb. et Schenk, *Gagea lutea* (L.) Ker – Gawl., *G. minima* (L.) Ker – Gawl., *Tulipa biebersteiniana* Schult. et Schult., *Allium ursinum* L., *Galanthus bortkewitschianus* G. Koss, *Tamus communis* L., *Epipogium aphyllum* Sw., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Calamagrostis teberdensis* Litv., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *P. gigantea* (Grossh.) Grossh.), что составляет 32,42 % от общего количества видов в подрайоне.

Особенность подрайона подчеркивает присутствие крупных буковых лесов из *Fagus orientalis* с присущими элементами. Из оригинальных видов следует отметить *Ostrya carpinifolia*, *Arctostaphylos caucasica*, *Taxus baccata*, *Sorbus torminalis* и др. В восточной части этого подрайона – Лескенских лесах – встречается целый комплекс третичных реликтовых видов деревьев и

кустарников с сопутствующими травами (*Euonymus latifolia*, *Vaccinium arctostaphylos*, *Rhododendron luteum* и др.). В силу этого А.И. Галушко (1974) эти леса причислил к одним из третичных рефугиумов.

Микобиота данного подрайона представлена 459 видами (84,68 %) (*Licogala epidendrum* (L.) Fr., *Bulgaria inquinans* (Pers.: Fr.) Fr., *Cudonia circinans* (Pers.) Fr., *Daldinia concentrica* (Bolt.: Fr.) Cesati: De Not., *Geoglossum histrium* (Pers.) Comm, *Xylaria hupoxydon* (L.: Fr.) Greville, *X. polymorfa* (Pers.: Fr.) Greville, *Chlorosplenium aeruginosum* (S.F.Gray) Fr, *Morchella esculenta* Pers., *M. conica* (Pers.) Fr., *Gyromitra esculenta* (Pers.: Fr.) Fr., *G. infula* (Schaeff.: Fr.) Fr., *G. gigas* (Krombh) Ске и др.) из 129 родов и 45 семейств. Трофическая приуроченность характеризуется преобладанием ксилотрофов (177 видов, 38,56 %), микоризообразователи составляют 125 видов (27,23 % от числа видов в подрайоне), сапротрофы опада и подстилки – 90 (19,60 %), гумусовые сапрофиты – 52 вида (12,85 %). «Верных» видов насчитывается 52 вида грибов (9,59 %): *Chlorosplenium aeruginosum* (S.F.Gray) Fr, *Chlorociboria aeruginacens* (Nylander) Kanouse: Ramamurthi, *Agaricus bitorquis* (Quelet) Saccardo, *A. langei* (Moel) Moeller, *Amanita caesarea* (Scop.:Fr.) Pers., *Agrocybe vervacti* (Fr.: Fr.) Singer., *Panaeolus riskenii* Hora, *Entoloma sinatum* (Bull: Fr.) Kumm, *E. sordidulum* (Kühn: Romagn) Orton, *E. subradiatum* (Kühn: Romagn) Moser, *E. prunuloides* (Fr.: Fr.) Quelet, *Hygrocybe punicea* (Fr.: Fr.) Kumm., *Hygrophorus chrysodon* (Batsch.: Fr.) Fr., *Puteus alborugosus* Kühn., *P. leonius* (Sch: Fr.) Kumm., *P. olivaceus* Orton., *Stropharia rugosoannulata* Farlow, *Armillaria borealis* Maxmüller : Krohnen, *Collybia peronata* (Bolt.: Fr.) Kumm., *Laccaria pumila* Fayod, *Mycena metata* (Fr.: Fr.) Kumm, *Pseudoomphalina clusiformis* (Kühn: Romagn) Bon, *Tricholoma lascivum* (Fr.) Gillet, *Txeromphalia fellea* Maire: Melencon, *Boletus fragrans* Vittadini, *B. luteocupreus* Berta: Estades, *Alnicola scolecina* (Fr.) Romagnesi, *Cortinarius auroturbinatus* (Secr) Lange, *C. arcuatorum* Henry, *C. colus* Fr., *C. croceus* (Sch: Fr.) Britz, *C. cinabarius* Fr., *C. deseptivus* Kauff, *C. herpeticus* var *faeticola* (Mos.) Nezd., *C. subfulgens* P.D. Orton, *C. paragaudia* Fr., *C. rickenianus* Maire, *Galera atkinsoniana* A.H. Smith, *Hebeloma radicosum* (Bull.:Fr.) Risken, *Ramaria botrytis* (Pers.: Fr) Bound, *Hericum erinaceum* (Fr.) Pers, *Lentinellus cochleatus* (Hoff: Fr) Karsten, *Hymenochaeta rubiginosa* Schr., *Myriostoma portractum* (Fr.) Kanouse, *Trichaster melanocephalus* Czern, *Bovista plumbea* Pers: Pers, *Dictyphora duplicata* Bosc., *Fomes annosa* (Fr.)Karst, *Trichanptum pergamenum* (Fr.) Fr., *Panus stipiticus* (Fr.) Karst, *Polyporus agariceus* Berk., *Peniophora sanguinea* (Fr.) Bers., *Irpex lacteus* Fr., *Sterium insiquitum* Quelet, *Tremella foliacea* Pers.: Fr.

5. Терско-Прохладенский подрайон (Т-II) охватывает равнинную территорию и практически совпадает с административными границами трех районов Кабардино-Балкарской Республики.

В данном подрайоне встречается 307 (13,12 %) видов сосудистых растений. Здесь отмечено наименьшее количество «верных» видов (62 вида, или 20,19 %): *Thelypteris palustris* Schott, *Salvinia natans* (L.) All., *Ranunculus acris*

L., *Paeonia tenuifolia* L., *Papaver arenarium* Bieb., *P. rhoeas* L., *Dianthus inamoenus* Schischk., *Atriplex rosea* L., *A. sagittata* Borkh., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *Tamarix meyeri* Boiss., *Populus alba* L., *P. berkerensis* Poljak., *Crambe grandiflora* DC., *Amygdalus nana* L., *Caragana mollis* (Bieb.) Bess., *Astrodaucus litoralis* (Bieb.) Drude, *Valeriana tuberosa* L., *Trachomitum sarmatiense* Woodson, *Linaria biebersteinii* Bess., *Verbascum marshallianum* Ivanina et Tzvel., *Verbena officinalis* L., *Lycopus exaltatus* L., *Bidens cernua* L., *Zanichellia palustris* L., *Iris pseudonotha* Galushko, *Ornithogalum arcuatum* Stev., *Cyperis glomeratus* L., *Eleocharis austriaca* Hayek, *Lemna trisulca* L., *Butomus umbellatus* L., *Spirodella polyrhiza* (L.) Schleid. и др.

Своеобразие подрайона связано с отсутствием в его составе растительных сообществ с богатыми древесными жизненными формами. Чаще всего фрагменты лесной растительности встречаются по северным склонам отрогов Сунженского хребта с дубом обыкновенным, карагачом, грабом кавказским, на отрогах Терского хребта – группировки кустарниковых зарослей, из которых следует отметить *Amygdalis nana*, *Caragana mollis*. Интересны припойменные дубравы в среднем течении рек Терек и Акбаш.

В процентном выражении больше всего «верных» видов сосудистых растений, как и в количественном выражении, приходится на Лескено-Лашкутинский подрайон (32,42 %), на Терско-Прохладенский подрайон – 20,19 % (тогда как в количественном выражении меньше всего видов отмечено для этого подрайона).

Микобиота здесь представлена 176 видами (32,47 %) грибов (*Cudonia circinans* (Pers.) Fr., *Daldinia concentrica* (Bolt.: Fr.) Cesati: De Not., *Xylaria polymorfa* (Pers.: Fr.) Greville, *Morchella steppicola* Zer., *Verpa bohemica* (Krombh.) Schroet., *Gyromitra esculenta* (Pers.: Fr.) Fr., *G. gigas* (Krombh)Cke, *Helvella infula* Fr., *H. lacunose* (Atzel.) Fr., *Sarscocypha coccinea* (Scop.: Fr.) Lambotte., *Agaricus arvensis* Sch.: Fr., *A. augustus* Fr. (= *A. perratus* Schulz.), *A. bisporus* (Lange) Jmbach, *A. campestris* L.:Fr., *Lepiota squamosa* (Weinm) Kumm., *Leucoagaricus naucinus* (Fr.) Sing., *Macrolepiota excoriata* (Sch.: Fr.) Wasser, *Coprinus atramentarius* (Bull.: Fr.) Fr., *C. comatus* (Müll.: Fr.) Pers., *C. extingtorus* (St. Amans) Fr., *C. ephemerus* (Bull.: Fr) Fr., *C. micaceus* (Bull.: Fr.) Fr., *Entoloma lampropus* (Fr.: Fr.) Hestler и др.) из 86 родов и 38 семейств. Наблюдается преобладание ксилотрофов (95 видов, 53,97 %), микоризообразователей 38 видов (21,59 % от числа видов в районе), сапротрофов опада и подстилки – 20 (11,336 %), гумусовых сапрофитов – 18 (10,22 %).

«Верными» являются только пять видов грибов (1,1 %): *Macrolepiota excoriata* (Sch.: Fr.) Wasser, *Coprinus extingtorus* (St. Amans) Fr., *Gloephyllum abientinum* (Fr.) Karst., *Trichanptum abietium* (Pers.: Fr.) Ryvardeen, *Pleurotus erygii* (DC.:Fr.) Quel.

Проведенный анализ флористического районирования территории Кабардино-Балкарии позволил выявить во всех пяти подрайонах 21 вид (0,89 % от общего количества видов) сосудистых растений; в четырех – 154 (6,58 %)

вида; в трех – 356 (15,21 %). Наибольшее количество встречается в двух подрайонах – 974 (41,62 %) вида; 835 (35,68 %) видов встречается только в одном из подрайонов.

Абсолютным максимумом «верных» видов сосудистых растений отличается Лескено-Лашкутинский подрайон (32,42 %). Данная территория характеризуется преобладанием видового состава микобиоты, насчитывающего 459 видов (84,6 % от общего числа); на второй позиции – район Чегемо-Череко-Суканский (447 видов, 82,4 %), на третьем месте – Эльбрусский (283 вида, 52,2 %); Юрская депрессия представлена 196 видами (31,1 %), Терско-Прохладненский подрайон 176 видами (32,4 %).

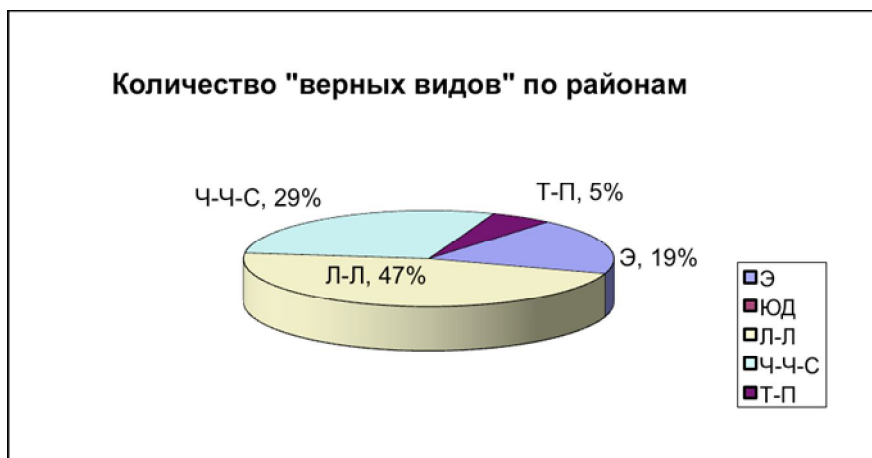


Рис. Количество «верных» видов грибов по подрайонам КБР

Только в одном районе встречается 110 видов грибов, что составляет 18,45 % от общего числа видов, в двух – 138 (25,46 %), в трех – 89 (16,42 %), в четырех – 75 (13,83 %), в пяти – 119 (21,95) видов. Всего 110 «верных» видов (20,47 %) из 60 родов и 40 семейств, встречающихся только в одном подрайоне (рис.).

Исследования проводятся при поддержке гранта РФФИ № 09-04-96508.

**КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ФЛОРЫ
УСТЮРТСКОГО ЗАПОВЕДНИКА
Нурмухамбетова Д.Э.**

**FLORISTIC TREATMENTS OF THE USTYURT PLATEAU
(UZBEKISTAN AND KAZAKHSTAN): A BRIEF HISTORY
Nurmukhambetova D.E.**

До начала XX века юго-западная часть плато Устюрт оставалась практически не изученной в ботаническом отношении. Ближайшим к территории заповедника районом, посещавшимся ботаниками в XVIII–XIX вв., является прибрежная часть п-ва Мангышлак вдоль восточного побережья Каспийского

моря. Первым из ботаников этот район в 1773 г. посетил С.Г. Гмелин (Gmelin, 1774). В 1825 г. здесь работал профессор Э.И. Эйхвальд (Eichwald, 1834), собравший большую ботаническую коллекцию, в которой имеется ряд видов, произрастающих и на Южном Устюрте. В 1832 г. северное побережье Мангышлака посетил выдающийся натуралист и путешественник Г.С. Карелин, собравший значительные ботанические коллекции (к сожалению, не сохранившиеся). Отчет об этой экспедиции был опубликован только через полвека (Карелин, 1883). В нем для данного района приводится 280 видов, большинство из них произрастает на Южном Устюрте. Известный ботаник И.Г. Борщов во время экспедиции по Арало-Каспийскому краю (1857–1859 гг.) первым из ботаников посетил плато Устюрт и охарактеризовал его флору и растительность (Борщов, 1865). Во второй половине XIX века на Мангышлаке и Устюрте проводились геологические исследования, участники которых попутно собирали ботанические коллекции и кратко характеризовали растительный покров региона. Так, в 1869 г. на Мангышлаке проводил изыскания горный инженер Н.Г. Дорошин, а в 1870–1871 гг. непосредственно в рассматриваемом районе (кол. Чагыл, Узун-кую) горный инженер Н.Д. Малома собрал ботаническую коллекцию из 135 видов растений, ныне хранящуюся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. В 1874 г. Русским географическим обществом была организована экспедиция для исследования Арало-Каспийского края, в ходе которой были собраны ботанические коллекционные материалы. Некоторые краткие сведения о растительности Южного Устюрта содержатся в отчете о результатах этой экспедиции, составленном геологом Н.И. Андрусовым (1889). В 1906 г. значительные ботанические материалы собрал на Мангышлаке В.А. Дубянский, но результаты его исследований не были опубликованы. Таким образом, в течение XIX в. были получены первые, еще весьма отрывочные и неполные сведения о флоре и растительности Мангышлака и Устюрта.

Более углубленные исследования растительного мира региона начались в 20-е годы XX в. В 1926 г. на Мангышлаке и Устюрте проводил исследования почвенно-ботанический отряд Казахстанской экспедиции АН СССР. В ходе этой экспедиции, результаты которой были опубликованы в 1930 г. (Доленко, 1930), Б.А. Борнеман и М.Д. Спиридонов проводили геоботанические исследования на п-ве Мангышлак, Ф.Н. Русанов (1930) – на Западном Устюрте и равнинном Мангышлаке, Р.Ю. Рожевиц – на Восточном Устюрте. Маршрут Ф.Н. Русанова только в своей самой южной точке (у колодца Кош-Аджи) заходил на южную окраину Устюрта, но не достигал его южных чинков, а маршрут Р.Ю. Рожевица пролегал по восточной (Каракалпакской) части Устюрта и также не достигал южной окраины плато. В работах, опубликованных по результатам этих исследований, приводился ряд описаний выделенных авторами растительных ассоциаций, дающих представление о характере растительности обследованной территории. Несмотря на несомненную ценность этих работ, они имели, скорее, характер реког-

носцировочных обследований из-за слишком редкой сети маршрутов, пройденных исследователями на такой огромной территории. В этих работах содержится довольно мало сведений о флоре обследованных районов плато и совершенно отсутствует описание весеннего аспекта растительности.

В 1944–1945 гг. на территории восточной (Каракалпакской) части плато Устюрт полустационарно работала комплексная экспедиция АН Узбекской ССР, в работах которой, наряду с другими специалистами, принимали участие узбекские ботаники под руководством крупнейшего исследователя растительности Средней Азии Е.П. Коровина. По итогам работ этой экспедиции в 1949 г. был опубликован сборник статей, в котором имеется очерк растительности Каракалпакского Устюрта, написанный Е.П. Коровиным и И.И. Гранитовым.

В 1950 г. на Мангышлаке и Устюрте работала экспедиция Пастбищно-мелиоративного треста Министерства сельского хозяйства Казахской ССР под руководством доцента КазГУ Н.Т. Агеевой. В результате ее исследований был составлен первый флористический список Мангышлака и Устюрта, включающий 419 видов сосудистых растений, и составлена первая классификация растительных сообществ региона (Агеева, 1972, 1974).

Сведения о флоре казахстанской части Устюрта, накопленные к середине XX в., были отражены во «Флоре Казахстана», составленной сотрудниками Института ботаники АН Казахской ССР под руководством Н.В. Павлова и опубликованной в 1956–1966 гг. Анализ этих сведений показывает, что в данный период флористическая изученность Устюрта была еще весьма недостаточна, т.к. многие виды, вполне обычные и распространенные в данном регионе, не указывались для Устюрта во «Флоре Казахстана».

В начале 50-х годов проводились исследования растительности наиболее южной части плато Устюрт, расположенной в пределах Туркмении (Коган, 1954). В ходе этих исследований было сделано немало интересных флористических находок, пополнивших сведения о составе флоры Южного Устюрта и впоследствии приведенных в «Определителе растений Туркменистана» В.В. Никитина и А.М. Гельдиханова (1988).

Результаты ботанических исследований, проводимых на Восточном (Каракалпакском) Устюрте Институтом ботаники АН Узбекской ССР, были отражены в «Определителе высших растений Каракалпакии» (Бондаренко, 1964). Впоследствии эти исследования были продолжены сотрудниками Комплексного института естественных наук Каракалпакского филиала АН Узбекской ССР (г. Нукус), в результате чего в 1982–1983 гг. был опубликован «Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма» под редакцией И.И. Гранитова (Коровина и др., 1982, 1983). Результаты исследований флоры и растительности Северо-Западного Устюрта был посвящен сборник работ сотрудников данного института, опубликованный в 1977 г. В 1988 г. вышла обобщающая работа Б.Ш. Шербаева по флоре и растительности Каракалпакии, а в 2001–2002 гг. П. Тажимуратов

опубликовал флористический список Каракалпакского Устюрта и работы по галофильной и гипсофильной растительности этой части плато.

В 1976–1991 гг. растительный покров Мангышлака и Устюрта подробно изучался экспедицией лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР. Эти работы были частью программы исследований, проводимых с целью составления карты растительности пустынной области Казахстана и Средней Азии. Наиболее обширные и подробные исследования растительного покрова Мангышлака и Устюрта были проведены И.Н. Сафроновой (1982, 1984, 1985, 1996). В результате было уточнено положение региона в схеме ботанико-географического районирования, прослежена подзональная дифференциация растительного покрова, выявлены различные типы его пространственной структуры и типологическое разнообразие пустынных сообществ, проведено геоботаническое районирование региона, разработаны карты растительности Устюрта (Сафронова, Востокова, 1982) и Мангышлака (Сафронова, 1986), а также составлен флористический список, включающий 622 вида сосудистых растений, причем 134 вида указаны для региона впервые (Сафронова, 1996).

Имеющиеся сведения о флоре Устюрта вошли в «Определитель растений Средней Азии», составленный коллективом сотрудников Института ботаники АН Узбекской ССР под руководством А.И. Введенского (с участием сотрудников других учреждений) на основании материалов всех крупных гербарных коллекций по Средней Азии и опубликованный в 10 выпусках в 1968–1993 гг. В настоящее время это издание является наиболее полной и современной сводкой по флоре Средней Азии, но и в нем флора Устюрта отражена далеко не полно.

После организации в 1984 г. Устюртского заповедника флористические исследования на его территории проводились в 1986–1988 гг. научным сотрудником заповедника Х.Е. Еедигеевым. В результате был составлен предварительный флористический список заповедника, включающий 263 вида (Летопись природы Устюртского ГПЗ, 1989). В 2009 г. Д.Э. Нурмухамбетовой и Г.Б. Сакауовой был опубликован флористический список заповедника, в основном совпадающий со списком Х.Е. Еедигеева с добавлением нескольких видов (всего 267 видов).

В 2006 г. сотрудниками Института ботаники и фитоинтродукции АН Республики Казахстан (г. Алматы) под руководством проф. Н.К. Аралбая (с участием сотрудников Мангышлакского экспериментального ботанического сада в г. Актау) был составлен список сосудистых растений Мангистауской области, включающий 675 видов из 300 родов и 69 семейств, распространение которых указано по природным районам области, одним из которых является Южный Устюрт. Тем же коллективом авторов в 2006 г. составлен каталог редких и исчезающих видов растений Мангистауской области (Красная книга области), включающий 40 видов сосудистых растений, из которых 20 представлены во флоре Устюртского заповедника.

К ВОПРОСУ О ПРИРОДНОМ ЗОНИРОВАНИИ И «СМЕЩЕНИИ» ПРИРОДНЫХ ЗОН В ДОЛИНЕ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е., Вострикова Н.О., Пилипенко В.Н.

ON SHIFTING OF NATURAL ZONES WITHIN THE LOWER VOLGA VALLEY

Laktionov A.P., Alexeev Yu.E., Vostrikova N.O., Pilipenko V.N.

Особенности географического распространения растений описываются на разных уровнях и в различном масштабе. Один из уровней выражается в отнесении растений к определенной зональной флористической группе (комплексу). Следующий уровень заключается в выяснении картины распространения вида внутри его общего ареала или на периферии ареала – в его дислокации или микрохорологии. В этом плане одной из особенностей ботанической географии низовьев Волги является размещение лугово-степных видов растений, северная граница распространения которых на Восточно-Европейской равнине находится в зоне лесостепи (рис.).

Как известно, самые северные участки Волго-Ахтубинской поймы находятся в подзоне типчаково-ковыльных степей (дерновинно-злаковых), а примыкающие к ним с юга участки, приблизительно до широты пос. Михайловка, расположены в подзоне полынно-типчаково-ковыльных степей (опустыненных степей). Еще южнее, до берегов Каспийского моря, простирается подзона северных пустынь зоны пустынь.

На фоне этой картины размещения почвенно-растительных зон и подзон в Нижнем Поволжье выделяются особенности распространения видов растений, которые являются характерными компонентами луговых степей и которые в Нижнем Поволжье находят южные пределы своего распространения. При этом областью такого распространения лугово-степных видов являются северные районы Волго-Ахтубинской поймы, где для этого имеются более подходящие экологические условия: относительно влажные варианты луговых почв и относительно большое количество осадков – около 300 мм против 150 мм, которые выпадают в приморской части дельты Волги и смежных районах пустыни.

