МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

Т.Н. Беляева, А.Н. Бутенкова

ИНТРОДУКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Томск
Издательство Томского государственного университета
2020

УДК 581
ББК 28.5
Б43

Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.

Б43 Интродукция декоративных многолетников в южной тайге Западной Сибири. – Томск : Издательство Томского государственного университета, 2020. – 420 с.

ISBN 978-5-94621-958-7

В монографии обобщены результаты многолетнего интродукционного исследования 567 видов декоративных многолетних двудольных растений в условиях подзоны южной тайги Западной Сибири.

Выявлены закономерности сезонного развития, репродуктивной биологии, анатомо-морфологические признаки представителей 9 модельных семейств двудольных растений. Установлена взаимосвязь биологических особенностей с эколого-географическим происхождением видов, дана комплексная оценка интродукционной устойчивости. Приведен ассортимент декоративных многолетников, рекомендованных для городского и приусадебного озеленения.

Для ботаников, специалистов-интродукторов, преподавателей и студентов высших учебных заведений, а также цветоводов-любителей и ландшафтных дизайнеров.

Комплексная оценка результатов интродукции исследованных видов растений выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 0721-2020-0019)

УДК 581
ББК 28.5

Рецензенты
М.В. Олонова, доктор биологических наук;
А.Л. Эбель, доктор биологических наук

ISBN 978-5-94621-958-7

© Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., 2020
© Томский государственный университет, 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 4

Глава 1. Интродукция декоративных многолетников в Сибирском ботаническом саду 8

Глава 2. Природно-климатические условия района интродукции 15

2.1. Агроклиматические ресурсы и динамика гидротермического режима района интродукции 15

2.2. Динамика агроклиматических условий за годы наблюдений (1998–2018 гг.) 18

Глава 3. Объекты и методики исследований 30

Глава 4. Интродукционная оценка (понятия, подходы, оценочные шкалы) 35

Глава 5. Биологические особенности декоративных многолетних растений класса Двудольные в южной тайге Западной Сибири 41

5.1. Программа исследований 41

5.2. Семейство Paeoniaceae 45

5.3. Семейство Ranunculaceae 68

5.4. Семейство Primulaceae 93

5.5. Семейство Saxifragaceae 136

5.6. Семейство Rosaceae 158

5.7. Семейство Brassicaceae 173

5.8. Семейство Caryophyllaceae 192

5.9. Семейство Polemoniaceae 207

5.10. Семейство Asteraceae 229

Глава 6. Интродукционная устойчивость декоративных многолетников в подзоне южной тайги Западной Сибири, вопросы охраны и перспективы их практического использования 274

6.1. Оценка интродукционной устойчивости изученных видов 274

6.2. Применение изученных видов в ландшафтном дизайне 296

Заключение 300

Благодарности 304

Литература 305

Приложения 335

Приложение А. Характеристика и оценка интродукционной устойчивости исследованных видов 335

Приложение Б. Ассортимент многолетних растений для использования в городском озеленении 366

ВВЕДЕНИЕ

Проблема сохранения биоразнообразия и рационального использования биологических ресурсов относится к глобальным проблемам современности. Ключевая роль в сохранении генофонда растений и расширении их культигенного ареала принадлежит ботаническим садам. Выявление закономерностей морфогенетического развития и формообразования растений в зависимости от условий среды, определения степени их экологической пластичности и способности к самовозобновлению в новых условиях произрастания имеет всестороннее значение для решения теоретических вопросов биоморфологии, экологии, эволюции и интродукции растений.

Роль ботанических садов в сохранении растительного мира значительно возросла после принятия в 2002 г. на VI Конференции участников Конвенции о биологическом разнообразии Глобальной стратегии сохранения растений. Ботанические сады представляют собой основные центры сохранения биоразнообразия растений ex situ [1].

Перед ботаническими центрами встают новые задачи, в частности озеленение северных территорий, создание искусственных насаждений различного функционального назначения (сохранение редких и исчезающих видов растений в культуре, создание плантаций лекарственных растений, обогащение местной флоры видами, стойкими к изменениям водной, почвенной и атмосферной влаги и др.) [2].

Активное освоение северных регионов в Западной Сибири, которое было связано с открытием во второй половине XX в. месторождений нефти и газа, привело к возникновению новых городов, удаленных от развитых центров, где актуальной проблемой является формирование комфортной среды обитания человека. С другой стороны, в крупных городах с большим числом жителей, развитым промышленным сектором и значительным увеличением автотранспорта в последние десятилетия резко ухудшилась экологическая ситуация.

Озеленение городских, придомовых и частных территорий является приоритетной задачей во всех развитых странах. Цветовод-

ство как отрасль растениеводства на современном этапе характеризуется возрастанием спроса и непрерывным расширением ассортимента декоративных растений. Роль ботанических садов еще более возросла после принятия Федеральной целевой программы «Формирование комфортной городской среды», направленной на устойчивое развитие городов России, среди приоритетных мероприятий которой планируется значительное увеличение площади зеленых зон, выполняющих важные рекреационные, средообразующие, средозащитные, оздоровительные функции. Орнаментальные растения, улучшая санитарно-гигиенические и эстетические условия, способствуют оптимизации окружающей среды. Они служат для удовлетворения, прежде всего, эстетических и эмоциональных потребностей человека, что особенно актуально в XXI в., отличающимся постоянным возрастанием психо-эмоциональных нагрузок и увеличением стрессовых факторов. Многие цветочно-декоративные растения являются одновременно ценными лекарственными, медоносными, пищевыми и кормовыми культурами.