Закономерности распространения лугово-степных видов растений на территории Волго-Ахтубинской поймы нам удалось установить на основе многолетних маршрутных исследований региона, а также в результате анализа состава 13 локальных флор, составленных и изученных в разных районах Астраханской области. Почти все виды лугово-степного комплекса оказались в составе только самых северных локальных флор, которые расположены в районе следующих населенных пунктов: Садовое, Вязовка, Капустин Яр и Козинка.

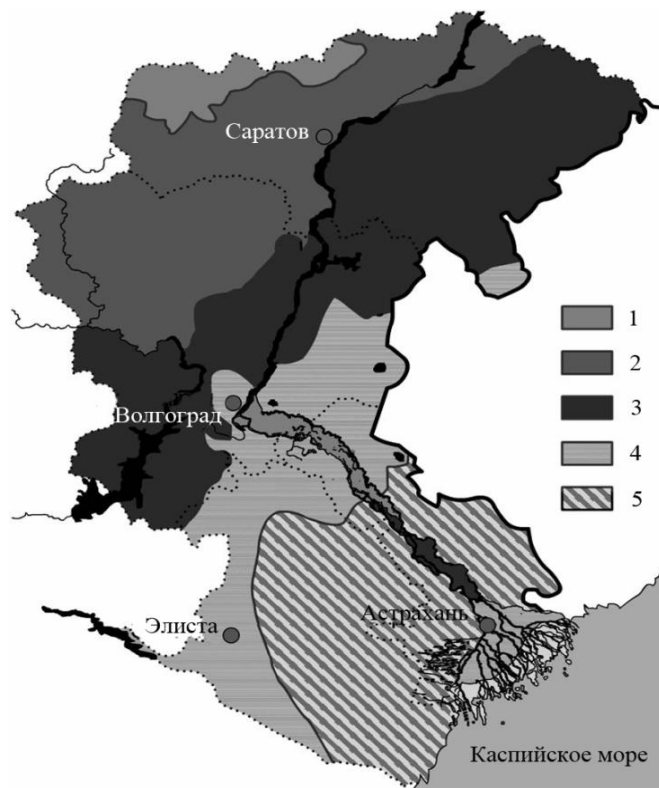


Рис. Схематическая карта растительности юго-востока Европейской России и долины Нижней Волги. Условные обозначения: зона степи: 1 – подзона луговой степи (лесто-степи); 2 – подзона разнотравно-дерновиннозлаковой степи; 3 – подзона дерновиннозлаковой степи; 4 – подзона опустыненной степи (полупустыни); зона пустыни: 5 – подзона северной пустыни

Некоторые из растений этой группы встречаются в глубине балок, прорезывающих основание склонов горы Большое Богдо. Приводим примеры лугово-степных видов растений, которые зарегистрированы в вышеназванных четырех локальных флорах на территории Волго-Ахтубинской поймы: *Allium lineare* L., *Ornithogalum fischerianum* Krasch., *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev., *Dianthus borbasii* Vandas, *D. pallidiflorus* Ser., *D. pratensis* Bieb., *Elisanthe noctiflora* (L.) Rupr., *Odontites vulgaris* Moench, *Ranunculus pedatus* Waldst. et Kit., *R. meyerianus* Rupr., *R. polyanthemos* L., *Hesperis sibirica* L., *Turritis glabra* L., *Sanguisorba officinalis* L., *Trifolium pretense* L., *T. repens* L., *Linum austriacum* L., *Lavatera thuringiaca* L., *Hypericum perforatum* L., *Viola accrescens* Klok., *V. persicifolia* Schreb., *Eryngium campestre* L., *Heracleum sibiricum* L., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Vincetoxicum hirundinaria* Medik, *Dracocephalum thymiflorum* L., *Veronica prostrate* L., *Salvia stepposa* Shost., *Teucrium scordioides* Schreb., *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Galium rubioides* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Valeriana tuberosa* L., *Artemisia abrotanum* L., *Senecio tataricus* Less., *Picris hieracioides* L., *Hieracium echioides* Lumn. и др. (Лактионов, 2009).

Кроме лугово-степных видов, аналогичную дислокацию и совпадающие с ними южные границы ареалов имеют представители из ряда других групп видов – лесных (неморальных), лугово-болотных, сорно-луговых и

антропогенных различного происхождения. Вот некоторые из них: *Equisetum fluviatile* L., *E. palustre* L., *Melica altissima* L., *Convallaria majalis* L., *Quercus robur* L., *Geranium collinum* Steph., *Frangula alnus* Mill., *Xanthoxalis stricta* (L.) Small subsp. *repens* (Thunb.) Tzvel., *Acer campestre* L., *Epilobium adenocaulon* Hausskn. и др.

Выше рассмотрена одна из ботанико-географических закономерностей распределения растительного покрова южных районов Нижнего Поволжья, которая определяется мощным влиянием комплекса экологических факторов поймы Волги и Ахтубы и объясняет сложный рисунок границ между почвенно-растительными зонами. Аналогичные явления наблюдаются и в других районах Восточно-Европейской равнины, на основании чего классики отечественной науки – В.В. Докучаев и др. – сформировали закон зональности и основали ученье о природных зонах (Алексеев, 2010).

Таблица 1

Соотношение некоторых эколого-фитоценологических групп во флористических районах долины Нижней Волги

Эколого-фитоценологическая группа	Число видов (% от общего числа видов)							
	ВС		АН		ХЕ		БК	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Пустынный	11	5,09	13	6,13	19	8,87	61	14,4
Псаммофильно-пустынный	7	3,24	11	5,18	13	6,07	33	7,83
Петрофильно-пустынный	1	0,46	1	0,47	2	0,93	10	2,37
Галофильно-пустынный	2	0,92	3	1,41	10	4,67	35	8,31
Пустынно-степной	20	9,25	28	13,2	29	13,5	52	12,3
Псаммофильно-степной	23	10,6	20	9,43	17	7,94	26	6,17
Степной	65	30,1	64	30,1	54	25,2	83	19,7
Псаммо-петрофильно-степной	12	5,55	9	4,24	10	4,67	10	2,37
Петрофильно-степной	7	3,24	8	3,77	9	4,2	31	7,36
Галофильно-лугово-степной	27	12,5	24	11,3	27	12,6	46	10,9
Лугово-степной	41	18,9	31	14,6	24	11,2	34	8,0
Всего	216	100	212	100	214	100	421	100

Условные обозначения: флористические районы долины Нижней Волги: ВС – Волгоградско-Ступинский; АН – Ахтубинско-Никольский; ХЕ – Харабалинско-Енотаевский; БК – Бахтемиро-Кигачский.

Большой интерес представляет вопрос о том, какой природной зоне (подзоне) более всего соответствует тот или иной флористический район долины Нижней Волги. Ниже мы предприняли попытку сделать природное

зонирование долины Нижней Волги, взяв за основу соотношение эколого-фитоценологических групп растений во флоре ДНВ и во флоре степей и пустынь юго-востока России (табл. 1–3).

По результатам сравнения табличных данных мы можем сделать следующие выводы.

1. Волгоградско-Ступинский район долины Нижней Волги по соотношению степных (30,1 %) и лугово-степных (18,9 %) видов, вместе составляющих 50 %, более всего соответствует подзоне луговых степей (лесостепи).

Согласно таблице 2, в этом флористическом районе лесные виды составляют 9,56 %, степные – 10,1 %, луговые – 18,9 % и лугово-степные – 6,42 % от общего числа видов. Эти данные так же близки к показателям лугово-степной подзоны (табл. 3). При этом данный флористический район проходит через подзону опустыненных степей (Сафронова, 2002).

2. Степные и лугово-степные виды в Ахтубинско-Никольском районе вместе составляют (44,7 %). Это почти соответствует показателям лесостепной подзоны степной зоны с некоторым сдвигом к богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степям в самой южной части флористического района (рис.).

3. В Харабалинско-Енотаевском районе степные и лугово-степные виды вместе составляют 36,4 %. Наблюдается увеличение процента переходных пустынно-степных (13,5 %) и галофильно-лугово-степных (12,6 %) видов (табл. 1, 2). Галофильно-лугово-степные виды характерны для подзоны дерновиннозлаковых степей и практически исчезают вместе с лиманами в подзоне опустыненных степей. Таким образом, Харабалинско-Енотаевский подрайон по эколого-фитоценологическому составу флоры близок к подзоне дерновиннозлаковых степей (рис.).

4. В следующем Бахтемиро-Кигачском районе степные виды составляют 19,7 %, галофильно-лугово-степные – 10,9 %, и вместе они составляют 30,6 %. Доля лугово-степных видов падает (8 %), и увеличивается процент пустынно-степных видов (12 %).

Таблица 2

Соотношение эколого-фитоценологических групп во флористических районах долины Нижней Волги

Эколого-фитоценологическая группа	Число видов (% от общего числа видов)							
	ВС		АН		ХЕ		БК	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Пустынный	11	1,72	13	2,24	19	3,39	61	6,83
Псаммофильно-пустынный	7	1,09	11	1,89	13	2,32	33	3,69
Петрофильно-пустынный	1	0,15	1	0,17	2	0,35	10	1,12
Галофильно-пустынный	2	0,31	3	0,51	10	1,78	35	3,92
Пустынно-степной	20	3,13	28	4,82	29	5,17	52	9,28
Псаммофильно-степной	23	3,6	20	3,44	17	3,0	26	4,64
Степной	65	10,1	64	11,0	54	9,64	83	9,3

Псаммо-петрофильно-степной	12	1,88	9	1,55	10	1,78	10	1,12
Петрофильно-степной	7	1,09	8	1,37	9	1,6	31	5,53
Галофильно-лугово-степной	27	4,23	24	4,13	27	4,82	46	5,15
Лугово-степной	41	6,42	31	5,34	24	4,28	34	3,81
Лугово-лесной	4	0,62	4	0,68	4	0,71	4	0,44
Луговой	121	18,9	114	19,6	109	19,4	127	14,2
Лесной	61	9,56	49	8,44	37	6,6	45	5,0
Прибрежно-водный	9	1,41	8	1,37	8	1,42	17	1,9
Прибрежно-водный галофильный	5	0,78	6	1,03	5	0,89	8	0,89
Прибрежно-водный гликофитный	3	0,47	4	0,68	2	0,35	8	0,89
Водный	11	1,72	11	1,89	12	2,14	16	1,79
Водный гликофитный	21	3,29	17	2,93	16	2,85	18	2,0
Водный галофильный	3	0,47	3	0,51	3	0,53	6	0,69
Сорный	132	20,7	153	26,3	149	26,6	226	25,3
Всего	638	100	580	100	560	100	892	100

Условные обозначения: флористические районы: ВС – Волгоградско-Ступинский; АН – Ахтубинско-Никольский; ХЕ – Харабалинско-Енотаевский; БК – Бахтемиро-Кигачский.

Соотношение основных эколого-фитоценологических групп в Бахтемиро-Кигачском флористическом районе соответствует подзоне опустыненных степей (рис., табл. 3).

Об этом же свидетельствуют находки в этом районе таких видов, как: *Salvia tesquicola* Klok. & Pobed., *Damasonium alisma* Mill., *Phlomidoides tuberosa* (L.) Moench, *Delphinium puniceum* Pall. и ряда других видов, граница ареала которых в плакорных условиях водоразделов проходит по 48° с.ш. на границе подзон опустыненных степей (зона степей) и северных пустынь (зона пустынь) (Лактионов, 2009).

Таблица 3

Зональные соотношения эколого-фитоценологических групп во флоре степей и пустынь юго-востока России (по Сагалаеву, 2000)

Эколого-фитоценологическая группа	Число видов (% от общего числа видов)				
	А	Б	В	Г	Д
Лугово-степная	111 (19,750)	120 (18,210)	110 (14,650)	79 (12,360)	54 (8,626)
Собственно степная	135 (24,018)	144 (21,852)	145 (19,303)	127 (19,876)	101 (16,130)
Галофильно-лугово-степная	45 (8,007)	53 (8,042)	66 (8,788)	64 (10,020)	58 (9,265)
Петрофильно-степная	91 (16,190)	113 (17,150)	135(17,980)	59 (9,233)	50 (7,987)
Псаммофильно-степная	47 (8,363)	61 (9,256)	58 (7,723)	51 (7,981)	48 (7,668)

Псаммо-петрофильно-степная	24 (4,271)	28 (4,249)	30 (3,994)	21 (3,911)	22 (3,521)
Пустынно-степная	30 (5,338)	44 (6,677)	60 (7,989)	59 (9,233)	58 (9,265)
Собственно пустынная	3 (0,534)	11 (1,669)	33 (4,394)	53 (8,294)	79 (12,620)
Петрофильно-пустынная	0 (0,000)	1 (0,152)	7 (0,932)	5 (0,782)	17 (2,716)
Псаммофильно-пустынная	3 (0,534)	4 (0,607)	11 (1,465)	15 (2,347)	27 (4,313)
Галофильно-пустынная	8 (1,423)	11 (1,669)	26 (3,462)	36 (5,634)	43 (6,869)
Сорная	65 (11,570)	69 (10,470)	70 (9,321)	66 (10,330)	69 (11,020)

Условные обозначения: А – подзона луговых степей (лесостепи); Б – подзона богато-разнотравных – дерновиннозлаковых степей; В – подзона дерновиннозлаковых степей; Г – подзона опустыненных степей; Д – подзона северной пустыни.

Таким образом, Волго-Ахтубинская пойма и дельта реки Волги являются своеобразным желобом для многих неморальных и бореальных видов, которые проникают вглубь несвойственных им природных зон и подзон, а именно степей и пустынь. Многие из лугово-степных видов оказываются в своеобразных условиях «смещенных» природных зон (рис.). Оказавшись в сотнях километров от основного ареала, в своеобразных экологических условиях «смещенной» природной зоны и фенологической изоляции, многие виды начинают видоизменяться. Таким образом, эффект «смещения» природных зон является, на наш взгляд, одним из факторов быстрого видообразования, происходящего в долине Нижней Волги.

ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ПОДТАЕЖНОЙ ФЛОРЫ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Кузьмин И.В.

THE INFLUENCE OF LANDSCAPE ON THE DISTRIBUTION OF SOME PLANTS FROM THE TAIGA SUBZONE OF THE TUMEN REGION (RUSSIAN FEDERATION)

Kuzmin I.V.

Флора – полная территориальная совокупность видов растений (Юрцев, Камелин, 1991). Во флористике как разделе географии растений важное место занимает вопрос о естественных рубежах распространения отдельных видов и их совокупностей (флор). Пределы их распространения обусловлены климатическими, историческими, географическими, биологическими и другими факторами. Имеются разные подходы к установлению территории, совокупность видов которой нужно изучать флористически.

Традиционно при изучении горных флор в качестве изучаемых выделов используют водоразделы бассейнов рек, а при изучении флор равнинных территорий ограничивающими контурами выступают либо условные линии (конкретные, локальные флоры), либо административные границы (края, области, округа), либо пределы крупных географических объектов (плато Путорана, Вятско-Камское междуречье и т.п.). В последние годы в сравнительной флористике для изучения флоры равнинных территорий все более широко используется «бассейновый метод» – изучение флоры речного бассейна как элементарного ландшафтного выдела (Силаева, 2008).

Тюменская область (131,1 тыс. км²) лежит в зауральской части Западно-Сибирской равнины, для которой характерна четко выраженная природная зональность, нигде не нарушаемая высотной поясностью (в настоящей работе Тюменская область понимается в узком смысле, без включения территории автономных округов). Это большая и труднодоступная территория, никогда ранее не подвергавшаяся полному флористическому изучению. До сих пор она остается одним из наименее изученных во флористическом отношении регионов Сибири. Значение анализа зональных и региональных флор, его методика и актуальность обоснованы А.И. Толмачевым (1974 и др.). Территория собственно Тюменской области (без Ханты-Мансийского и Ямало-Ненецкого автономных округов) находится в пределах трех природных зон (подзон): южной тайги, подтайги и северной лесостепи. К настоящему времени хорошо изучены северная часть области, относимая к южнотаежной подзоне (Драчев, 2010) и примыкающая к региону с юга территория Курганской области с сопредельными южными районами Тюменской (Науменко, 2008). Находящаяся между ними южная часть Тюменской области («подтаежно-лесостепная») до сих пор не была предметом комплексного флористического изучения.

Итогом нашего изучения флоры подтайги Тюменской области (учета данных литературы и фондовых источников, обработки материалов гербариев (LE, MW, NSK и др.), собственных сборов (ок. 10000 листов) и полевых наблюдений, геоботанических описаний) стал конспект флоры. В конспект включены сведения о 1470 видах и подвидах (в т.ч. виды-агрегаты, в понимании *sensu lato*) и 38 гибридах, относящихся к 5 отделам, 7 классам, 132 семействам.

В обсуждаемой флоре выявлено 1046 дикорастущих видов и подвигов (включая виды-агрегаты) из 102 семейств. Именно эти виды нумеруются и используются в анализе флоры и флористическом районировании. Из их числа сосудистые споровые – 29 видов, *Gymnospermae* – 6 видов, *Dicotyledones* – 753 вида, *Monocotyledones* – 258 видов. В конспект внесены также сведения о 12 межвидовых дикорастущих гибридах. Зарегистрирован 351 вид, культивируемый в открытом грунте. При этом 29 семейств представлено только в культуре. Культивируется также 20 гибридов (как правило, это культигенные гибридные комплексы сложного и неясного происхождения). Исключены из

флоры 43 вида и подвида, а также 3 гибрида и 1 семейство, известные ранее по неподтвержденным указаниям или неправильным определениям. 30 видов и подвидов (а также 3 гибрида), встречающихся на сопредельных территориях, с большой вероятностью могут быть обнаружены и в нашей флоре.

Тюменская область и Западно-Сибирская равнина в целом – широко известный пример полностью равнинной территории (неслучайно долгое время господствовало представление о Западно-Сибирской низменности). Она лежит преимущественно в пределах трех крупных речных бассейнов (рек Тобол, Вагай и Ишим), вытянутых в долготном направлении. Рельеф нашего региона действительно сравнительно однообразен. За исключением высоких бугров Прииртышья и крупных грив Приишимья, изменения рельефа отслеживаются не столько на местности в поле, сколько по изолиниям абсолютных высот (изогипсам) географической карты в атласе.

Однако полевые исследования последних лет выявили региональные особенности хорологии некоторых видов растений подтаежно-лесостепной полосы, указывающие на зависимость их распространения именно от элементов рельефа: неотектонических поднятий и речных бассейнов.

1. Вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pallas). Единственный естественный локалитет этого неморального европейского вида в Сибири находится в пос. Падун Заводоуковского района. Вяз произрастает на буграх, являющихся восточными склонами Тоболо-Тургайской ложбины. Там же, в некотором отрыве от основного ареала, обитает липа.

2. Липа сердцевидная (*Tilia cordata* Miller) – еще один неморальный европейский вид, проникающий в Сибирь в форме клина, сужающегося от Урала к востоку (Хлонов, 1965). Южная граница ареала липы в Тюменской области напоминает полукруг, выгнутый на север. На западе и востоке области липа сравнительно далеко проникает на юг, встречаясь около Тюмени, Заводоуковска, Викулово, Абатского. В центральных районах области липа встречается значительно севернее, спускаясь на юг только до пос. Лесной Юргинского района.

При этом растения липы западной части области (из бассейнов Тобола и южнотаежного фрагмента бассейна Иртыша) морфологически отличаются от лип восточной части области (бассейны Вагая и нижнего течения Ишима). Молодые и старые листья притобольских и прииртышских популяций имеют сердцевидное основание. У растений из восточных районов области молодые листья имеют клиновидное основание, а старые – сердцевидное. Это согласуется с данными об увеличении доли усеченных листьев с запада на восток (Хлонов, 2006).

3. Пиретрум (*Pyrethrum corymbosum* (L.) Willd.). Единственный изолированный локалитет этого очень редкого в Сибири бореально-неморального европейского вида находится у пос. Аромашево, в самом центре Тюменской области. Впервые пиретрум обнаружен там Б.С. Городковым около 100 лет на-

зад. Недавние исследования (экспедиция проф. Н.Г. Ильминских) подтвердили его обитание в большом обилии, но не выявили расширения границ ареала.

4–5. Рогоз узколистный (*Typha angustifolia* L.) и орляк (*Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* Gureeva et C. N. Page). При многократных полевых маршрутах к северу от г. Ишим мы пользовались грунтовыми дорогами, проходящими по однообразной местности, где суходольные березовые колки перемежаются зарослями кустарников, тростниковыми зарослями (займищами) и низинными болотами. Одним из немногих заметных отличий было поведение указанных видов. Ближе к лесостепному Ишиму очень часто встречается рогоз узколистный. При продвижении к северу он продолжает встречаться спорадически, а после с. Большое Сорокино исчезает полностью. Затем начинает появляться орляк, обилие которого возрастает к северу.

6. Ковыль перистый (*Stipa pennata* L.). В большом обилии встречается вдоль проходящего в субширотном направлении отрезка железной дороги Омск – Тюмень, между Ишимом и Заводоуковском. В упомянутом выше пос. Падун имеется также ценопопуляция ковыля, и вновь он появляется только через сто километров – в южных окрестностях Тюмени.

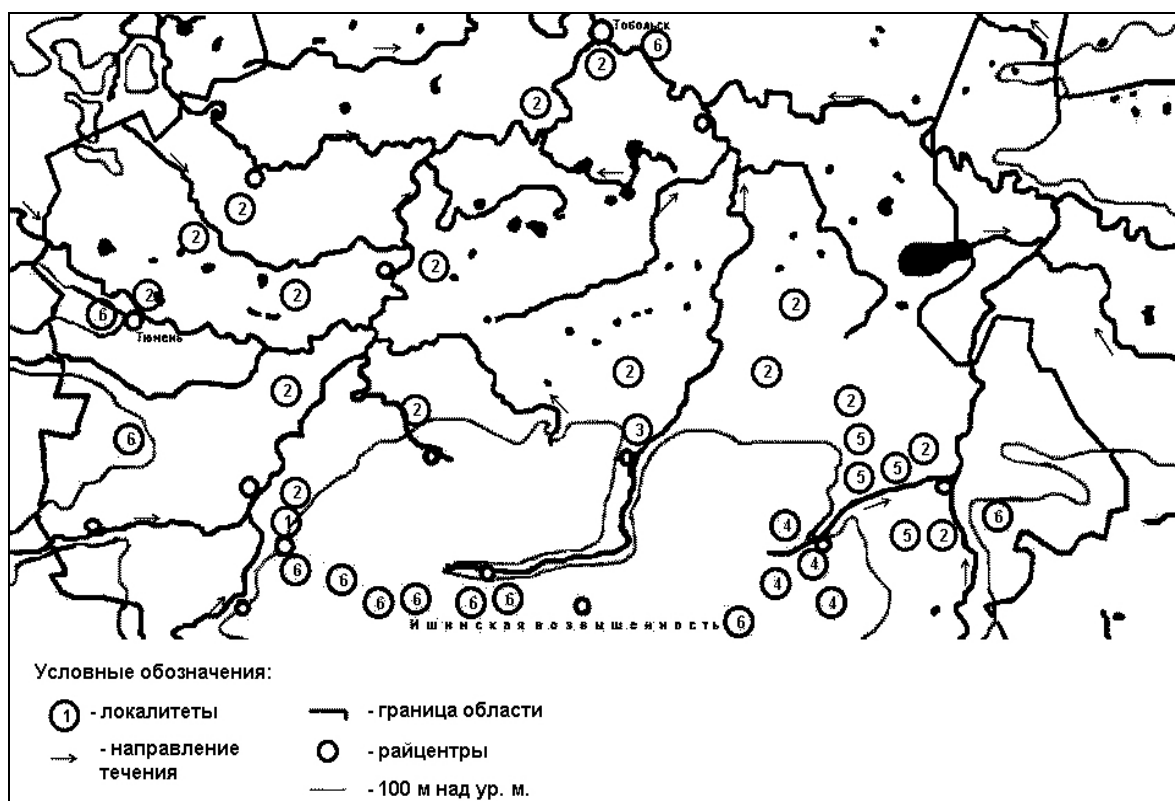


Рис. Распределение локалитетов некоторых представителей флоры Тюменской области в зависимости от рельефа: 1 – *Ulmus laevis*; 2 – *Tilia cordata*; 3 – *Pyrethrum corymbosum*; 4 – *Typha angustifolia*; 5 – *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*; 6 – *Stipa pennata*. Для видов 4–6 показаны северные фрагменты региональных ареалов

Указанные особенности регионального распространения растений ничего не говорят сами по себе, кроме фактов находок конкретного вида в конкрет-

ной точке. Однако нанесение всех упомянутых точек на карту открывает неожиданную для равнинного региона картину: границы распространения всех упомянутых выше растений оказываются приурочены к изогипсе 100 м над ур.м. Эта линия ограничивает с севера Ишимскую возвышенность.

Ишимская возвышенность (Ишимская наклонная равнина) – древняя озерно-аллювиальная (пастовая) слабоволнистая равнина, значительно измененная денудацией, с линейно вытянутыми гривами и древними ложбинами стока. Рельеф ее представляет собой плоскую, слабо повышающуюся в южном направлении поверхность с абсолютными высотами более 100 м над ур.м. (Рихтер, 1963). Возвышенное положение равнина приобрела в ходе неотектонического поднятия неоген-четвертичного времени. Северные склоны возвышенности выположены и плавно переходят в заболоченную Средне-Иртышскую низменность.

Необходимо подчеркнуть, что из-за выположенности рельефа большая часть ландшафтов с упомянутыми растениями визуально слабо отличаются друг от друга и от сопредельных территорий. Тем не менее хорошо прослеживаются границы распространения растений, почти полностью совпадающие с изогипсами (рис.). Вероятно, влияние рельефа на растения большей частью опосредовано через эдафические и гидрологические условия местности. Липа, скорее всего, не распространяется по Ишимской возвышенности из-за сухости и частичной засоленности почв, а ковыль не встречается в низменности, наоборот, из-за высокой степени увлажнения.

Распространение пиретрума из «выщербинки» Ишимской равнины на север ограничивается температурным фактором, а подняться на Ишимскую равнину ему не позволяют те же причины, что и липе.

Среди растений, встречающихся только в пределах одного или двух бассейнов, можно отметить следующие.

1. Молочай глянцевитый (*Euphorbia lucida* Waldst. et Kit.). Зауральский фрагмент ареала находится в значительном отрыве от основной его европейской части, не достигающей Среднего Урала. По всей видимости, в Зауралье является реликтом климатического оптимума раннего голоцена (Науменко, 2008). Встречается только в бассейне долготного отрезка течения Тобола и крупных его притоков: Пышмы, Туры и Тавды, не поднимаясь к северу выше г. Тобольска и не опускаясь южнее окрестностей г. Тюмени.

2. Купена низкая (*Polygonatum humile* Fischer ex Maxim.). Бореальный сибирский вид, на западном пределе распространения достигающий водораздела бассейнов Вагая и Тобола, но не переходящий через него.

Таким образом, даже в относительно равнинном регионе распространение растений оказывается зависящим от рельефа местности. Это подтверждает целесообразность использования ландшафтного подхода (в т.ч. бассейнового метода) при изучении флор не только горных, но и равнинных территорий Западной Сибири.

ГЕНЕЗИС ВЕРХНЕАЛЬПИЙСКОЙ СКАЛЬНО-ОСЫПНОЙ ФЛОРЫ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Астамирова М.А-М.

ON THE GENESIS OF THE ALPINE ROCKY-TALUS FLORA OF EASTERN CAUCASUS

Astamirova M.A-M.

Верхнеальпийская скально-осыпная флора Восточного Кавказа, как и флора любой другой естественной территории, – явление историческое. Она формировалась на основе сочетания многих исторических процессов – изменения физико-географической среды (рельефа, климата, субстрата) непосредственно на изучаемой территории, глобальных изменений, происходивших на территории Голарктики и открывавших пути и возможности для миграции видов, а также эволюции самой фитобиоты, выражающейся в процессе видообразования, филоценогенеза и биотогенеза.

Для выяснения вопроса исторического развития флоры и определения этапов этого развития необходимо привлечение разносторонних сведений из области палеоботаники, палеогеографии, палеонтологии, а также систематики и морфологии растений, географии растений. Также необходимо привлечение данных об основных закономерностях развития растительного покрова и биоты в целом на более крупных территориях суши – континентах и субконтинентах, секторах и зонах Земли. Временные границы этого знания должны охватывать по крайней мере период существования флоры покрытосеменных и соответствующей фауны с участием высших насекомых и млекопитающих (Камелин, 1990).

Вопросам флорогенеза уделяется большое внимание при изучении региональных флор. Этой проблеме придавал особое значение выдающийся исследователь флоры Кавказа А.А. Гроссгейм (1936, 1948), генезису флоры широколиственных лесов европейской части СССР посвящена обстоятельная работа Ю.Д. Клеопова (1990). Основные положения науки о генезисе флор обосновал в своем труде «Основы флорогенетики» М.Г. Попов (1963). Развитием флорогенетических идей явилась работа Р.В. Камелина (1973), в которой рассматривается методика флорогенетических исследований, заключающаяся в наложении предполагаемого хода эволюции видов на предполагаемый ход изменений физико-географической среды обитания данной флоры.

Вслед за Р.В. Камелиным (l.c.) и А.Л. Ивановым (1998) мы понимаем флорогенез как процесс, свойственный определенному пространству, в данном случае – вышеназванной территории, – протекающий автохтонно независимо от автохтонности или аллохтонности слагающих флору элементов, в ходе которого выделяется древнее ядро и различные реликты, происходит обогащение мигрантами и новообразованиями.

На длительном протяжении геологического времени менялся количественный и качественный состав флоры, шли процессы вымирания и видообразования, миграции видов из прилегающих и отдаленных территорий и т.д. Эти процессы происходят с большей или меньшей интенсивностью, однако случаются периоды резких изменений. Как показал А.И. Галушко (1976а), таких периодов на Кавказе и других районах Голарктики за последние 1–1,5 млн лет было несколько.

Главные из них – предчетвертичный эпейрогенез (для Кавказа), ледниковые периоды и ксеротермические межледниковья.

История всякой флоры связана с историей территории, на которой она обитает.

По мнению А.А. Колаковского (1974), горные сооружения на Кавказе существовали еще с юры, периодически погружаясь, а центральная часть Кавказа оставалась над уровнем моря в течение всей нижней и средней юры. Эти горные сооружения явились местом обитания и развития покрытосеменных растений, появившихся еще в юре (Вахрамеев, 1952). Этапы геологического развития Кавказа, восстановленные по палеоботаническим данным, достаточно широко освещены в литературе (Кузнецов, 1881, 1891, 1909; Медведев, 1907; Гроссгейм, 1936, 1948; Палибин, 1936; Криштофович, 1936, 1946; Малеев, 1941, 1944, 1946, 1948; Харадзе, 1946, 1974; Колаковский, 1956, 1974; Думитрашко и др., 1962; Гричук, 1965; Долуханов, 1974; Зубаков, 1976 и др.).

Немало интересного сделано в этой области М.Д. Алтуховым, Р.И. Гагнидзе, А.И. Галушко, А.Г. Долухановым, А.Л. Харадзе, И.И. Тумаджановым и др. Наибольшее значение для нас сегодня имеют работы Н.И. Кузнецова (1909, 1910), А.А. Гроссгейма (1936, 1948), А.Л. Харадзе (1960, 1965), Ан.А. Федорова (1952), А.Г. Долуханова (1946, 1969), И.И. Тумаджанова (1971), А.И. Галушко (1965, 1969в, 1971) и особенно А.Л. Иванова (1998), в которых нашли критическое отражение накопленные до этого времени богатейшие данные, приобретенные наукой за последние 80–100 лет.

В меловом периоде Кавказ представлял из себя систему островов, однако в области Южного Закавказья имелись значительные континентальные массивы (Гроссгейм, 1948). Известные из этой области ископаемые остатки, обработанные И.В. Палибиным (1936), свидетельствуют о гетерогенности этой флоры, имевшей много общих черт (до 50 % видов) с европейской флорой и мало с меловыми флорами Ангариды, известными из Средней Азии. В ее состав входили как вечнозеленые виды, так и листопадные (платаны, тополя), а также большую роль играли ксерофиты (Гроссгейм, 1948).

Многие исследователи детально изучили вопросы формирования флоры и растительности Большого Кавказа в постплиоцене (влияние горообразования, оледенение, ксеротермических эпох, миграций и т.д.). Несмотря на это, немало вопросов остаются спорными и нерешенными.

В XXI веке вновь обсуждается факт существования верхнеальпийского пояса на Кавказе, т.к. в связи с потеплением климата практически все пояса сдвигаются вверх. В XX столетии свое отношение к верхнеальпийской флоре высказали А.Г. Долуханов, М.Ф. Сахокиа и А.Л. Харадзе (1941), А.Л. Харадзе (1944, 1965), А.Г. Долуханов (1946, 1969), Е.В. Шиферс (1946а, 1953), Ан.А. Федоров (1945), Н.Н. Кецховели (1959), А.А. Ахвердов и В.А. Манамян (1963) и выделили ее как субнивальный пояс.

Другие исследователи – А.А. Гроссгейм (1945), И.И. Тумаджанов (1963), В.З. Гусилашвилли (1964), А.И. Галушко (1969а, 1971а), В.М. Прима (1974), Р.В. Камелин (1973), А.Л. Иванов (1998) – подчеркивали, что верхнеальпийская, или субнивальная, флора занимает территорию, недавно высвободившуюся из-под ледников и снежников, и представляет собой область относительно молодую.

Мы считаем, что верхнеальпийскую скально-осыпную флору нужно принимать без выделения в особый статус, т.к. любая флора не лишена оригинальности и своеобразия, поэтому высокогорная полоса с ее растительностью или флорой – явление временное, переходное. Ее следует понимать как флору пионерных растений, заселяющих территории после таяния ледников.

В ботаническом отношении верхнеальпийская флора – это своеобразный набор видов с несомкнутым растительным покровом.

Вместе с геологами и географами (Н.А. Гвоздецкий, Л.А. Варданянц, Л.И. Маруашвили, А.Л. Рейнгард, В.П. Ренгартен и др.), признающими факт оледенения Большого Кавказа в плейстоцене и связанное с этим процессом снижение ландшафтных поясов (особенно Л.И. Маруашвили, 1952а, 1961), ботаники Я.С. Медведев (1941), И.И. Тумаджанов (1948а, 1959, 1961) и др. полагают, что наибольшей депрессии подвергался альпийский пояс.

При этом А.И. Галушко (1969а, 1971а), говоря о верхнеальпийской полосе, считает, что в периоды наступления ледников или в периоды, когда они длительное время остаются без изменения, последняя в условиях Кавказа может вообще выклинуться или превратиться в типично луговую. Виды же, составляющие флору верхнего пояса, сохраняются на скальных рефугиумах.

Верхнеальпийская полоса, по мнению А.И. Галушко, (1969а), является продуктом ледникового периода.

В то же время все исследователи высокогорной флоры Кавказа – Н.И. Кузнецов (1909), В.П. Малеев (1941), А.А. Федоров (1942, 1952), А.Л. Харадзе (1944, 1960, 1962, 1965), А.Г. Долуханов (1946, 1969), А.И. Галушко (1969а), И.И. Тумаджанов (1971) – подчеркивают господство в составе этой флоры третичных элементов.

Поэтому здесь налицо противоречие между составом флоры (ее древним ядром) и относительно молодым возрастом субстрата.

Если А.И. Галушко (1971а) правильно считает, что это явление «может служить основой для установления относительного возраста конкретных

верхнеальпийских территорий», то оно же в некоторой степени мешает выявлению истории флористических элементов, слагающих эту флору.

Тогда у нас возникает вопрос: почему флору верхнеальпийской полосы, самой молодой на Кавказе, мы рассматриваем как одну из древних, а не как производную того же ледникового периода? И если эта флора древняя, то когда и где проходило ее формирование, и когда и откуда она попала в современную верхнеальпийскую полосу?

Если допустить депрессию снеговой линии в периоды максимальных оледенений в 600–800 (1000) м, что признается как геоморфологами, так и ботаниками, то в этом случае верхнеальпийская полоса должна была выклиниваться, а хранилищем верхнеальпийских видов становились «нунатаки» (Федоров, 1952), «осыпи, речные наносы и особенно альпийские луга, где всегда имеются обнаженные склоны, промоины и т.п., а также, в известной мере, травянистые ценозы» (Галушко, 1971а).

Подтверждением того, что в прошлом могли существовать такие рефугиумы, служат современные убежища криофитов в границах Восточного Кавказа. Это целый список субнивальных видов: *Dentaria bipinnata*, *Eunomia rotundifolia*, *Pseudovesicaria digitata*, *Symphyloma graveolens* и др. – на хребте Салатау, отделенного от Снегового и Пирикительского хребтов значительным расстоянием, а также относительно низким Андийским хребтом. Далее – г. Скалистая, где на высоте 2400–2650 м среди луговых ценозов субальпийского и альпийского поясов на осыпях и выходах доломитизированных известняков встречаются такие субнивальные виды, как *Apterigia pumila*, *Eunomia rotundifolia*, *Primula bayerni*, *Saxifraga pontika*, *S. pseudolaevis*. Причем первые два вида на территории Чечни и Ингушетии нигде более не встречаются.

Поднятие Большого Кавказа на протяжении плейстоцена не имело, по нашему мнению, большого значения для формирования верхнеальпийской флоры и самой полосы, поскольку оно нивелировалось деятельностью оледенений и снижением поясов.

Только этим можно объяснить, что в современной флоре субнивальных высот нет родственников на равнинах и низкогорьях не только среди видов, на что указывалось рядом авторов (Медведев, 1915; Долуханов, 1946 и др.), но и среди некоторых родов: *Pseudovesicaria*, *Didymophysa*, *Saxifraga*.

Сказанное заставляет нас присоединиться к мнению ботаников, отмечавших, что формирование основного ядра высокогорной флоры – процесс более древний, чем плейстоцен (Тахтаджян, 1946; Длуханов, 1946, 1969; Федоров, 1952; Харадзе, 1965; Галушко, 1969а).

Не останавливаясь на характеристике явлений и процессов, способствовавших трансформации исходной лесной флоры, которые подробно освещены в работах Н.И. Кузнецова, А.А. Гроссгейма, В.П. Малеева, И.П. Манденовой, А.И. Галушко, попытаемся найти во флоре Восточного Кавказа такие виды или флористические комплексы, которые могли бы помочь восстановить кар-

тину генезиса Восточного Кавказа. Это, по нашему мнению, прежде всего, виды третичные, виды Северо-Иранско-Дагестанского комплексов и условные и безусловные эндемы верхнеальпийской полосы исследуемого региона.

Как уже отмечалось выше, основное ядро верхнеальпийской флоры Восточного Кавказа представлено высокоспециализированными ореофитами, среди которых большая роль принадлежит морфологически и систематически обособленным типам. О них уже неоднократно писалось в ботанической литературе, и большинство авторов признает их несомненный третичный возраст. У скально-осыпной флоры Восточного Кавказа в нижних поясах отсутствуют виды, прямо связанные с высокогорьями, а это свидетельствует, что субнивальные таксоны формировались на иной, чем низкогорная, генетической основе и не являются следствием эволюции на основе эпейрогенеза, т.е. модель флорогенеза для изолированного горного поднятия (Агаханянц, 1981), по которой видообразование происходит на фоне постепенного вращивания исходного генофонда в более холодные слои тропосферы с поэтапной экологической изоляцией от равнинной флоры, гибелью наиболее консервативных таксонов, формированием новых местообитаний и интенсификацией видообразовательных процессов, анализом генетических связей видов не подтверждается (Тайсумов, 2009).

Немало классических примеров, которые послужили Н.И. Кузнецову (1909, 1910) для утверждения выдающейся роли Нагорного Дагестана как центра образования ксерофильной флоры (и древности этих видов и самого центра), А.А. Гроссгейму (1936, 1948) – для утверждения древней связи ксерофильной флоры Кавказа с Передней Азией и значительной роли Дагестана и Главного Кавказского хребта в переработке переднеазиатской флоры, А.А. Федорову (1952) – для утверждения автохтонности происхождения четвертичной флоры Кавказа на базе ее третичной основы, А.Л. Харадзе (1944, 1965), А.Г. Долуханову (1946, 1949) и др. – для подобных же выводов. Среди них монотипные и олиготипные роды: *Colpodium*, *Apterigia*, *Eunomia*, *Phryne*, *Pseudovesicaria*, *Chamaesciadium*, *Symphyoloma*, *Trigonocaryum*, *Pseudobetckea* – и виды, изолированно стоящие в системе: *Poa caucasica*, *Silene humilis*, *S. lacera*, *Ranunculus arachnoideus*, *Dentaria bipinnata*, *Chaerophyllum humile*, *Androsace albana*, *Scrophularia minima*, *Jurinea filicifolia*, *Jurinella moschus*, *Pyrethrum aromaticum*, *P. daghestanicum*, некоторые виды родов *Pedicularis*, *Saxifraga* (секция *Kabschia*), *Gentiana* и многие другие, третичный возраст которых признается большинством ботаников (Н.И. Кузнецов, Н.А. Буш, А.Л. Харадзе, А.Г. Долуханов, С.Г. Тамамшан, А.А. Федоров, А.Г. Еленевский, А.И. Галушко, И.И. Тумаджанов).

Формирование родов и видов этой флоры началось на рубеже миоцен-плиоцена, а возможно, еще ранее (с середины миоцена).

Имеются и другие мнения. Так, для рода *Symphyoloma* плейстоценовый возраст принимается И.П. Манценовой (1951, 1959). Она считает, что «род *Symphyoloma* может быть охарактеризован, как криофилизированная,

сильно специализированная ветвь, обособившаяся и выкристаллизовавшаяся из древних аутохтонных, мезофитных типов Кавказа в условиях сурового климатического режима субнивального пояса. Климатические изменения, наступившие в горах Кавказа в связи с их оледенением, вызвали обособление и возникновение родового типа *Symphyoloma*».

Плейстоценовыми считает роды *Pseudovesicaria* и *Pseudobetckea* С.С. Харкевич (1954), относительно последнего к нему присоединяется И.А. Линчевский (1958).

В данном вопросе мы присоединяемся к выводам А.Л. Харадзе (1962), посвятившей специальную работу монотипным эндемичным родам Большого Кавказа, в которой признается их доплейстоценовый возраст.

В последнее время А.А. Ахвердов и В.А. Манакян (1963) высказывают предположение, что *Pseudovesicaria digitata* происходит из Передней Азии. Несколько иные, но близкие взгляды высказывает И.И. Тумаджанов (1971).

А.Л. Харадзе (1964), полемизируя с А.А. Ахвердовым и В.А. Манакяном, пишет: «На наш взгляд, нет необходимости происхождения *Pseudovesicaria* связывать с флорой Передней Азии. Этот род, несомненно, формировался в области Большого Кавказа». К тому же мнению приходит и А.И. Галушко (1969а, 1969в), который считает, что род *Pseudovesicaria* возник на Главном хребте Большого Кавказа в плиоцене, а в конце плиоцена – начале плейстоцена, во «время усиления похолоданий и сухости», проник на Малый Кавказ.

По нашему мнению, *Pseudovesicaria digitata* формировалась на открытых пространствах плоскогорий (с континентальным климатом) или же на высоких, но менее расчлененных эрозией, горах.

Такие условия были на Большом Кавказе начиная с верхнего миоцена во время усиливающейся бореализации и ксерофитизации (А.Д. Архангельский, 1932, 1941; М.Г. Попов, 1929; А.А. Гроссгейм, 1936 и др.). И как пишет А.И. Галушко (1969, докт. дис.), в конце меотиса на южных открытых склонах, скалах, осыпях и щебенистых местах формируются местные травянистые ореофиты и ксерофиты.

Скорее всего, именно в это время и начала формироваться *Pseudovesicaria digitata*.

Учитывая характер распространения древних реликтовых типов Большого Кавказа, их большое морфологическое разнообразие в пределах Восточного Кавказа, мы больше склоняемся к мнению Н.И. Кузнецова (1909, 1910, 1913), чем к мнению А.А. Гроссгейма (1936), полагая, что Восточный Кавказ является более древним центром видообразования ксерофильной и гемиксерофильной флоры по отношению к другим областям Большого Кавказа.

Доказательством этому мы считаем наличие в высокогорьях исследуемого региона эндемического рода *Pseudobetckea*, а также примеры расселения в плейстоцене древних криоксерофильных типов из Дагестана по Кавказу, приведенные в работе А.И. Галушко (1969а). Он приходит к выводу, что расселение таких видов, как *Silene humilis*, *Vavilovia formosa*,

Trigonocaryum involueratum и др., могло происходить только в конце плейстоцена – начале голоцена.

Вопрос о миграциях внутри Кавказа, и особенно в пределах поясов, не вызывает сомнений; положительно решается и вопрос миграций между Малым и Большим Кавказом. Наибольшую дискуссию, как отмечают А.А. Федоров (1952), А.Л. Харадзе (1960), А.И. Галушко (1969а), вызывает проблема миграций элементов арктогорной и евроазиатской горной флоры на Кавказе и история формирования флоры Кавказа в последние 1–1,5 млн лет (как сам факт, так и время), которые тесно переплетаются с оледенением Кавказа и других территорий, прежде всего Русской равнины.

В целом ряде обстоятельных работ (А.А. Гроссгейм, 1936; А.А. Федоров, 1952), и особенно в работе А.И. Галушко (1969, докт. дис.), дан анализ всех «за» и «против», и нам нет необходимости вновь рассматривать этот вопрос.

Приведем лишь некоторые примеры, подтверждающие высказывавшиеся ранее мнения.

Исходя из известных нам фактов, мы также считаем, что верхнеальпийская флора Восточного Кавказа, учитывая его палеографию и геоморфологию, в конце плиоцена – плейстоцене (Л.И. Маруашвили, 1952б; К.Н. Паффенгольц, 1959; И.Н. Сафронов, 1969) могла пополняться с севера, о чем писали Я.С. Медведев (1915), А.А. Гроссгейм (1936).

Миграцию бореальной флоры с севера на Кавказ в плейстоцене признавали Н.И. Кузнецов (1922), В.И. Кречетович (1941), М.Г. Попов (1947), И.И. Тумаджанов (1947, 1948 и др.), Е.М. Лавренко (1956) и др.

На территорию нашего региона эта флора попадала только по пути, показанному А.И. Галушко (1969, докт. дис.), т.е. с запада по высокогорьям Скалистого и Бокового хребтов.

Другим был путь с юга – через Малую и Переднюю Азию (Я.С. Медведев, А.И. Галушко, отчасти его признавали Н.И. Кузнецов, А.А. Гроссгейм, В.И. Кречетович, В.П. Малеев и др.).

Однако аркто-бореальная инвазия на Восточный Кавказ, что вытекает из современного распространения характерных видов арктогорного комплекса в верхнеальпийской флоре нашего района, имела более слабое влияние, чем, скажем, для Центрального Кавказа.

Lloydia serotina, *Oxyria elatior*, *Trisetum spicatum* доходят только до верх. Самура, и их нет в системе г. Базар-дюзи – г. Баба-даг. Это объясняется, по-видимому, тем, что восточная часть исследуемой территории всегда была континентальнее. Другие причины – орография.

Поскольку в верхнеальпийской флоре Восточного Кавказа представлены одни и те же виды, общие для высокогорий Большого и Малого Кавказа, мы считаем, что достаточно сослаться на такие характерные примеры, как *Poa alpine*, *Trisetum spicatum*, *Lloydia serotina*, *Oxyria elatior*, *Minuartia verna*.

И. Высокоостровская и Г. Денисова (1950) считают, что виды *Oxyria elatior*, *Saxifraga hirculus* L., связанные своим происхождением с горами

юго-восточной Азии, мигрировали на Кавказ, по всей вероятности, по горным цепям еще в третичный период. Там же высказывается сомнение относительно арктического происхождения обычных в верхнеальпийской флоре Кавказа видов – *Myosotis alpestris*, *Gnaphalium supinum* и др.

Эту же точку зрения (относительно проникновения) развивает и фактически отрицает плейстоценовые миграции арктогорной и евроазиатской горной флоры на Кавказ в плейстоцене А.А. Федоров (1952), с чем, исходя из вышеизложенного, трудно согласиться.

Северным путем на Центральный Кавказ, а на Восточный Кавказ по Скалистому и Боковому хребтам, проникли такие криофильные и психрофильные элементы, как *Poa alpine*, *Trisetum spicatum*, *Luzula spicata*, *Lloydia serotina*, *Saxifraga flagellaris*, *Potentilla gelida*, *P. nivea*, *Astragalus alpinus*, *Gnaphalium supinum* (Галушко, 1969, докт. дис.). Этим же путем, по-видимому, пришли *Cerastium cerastioides*, *Minuartia verna*, *Thalictrum alpinum*, *Potentilla crantzii*, *P. multifida*, *Gentiana aquatica*.

Некоторые виды, общие для высокогорий Центральной Азии и Кавказа, а также Европы и Кавказа, по-видимому, проникли южным путем (через Переднюю и Малую Азию) и только через систему Аджаро-Имеретинского хребта, не минуя, конечно, Центрального Кавказа. Этому не противоречит (Рейнгард, 1947; Маруашвили, 1952а, 1952б, 1961) палеогеография и характер оледенения Малого и Большого Кавказа, и в частности Восточного Кавказа (Ренгартен, 1925–1932; Рейнгард, 1926, 1932а, 1936а; Лилиенберг, 1961, 1962 и др.). Так, Л.И. Маруашвили (1952а) считает, что в период максимального оледенения южный склон Большого Кавказа был одет в снег и лед на огромном пространстве от Туапсе до г. Баба-даг. Даже Кахетинско-Ширванский участок Главного хребта имел значительное оледенение. Ледники покрывали гребни многих южных отрогов Большого Кавказа.

Малый Кавказ нес ледниковый покров, приуроченный к северным склонам массивов и гребней. Цирковые и всячие ледники покрывали гребни Аджаро-Имеретинского и других хребтов. Оледенение вызывало смещение поясов, и в это время, естественно, высокогорные виды Большого Кавказа (как авто-, так и аллохтонные) могли обмениваться с Малым Кавказом.

Южным путем, через Малую Азию, проникли *Corydalis alpestris*, *Saxifraga exarata*, *S. Moschata*, *Myosotis alpestris*, *Erigeron alpinus*, *E. uniflorus*. Через Переднюю Азию – виды *Cobresia schoenoides*, *Allium oreophilum*, *Herniaria caucasica*, *Oxyria elatior*, *Primula algida*. Вероятнее, что некоторые широко распространенные аркто-бореальные виды (Толмачев, 1962б) могли проникать на Кавказ как с севера, так и с юга.

Таким образом, единственный путь миграций бореальной флоры в Восточный Кавказ был путь с запада. При этом часть видов в периоды максимальных оледенений двигалась вдоль северного склона Большого Кавказа, другая – вдоль южного склона.

Сейчас эти пути мало заметны, т.к. последние периоды плейстоцена и голоцен были тем временем, когда из-за неоднократного снижения поясов, выклинивания субнивальной полосы или ее расширения произошло перемешивание различных элементов. Но при внимательном изучении распространения видов и их экологии находим требуемые доказательства.

А.И. Галушко (1969) в главе докторской диссертации, посвященной вопросу миграции бореальной флоры, приходит к выводу, что «после Рисса на Кавказ не проникал ни один субарктический или даже гипоарктический вид из числа обитавших вблизи вюрмского ледникового щита».

Наименьшие дискуссии, как уже отмечалось, вызывает вопрос связи кавказской и переднеазиатской флор.

Южным (и только южным) путем в конце плиоцена – плейстоцене (включая и голоцен) проникали на Большой Кавказ криофильные элементы переднеазиатской флоры.

И если для видов первой группы (бореальные) коллектором мог послужить Эльбрус (Галушко, 1969а), то некоторые виды второй группы (переднеазиатские) могли проникать в пределы Восточного Кавказа, минуя Центральный Кавказ. Примеры тому – *Alissum gehamense*, *Erisimum subnivale*, *Didymophysa aucheri*, *Cicer minutum*, *Vicia larissae*, *Dracocephalum botryoides*, *Cynoglossum holosericeum*, *Pyrethrum kotschyi*, *P. aromaticum*, *P. daghestanicum*, распространенные в высокогорьях исследуемого региона.

Как полагали А.А. Гроссгейм (1931, 1936, 1948), А.Л. Харадзе (1946, 1960, 1964, 1966), И.И. Тумаджанов (1959, 1966, 1971), А.И. Галушко (1969а, 1969в), связь эта древняя и продолжается до наших дней. Причем, как отмечал А.А. Гроссгейм, она происходила не непрерывно, а потоками. И именно так. К такому выводу приходим и мы.

Самыми древними пришельцами (возможно, меотис) были анцестральные формы, из которых в дальнейшем возникли *Pseudobetckea* и др.

Позднее (плиоцен – плейстоцен?) на Восточный Кавказ проникает группа предков, из которых возникли *Vavilovia formosa*, *Dephinium caucasicum*, *Erysimum babadagensis*, *Veronica bogosensis*, *Pyrethrum daghestanicum*, *P. aromaticum*, а также, виды: *Didymophysa aucheri*, *Dracocephalum botryoides* и др.

Мы не можем согласиться, что эти виды (Федоров, 1952; Тумаджанов, 1971) – продукт политопного видообразования.

Плейстоценовыми мигрантами являются формы, давшие *Silene caucasica*, *Erysimum subnivale*, *Astragalus beckerianus*, *Vicia larissae*, *Campanula argunensis* и др.

В конце плейстоцена – голоцене сложились благоприятные условия для обмена высокогорных флор Малого и Большого Кавказа. Об этом свидетельствует наличие большого количества общих видов, причем, как считают многие авторы (Н.И. Кузнецов, А.А. Гроссгейм, А.Л. Харадзе, А.И. Галушко и др.), к мнению которых мы присоединяемся, виды проникали не только с Передней Азии на Кавказ, но и в обратном направлении. Молодые пришельцы с

юга в нашей флоре – *Alyssum gehamense*, *Astragalus sanguinolentus*, *Cicer minutum* (Прима, 1972), *Pyrethrum kotschyi*, а также *Cynoglossum holosericeum*.

Эти миграции были вызваны ледниковыми периодами и постгляциалами, т.е. климатическими факторами.

В ксерические эпохи, особенно в раннем голоцене, гемиксерофильная флора устремлялась на запад. Следы ее мы видим в высокогорьях Чечено-Ингушетии, Тушетии, Хевсурии: *Silene humilis* (верх. р. Армхи; верх. р. Тюалой; Пирикит. цепь), *Silene caucasica* (у перевала Качу; верх. р. Пирикит. Алазани), *Pseudobetckea caucasica* на Пирикит. хребте, *Vavilovia formosa* и *Trigonocaryum involucratum* на Боковом хребте в пределах Чечено-Ингушетии, некоторых – даже в районе Приэльбрусья.

Важно отметить, что среди элементов гемиксерофильной верхнеальпийской флоры мы не находим примеров, подтверждающих более древние, чем ранний голоцен (Галушко, 1969а), миграции этой флоры.

Подтверждением того, что миграции совершались в раннем голоцене, а также в период постгляциалов плейстоцена является отсутствие характерных гемикриофитов Восточного Кавказа в Кельском Нагорье (Долуханов, 1969), Сванетии (Харадзе, 1944). Путь их лежал через перевалы (Дагестан – Чечню и Ингушетию – Приэльбрусье) по северным отрогам Главного хребта, о чем писали еще ранее Н.И. Кузнецов (1890–1913), А.Л. Харадзе (1948) и особенно А.И. Галушко (1969а).

Сравнение верхнеальпийской флоры нашего региона с другими районами приводит нас к следующим выводам.

1. Верхнеальпийская флора Восточного Кавказа имеет очень много общих видов, характерных и для других массивов (Сванетия – 67, Большая Лиахва – 109, зап. часть Центр. Кавказа – 130), что свидетельствует о недавнем расселении многих ее элементов, а также о том, что последняя в современном виде сформировалась в конце плейстоцена – голоцене.

2. Основное ядро флоры Восточного Кавказа по происхождению переднеазиатское.

3. Значительное количество эндемичных видов свидетельствует о древности климатической и орографической изоляции высокогорий Восточного Кавказа.

4. Большое влияние на высокогорную флору Восточного Кавказа оказывает флора Центрального Кавказа, в том числе Эльбрусский район, откуда проникли в последнее время *Astragalus oreades*, *A. supinus*, *Galium rugosum*.

5. Такие высокогорья, как Кельское Нагорье, Казбекский массив, хотя расположены рядом, не имели существенного влияния на флору Восточного Кавказа.

6. Субнивальная флора Центрального Закавказья не оказала почти никакого влияния на флору Восточного Кавказа.

7. Приведенный анализ дает право полагать, что исследуемая флора одновременно и автохтонная, и аллохтонная.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ АСТРАГАЛОВ ПО ТЕРРИТОРИИ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Белоус В.Н.

ECOLOGY, PHYTOSOCIOLOGY AND DISTRIBUTION OF GENUS *ASTRAGALUS* L. (FABACEAE) WITHIN THE ASTRAKHAN REGION (RUSSIAN SOUTH EAST)

Belous V.N.

Данная флористическая сводка основана на полевых исследованиях автора астрагаловой флоры, новых флористических находках, а также анализе гербарного материала и литературных источников. В изучении находилась гербарий по данному роду, хранящийся в LE, MHA, MW, KW, TASH, RV, SPI, Астраханского госуниверситета, а также личный гербарий автора.

Названия флористических районов и распространение по территории Астраханской области дается согласно флористическому районированию области (Лактионов, 2009), в т.ч. Волго-Ахтубинский район (ВА), Волгоградско-Ступинский подрайон (ВС), Ахтубинско-Никольский подрайон (АН), Харабалинско-Енотаевский подрайон (ХЕ), Бахтемиро-Кигачский район (БК), Приморско-дельтовый район (ПД), Степной район (С), Баскунчакский район (БАС), Богдинский район (БОГ), Пустынный район (П), Приморский район (ПР).

При трактовке объема некоторых видов астрагала автор придерживается собственной таксономической позиции. Для критических и редких видов астрагала приводится текст гербарных этикеток. Новые местонахождения видов, существенным образом расширяющие прежние (Пилипенко, Лосев, Лактионов, 1998; Пилипенко, Чуйков, 2002; Белоус, 2006; Лактионов, Пилипенко, Глаголев и др., 2008; Лактионов, 2009) представления о хорологии видов, также подтверждаются этикетками. У ряда из них сохранено авторское написание географических мест.

Astragalus albicaulis DC. Для территории Астраханской области данный вид приводится по старым гербарным сборам или указаниям в литературе (Коржинский, 1882; Пачоский, 1892; Бегучев, 1927). С описываемой территории нам известен только один гербарный образец (Ex Herbario I. Th. Schmalhauseni) – "Astrachan, № 18137" (KW!).

Надо полагать, все эти сведения были перенесены в более поздние флористические сводки «Флора Юго-Востока», «Флора СССР», «Флора европейской части СССР».

Новый материал по данному виду нам неизвестен. Включаем этот астрагал в наш список условно. Для подтверждения факта произрастания *A. albicaulis* на территории Астраханской области необходим поиск вида в природе.

A. ammodendron Bunge.

Эколого-ценотические особенности. Обязательный псаммофит. Ассектатор псаммофитонов и кустарниковых группировок на закрепленном и развеваемом субстрате песчаных гряд и барханов.

Распространение. Ильменно-бугровые и бугристо-грядовые пустынные ландшафты. БК, П.

A. ankylotus Fisch. et Mey.

Эколого-ценотические особенности. На глинистых (бэровские бугры) и каменистых (Бол. Богдо) склонах в составе синузии эфемеров степных и степно-пустынных сообществ.

Распространение. В подзоне дерновиннозлаковой и опустыненной степи, а также в полосе пустынной растительности. БК, БОГ.

Изученные гербарные образцы. Krasnyi Jar gub. Astrachan, 3.V.1890, I. Peczoski (KW!); Гора Бол. Богдо, склоны южной и юго-восточной экспозиции, редкая эфемеровая и гемиефемероидная растительность на хрящеватых и неразвитых почвах, 1.V.2008, А. Лактионов, В. Белоус.

A. astrachanicus Sytin & Laktionov.

Эколого-ценотические особенности. Обязательный псаммофит. Ассектатор псаммофитонов подвижных и закрепленных песков.

Распространение. Пустынные ландшафты Заволжских песков. БК, П.

Изученные гербарные образцы. «Харабалинский р-он, близ ж.-д. станции Досанг. Бугристые развеваемые пески, 25.V.2006, А. Сытин, А. Лактионов (locus classicus)» (LE).

A. asper Jacq.

Эколого-ценотические особенности. Обитатель ксерофитных ценозов из дерновинных злаков и степного разнотравья.

Распространение. Волнисто-равнинные степные ландшафты, дельтово-бугровой район. БК, С.

A. austriacus L.

Эколого-ценотические особенности. Растет в составе травяных ксеромезофитных сообществ на каменистых, глинистых, нередко солонцеватых почвах (склоны степных балок и г. Бол. Богдо).

Распространение. Степные ландшафты Богдинско-Баскунчакского природного комплекса. БАС, БОГ.

A. baerii Sytin & Laktionov.

Распространение. Дельтово-бугровые ландшафты. БК

A. brachylobus Fisch.

Эколого-ценотические особенности. Как компонент открытых растительных степных группировок на песках, суглинках и глинах бэровских бугров, на склонах степных балок, надпойменных террас и гипсовых холмов.

Распространение. Астраханские и Волго-Уральские пески, степные, ильменно-бугровые и дельтово-бугровые ландшафты, всхолмленная равнина Богдинско-Баскунчакского массива. АН, БК, БАС, БОГ, С, П.

A. contortuplicatus L.

Эколого-ценотические особенности. Предпочитает солончаковатые луга на глинистых и песчаных почвах, сырые и свежие пойменные участки, рудеральные местообитания, сплавины. По старицам, ильменям, ерикам.

Распространение. Волго-Ахтубинская пойма, ильменно-бугровые и дельтово-бугровые ландшафты. АН, ХЕ, БК, БАС.

A. calycinus Vieb.

Эколого-ценотические особенности. Обитатель травяных растительных сообществ ксерофильной природы на глинистых и каменистых склонах г. Большое Богдо.

Распространение. Богдинско-Баскунчакский природно-территориальный комплекс. БАС.

A. cicer L.

Эколого-ценотические особенности. Встречается в лугово-степных сообществах из мезофильных и ксеромезофильных видов по прирусловым валам.

Распространение. Экотонные ландшафты вдоль ленточных и пойменных лесов. БК.

A. dolichophyllus Pall.

Эколого-ценотические особенности. В степных сообществах из дерновинных злаков (*Stipa*, *Festuca*, *Koeleria* и др.), степно-пустынного разнотравья, примитивных полукустарничков на бурых почвах (бэровские бугры), заросших песках, глинах.

Распространение. Балочные и бугристо-грядовые ландшафты степной подзоны, ильменно-бугровые и дельтово-бугровые комплексы. БК, БАС, БОГ, С, П.

A. hamosus L.

Во флористических сводках приводится для окрестностей г. Астрахани со ссылкой на старые литературные источники. Новый материал по данному виду нам неизвестен. Включаем этот астрагал в наш список условно. Для подтверждения факта произрастания *A. hamosus* на территории Астраханской области необходим поиск вида в природе.

A. harpilobus Kar. et Kir.

Эколого-ценотические особенности. Встречается в составе весеннего эфемеретума по глинистым и каменистым склонам г. Большое Богдо.

Распространение. Богдинско-Баскунчакский природно-территориальный комплекс. БАС, БОГ.

A. henningii (Stev.) Boriss.

Эколого-ценотические особенности. Отмечен как компонент степно-пустынных разреженных сообществ на буроземах, глинистых, суглинистых, супесчаных почвах по склонам степных балок и бэровских бугров.

Распространение. Дельтово-бугровые и степные волнисто-равнинные ландшафты. БК, С.

A. lehmannianus Bunge.

Эколого-ценотические особенности. Растет небольшими группами или отдельно стоящими особями на заросших и слабозаросших песках.

Распространение. Псаммофильно-пустынный природный комплекс Астраханских песков. П.

A. longipetalus Chater.

Эколого-ценотические особенности. Ассектатор псаммофитных и глинистых пустынно-степных растительных группировок и разреженных псаммофитно-степных сообществ. Встречается также в составе асоциальных сочетаний растений по разбитым и перевиваемым пескам и барханам, бэровским буграм.

Распространение. Астраханские и Заволжские бугристо-грядовые пески, ильменно-бугровые, дельтово-бугровые и степные волнисто-равнинные ландшафты, Богдинско-Баскунчакский природный комплекс. БК, БАС, БОГ, С, П.

A. onobrychis L.

Эколого-ценотические особенности. Травяные сообщества на песках, луговых и бурых почвах.

Распространение. Волго-Ахтубинская пойма, волнисто-равнинные степные ландшафты. С, БАС.

A. oxyglottis Stev. ex Vieb.

Эколого-ценотические особенности. На бурых полупустынных, отчасти солонцеватых почвах бэровских бугров нередко выступает как ассектатор сезонной синузии. Встречается также в составе травяных ценозов с невысоким проективным покрытием на гипсоносных глинах и глинисто-каменистых склонах, а также делювиальном шлейфе горы Большое Богдо.

Распространение. Ильменно-бугровые и дельтово-бугровые ландшафты в дельте Волги. Степные и опустыненные природно-территориальные комплексы. БК, БОГ.

A. pallescens Vieb.

Эколого-ценотические особенности. Аргиллофильные открытые сообщества пустынного типа на бурых почвах бэровских бугров.

Распространение. Дельтово-бугровые опустыненные ландшафты. БК.

A. physodes L.

Эколого-ценотические особенности. В сообществах бедноразнотравно-дерновиннозлаковой и опустыненной степи, на глинистых и щебнистых обнажениях, по склонам степных балок и бэровских бугров. Вид отмечен на островах в дельте Волги.

Распространение. В степной и пустынной зоне. БК, БАС, БОГ, ПД, ПР.

Изученные гербарные образцы. Астраханская губерния, дельта Волги, Киличинский остров, по склону бэровского бугра, 29.VIII.1915, К. Косинский (LE!); Астраханская губерния, о. Мансурь, глинистый бугор, 30.IV.1917, Е. Петрушевская (LE!).

A. pseudotataricus Boriss. (incl. *A. ucrainicus* M. Pop. et Klok.).

Эколого-ценотические особенности. Ксерофитные травяные разреженные сообщества на гипсоносных, глинисто-каменистых, песчаных (супесчаных) местообитаниях (плато и склоны г. Бол. Богдо); глинистые (нередко солонцеватые) склоны коренного берега р. Ахтубы.

Распространение. Степные и опустыненные природно-территориальные комплексы. ВС, БАС, БОГ, С.

A. reduncus Pall.

Указан Ив. Шмальгаузен (1895) и авторами сводки “Legumes ...” (1986) для Астраханской области. Удостоверяющие гербарные сборы с территории области в современных границах нам неизвестны.

A. rupifragus Pall.

Эколого-ценотические особенности. Степные участки на каменистых и мелкоземистых склонах г. Бол. Богдо, меловые обнажения, песчаные и супесчаные степи.

Распространение. Волнисто-равнинные ландшафты в подзоне сухой и опустыненной степи. БОГ, С, П.

A. subuliformis DC.

Данный вид астрагала на территории Астраханской области не обитает. Изучение нами полевого материала астрагалов показало, что обитающие здесь растения относятся к *A. pseudotataricus* Boriss. Виденные нами гербарные образцы с территории Астраханской области, ранее ошибочно определяемые как *A. subulatus* Bieb. var. *tataricus* DC. (или *A. subuliformis* DC.), достаточно хорошо идентифицируются, и их следует отнести к *A. pseudotataricus*.

A. sulcatus L.

Эколого-ценотические особенности. По пойменным, нередко солонцеватым лугам, реже – по участкам разнотравно-степной растительности в Волго-Ахтубинской пойме.

Распространение. Пойменно-дельтовые ландшафты. БК, ХЕ, ПД, ПР.

Изученные гербарные образцы. Астраханская губерния, дельта Волги, Тишковские острова: остров Мокрый, 16 и 19.VI.1915, К. Косинский (LE!); Астраханская обл., Енотаевский р-он, в 4 км к юго-западу от с. Замьяны, высохшая заросшая старица (солончаковый луг), 13.VI.1950, А. Волкова (LE!).

A. sytinii V. Belous et A. Laktionov.

Эколого-ценотические особенности. На сухих глинистых склонах крупных балок и прирусловых террас р. Волги, аллювиальных отложениях и песках. В составе открытых степных типчаково-полынных сообществ и разреженных сухостепных группировок.

Распространение. Ландшафты опустыненной степи. С.

Изученные гербарные образцы. Енотаевский р-он, в 5 км к северо-западу от с. Енотаевки, правый берег р. Волги, 1.V.2007, А. Лактионов, В. Афанасьев, Ю. Алексеев, Н. Решетникова (LE); Черноярский р-он, в 5 км к юго-востоку от с. Соленое Займище, 5.V.2007, А. Лактионов (LE).

A. testiculatus Pall.

Эколого-ценотические особенности. В составе разреженных ксерофитных травяных группировок, степных и пустынных сообществ. В местах выхода гипсоносных глин и на каменистых обнажениях (г. Бол. Богдо), на хорошо прогреваемых склонах.

Распространение. В подзоне дерновиннозлаковой и опустыненной степи. БАС, БОГ, С.

Изученные гербарные образцы. Склон балки близ пос. Ниж. Баскунчак, 26.IV.1926, М. Ильин, Ю. Григорьев (LE!); Белополынная степь, на супеси между с. Ново-Николаевское и пос. Верх. Баскунчак, 29.IV.1926, idem (LE!).

A. tribuloides Delile.

Эколого-ценотические особенности.

В составе ксерофитных, просто устроенных сообществ пустынного типа с господством однолетних и малолетних видов, а также большой долей участия в них примитивных полукустарничков. Отмечен на глинистых склонах бэровских бугров как компонент синузидальных группировок.

Распространение. Ильменно-бугровые и дельтово-бугровые ландшафты в полосе пустынной растительности. БК, П.

Изученные гербарные образцы. Астрахань. С. Коржинский (LE!). Необходимы новые подтверждающие сборы.

A. varius S. G. Gmel.

Эколого-ценотические особенности. Как компонент асоциальных сочетаний растений песчано-каменистых обнажений (г. Бол. Богдо) и глинистых почв (степные балки), нередко вид растет в составе псаммофильных растительных группировок на уплотненных или незакрепленных песках.

Распространение. Полоса Астраханских песков, волнисто-равнинные полупустынные и степные ландшафты. БАС, БОГ, С, П.

A. vulpinus Willd.

Эколого-ценотические особенности. Характерный элемент песчаных (супесчаных) степей, степно-пустынных сообществ, разбитых и закрепленных песков. Нередок также на глинистых участках пустынных ценозов (бэровские бугры) и на песчано-каменистых, хорошо прогреваемых степных склонах горы Бол. Богдо.

Распространение. Подзона степных и пустынных ландшафтов, ильменно-бугровые и дельтово-бугровые природно-территориальные комплексы, полоса Астраханских и Волжско-Уральских песков. ХЕ, БК, ПД, БАС, БОГ, С, П.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЗАСОЛЕННЫХ ЭКОТОПОВ ЛЕСОСТЕПНОЙ И СТЕПНОЙ ЗОН ПОВОЛЖЬЯ

Лысенко Т.М.

FLORAS OF THE SALINE STEPPE AND SALINE FOREST STEPPE OF THE VOLGA REGION: A COMPARATIVE ANALYSIS

Lysenko T.M.

Засоленные почвы и солонцовые комплексы в Поволжье занимают 14,9 и 27,1 от общей площади сельскохозяйственных земель соответственно (Качественная характеристика..., 1996). Основные их площади приходятся на южную часть Поволжья, на степную и пустынную зоны. В настоящей статье рассматривается территория от Ульяновской до северной части Астраханской области, в ботанико-географическом отношении расположенная в пределах лесостепной и степной зон (Лавренко, 1940; Лавренко и др., 1991; Сафронова, 2010). Степная зона разделена на 3 подзоны, или полосы, – разнотравно-дерновиннозлаковых (северная полоса), дерновинно-злаковых (средняя полоса) и полукустарничково-дерновиннозлаковых (южная полоса) степей.

Целью данной публикации является анализ ценотипов видов галофитов в растительных сообществах разных ботанико-географических зон. Вопрос сравнения галофитных сообществ лесостепи и степи уже рассматривался ранее, на примере Самарской области (Лысенко, 2006). За прошедшие 5 лет накоплены новые данные, которые анализируются здесь.

В основу статьи положены результаты собственных наблюдений, проведенных при геоботанических исследованиях 1994–2011 гг. в Ульяновской, Самарской, Саратовской, Оренбургской (крайняя западная часть), Волгоградской и Астраханской (северная часть) областях. Анализировались также гербарные материалы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Поволжской государственной социально-гуманитарной академии, Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина и Института экологии Волжского бассейна РАН (PVB). Латинские названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова (1995).

В анализ включены виды галофитов с узкой амплитудой на градиенте засоления почвы, обнаруженные в исследованных растительных сообществах (табл.). Рассмотрены ценотипы (по: Реймерс, 1991); только доминант или кодоминант) видов галофитов и их постоянство, или константность (по: Миркин и др., 1989).

В лесостепной зоне Поволжья галофитные сообщества встречаются редко, главным образом в долинах рек и террасовых понижениях на засоленных и солонцовых почвах; в них доминируют *Artemisia santonica*, *Camphorosma songorica*, *Glaux maritima*, *Plantago cornuti*, *Puccinellia distans*, *P. tenuissima*, *Salicornia perennans*, *Suaeda corniculata*, *S. prostrata*, *Triglochin*

maritimum, *Tripolium pannonicum*. Все эти виды встречаются и в галофитных сообществах степной зоны, находясь в подобных условиях обитания – в долинах рек и понижениях, доминируя или содоминируя в ценозах. Для засоленных почв долин рек лесостепной и степной зон характерны также константные виды *Amoria fragifera* и *Juncus gerardii*.

Таблица

Основные виды растений, входящие в состав галофитных сообществ в лесостепной и степной зонах Поволжья

Видовое название растения	Жизненная форма по Раункиеру	Лесостепная зона	Степная зона		
			подзона разнотравно-дерновинно-злаковых степей	подзона дерновинно-злаковых степей	подзона полукустарничково-дерновинно-злаковых степей
<i>Amoria fragifera</i>	Гемикриптофит	Константный вид	Константный вид	Константный вид	Не отмечался
<i>Anabasis aphylla</i>	Хамефит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид
<i>Anabasis salsa</i>	Хамефит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Кодоминант; константный вид
<i>Artemisia nitrosa</i>	Хамефит	Не отмечался	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Artemisia pauciflora</i>	Хамефит	Не отмечался	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Artemisia santonica</i>	Хамефит	Доминант, кодоминант, константный вид	Доминант, кодоминант, константный вид	Доминант, кодоминант, константный вид	Доминант, кодоминант, константный вид
<i>Atriplex intracontinentalis</i>	Терофит	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Atriplex patens</i>	Терофит	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Caroxylon laricinum</i>	Хамефит	Не отмечался	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Climacoptera crassa</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Доминант; Константный вид	Доминант; константный вид

<i>Halimione pedunculata</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид	Константный вид
<i>Halimione verrucifera</i>	Хамефит	Не отмечался	Кодоминант; константный вид	Доминант, содоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Camphorosma monspeliaca</i>	Хамефит	Не отмечался	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Camphorosma songorica</i>	Терофит	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Не отмечался
<i>Cirsium esculentum</i>	Гемикриптофит	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Glaux maritima</i>	Гемикриптофит	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Juncus gerardii</i>	Гемикриптофит	Константный вид	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Limonium bungei</i>	Хамефит	Константный вид	Константный вид	Не отмечался	Не отмечался
<i>Limonium caspium</i>	Хамефит	Не отмечался	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Limonium gmelinii</i>	Хамефит	Константный вид	Константный вид	Константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Limonium sareptanum</i>	Хамефит	Не отмечался	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Limonium scoparium</i>	Хамефит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Доминант
<i>Limonium suffruticosum</i>	Хамефит	Не отмечался	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Ofaiston monandrum</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид
<i>Neocaspia foliosa</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид
<i>Petrosimonia brachiata</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид	Константный вид

<i>Petrosimonia litwinowii</i>	Терофит	Не отмечался	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Не отмечался
<i>Petrosimonia oppositifolia</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Кодоминант
<i>Petrosimonia triandra</i>	Терофит	Не отмечался	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Plantago cornuti</i>	Гемикриптофит	Доминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Plantago salsa</i>	Гемикриптофит	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Potentilla anserina</i>	Гемикриптофит	Доминант; константный вид	Доминант, содоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Puccinellia distans</i>	Гемикриптофит	Доминант; константный вид	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Puccinellia dolicholepis</i>	Гемикриптофит	Не отмечался	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид
<i>Puccinellia fominii</i>	Гемикриптофит	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид	Доминант; константный вид
<i>Puccinellia gigantea</i>	Гемикриптофит	Константный вид	Константный вид	Константный вид	Константный вид
<i>Puccinellia tenuissima</i>	Гемикриптофит	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Salicornia perennans</i>	Терофит	Доминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Saussurea amara</i>	Гемикриптофит	Константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Saussurea salsa</i>	Гемикриптофит	Не отмечался	Не отмечался	Константный вид	Константный вид
<i>Suaeda acuminata</i>	Терофит	Не отмечался	Константный вид	Кодоминант; константный вид	Доминант, кодоминант; константный вид

<i>Suaeda corniculata</i>	Терофит	Доминант; константный вид	Доминант, ко- доминант; константный вид	Доминант, ко- доминант; кон- стантный вид	Кодоминант; константный вид
<i>Suaeda eltonica</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Доминант
<i>Suaeda linifolia</i>	Терофит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Доминант
<i>Suaeda physophora</i>	Хамефит	Не отмечался	Не отмечался	Не отмечался	Кодоминант
<i>Suaeda prostrata</i>	Хамефит	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Не отмечался
<i>Suaeda salsa</i>	Хамефит	Не отмечался	Доминант, ко- доминант; константный вид	Доминант, ко- доминант; кон- стантный вид	Доминант, кодоминант; константный вид
<i>Taraxacum bessarabicum</i>	Гемикриптофит	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Triglochin maritimum</i>	Гемикриптофит	Доминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Кодоминант; константный вид	Не отмечался
<i>Tripolium pannonicum</i>	Гемикриптофит	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид	Доминант; константный вид

Флористический состав галофитных сообществ степной зоны отличается большим богатством, чем таковой лесостепной зоны, причем при движении с севера на юг появляются новые виды растений в ценозах (табл.), что вполне закономерно, поскольку площади засоленных и солонцовых почв и степень их засоления увеличиваются в этом направлении. Многие из отмеченных видов встречаются в галофитных сообществах рассматриваемых ботанико-географических зон и подзон, но есть и большое число видов, которые были обнаружены только в южной полосе степной зоны. Это *Ofaiston monandrum*, *Neocaspia foliosa*, *Limonium scoparium*, *Petrosimonia oppositifolia*, *Suaeda eltonica*, *S. linifolia*, *S. physophora*.

В галофитных сообществах разных подзон степной зоны одни и те же виды растений могут быть доминантами, содоминантами или являться второстепенными компонентами. Например, не отмечавшаяся в лесостепной зоне *Artemisia nitrosa* образует ценозы в подзонах разнотравно-дерновиннозлаковых и дерновиннозлаковых степей на солонцовых почвах, являясь в них доминантом, в то время как в подзоне полукустарничково-дерновиннозлаковых степей она играет роль кодоминанта, уступая место другим полыням. *Halimione verrucifera*, являясь кодоминантом в галофитных сообществах северной полосы степной зоны, доминирует в них в

средней и южной полосах. *Puccinellia fominii* доминирует в ценозах галофитов подзоны полукустарничково-дерновиннозлаковых степей, в то время как в галофитных сообществах подзоны дерновиннозлаковых степей она является второстепенным компонентом.

Для ценозов галофитов характерно наличие большого количества константных видов, которые встречаются с высоким постоянством в сообществах, имея при этом высокое или невысокое обилие. Таблица хорошо иллюстрирует этот момент.

Таким образом, проведенный анализ еще раз позволил подтвердить особенность галофитной растительности, отмеченную Н.И. Никольской (1985): галофитные сообщества имеют характерные черты той ботанико-географической зоны, в пределах которой находятся.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Термин «историческая биогеография» является, строго говоря, омонимом. На страницах настоящего сборника мы ограничиваем содержание этого термина блоком известных аналитических подходов и приводим ряд элементарных анализов, предпринятых в рамках одной из простейших методик – PAE/CADE. При построении кладограмм мы используем лишь один наиболее общий алгоритм – парсимонию Вальтера Фитча – и не прибегаем к разнообразным процедурам «взвешивания» признаков.

В нашу задачу, однако, не входит «апология» PAE и его производных. Скорее, мы хотим обратить внимание исследователей на большой блок решений и приемов, вполне пригодных и для объяснения, и для описания структуры флор, их генезиса, но пока никак не используемых флористами России.

На страницах сборника не нашли отражения широко обсуждавшиеся на конференции подходы и импликации собственно кладистической биогеографии, а также острая дискуссия вокруг теоретической связки флористических представлений Б.А. Юрцева с более поздней концепцией «видового пула», используемой экологами и фитоценологами.

Трудно согласиться с фактической синонимизацией исторической биогеографии с преимущественно описательными зоогеографией и ботанической географией, с тем подходом, который акцентирован, скажем, в московском биогеографическом сборнике, изданном в феврале 2012 года. Сегодня этот подход кажется достаточно архаичным.

Неизбежный синтез исторической биогеографии и флористики рискует поглотить последнюю как самостоятельную ветвь ботаники. На наш взгляд, этого не должно случиться. Скрупулезные флористические исследования, акцент на флоре как на оригинальном предмете научного исследования, тонкая проработка содержания термина «флора» кажутся нам удивительно эвристичными достижениями отечественной ботаники, которые не следует рассматривать в качестве простого дополнения к аналитическим подходам. Мы верим в то, что союз флористики и исторической биогеографии способен обогатить обе эти научные дисциплины. Сказанное в полной мере относится и к фаунистике, и ко многим другим областям классического биологического знания.

Посвятив второй раздел сборника памяти Мишеля Гандоже (Michel Gandoger (1850–1926)), мы бы хотели привлечь внимание Российского ботанического сообщества к колоссальному научному наследию этого великого систематика и флориста. Порой поверхностно изученные, полузабытые и практически не известные российскому читателю научные труды Гандоже окажутся в равной степени интересными полевым исследователям, таксономистам, молекулярным систематикам, историкам, всем интересующимся этикой и философией науки.

*Евгений Мавродиев,
Ph. D., Senior Biological Scientist,
FLMNH, UF, USA*

Список литературы

Абделаал Х. А. А. Анатомо-морфологические и биологические особенности нового растения для Астраханской области лофанта анисового (*Lophanthus anisatus* L. (BENTH.)) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Астрахань, 2010.

Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11, № 2. – С. 307–331.

Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1. – 2009. – С. 185–198.

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии // Ботанический журнал. – 1981. – Т. 66, № 9. – С. 1280–1284.

Алексеев Ю. Е. Элементы меридиональных секторов и вертикальной поясности в растительном покрове Восточно-Европейской равнины // Труды Рязан. отд. Русского ботан. общ. – Вып. 2, ч. 1: Окская флора: Матер. Всерос. школы-семинара по сравнительной флористике, посвящ. 100-летию «Окской флоры» А.Ф. Флерова / под. ред. М. В. Козаковой. – Рязань : Рязан. гос. ун-т им. С.А. Есенина, 2010. – С. 18–23.

Алланиязов А., Викторов С. В., Пельт Н. Н. Экологические аспекты освоения пустыни Устюрт. – Ташкент, Фан, 1984. – 128 с.

Алтухова Ю. П. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. – М. : Наука, 2004. – 619 с.

Арефьев В. А., Лисовенко Л. А. Англо-русский толковый словарь генетических терминов. – М. : Изд-во ВНИР, 1995. – 407 с.

Бакташева Н. М. К изучению адвентивной флоры Калмыкии // Тезисы докл. XI Межреспубл. науч.-практ. конф. – Краснодар, 1998. – С. 37–38.

Бакташева Н. М. Флора Калмыкии и её анализ. – Элиста : Джангар, 2000. – 136 с.

Бакташева Н. М. Флора Калмыкии, ее анализ и основные черты формирования : дис. ... д-ра биол. наук. – СПб. : Санкт-Петербургский государственный университет, 2001. – 380 с.

Белоус В. Н. Астрагаловая флора степно-пустынных комплексов низовьев Волги // Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря. – Астрахань, 2006. – С. 191–193.

Белешапкин С. П., Гончарова Н. Г., Гриценко В. В. и др. Словарь-справочник энтомолога. – М. : Нива России, 1992. – 334 с.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикиции животных // Природа. – 1979. – № 2. – С. 39–45.

Беляев А. Ю., Вержбицкий И. Б. Аллозимный полиморфизм в популяциях солодки (*Glycyrrhiza*) в районе среднего течения реки Урал // Природные и городские экосистемы: проблемы изучения биоразнообразия. – Екатеринбург, 2003. – С. 18–23.

Беляев А. Ю., Васфилова Е. С. Аллозимный полимофизм и клоновая структура в популяциях солодки на Южном Урале и в Приуралье // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : мат-лы X Всерос. популяционного семинара. – Ижевск, 2008. – С. 332–334.

Беляев А. Ю., Васфилова Е. С. Особенности клоновой структуры и некоторые характеристики куртин-клонов солодки в популяциях на Южном Урале и в Приуралье // Вестник ОГУ. – 2010. – № 5 (111). – С. 87–93.

Беляев А. Ю., Васфилова Е. С., Кутлунина Н. А., Зимницкая С. А. Моноклональные популяции солодки (*Glycyrrhiza* L.) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : мат-лы IV Междунар. науч. конф., посвященной 125-летию Гербария им. П.Н. Крылова ТГУ и 160-летию со дня рождения П.Н. Крылова (Томск, 1–3 ноября 2010 г.). – Томск : Изд-во Томск. ун-та, 2010. – С. 161–163.

Васильева Н. В., Папченков В. Г. Распространение в бассейне Волги и биоэкологические особенности *Bidens frondosa* L. // Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем : тез. докл. Междунар. науч. конф. (5–8 июня 2007 г.). – Ростов на/Д., 2007. – С. 64–65.

Васильева Н. В., Папченков В. Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. – 2011. – № 1. – С. 15–22.

Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Бюллетень МОИП, отделение географии. – 1952. – Вып. 1. – С. 89–90.

Виноградова Ю. К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // XI Международное совещание по филологии растений : тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.). – М. : Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. – С. 31–32.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М. : ГЕОС, 2010. – 512 с.

Ворошилов В. Н. Спорыши Дальнего Востока // Бюллетень Главного ботанического сада. – М. : Наука, 1967. – С. 59–62.

Гагнидзе Р. И. Флористические особенности субальпийского высокогорья Большого Кавказа // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования : сб. – М. – Л. : Наука, 1966. – С. 30–44.

Галушко А. И. Растительность участка «Вечной мерзлоты» горы Развалки (в районе Пятигорья) и некоторые вопросы истории флоры Северного Кавказа // Тезисы докладов Третьего совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. – М. – Л., 1965. – С. 13–15.

Галушко А. И. Новые таксоны // Новости систематики высших растений. – 1969. – Т. 6. – С. 209–222.

- Галушко А. И. Заметки о некоторых новых, критических и редких растениях Северного Кавказа // Новости систематики высших растений. – 1971. – Т. 8. – С. 264–272.
- Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы её истории. – Ставрополь, 1976а. – Вып. 1. – С. 5–130.
- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. – Ростов н/Д. : Изд-во РГУ, 1978, 1980. – 1978. – Т. 1. – 315 с; 1980. – Т. 2. – 320 с; 1980. – Т. 3. – 327 с.
- Головкин Б. Н. Культурный ареал растений. – М. : Наука, 1988. – 184 с.
- Голуб В. Б., Лактионов А. П., Бармин А. Н., Пилипенко В. Н. Конспект флоры сосудистых растений долины Нижней Волги. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2002. – С. 59.
- Гончаров Н. Ф., Попов М. Г. Род *Astragalus* L. Подрод *Calycocystis* Vge. Секция *Cystodes* Vge. // Флора СССР. – М. – Л., 1946. – Т. 12. – С. 782–786.
- Горчаковский П. Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. – М. : Наука, 1987. – 159 с.
- Государственный кадастр растений Мангистауской области. Конспект высших сосудистых растений / Маңғыстау облысы өсімдіктерінің мемлекеттік кадастры. Жоғары сатыдағы түтікті өсімдіктерді конспектiсі / Н.К. Аралбай. – Актау, 2006. – 301 с.
- Гранкина В. П. Система рода *Glycyrrhiza* L. (Fabaceae) // Новости систематики высших растений. – 2008. – Т. 40. – С. 89–108.
- Григорьев Ю. С., Васильченко И. Т. Род Солодка – *Glycyrrhiza* L. // Флора СССР. – М. – Л., 1948. – Т. 13. – С. 230–340.
- Гринталь А. Р. Высшие водные растения Состинких озер (Калмыцкая АССР) // Ботанический журнал. – 1983. – Т. 68, № 5. – С. 636–638.
- Гричук М. П. Основные черты изменения растительного покрова Сибири в течение четвертичного периода // Палеогеография четвертичного периода СССР. – М., 1961. – С. 190–205.
- Гричук В. П. История флоры и проблема плейстоценового оледенения // Бюллетень комиссии по изучению четвертичного периода. – М. : Изд-во АН СССР, 1965. – № 30. – С. 188–191.
- Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Труды Ботанического института Азерб. ФАН СССР. – Баку, 1936. – Вып. 1. – 260 с.
- Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. – М. : Изд-во МОИП, 1948. – 267 с.
- Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипко Л. И. Растительность Кавказа. – М. : Наука, 1975. – 234 с.
- Долуханов А. Г. О некоторых закономерностях формирования и смен основных формаций лесной растительности Кавказа // Труды Тбилисского ботанического институтата. – 1958. – Т. 19. – С. 71–129.

- Долуханов А. Г. Субальпийские ландшафты Кавказа как убежища реликтовых элементов флоры // Проблемы ботаники. – М. – Л., 1974. – XII. – С. 27–34.
- Драчёв Н. С. Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Новосибирск : ЦСБС СО РАН, 2010. – 15 с.
- Драчёв Н. С., Кузьмин И. В. Особо охраняемые природные территории в подзоне южной тайги Тюменской области // Антропогенная трансформация природной среды : мат-лы Междунар. конф. (Пермь, 18–21 октября 2010 г.). – Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2010. – Т. 2. – С. 59–64.
- Думитрашко Н. В., Лилиенберг А. А. и др. Древние оледенения Кавказа и их сопоставление с оледенением Русской равнины // Труды комиссии по изучению четвертичного периода. – 1962. – Т. 19. – С. 170–180.
- Заповедники Средней Азии и Казахстана / под общ. ред. Р. В. Ященко // Охраняемые природные территории Средней Азии и Казахстана. – Алматы : Тетис, 2006. – Вып. 1. – 352 с.
- Зарубина Е. Ю., Дурников Д. А. Флора соленых озер Кулундинской равнины (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. – 2005. – № 2. – С. 341–351.
- Зимницкая С. А. Состояние репродуктивной системы популяций видов рода *Glycyrrhiza* L. (Fabaceae) // Сибирский экологический журнал. – 2009. – Т. 16, № 4. – С. 629–634.
- Зори А. А., Коренев В. Д., Хламов М. Г. Методы, средства, системы измерения и контроля параметров водных сред. – Донецк : РИА ДонГТУ, 2000. – 388 с.
- Зубаков В. А. Позднекайнозойская ледниковая эпоха: хронология и периодизация // Доклады на ежегодных чтениях памяти Л.С. Бэра. – 1976.
- Иванов А. Л. Флора Предкавказья и ее генезис. – Ставрополь, 1998. – 204 с.
- Иванов А. Л. Конспект флоры Ставрополя. – Ставрополь : СГУ, 2001. – 199 с.
- Иванов В. И., Барышникова Н. В., Билёва Дж. С. и др. Генетика / под ред. акад. В. И. Иванова. – М. : ИКЦ «Академкнига», 2007. – 638 с.
- Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб. : С.-Петербург. гос. ун-т, 1992. – 23 с.
- Калесник С. В. Северный Кавказ и Нижний Дон. Физико-географическая характеристика. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1946. – 132 с.
- Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л. : Наука, 1973. – 355 с.
- Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул : Изд-во Алтай. гос. ун-та, 1998. – 239 с.

Капитонова О. А., Дюкина Г. Р. Род *Turpha* L. В Удмуртии: таксономический состав, распространение, экология // Вестник Удмуртского университета. – 2005. – № 10. – С. 41–50.

Капитонова О. А., Дюкина Г. Р. Новый вид *Turpha* (*Turphaceae*) из Удмуртии // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93, № 7. – С. 1132–1134.

Капитонова О. А., Капитонов В. И., Дюкина Г. Р., Тукманова С. Р. Новые и редкие для Вятско-Камского края виды растений // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2009. – Т. 114, вып. 3. – С. 71–73.

Качественная характеристика и культуротехническое состояние земель Российской Федерации на 01.01.1996 г. – М., 1996. – 141 с.

Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – Киев : Наукова думка, 1990. – 350 с.

Коган Ш. И. Растительность Южного Устюрта // Труды Института биологии АН Туркменской ССР. – 1954. – Т. 2. – С. 45–115.

Колаковский А. А. К истории флоры Колхидского рефугиума // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. – М. – Л., 1956. – С. 275–285.

Колаковский А. А. Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры // Труды Сухумского ботанического сада. – 1974. – Вып. 2. – С. 115–131.

Комаров В. Л. Род *Polygonum* L. s. l. // Флора СССР. М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 5. – С. 594–701.

Коцербуба В. В, Пробатова Н. С., Блаттнер Ф. Полиморфизм *Milium effusum* L. (Poaceae) в географическом ареале вида по данным ITS секвенирования рибосомальной РНК // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. – Петрозаводск : Карельский научный центр, 2008. – Ч. 3. – С. 39–42.

Кравченко А. В. Конспект флоры Карелии. – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2007. – 403 с.

Красная книга Краснодарского края (растения и грибы). – 2-ое изд. / отв. ред. С. А. Литвинская. – Краснодар : ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – С. 640.

Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. / сост. Р. В. Камелин ; отв. ред. Л. В. Бардуков, В. С. Новиков. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – С. 854.

Красная книга Тюменской области / ред. О. А. Петрова. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. – 735 с.

Крашенинников И. М. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири // Географические работы. – М., 1951. – 421–468 с.

Криштофович А. Н. Основные пути развития флоры Азии. – М. – Л., 1936. – С. 95–113.

Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и её основные факторы // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М. – Л., 1946. – Вып. 2. – С. 21–86.

- Крылов Г. В. Леса Западной Сибири: истории, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения: автореферат доктора биологических наук. – М., 1956. – 46 с.
- Крылов П. Н. Материал к флоре Тобольской губернии // Известия Томского ун-та. – 1892. – Кн. 5, вып. 1. – С. 64.
- Кузнецов Н. И. К вопросу о влиянии ледникового периода на географическое распространение растений в Европе. – СПб., 1881. – 10 с.
- Кузнецов Н. И. Элементы средиземноморской области в Западном Закавказье // Записки Императорского русского географического общества. – 1891. – XXIII. – № 3. – С. 190.
- Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Записки Императорской АН по физ.-мат. отд. – 1909. – Т. 24, № 1. – С. 174.
- Кузнецов Н. А., Буш Н. А., Фомин А. В. *Flora Caucasica Critica*. Материалы для флоры Кавказа : в 4 ч. – Юрьев : Типография Матиссена, 1901–1916.
- Куликов П. В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). – Екатеринбург – Миасс : Геотур, 2005. – 537 с.
- Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. – М. – Л., 1940. – Т. 2. – 206 с.
- Лавренко Е. М. Евразийская степная область // Геоботаническое районирование СССР. – М. – Л., 1947. – Т. 2, вып. 2. – С. 95–110.
- Лавренко Е. М. Заволжско-казахстанские настоящие (типичные) и пустынные степи // Растительность европейской части СССР. – Л., 1980. – С. 255–272.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. – Л., 1991. – 145 с.
- Лактионов А. П. Флористическое районирование долины Нижней Волги // Самарская Лука: бюллетень. – 2003. – № 13. – С. 311–316.
- Лактионов А. П., Афанасьев В. Е. Флористическое районирование Астраханской области // Вестник Астраханского государственного технического университета. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2007. – № 1. – С. 168–173.
- Лактионов А. П., Пилипенко В. Н., Глаголев С. Б. и др. Сосудистые растения заповедника «Богдинско-Баскунчакский». – М., 2008. – 66 с.
- Лактионов А. П. Флора Астраханской области : монография. – Астрахань : Изд. дом «Астраханский университет», 2009. – С. 296.
- Лацинский Н. Н., Лацинская Н. В. Высшие сосудистые растения // Флора Салаирского кряжа. – Новосибирск : Академическое изд-во «Гео», 2007. – С. 155–251.
- Летопись природы Устьюртского государственного заповедника за 1988 г. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса

/ К. Н. Плахов, Г. Ю. Дякин, Р. Онуфриев, И. Ю. Виноградова, Х. Е. Едигеев, Б. Малманов. – Нов. Узень, 1989. – 139 с. (рукопись).

Липский В. И. Исследование Северного Кавказа // Зап. Киевск. общ-ва естествоиспытателей. – Киев, 1891. – Т. 11. – С. 39.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоёмов Волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 219 с.

Лосев Г. А., Лактионов А. П., Афанасьев В. Е., Леумменс Х. Г. Флора долины Нижней Волги. Аннотированный список дикорастущих растений. – Астрахань, 2008. – 220 с.

Лысенко Т. М. Сравнительная характеристика галофитных сообществ лесостепи и степи (в пределах Самарской области) // Бюллетень «Самарская Лука». – 2006. – № 17. – С. 155–159.

Мавродиев Е. В. Об изменчивости *Typha latifolia* L. // Флора и растительность Средней России : мат-лы науч. конф. (3–5 октября 1997 г.). – Орел, 1997. – С. 56–57.

Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. О диагностике *Typha* x *glauca* Godron (*Typha angustifolia* L. x *T. latifolia* L.) в связи с изменчивостью некоторых среднерусских рогозов // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 1998. – Т. 103, вып. 6. – С. 51–54.

Мавродиев Е. В. Морфолого-биологические особенности и изменчивость рогозов (*Typha* L.) в России : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГУ, 1999. – 19 с.

Мавродиев Е. В. *Typha* x *smirnovii* E. Mavrodiev (*T. latifolia* L. s.str. x *T. laxmannii* Lereschin) и некоторые другие гибридные рогозы с территории юго-востока России // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2000. – Т. 105, вып. 4. – С. 65–69.

Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. Некоторые новые и критические таксоны флоры крайнего Юго-Востока Европы // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2006. – Т. 111, вып. 1. – С. 77–83.

Магулаев А. Ю. Числа хромосом некоторых видов *Astragalus* (Fabaceae) флоры Кавказа // Ботанический журнал. – 1989. – Т. 74, № 10. – С. 1519.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. – М. : Изд-во иностранной литературы, 1947. – 504 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – 9-е изд. – Л. : Колосс, 1964. – 880 с.; 10-е изд. – М. : Товарищество научных изданий, 2006. – 600 с.

Малеев В. П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), её происхождение и связи // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3. – 1938. – Т. 4. – С. 135–251.

Малеев В. П. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности // Материа-

лы по истории флоры и растительности СССР. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1941. – Т. 1. – С. 61–144.

Малеев В. П. Основные этапы развития растительности Средиземноморья в четвертичный период в связи с историей растительности юга СССР // Труды Института географии АН СССР. – 1946. – Вып. 37. – С. 321–323.

Малеев В. П. Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Крыма и Кавказа) в четвертичный период // Труды Никитского ботанического сада. – 1948. – Т. 25, № 1–2. – С. 3–28.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. – Л., 1987. – С. 142–148.

Медведев Я. С. Об областях растительности на Кавказе // Вестник Тифлисского ботанического сада. – 1907. – Вып. 8. – С. 66.

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

Миркин Б. М., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М., 1989. – 223 с.

Морозова О. В. Участие адвентивных видов в разнообразии и структуре флор Восточной Европы // Известия РАН, сер. географическая. – 2003. – № 3. – С. 63–71.

Мусаев И. Ф. Ареаграфическая характеристика видов солодки // Ареалы растений флоры СССР. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1976. – Вып. 3. – С. 85–111.

Нагалецкий В. Я., Сергеева В. В., Тильба А. П. Восстановленная растительность. Карта // Атлас. Краснодарский край. Республика Адыгея. – Минск, 1996. – С. 22.

Науменко Н. И. Флора и растительность Южного Зауралья. – Курган : Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. – 512 с.

Никифорова О. Д. Бореальные секции рода *Myosotis* L. и их генезис // Turczaninowia. – 2000. – № 3. – С. 5–23.

Николаенко С. А. Распределение гидрофитов озер Тоболо-Ишимской лесостепи по градиенту минерализации // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2009. – № 10. – С. 194–197.

Никольская Н. И. Закономерности в распределении растительности солончаков на территории степной и пустынной областей в пределах СССР // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 3. – С. 332–340.

Нурмухамбетова Д. Э., Сакауова Г. Б. К флоре высших сосудистых растений Устюртского заповедника // Научные труды Устюртского государственного природного заповедника / Устүрт мемлекеттік табиғи қорығының ғылыми еңбектері. – Жаңаөзен, 2009. – С. 178–192.

Определитель растений Ханты-Мансийского автономного округа / ред. И. М. Красноборов. – Новосибирск – Екатеринбург : Баско, 2006. – 304 с.

Палибин И. В. Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1936. – 60 с.

Папченков В. Г. Заметки о *Potamogeton gramineus* s. l. (*Potamogetonaceae*) // Ботанический журнал. – 1997. – Т. 82, № 12. – С. 65–76.

Папченков В. Г., Гарин Э. В. Флористические находки в бассейне Верхней Волги // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, № 12. – С. 97–101.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. – Ярославль : ЦМП МУБиНТ, 2001. – 214 с.

Папченков В. Г. Гибридная составляющая флоры как показатель степени воздействия человека на природу // Актуальные проблемы экологии Ярославской области : мат-лы Второй науч.-практ. конф. (Ярославль, июнь). – Ярославль, 2002. – Т. 2, вып. 2. – С. 109–113.

Папченков В. Г. Растения-вселенцы и их воздействие на мелководные экосистемы бассейна Волги // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ : мат-лы науч. конф. (Тула, 2003). – М. : Изд-во Ботанического сада МГУ ; Тула : Гриф и К^о, 2003. – С. 79–81.

Папченков В. Г. Интенсивность распространения и гибридизации *Bidens frondosa* L. (*Asteraceae*) в бассейне Волги // Чужеродные виды в Голларктике (Борок-2) : тез. докл. II Междунар. симпозиума по изучению инвазийных видов (Борок Ярославской обл., 27 сентября – 1 октября 2005 г.). – Рыбинск – Борок, 2005. – С. 56–57.

Папченков В. Г. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. – Ярославль : Издатель Александр Рутман, 2007. – 72 с.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике. – Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2003. – С. 27–38.

Пилипенко В. Н., Лосев Г. А., Лактионов А. П. Флора и растительность Богдинско-Баскунчакского государственного заповедника. Природный комплекс Богдинско-Баскунчакского государственного заповедника и его охрана // Труды государственного природного заповедника. Богдинско-Баскунчакский заповедник. – Астрахань, 1998. – Т. 1. – С. 78–91.

Пилипенко В. Н., Чуйков Ю. С. Флора и растительность Западного ильменно-бугрового ландшафта. – Астрахань, 2002. – 66 с.

Попов А. В. Заметки о флоре окрестностей озера Баскунчак. Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль в сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экологического туризма. – Астрахань : Изд-во АГТУ, 2004. – С. 44–49.

Попов М. Г. Растительный покров Казахстана // Труды Казах. филиала АН СССР. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – № 18. – С. 216.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – 134 с.

Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика // Избранные труды : в 2-х ч. – Киев : Наукова Думка, 1983.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Ботанический журнал. – 2000а. – Т. 85, № 6. – С. 76–84.

Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа // Ботанический журнал. – 2000б. – Т. 85, № 9. – С. 26–33.

Портениер Н. Н. Методические подходы, используемые при создании системы географических элементов флоры Кавказа // Проблемы биологического разнообразия Северного Кавказа : тез. докл. – Нальчик : КБГУ, 2001. – С. 6–10.

Пухальский В. А., Соловьев А. А., Бадаева Е. Д., Юрцев В. Н. Практикум по цитологии растений. – М. : Колосс, 2007. – 198 с.

Растительность европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 429 с.

Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. – М., 1991. – 544 с.

Рихтер Г. Д. Рельеф и геологическое строение // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Западная Сибирь. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – С. 22–69.

Сагалаев В. А. Флора степей и пустынь юго-востока Европейской России, ее генезис и современное состояние : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2000. – 42 с.

Сапунов В. Б. Критерии экологического благополучия // Ноология, экология ноосферы, здоровье и образ жизни. – СПб. : Наука, 1996. – С. 80–85.

Сапунов В. Б. Скрытый экологический резерв биосферы // Региональная экология. – 1998. – № 1. – С. 13–17.

Сапунов В. Б. Способы оценки разнообразия видов в биоценозе // Теоретические основы биоразнообразия : мат-лы семинара (СПбГУ, 19–20 мая 2000 г.). – СПб. : СПбГУ, 2000. – С. 19–20.

Сапунов В. Б. Скрытые виды в палеонтологии // Вестник СПбГУ. Серия 7. – 2002. – Вып. 1. – С. 17–21.

Сапунов В. Б. Экологический депозитарий как механизм устойчивости биосферы // Общество. Среда. Развитие. – 2010. – № 1. – С. 153–158.

Сафронова И. Н. Пустыни Мангышлака (очерк растительности) // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. – 1996. – Вып. 18. – 212 с.

Сафронова И. Н. О прикаспийской подпровинции сахаро-гобийской пустынной области // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87, № 3. – С. 57–62.

Сафронова И. Н. О подзональной структуре растительного покрова степной зоны в европейской части России // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, № 8. – С. 1126–1134.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. – Омск : ОмГПУ, 2000. – С. 72–75.

Свиточ А. А., Клювиткина Т. С. Бэровские бугры Нижнего Поволжья. – М., 2006. – 160 с.

Свиточ А. А. О природе Хвалынской трансгрессии // Океанология. – 2007. – Т. 47. – С. 304–311.

Семерилов В. Л., Беляев А. Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 6. – С. 815–819.

Семерилов В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Lagix* Mill : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Екатеринбург, 2007. – 38 с.

Семерикова С. А. Популяционно-таксономическая структура видов пихт (*Abies* Mill., *Pinaceae*) Северо-Востока Евразии : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2008. – 24 с.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. – М. – Л. : Наука, 1964. – Т. 3. – С. 146–205.

Скворцов А. К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 1971. – Т. 86, № 5. – С. 72–81; № 6. – С. 74–84.

Скворцов А. К. Новые данные об адвентивной флоре Московской области. III // Бюллетень ГБС. – 1982. – Вып. 124. – С. 43–47.

Станков С. С., Талиев В. И. Определитель высших растений европейской части СССР. – М. : Просвещение, 1949. – С. 439–450.

Силаева Т. Б. Флористические исследования по бассейновому принципу на примере бассейна реки Суры // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : мат-лы Всерос. конф. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2008. – Ч. 4: Сравнительная флористика. Урбанофлора. – С. 107–110.

Соляник Г. М. Почвы Краснодарского края. Краснодар : КубГУ, 1976. – 63 с.

Сухоруков А. П. Гетеродиаспория и ее связь с гетероантокарпией и диморфизмом плодов и семян на примере некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2010. – Т. 115, вып. 6. – С. 39–47.

Сытин А. К. Астрагалы Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2009. – 48 с.

Таран Г. С., Седельникова Н. В., Писаренко О. Ю., Голомолзин В. В. Флора и растительность Елизаровского государственного заказника (Нижняя Обь). – Новосибирск : Наука (Сиб. отд.), 2004. – 212 с.

Тахтаджян А. Л. Флористическое деление суши // Жизнь растений. – М., 1974. – Т. 1. – С. 114–153.

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

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. – Л. : Наука, 1987. – 439 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. – Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 224 с.

Толмачёв А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск : Наука, 1986. – 197 с.

Толмачёв А. И. Введение в географию растений. – Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.

Троицкий А. И. Почвы предгорных районов Краснодарского края // Почвы предгорных районов Краснодарского края и их освоение под культуру чая. – М. : Изд-во АН СССР, 1960. – С. 41–102.

Тумаджанов И. И. К постплиоценовой истории лесной растительности Северного Кавказа // Труды Тбилисского ботанического института. – 1955. – № 17. – С. 161–219.

Тумаджанов И. И. Опыт дробного геоботанического районирования Северного склона Большого Кавказа. – Тбилиси : Изд-во АН ГрузССР, 1963. – 238 с.

Тушинский Г. К., Давыдова М. И. Физическая география СССР. – М. : Просвещение, 1976. – С. 241–279.

Фёдоров А. А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы // Материалы по изучению четвертичного периода СССР. – М., 1952. – Т. 3. – С. 230–248.

Флора Восточной Европы / отв. ред. и ред. Н. Н. Цвелев. – СПб. : Мир и семья-95, 1996. – Т. 9. – 456 с.; СПб. : Мир и семья : Изд-во СПХА, 2001. – Т. 10. – 670 с.; М. – СПб. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – Т. 11. – 536 с.

Флора европейской части СССР. – Л. : Наука (Ленингр. отд.), 1974–1989. – Т. 1–8.

Флора Липецкой области / К. И. Александрова, М. В. Казакова, В. С. Новиков, Н. А. Ржевуская, В. Н. Тихомиров. – М. : Аргус, 1996. – 374 с.

Флора Нижнего Поволжья / ред. А. К. Скворцов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. – Т. 1. – 435 с.

Флора Западной Сибири / П. Н. Крылов, Л. П. Сергиевская, Б. К. Шишкин и др. – Томск, 1927–1964. – Вып. 1–12.

Флора Сибири. – Новосибирск : Наука, 1987–1997, 2003. – Т. 1–14.

Флора СССР / гл. ред. В. Л. Комаров. – Л., 1934–1964. – Т. 1–30.

Фурсаев А. Д. К вопросу видообразования в условиях пойм рек // Советская ботаника. – 1937. – Т. 3. – С. 33–40.

Фурсаев А. Д. К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги : дис. ... д-ра биол. наук. – Саратов : Саратов. гос. ун-т, 1940. – 559 с.

Хабарова Т. В. Фиторазнообразии плавней Кумы : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. – Ставрополь, 2006. – 25 с.

Харадзе А. Л. Эндемичный гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа // Проблемы ботаники. – М. – Л., 1960. – Т. 5. – С. 115–126.

Харадзе А. Л. К ботанико-географическому районированию высокогорий Большого Кавказа // Проблемы ботаники. – М. – Л., 1966. – Т. 8. – С. 1–28.

Харадзе А. Л. К изучению палеоэндемиков в высокогорьях Большого Кавказа // Сообщ. АН Груз. ССР. – 1972. – Т. 66, № 3. – С. 661–664.

Харитонцев Б. С. Флорогенез и фитоценогенез на юге Западной Сибири : дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2009. – 410 с.

Хедрик Ф. Генетика популяций / пер. с англ. А. А. Лушниковой и Н. В. Петровой. – М. : Техносфера, 2003. – 588 с.

Хлонов Ю. П. Липы и липняки Западной Сибири. – Новосибирск : РИО СО АН СССР, 1965. – 153 с.

Хлонов Ю. П. Липа сердцевидная – *Tilia cordata* Mill. // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – Барнаул, Кемерово, 2006. – Вып. 12. – С. 39–53.

Хромосомные числа цветковых растений / сост. З. В. Болховских, В. Г. Гриф ; под ред. А. А. Федорова. – Л. : Наука, 1969. – 926 с.

Цвелев Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Новости систематики высших растений. – Л. : Наука, 1979. – Т. 15. – С. 128–142.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. – Л. : Наука, 1988. – 191 с.

Цвелев Н. Н. *Polygonum* L. // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. – Л. : Наука, 1989. – Т. 4. – С. 93–117.

Цвелев Н. Н., Бочкин В. Д. О новых и редких для Краснодарского края адвентивных растениях // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 1992. – Т. 97, вып. 5. – С. 99–106.

Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб. : Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

Цукеркандль Э., Полинг Л. Молекулярные болезни, эволюция и генная разнородность // Горизонты биохимии. – М., 1964. – С. 148–173.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб. : Русское издание, 1995. – 990 с.

Четвериков С. С. Проблемы общей биологии и генетики: Воспоминания, статьи, лекции. – Новосибирск : Наука, 1983. – 272 с.

Шанцер И. А. Методы и возможности филогеографии // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана : мат-лы конф. (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – С. 67–70.

Шауло Д. Н., Зыкова Е. Ю., Драчёв Н. С., Кузьмин И. В., Доронькин В. М. Флористические находки в Западной и Средней Сибири // *Turczaninowia*. – 2010. – Т. 13, вып. 3. – С. 69–83.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природно-кормовые угодья. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – 399 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

Шмидт В. М. Флора Архангельской области. – СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2005. – 346 с.

Шнеер В. С., Коцербуа В. В. Криптические виды у растений – выявление молекулярными методами // XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана : мат-лы конф. (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М. : Товарищество научных изданий КМК. 2010. – С. 71–74.

Шхагапсоев С. Х., Старикова Н. В. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. – Нальчик, 2002. – 112 с.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1966. – 94 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 1982. – Т. 87, вып. 4. – С. 3–22.

Юрцев Б. А. Флористический и фитоценологический подходы к растительному покрову: соотношение, проблемы синтеза // Журнал общей биологии. – 1988. – Т. 49. – С. 437–450.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. – Пермь : Перм. гос. ун-т, 1991. – 81 с.

Юрцева О. В. Хромосомные числа видов рода *Polygonum* L., секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) из России и сопредельных стран // Ботанический журнал. – 2002. – Т. 87, № 5. – С. 151–153.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. Изменчивость спорышей в подсекции *Patula* Tzvel., секции *Polygonum* (*Polygonaceae*) // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2004. – Т. 109, № 5. – С. 34–42.

Юрцева О. В., Крамина Т. Е. О гибридизации спорышей из подсекции *Patula* Tzvel. и *Polygonum* (*Polygonum*, *Polygonaceae*) // Бюллетень МОИП, отделение биологии. – 2007. – Т. 112, вып. 2. – С. 28–40.

Юрцева О. В., Войлокова В. Н., Троицкий А. В., Боброва В. К. Морфологические и молекулярные данные в пользу гибридизации *Polygonum patulum* и *Polygonum arenastrum* Boreau (*Polygonum* L., *Polygonaceae*) // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 9. – С. 1320–1331.

Юрцева О. В., Троицкий А. В., Боброва В. К., Войлокова В. Н. К ревизии системы рода *Polygonum* L. s. str. (*Polygonaceae*): молекулярные и морфологические данные // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95, № 2. – С. 226–247.

Adams R. P., Morris J. A., Pandey R. N., Schwarzbach A. E. Cryptic speciation between *Juniperus deltoides* and *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 2005. – Vol. 33. – Pp. 771–787.

- Aellen P. Die systematische Stellung und Gliederung der R.Brownschen Gattung *Dysphania* // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. – 1930. – Bd. 63. – Ss. 483–491.
- Aellen P. Was ist *Chenopodium graveolens* // Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel. – 1931. – Bd. 41. – Ss. 105–108.
- Allen J. A., Brown C. S., Stohlgren T. J. Non-native plant invasions of United States National Parks // Biological Invasions. – 2008. – Vol. 11. – Pp. 2195–2207.
- Avise J. C., Arnold J., Ball R. M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J. E., Reef C., Saunders N. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1987. – Vol. 18. – Pp. 489–522.
- Bateman R. M., Bradshaw E., Devey D. S., Glover B. J., Malmgren S., Sramkó G., Thomas M. M., Rudall P. J. Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys* // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2011. – Vol. 165. – Pp. 336–347.
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K., Meier R., Winker K., Ingram K. K., Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends in Ecology and Evolution. – 2007. – Vol. 22. – Pp. 148–155.
- Brower A. V. Z. Evolution is not a necessary assumption of cladistics // Cladistics. – 2000. – Vol. 16. – Pp. 143–154.
- Brown R. Prodrromus florae Novae Hollandiae et insulae Van-Diemen, exhibens characteres plantarum quas annis 1802–1805. – Londini, Taylor & socii, 1810. – 590 p.
- Cavalli-Sforza L. L., Menozz P., Piazza A. The history and geography of human genes. – Princeton University Press, 1994. – 1088 p.
- CBOL Plant Working group A DNA barcode for land plants // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2009. – Vol. 106. – Pp. 12794–12797.
- Clemants S. E., Mosyakin S. L. *Dysphania, Chenopodium* // Flora of North America, North of Mexico. Vol. 4 / S. L. Welsh, C. W. Crompton, S. E. Clemants (eds.). – N.Y. – Oxford, 2003. – Pp. 267–299.
- Cox C. B. The biogeographic regions reconsidered // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – Pp. 511–523.
- Cracraft J. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates // Australian Systematic Botany. – 1991. – Vol. 4. – Pp. 211–227.
- Cronk Q. C. B. The endemic Flora of St Helena. Anthony Nelson Ltd, Oswestry, 1995.
- Danton P., Perrier C. Nouveau catalogue de la flore vasculaire de l'archipel Juan Fernández (Chili) // Acta Botanica Gallica. – 2006. – Vol. 153. – Pp. 399–587.

- Downie S. R., Sun F.-J., Katz-Downie D. S., Colletti G. J. A phylogenetic study of *Perideridia* (Apiaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences // Systematic Botany. – 2004. – Vol. 29. – Pp. 737–751.
- Dumolin-Lapegue S., Pemonge M. H., Petit R. J. An enlarged set of consensus primers for the study of organelle DNA in plants // Molecular Ecology. – 1997. – Vol. 6. – Pp. 393–397.
- Dunbar-Co S., Wieczorek A. M., Morden C. W. Molecular phylogeny and adaptive radiation of the endemic Hawaiian *Plantago* species (Plantaginaceae) // American Journal of Botany. – 2008. – Vol. 95. – Pp. 1177–1188.
- Eckardt T. Blütenbau und Blütenentwicklung von *Dysphania myriocephala* Benth. // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. – 1967a. – Bd. 86. – Ss. 20–37.
- Eckardt T. Vergleich von *Dysphania* mit *Chenopodium* und mit *Illecebraceae* // Bauhinia. – 1967b. – Bd. 3. – Ss. 327–344.
- Eckhardt T. Zur Blütenmorphologie von *Dysphania plantaginella* Muell. // Phytomorphology. – 1968. – Vol. 17. – Pp. 165–172.
- Farris J. S. The logical basis of phylogenetic analysis // Advances in Cladistics, Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society. – N. Platnick and V. A. Funk (eds.), – N.Y. : Columbia University Press, 1983. – Vol. 2. – Pp. 7–36.
- Fassett N. C. A manual of aquatic plants // With revision and appendix by E.C. Ogden. – Madison : University of Wisconsin, 1985. – 405 p.
- Feist M. A. E., Downie S. R. A phylogenetic study of *Oxypolis* and *Ptilimnium* (Apiaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences // Systematic Botany. – 2008. – Vol. 33. – Pp. 447–458.
- Fernandez C. C., Shevock J. R., Glazer A. N., Thompson J. N. Cryptic species within the cosmopolitan desiccation-tolerant moss *Grimmia laevigata* // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2006. – Vol. 103. – Pp. 637–642.
- Frenot Y., Chown S. L., Whinam J., Selkirk P. M., Convey P., Skotnicki M., Bergstrom D. M. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications // Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society. – 2005. – Vol. 80. – Pp. 45–72.
- Fridley J. D., Stachowicz J. J., Naeem S., Sax D. F., Seabloom E. W., Smith M. D., Stohlgren T. J., Tilman D., Von Holle B. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions // Ecology. – 2007. – Vol. 88. – Pp. 3–17.
- Fuentes B. S., Mansion G., Borsch T. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium*: Five isolated lineages within Chenopodioideae (Chenopodiaceae) // BioSystematics Symposium : Abstracts. – Berlin, 2011. – Pp. 130–131.
- Golub V. B., Mirkin B. M. Grasslands of the Lower Volga Valley // Folia Geobotanica & Phytotaxonomica. – 1986. – Vol. 21. – Pp. 337–395.

Goodwillie C., Stiller J. W. Evidence for polyphyly in a species of *Linanthus* (Polemoniaceae): Convergent evolution in selffertilizing taxa // Systematic Botany. – 2001. – Vol. 26. – Pp. 273–282.

Grant V. Plant speciation. – N.Y. : Columbia University Press, 1971. – 432 p. (Русский перевод: Грант В. Видообразование у растений. – М. : Мир, 1984. – 528 с.).

Greene S. W., Walton D. W. H. An annotated check list of the sub-antarctic and antarctic vascular flora // Pollard Record. – 1975. – Vol. 17. – Pp. 473–484.

Grundt H. H., Kjolner S., Borgen L., Rieseberg L. H., Brochmann C. High biological species diversity in the arctic flora // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2006. – Vol. 103. – Pp. 972–975.

Gurushidze M., Fritsch R. M., Blattner F. R. Phylogenetic analysis of *Allium* subg. *Melanocrommyum* infers cryptic species and demands a new sectional classification // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – Vol. 49. – Pp. 997–1007.

Hauk W. D., Haufler C. H. Isozyme variability among cryptic species of *Botrychium* subgenus *Botrychium* (Ophioglossaceae) // American Journal of Botany. – 1999. – Vol. 86. – Pp. 614–633.

Hawksworth D. L., Rossman A. Y. Where are all the undescribed fungi? // Phytopathology. – 1997. – Vol. 87. – Pp. 888–891.

Heinrichs J., Hentschel J., Bombosch A., Fiebig A., Reise J., Edelmann M., Kreier H. P., Schäfer-Verwimp A., Caspari S., Schmidt A. R., Zhu R. L., von Konrat M., Shaw B., Shaw A. J. One species or at least eight? Delimitation and distribution of *Frullania tamarisci* (L.) Dumort. s.l. (Jungermanniopsida, Porellales) inferred from nuclear and chloroplast DNA markers // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – Vol. 56. – Pp. 1105–1114.

Hierro J. L., Maron J. L., Callaway R. M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // Journal of Ecology. – 2005. – Vol. 93. – Pp. 5–15.

Iltis H. H., Doebley J. F., Guzman R., Pazy B. *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico // Science. – 1979. – Vol. 203. – Pp. 186–188.

Imada C. Hawaiian flowering plants checklist: “main Hawaiian islands”. 2008. Unpublished.

Johnson L. A., Cairns-Heath H. Decrypting cryptic species: morphological and molecular evidence for recognizing *Navarretia linearifolia* as distinct from *N. sinistra* (Polemoniaceae) // Systematic Botany. – 2010. – Vol. 35. – Pp. 618–628.

Judd W. S., Soltis D. E., Soltis P. S., Ionta G. *Tolmiea diplomenziesii*: A new species from the Pacific Northwest and the diploid sister taxon of the autotetraploid *T. menziesii* (Saxifragaceae) // Brittonia. – 2007. – Vol. 59. – Pp. 217–225.

- Kadereit G., Borsch T., Weising K., Freitag H. Phylogeny of *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae* and the evolution of C4 photosynthesis // International Journal of Plant Sciences. – 2003. – Vol. 164. – Pp. 959–986.
- Kadereit G., Mavrodiev E., Zacharias E., Sukhorukov A. P. Molecular phylogeny of *Atripliceae* (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*): Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C4 photosynthesis // American Journal of Botany. – 2010. – Vol. 97. – Pp. 1664–1687.
- Kluge A. Parsimony with and without scientific justification // Cladistics. – 2001. – Vol. 17. – Pp. 199–210.
- Köch U.-V. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L. // Flora. – 1988. – Bd. 180. – Ss. 177–190.
- Lee C.-S., Downie S. R. Phylogenetic relationships within *Cicuta* (Apiaceae tribe Oenantheae) inferred from nuclear rDNA ITS and cpDNA sequence data // Canadian Journal of Botany. – 2006. – Vol. 84. – Pp. 453–468.
- Legendre P. Reconstructing of biogeographic history using phylogenetic-tree analysis of community structure // Systematic Zoology. – 1986. – Vol. 35. – Pp. 68–80.
- Long J. D., Trussell G. C., Elliman T. Linking invasions and biogeography: isolation differentially affects exotic and native plant diversity // Ecology. – 2009. – Vol. 90. – Pp. 863–868.
- Lonsdale W. M. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility // Ecology. – 1999. – Vol. 80. – Pp. 1522–1536.
- Löve A. The biological species concept and its evolutionary structure // Taxon. – 1964. – Vol. 13. – Pp. 33–45.
- Lu L., Fritsch P. W., Cruz B. C., Wang H., Li D. Z. Reticulate evolution, cryptic species, and character convergence in the core East Asian clade of *Gaultheria* (Ericaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – Vol. 57. – Pp. 364–379.
- Liu J., Möller M., Gao L. M., Zhang D. Q., Li D. Z. DNA barcoding for the discrimination of Eurasian yews (*Taxus* L., Taxaceae) and the discovery of cryptic species // Molecular Ecology Resources. – 2011. – Vol. 11. – Pp. 89–100.
- Maddison D. R., Maddison W. P. 2005. McClade 4.08. <http://macclade.org/>
- Mahabale T. S., Solanky I. N. Studies in the *Chenopodiaceae*. IV. Embryology of *Chenopodium ambrosioides* L. // Journal of the University of Bombay. – 1954. – Vol. 22. – Pp. 31–42.
- Masuyama S. Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (Parkeriaceae). III. Referential diagnostic characters of three cryptic species // Journal of Plant Research. – 2008. – Vol. 121. – Pp. 279–286.
- Mayr E. Animal species and evolution. – The Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1963. – 797 p. (Русский перевод: Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М. : Мир, 1968. – 597 с.).

- McDaniel S. F., Shaw A. J. Phylogeographic structure and cryptic speciation in the trans-antarctic moss *Pyrrhobryum mnioides* // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57, № 2. – Pp. 205–215.
- McLaughlin S. P. Are floristic areas hierarchically arranged? // *Journal of Biogeography*. – 1992. – Vol. 19. – Pp. 21–32.
- Meimberg H., Rischer H., Turini G. G., Chamchumroon V., Dreyer M., Sommaro M., Bringmann G., G. Heubl Meimberg H., Rischer H., Turini F. G., et al. Evidence for species differentiation within the *Ancistrocladus tectorius* complex (Ancistrocladaceae) in Southeast Asia: a molecular approach // *Plant Systematics and Evolution*. – 2010. – Vol. 284. – Pp. 77–98.
- Morrone J. J. *Evolutionary Biogeography: An integrative approach with case studies*. – Columbia University Press, 2009. – 305 p.
- Mosyakin S. L., Clemants S. E. Further transfers of glandular-pubescent species from *Chenopodium* subgen. *Ambrosia* to *Dysphania* (*Chenopodiaceae*) // *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. – 2008. – Vol. 2. – Pp. 425–431.
- Muellner A. N., Pennington T. D., Koecke A. V., Renner S. S. Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in Central and South America // *American Journal of Botany*. – 2010. – Vol. 97. – Pp. 511–518.
- Okuyama Y., Kato M. Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences // *BMC Evolutionary Biology*. – 2009. – Vol. 9. – <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/9/105>
- Papchenkov V. G. Dynamics of populations *Bidens frondosa* L. and its hybrids on Volga Reservoirs // *Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok – 3 : The III International Symposium. Programme and Abstracts (October 5th–9th 2010, Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia)*. – Yaroslavl, 2010. – P. 77.
- Raunkiaer C. Types biologiques pour la géographie botanique // *Bulletin de Academie Royale des Sciences et des Lettres de Danemark (Forhandling Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs)*. – 1905. – Pp. 347–437.
- Pavlova D. K., Kozhuharov S. I. Chromosome numbers of Bulgarian angiosperms // *Fitologija*. – 1993. – Vol. 44. – P. 75.
- Pax F. Caryophyllaceae // *Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Teil III, Abt. 1.* / A. Engler, K. Prantl (eds.). – Leipzig : Engelmann Verlag, 1889. – Ss. 61–94.
- Pax F. Zur Phylogenie der Caryophyllaceae // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. – 1928. – Bd. 61. – Ss. 223–241.
- Pfenninger M., Schwenk K. Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions // *BMC Evolutionary Biology*. – 2007. – Vol. 7. – <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/7/121>
- Pillon Y., Hopkins H.C.F., Munzinger J., Amir H., Chase M.W. Cryptic species, gene recombination and hybridization in the genus *Spiraeanthemum*

(Cunoniaceae) from New Caledonia // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 161. – Pp. 137–152.

Porzecanski A. L., Cracraft J. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands // Journal of Biogeography. – 2005. – Vol. 32. – Pp. 261–265.

Roalson E. H., Friar E. A. Phylogenetic relationships and biogeographic patterns in North American members of *Carex* section *Acrocystis* (Cyperaceae) using nrDNA ITS and ETS sequence data // Plant Systematics and Evolution. – 2004. – Vol. 243. – Pp. 175–187.

Rosen B. R. From fossils to earth history: applied historical biogeography // Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions, A. A. Myers and P. Giller (eds.). – London : Chapman & Hall, 1988. – Pp. 437–481.

Rosen B. R. Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1992. – Vol. 92. – Pp. 171–205.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. – 1987. – Vol. 4. – Pp. 406–425.

Sanmartín I, Ronquist F. Southern Hemisphere Biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns // Systematic Biology. – 2004. – Vol. 53. – Pp. 216–243.

Saunders G. W. Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future application // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2005. – Vol. 360. – Pp. 1879–1888.

Schultheis L. M. Morphologically cryptic species within *Downingia yina* (Campanulaceae) // Madroño. – 2010. – Vol. 57. – Pp. 20–41.

Segraves K. A., Thompson J. N., Soltis D. E., Soltis P. S. Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossulariifolia* // Molecular Ecology. – 1999. – Vol. 8. – Pp. 253–262.

Shaw J. Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 282. – Pp. 253–261.

Shepherd K. A., Wilson P. G. New combinations in the genus *Dysphania* (Chenopodiaceae) // Nuytsia. – 2008. – Vol. 18. – Pp. 267–272.

Shofield W. B. Crum H. A. Disjunctions in bryophytes // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1972. – Vol. 59. – Pp. 174–202.

Simón L. E. Notes sobre *Chenopodium* L. subgen. *Ambrosia* A. J. Scott (Chenopodiaceae). 1. Taxonomía. 2. Phytogeografía: áreas disyuntas // Anales del Jardín Botánico de Madrid. – 1996. – Vol. 54. – Pp. 137–148.

Sokal R. R., Michener C. D. A statistical method for evaluating systematic relationships // University of Kansas Science Bulletin. – 1958. – Vol. 38. – Pp. 1409–1438.

Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. A. Advances in the study of polyploidy since "Plant Speciation" // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 161. – Pp. 173–191.

Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W., Hancock J. F., Thompson J. N., Husband B. C., Judd W. S. Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? // *Taxon*. – 2007. – Vol. 56. – Pp. 13–30.

Sotuyo S., Delgado-Salinas A., Chase M. W., Lewis G. P., Oyama K. Cryptic speciation in the *Caesalpinia hintonii* complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a seasonally dry Mexican forest // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 100. – Pp. 1307–1314.

Strutzenberger P., Brehm G., Fiedler K. DNA barcoding-based species delimitation increases species count of *Eois* (Geometridae) moths in a well-studied tropical mountain forest by up to 50 % // *Insect Science*. – 2011. – Vol. 18. – Pp. 349–362.

Stuessy T. F., Foland K. A., Sutter J. F., Sanders R. W., Silva O. M. Botanical and geological significance of potassium-argon dates from the Juan Fernández Islands // *Science*. – 1984. – Vol. 225. – Pp. 49–51.

Svitoch A. A. The Khvalynian transgression of the Caspian Sea and the New-Euxinian basin of the Black Sea // *Water Resources*. – 2008. – Vol. 35. – Pp. 165–170.

Svitoch A. A. Khvalynian transgression of the Caspian Sea was not a result of water overflow from the Siberian Proglacial lakes, nor a prototype of the Noachian flood // *Quaternary International*. – 2009. – Vol. 197. – Pp. 115–125.

Swofford D. L. 2002 PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.10b. Sinauer, Sunderland, MA. <http://www.sinauer.com/detail.php?id=8060>

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of three noncoding regions of chloroplast DNA // *Plant Molecular Biology*. – 1991. – Vol. 17. – Pp. 1105–1109.

Takhtajan A. Floristic regions of the world. Berkeley: University of California Press. – 522 p.

Templeton A. R. Nested clade analysis of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history // *Molecular Ecology*. – 1998. – Vol. 7. – Pp. 381–397.

Thorne R. F. Classification and geography of flowering plants // *Botanical Review*. – 1992. – Vol. 58. – Pp. 249–293.

Tiffin P., Gaut B. S. Sequence diversity in the tetraploid *Zea perennis* and the closely related diploid *Z. diploperennis*: Insights from four nuclear loci // *Genetics*. – 2001. – Vol. 158. – Pp. 401–412.

Trejo-Torres C., Ackerman J. D. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions // *Journal of Biogeography*. – 2001. – Vol. 28. – Pp. 775–794.

Valdebenito H. A., Stuessy T. F., Crawford D. J. Synonymy in *Peperomia berteriana* (Piperaceae) results in biological disjunction between Pacific and Atlantic Oceans // *Brittonia*. – 1990. – Vol. 42. – Pp. 121–124.

Vasileva N. V., Papchenkov V. G. Influence of invasion *Bidens frondosa* L. on native burmarigolds // *Invasion of Alien Species in Holarctic*. Borok – 3 : The III International Symposium. Programme and Abstracts (October 5th–9th 2010, Borok – Myshkin, Yaroslavl District, Russia). – Yaroslavl, 2010. – Pp. 91.

Verloove F., Lambinon J. The non-native vascular flora of Belgium: a new nothospecies and three new combinations // *Systematics and Geography of Plants*. – 2006. – Vol. 76. – Pp. 217–220.

Vrijenhoek R. C. Cryptic species, phenotypic plasticity, and complex life histories: Assessing deep-sea faunal diversity with molecular markers // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. – 2009. – Vol. 56:19–20. – Pp. 1713–1723.

Wälti M. O., Mühlemann J. K., Widmer A., Schiestl F. P. Floral odour and reproductive isolation in two species of *Silene* // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2008. – Vol. 21. – Pp. 111–121.

Warrens M. J. *k*-Adic similarity coefficients for binary (presence/absence) data // *Journal of Classification*. – 2009. – Vol. 26. – Pp. 227–245.

Weber W. A. The genus *Teloxys* (*Chenopodiaceae*) // *Phytologia*. – 1985. – Vol. 58. – Pp. 477–478.

Whittall J. B., Hellquist C. B., Schneider E. L., Hodges S. A. Cryptic species in an endangered pondweed community (*Potamogeton*, *Potamogetonaceae*) revealed by AFLP markers // *American Journal of Botany*. – 2004. – Vol. 91. – Pp. 2022–2029.

Williams D. M., Ebach M. C. *Foundations of Systematics and Biogeography*. – N.Y. : Springer, 2008. – 309 p.

Wilson P. G. *Chenopodiaceae* // *Flora of Australia*. Vol. 4. / A. S. George (ed.). – Canberra : Australian Government Publishing Service, 1984. – Pp. 81–317.

Zomlefer W. B., Whitten W. M., Williams N. H., Judd W. S. Infrageneric phylogeny of *Schoenocaulon* (Liliales: Melanthiaceae) with clarification of cryptic species based on ITS sequence data and geographical distribution // *American Journal of Botany*. – 2006. – Vol. 93. – Pp. 1178–1192.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. *Legumes of Northern Eurasia: a checklist*. – Kew : RBG, 1986. – Pp. 89–268.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	4
------------------	---

ПРОСТЕЙШИЕ МЕТОДИКИ БИОГЕОГРАФИИ И ИХ ФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИМПЛИКАЦИИ

<i>Мавродиев Е.В., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е.</i> Анализ флоры долины Нижней Волги методом PAE/CADE: элементарный пример синтеза региональной флористики и исторической биогеографии.....	7
<i>Афанасьев В.Е., Лактионов А.П., Мавродиев Е.В.</i> О флористических областях и царствах земли А.Л. Тахтаджяна по предварительным результатам CADE-анализа ареалов 700 таксонов его системы	16
<i>Архипова Е.А., Вострикова Н.О., Лактионов А.П., Мавродиев Е.В.</i> Биогеография растительных инвазий: обзор существующих гипотез.....	25

ПРОБЛЕМА «СКРЫТЫХ» ТАКСОНОВ

<i>Шнеер В.С., Коцгеруба В.В.</i> Часто ли встречаются скрытые виды у растений?	28
<i>Папченков В.Г.</i> Динамика популяций <i>Bidens frondosa</i> L. и ее гибридов на водохранилищах Верхней и Средней Волги.....	37
<i>Папченков В.Г.</i> Проблема скрытых видов и гибридная составляющая флоры водоемов и водотоков бассейна Волги	43
<i>Лактионов А.П., Вострикова Н.О., Пилипенко В.Н., Мавродиев Е.В.</i> Заметки о «теореме Фурсаева» (К вопросу об эндемизме флоры Поволжья, его оценках и перспективах изучения).....	49
<i>Беляев А.Ю., Дымяшкова О.С., Васфилова Е.С., Кутлунина Н.А.</i> О возможности использования геногеографии солодок Северной Евразии для изучения вопросов флорогенеза	54
<i>Юрцева О.В.</i> Проблема криптических видов на примере представителей рода <i>Polygonum</i> L. s. Str.	59
<i>Сухоруков А.П.</i> Анализ репродуктивных признаков крупных групп рода <i>Dysphania</i> (клада <i>Chenopodiaceae</i> / <i>Amaranthaceae</i>) в связи с географической изоляцией	64

ТРАДИЦИОННАЯ ФЛОРИСТИКА, КАРИОЛОГИЯ, ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Харитонцев Б.С.

Генезис ветляников (*Salix alba* L.) и ольшаников (*Alnus glutinosa* (L.)
Graeth., *Alnus incana* (L.) Moench.) России.....68

Козак М.Ф., Скворцова И.А., Волобоева О.В., Щенетова Е.В.

Анализ кариотипов *Astragalus longipetalus* Chater. и *Astragalus varius* S. G.
Gmel. s. l. с бэровских бугров.....74

Степанова Н.Ю.

Материалы к познанию флоры водоемов
долины реки Восточный Маныч и низовьев реки Кумы.....78

Козак М.Ф., Нургалова Р.Т., Щенетова Е.В.

Кариотип лофанта анисового (*Lophanthus anisatus* Benth, *Lamiaceae*)82

Скворцова И.А., Козак М.Ф.

Изменчивость идентификационных признаков в популяциях астрагалов бэ-
ровских бугров Астраханской области84

Бондаренко С.В.

Флора степной зоны бассейна реки Афипс (Западное Предкавказье).....88

Гафурова М.М.

О новых флористических находках в Чувашии97

Драчев Н.С., Шауло Д.Н.

Флора подзоны южной тайги в пределах Тюменской области99

Кривина Е.А., Курашева Л.Б., Шхагапсоев С.Х.

Анализ распространения сосудистых растений и макромицетов
по флористическим районам и высотным поясам Кабардино-Балкарской
Республики (западная часть Центрального Кавказа).....109

Нурмухамбетова Д.Э.

Краткая история исследования флоры Устюртского заповедника116

Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е., Вострикова Н.О., Пилипенко В.Н.

К вопросу о природном зонировании и «смещении»
природных зон в долине Нижней Волги120

Кузьмин И.В.

Влияние рельефа на распространение некоторых
растений подтаежной флоры Тюменской области.....125

Астамирова М.А-М.

Генезис верхнеальпийской скально-осыпной флоры
Восточного Кавказа130

Белоус В.Н.

Эколого-ценотические особенности и закономерности распространения
астрагалов по территории Астраханской области140

Лысенко Т.М.

Сравнительный анализ флоры засоленных экотопов лесостепной
и степной зон Поволжья.....146

Послесловие	152
Список литературы	153
Список участников совещания	181
Благодарности	185
Приложение	186

CONTENT

Preface	4
---------------	---

AN ELEMENTARY EXAMPLES OF SYNTHESIS OF FLORISTIC STUDIES WITH BIOGEOGRAPHY

Mavrodiiev E.V., Laktionov A.P., Alexeev Yu.E.

Cladistic analysis of the Low Volga valley's flora: an elementary example of synthesis of local floristic studies with historical biogeography	7
--	---

Afanasiev V.E., Laktionov A.P., Mavrodiiev E.V.

A preliminary CADE-analysis of raw distributions of 700 taxa of Takhtajan's system as a putative framework for future revisions of the Earth's Floristic Kingdoms.....	16
--	----

Arkhipova E.A., Vostrikova N.O., Laktionov A.P., Mavrodiiev E.V.

Biogeography of plant invasions: a brief review.....	25
--	----

THE PROBLEM OF CRYPTIC TAXA

Shneyer V.S., Kotseruba V.V.

Cryptic species of plants: how frequently do they occur?.....	28
---	----

Paptshenkov V.G.

<i>Bidens frondosa</i> L. and its hybrids within floras of the Volga's reservoirs.....	37
--	----

<i>Paptshenkov V.G.</i> Cryptic species and hybrids of Volga river's basin	43
--	----

Laktionov A.P., Vostrikova N.O., Pilipenko V.N., Mavrodiiev E.V.

Notes on "Fursaejew's theorem" of endemism in the Volga Valley flora.....	49
---	----

Beliayev A. Yu., Dymshakova O.S., Vasfilova E.S., Kutlunina N.A.

How enzyme electrophoresis data may help to reconstruct the histories of floras	54
---	----

Yurtseva O.V.

Cryptic species in the circumscription of <i>Polygonum</i> L. s. str. (<i>Polygonaceae</i>) .	59
---	----

Sukhorukov A.P.

The reproductive organ morphology of <i>Dysphania</i> R.Br. (<i>Chenopodiaceae</i> / <i>Amaranthaceae</i>) in the context of geographic isolation.....	64
--	----

TRADITIONAL FLORISTIC STUDIES, CARIOLOGIA, PLANT SOCIOLOGY

Kharitontsev B.S.

On the origin of willow (<i>Salix alba</i> L.) and alder (<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Graeth., <i>A. incana</i> (L.) Moench.) dominated plant communities of Russia.....	68
--	----

Kozak M.F., Skvortsova I.A., Voloboyeva O.V., Stshepetova E.V.

The karyotypes of <i>Astragalus longipetalus</i> Chater. and <i>A. varius</i> S.G. Gmel. (Fabaceae) from the Bear's Knolls (Astrakhan region, Russian South East)	74
---	----

Stepanova N. Yu.

On the aquatic flora of the Kuma and Manych river basins (Southern Russia) .	78
--	----

<i>Kozak M.F., Nurgaliyeva R.T., Stshepetova E.V.</i> The karyotype of <i>Lophanthus anisatus Benth.</i> (<i>Lamiaceae</i>)	82
<i>Skvortsova I.A., Kozak M.F.</i> Population variability of <i>Astragalus L.</i> (<i>Fabaceae</i>) from the Bear's knolls (Astrakhan region, Russian South East)	84
<i>Bondarenko S.V.</i> The steppe flora of the Afips river basin (Western Ciscaucasia, Russian Federation)	88
<i>Gafurova M.M.</i> Floristic findings in Chuvashia (Europaean Russia)	97
<i>Drachiov N.S., Shaulo D.N.</i> Flora of the Southern Taiga within the Tumen region (Russian Federation): critical remarks	99
<i>Krapivina E.A., Kurasheva L.B., Shkhagapsoyev S.Kh.</i> Macrofungi (Macromycetes) of the Kabardino-Balkar republic (Russian Federation, Caucasus): a species checklist and preliminary geographical implications.....	109
<i>Nurmukhambetova D.E.</i> Floristic treatments of the Ustyurt plateau (Uzbekistan and Kazakhstan): a brief history	116
<i>Laktionov A.P., Alexeev Yu.E., Vostrikova N.O., Pilipenko V.N.</i> On shifting of Natural Zones within the Lower Volga Valley	120
<i>Kuzmin I.V.</i> The influence of landscape on the distribution of some plants from the taiga subzone of the Tumen region (Russian Federation)	125
<i>Astamirova M.A-M.</i> On the genesis of the alpine rocky-talus flora of Eastern Caucasus	130
<i>Belous V.N.</i> Ecology, phytosociology and distribution of genus <i>Astragalus L.</i> (<i>Fabaceae</i>) within the Astrakhan region (Russian South East).....	140
<i>Lysenko T.M.</i> Floras of the saline steppe and saline forest steppe of the Volga region: a comparative analysis	146
Afterword	152
References	153
List of participants	181
Acknowledgments	185
Attachment	186

СПИСОК УЧАСТНИКОВ СОВЕЩАНИЯ LIST OF PARTICIPANTS

Алексеев Юрий Евгеньевич

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Кафедра геоботаники
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

Архипова Екатерина Александровна

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Кафедра ботаники и экологии
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: arhipovaea@mail.ru

Астамирова Маржан Абдул-Межидовна

Чеченский государственный педагогический институт
Россия, 366037, Грозный, ул. Киевская, 33
E-mail: astamirova@bk.ru

Афанасьев Владимир Евгеньевич

Астраханский государственный технический университет
Кафедра «Прикладная биология и микробиология»
Россия, 414056, Астрахань, ул. Татищева, 16
E-mail: alienplants@rambler.ru

Белоус Виктор Николаевич

Ставропольский государственный университет
Кафедра ботаники и фармакогнозии
Россия, 355009, Ставрополь, ул. Пушкина, 1
E-mail: viktor_belous@bk.ru

Беляев Александр Юрьевич

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: belyaev@ipae.uran.ru

Бондаренко Святослав Владимирович

Краснодарский государственный историко-археологический музей-заповедник им. Е.Д. Фелицына
Россия, 350000, Краснодар, ул. Гимназическая, 67
E-mail: bota_nik@inbox.ru

Васфилова Евгения Самуиловна

Ботанический сад Уральского отделения РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, ул.8 Марта, 202
E-mail: euvas@mail.ru

Вострикова Наталья Олеговна

Астраханский государственный университет
Кафедра ботаники, почвоведения и биологии экосистем
Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: natal11m@list.ru

Гафурова Маргарита Мстиславовна

Управление Россельхознадзора по Чувашской Республике,
Национальный парк «Чаваш вармане»
Россия, 428014, Чебоксары, ул. Крупской, 9
E-mail: mmgafurova@rambler.ru

Драчев Никита Сергеевич

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН
Россия, 625007, Тюмень. ул. Д. Бедного, 190/3
E-mail: nikoneo@list.ru

Дымшакова Ольга Сергеевна

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Россия, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: dymshakova@rambler.ru

Козак Маргарита Федоровна

Астраханский государственный университет
Кафедра молекулярной биологии, генетики и биохимии
Россия, 414000, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: mkozak@yandex.ru

Коцеруба Виолетта Владимировна

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: viola.kotseruba@gmail.com

Крапивина Елена Александровна

Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М. Бербекова
Россия, 360004, КБР, Нальчик, ул. Чернышевского, 173
E-mail: e.a.krapivina@mail.ru

Кузьмин Игорь Владимирович

Тюменский государственный университет

Биологический факультет

Россия, 625043, Тюмень, ул. Пирогова, 3

E-mail: ivkuzmintgu@yandex.ru

Курашева Людмила Борисовна

Министерство образования и науки Кабардино-Балкарской Республики

Россия, 360028, КБР, Нальчик, пр. Ленина, 27

E-mail: kurasheva74@mail.ru

Кутлунина Наталья Анантольевна

Уральский федеральный университет Россия, 620002, Екатеринбург,
ул. Мира, 19

E-mail: natakutlunina@mail.ru

Лактионов Алексей Павлович

Астраханский государственный университет

Кафедра ботаники, почвоведения и биологии экосистем

Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1

E-mail: alaktionov@list.ru

Лысенко Татьяна Михайловна

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Россия, Самарская область, Тольятти, ул. Комзина, 10

E-mail: ltm2000@mail.ru

Мавродиев Евгений Владимирович

Florida Museum of Natural History, University of Florida

Gainesville, Florida, U.S.A, 32611

E-mail: evgmavrodiev@yandex.ru

Нургалива Раушан Темиржановна

Астраханский государственный университет

Кафедра молекулярной биологии, генетики и биохимии

Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1

E-mail: mkozak@yandex.ru

Нурмухамбетова Дойдык Эрмековна

Устюртский государственный заповедник

Казахстан, Мангистаусская область, Жана-Узень

E-mail: ystyurt-oopt@mail.ru

Папченков Владимир Гаврилович

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская область, Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: papch@mail.ru

Пилипенко Владимир Николаевич

Астраханский государственный университет
Кафедра ботаники, почвоведения и биологии экосистем
Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: ei@aspu.ru

Рязанова Лидия Васильевна

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: <http://lrjanzanova@yandex.ru>

Скворцова Ирина Анатольевна

Астраханский государственный университет
Кафедра молекулярной биологии, генетики и биохимии
Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: ireneskv@rambler.ru

Сытин Андрей Кириллович

Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН
Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: astragalus@mail.ru

Степанова Нина Юрьевна

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Россия, 127276, Москва, ул. Ботаническая, 4
E-mail: ny_stepanova@mail.ru

Сухоруков Александр Петрович

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Кафедра высших растений
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: suchor@mail.ru

Харитонцев Борис Степанович

Тобольская государственная социально-педагогическая академия им.
Д.И. Менделеева.
Россия, 626150, Тобольск, ул. Знаменского, 58
E-mail: tobrob@mail.ru

Шауло Дмитрий Николаевич

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН
Россия, 630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: dshaulo@yandex.ru

Шнеер Виктория Семеновна

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
Россия, 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: shneyer@rambler.ru

Шхагапсоев Сафарби Хасанбиевич

Министерство образования и науки Кабардино-Балкарской Республики
Россия, 360028, КБР, Нальчик, пр. Ленина, 27
E-mail: shagapsoev@mail.ru

Щепетова Екатерина Владимировна

Астраханский государственный университет
Кафедра органической и фармацевтической химии
Россия, 414100, Астрахань, пл. Шаумяна, 1
E-mail: schepetova75@yandex.ru

Юрцева Ольга Витальевна

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Кафедра высших растений
Россия, 119991, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: olgayurtseva@yandex.ru

БЛАГОДАРНОСТИ

Редколлегия сборника выражает искреннюю признательность М. Честеру (Dr. M. Chester, Department of Biology, University of Florida, FL, USA), С.А. Лаврову (Ин-т молекулярной генетики РАН, Москва, Россия) и А. Анкеру (Dr. A. Anker, Universidade Federal do Ceará, Brazil) за ценные замечания редакторского характера и за содержательную дискуссию, а также Д. Стэдману (Dr. D.W. Staedman, FLMNH, University of Florida, FL, USA) за обсуждение результатов ряда анализов и за поддержку идеи проведения конференции. Редколлегия благодарит Р. Уэлс (R. Wells, Permissions Administrator, University of California Press, CA, USA) за помощь в получении разрешения на воспроизведение на страницах сборника карт флористических областей земли А.Л. Тахтаджяна (Armen Takhtajan, Floristic Regions of the World. © 1986 by the Regents of the University of California. Modified by permission of the University of California Press.). Автор фото на первой странице сборника – Брайн Корти (Brian Korte. Dandelion project. Web. September 1, 2006).

Первое информационное письмо

ГЛУБОКОУВАЖАЕМЫЕ КОЛЛЕГИ!

Приглашаем Вас принять участие в работе

I Международной научно-практической конференции

**«МЕТОДЫ АНАЛИТИЧЕСКОЙ ФЛОРИСТИКИ И ПРОБЛЕМЫ
ФЛОРОГЕНЕЗА»**

Ориентировочная дата проведения: 12–14 августа 2011 года,

место проведения: Астраханский государственный университет,

г. Астрахань, РФ

ОРГАНИЗАТОРЫ

Государственное образовательное учреждение высшего

профессионального образования

«Астраханский государственный университет»

Florida Museum of Natural History

(University of Florida, Gainesville, FL, USA)

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ

Алексеев Ю.Е., кандидат биологических наук, доцент кафедры геоботаники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Афанасьев В.Е., кандидат биологических наук, доцент кафедры прикладной биологии и микробиологии Астраханского государственного технического университета.

Лактионов А.П., доктор биологических наук, зав. лабораторией «Научный гербарий АГУ», доцент кафедры биологии и экологии растений Астраханского государственного университета (**сопредседатель**).

Лысенко Т.М., кандидат биологических наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН.

Мавродиев Е.В., кандидат биологических наук, научный сотрудник Музея естественной истории Университета Флориды (UF, FLMNH, Gainesville, FL, USA).

Папченков В.Г., доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией высшей водной растительности Института биологии внутренних вод РАН.

Пилипенко В.Н., доктор биологических наук, профессор, директор Естественно-инновационного института Астраханского государственного университета (**председатель**).

Саксонов С.В., доктор биологических наук, профессор, заместитель директора по науке, заведующий лабораторией проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН.

Сытин А.К., доктор биологических наук, старший научный сотрудник Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова.

Предполагается обсуждение широкого круга вопросов, связанных с проблемами флорогенеза и методами аналитической флористики.

ОСНОВНЫЕ ТЕМАТИЧЕСКИЕ НАПРАВЛЕНИЯ

1. Методы исторической биогеографии как основа аналитической флористики и описания флорогенеза.

2. Экономный анализ эндемизма (PAE, CADE) и его экологические приложения на примере анализа флоры долины Нижней Волги.

3. Верна ли «теорема Фурсаева»: эндемизм флоры Нижнего Поволжья, его оценка, перспективы изучения и анализ.

4. Оценки видового богатства флоры России на современном этапе. Проблема «скрытых» видов.

5. Флористика и филогенетика: филогенетическая структура естественных и адвентивных флор и гипотеза натурализации Ч. Дарвина.

6. Сравнительный анализ естественных и адвентивных флор и гипотеза сопротивления разнообразия.

Работа конференции планируется в форме пленарных и секционных заседаний, а также постерной сессии. Пленарные доклады представляются по просьбе оргкомитета.

Рабочие языки конференции – русский и английский.

Организационный взнос ориентировочно составит 1000 руб. (организационные расходы) с каждого участника и оплачивается при регистрации в начале работы конференции. Об условиях проживания будет сообщено дополнительно во втором информационном письме. **В случае невозможности приехать на конференцию при желании подать материалы для публикации в сборнике, участник освобождается от уплаты оргвзноса.**

МЕТОДЫ АНАЛИТИЧЕСКОЙ ФЛОРИСТИКИ И ПРОБЛЕМЫ ФЛОРОГЕНЕЗА

Материалы I Международной научно-практической конференции
(Астрахань, 7–10 августа 2011 г.)

ANALYTICAL APPROACHES IN FLORISTIC STUDIES AND METHODS OF BIOGEOGRAPHY

Proceedings of the First International Conference: "Analytical Approaches
in Floristic Studies and Methods of Biogeography: Simple Examples and
Frameworks for the Future"
(Russia, Astrakhan, Astrakhan State University, August 2011)

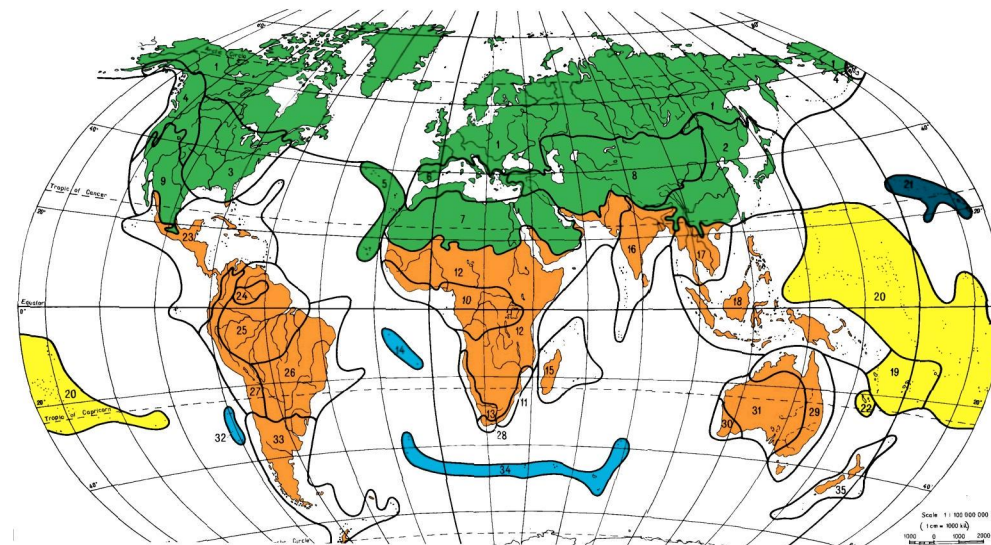
Редактор *Н.В. Комстачева*
Компьютерная правка, верстка *Н.В. Комстачевой*

Заказ № 2704. Тираж – 200 экз. (первый завод – 60 экз.)
Усл.-печ. л. 11,7. Уч.-изд. л. 10,9.

Астраханский государственный университет
Издательский дом «Астраханский университет»
414056, г. Астрахань, ул. Татищева, 20а
Тел.: (8512) 48-53-47 (отдел маркетинга), 48-53-45,
48-53-44, факс: (8512) 48-53-46.
E-mail: asupress@yandex.ru

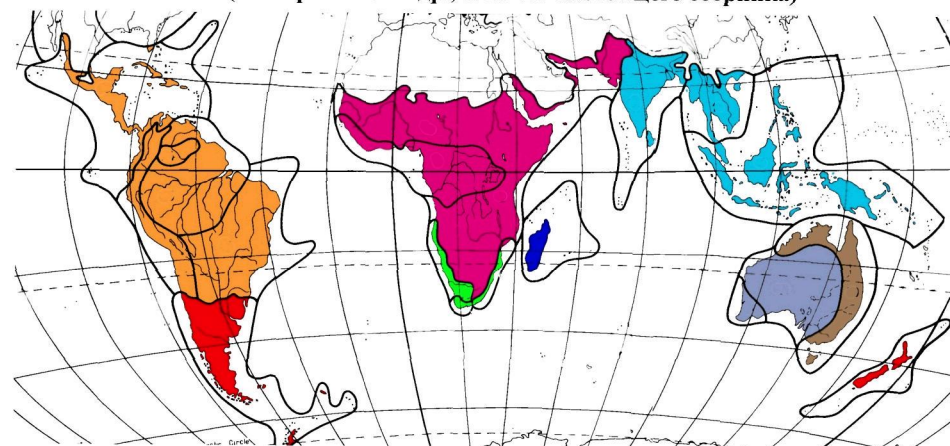


Александр Дмитриевич Фурсаев
(1900–1961)



Armen Takhtajan, Floristic Regions of the World.* © 1986 by the Regents of the University of California. Modified by permission of the University of California Press.

Эскиз пяти флористических царств Земли, предварительно выделяемых на основании CADE-анализа ареалов 700 высших таксономических единиц системы магнолиофитов А.Л. Тахтаджяна (по: Афанасьев и др., с. 16–24 настоящего сборника)



Armen Takhtajan, Floristic Regions of the World.* © 1986 by the Regents of the University of California. Modified by permission of the University of California Press.

Эскиз восьми флористических подцарств, предварительно выделяемых в пределах Тропического флористического царства на основании CADE-анализа ареалов 700 высших таксономических единиц системы магнолиофитов А.Л. Тахтаджяна (по: Афанасьев и др., с. 16–24 настоящего сборника)