В озеленении сибирских городов используются, как правило, однолетние цветочно-декоративные растения, а многолетники, обладающие рядом преимуществ (значительный диапазон экологических свойств, относительная долговечность, разнообразие декоративных возможностей и др.) применяются еще недостаточно. Слабо в цветочном оформлении городов представлены травянистые виды природной флоры. Гораздо более богатый ассортимент многолетников применяется в придомовом и особенно приусадебном озеленении, но и здесь существует потребность отбора видов и сортов, оптимальных для выращивания в конкретном регионе.

Руководством Российской Федерации поставлена задача импортозамещения сельскохозяйственной и цветоводческой продукции и ориентации на разработку современного ассортимента видов и сортов, пригодных для выращивания в конкретной почвенно-климатической зоне. В связи с этим ботанические сады приобретают важное значение как источники семенного и посадочного материала полезных растений, разработчики высокоэффективных и экономически обоснованных технологий их выращивания. Теоретической основой цветоводства и лекарственного растениеводства

является экспериментальная ботаника, включая интродукцию растений.

В Сибирском ботаническом саду Национального исследовательского Томского государственного университета создана и функционирует одна из старейших в Сибири научных школ интродукции растений. Исследования проводятся на базе уникальных растительных фондов (8 000 видов и сортов), современного оранжерейно-тепличного комплекса (6 500 м^2), экспозиций открытого грунта общей площадью 122 гектара. Изучение орнаментальных травянистых многолетников открытого грунта мировой флоры проводятся в Сибирском ботаническом саду с 40-х гг. прошлого столетия, однако отсутствуют обобщающие работы по их интродукционной оценке и разработке современного регионального ассортимента природной флоры и сортов. Многие ценные декоративные многолетники на территории Сибири изучены недостаточно, кроме того, сама сибирская флора представляет собой оригинальный источник для введения в культуру новых видов растений.

Настоящая работа является итогом многолетних комплексных исследований декоративных растений (геофитов, гемикриптофитов, хамефитов) из различных флористических областей земного шара, проводимых с 1995 по 2018 г. на базе коллекций Сибирского ботанического сада. Более 2/3 коллекции составляют представители класса Двудольные.

Впервые для условий южной тайги Западной Сибири проведен анализ закономерностей развития различных в биоморфологическом и систематическом отношении групп многолетних декоративных двудольных растений. Установлена зависимость устойчивости интродукции видов от их географического происхождения, жизненной формы, биоморфы. Разработаны научные подходы для анализа видов различных семейств цветковых растений в условиях интродукции в южной тайге. Предложен современный ассортимент перспективных видов и сортов для использования в городском и приусадебном озеленении, адаптированных к почвенно-климатическим условиям таежных регионов Западной Сибири.

Результаты исследований послужат биологической основой совершенствования методов репродукции, селекции и семеноводства,

технологий выращивания хозяйственно-ценных декоративных растений открытого грунта, позволят увеличить генетическое разнообразие коллекций, эффективно осуществлять природоохранные мероприятия редких и исчезающих видов сибирской флоры, учитывать инвазионную активность декоративных травянистых многолетних растений коллекционного фонда, способных нанести потенциальный вред биоразнообразию региона.

Основная часть разделов написана Т.Н. Беляевой, раздел 5.9. «Семейство Polemoniaceae» – Т.Н. Беляевой, А.Н. Бутенковой.

Глава 1. ИНТРОДУКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Сибирский ботанический сад Томского государственного университета (СибБС ТГУ) с общими коллекционными фондами около 8 000 видов и сортов относится к числу ведущих интродукционных центров северных широт мира [3].

До образования Сибирского ботанического сада декоративные растения, выращиваемые в Томске и других городах Сибири, привлекались стихийно, главным образом из частных садоводческих компаний: Карла Мейера в Киеве, Роже в Одессе и других, и были сосредоточены в частных садах купцов и богатых чиновников [4].

Новый этап в развитии Томска связан с открытием в нем первых на территории азиатской части России университета и ботанического сада, который становится настоящим сокровищем Сибирского региона [3]. 12 мая 1885 г. из Казанского университета в Томск прибывает П.Н. Крылов, назначенный ученым-садовником Сибирского университета. К моменту открытия университета в ботаническом саду имелось 14 380 экземпляров древесных растений и многолетних цветов и трав в открытом грунте [5]. К 1 января 1890 г. на учете в Сибирском ботаническом саду состояло 8 000 экземпляров многолетних трав; к 1 января 1914 г. – 27 729 экземпляров деревьев, кустарников и многолетних трав в открытом грунте [6, 7]. Первые травянистые декоративные многолетники были привлечены еще П.Н. Крыловым, сыгравшим важную роль в развитии коллекционных фондов Сада. Так, известно, что уже в конце XIX – начале XX в. в ботаническом саду выращивались сорта *Paeonia* L. французской селекции (‘M-me Calot’, ‘M-lle Leonie Calot’, ‘Festiva Maxima’ и др.), *Paeonia anomala* L., *P. hybrida* Pallas и др. [8].

Крайне тяжелым для коллекций сада стал период Первой мировой и Гражданской войн. Погибли все растения в систематиче-

ском и лекарственном питомнике. В послевоенные годы заново были созданы коллекции хозяйственно-ценных видов растений, высажено 125 000 экземпляров древесных и многолетних растений открытого грунта. Основное внимание уделялось овощным, пищевым и лекарственным растениям [5]. В 1927 г. под руководством П.Н. Крылова была заложена плантация *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch на площади 640 м^2 [9].

Расширение растительных экспозиций становится возможным после создания в 30-х гг. прошлого столетия экспериментального участка в районе станции Томск-1 и пос. Степановка. С 1 января 1945 г. распоряжением Совнаркома РСФСР ботанический сад был реорганизован в самостоятельное научно-исследовательское учреждение «Сибирский ботанический сад при Томском государственном университете имени В.В. Куйбышева», значительно увеличен штат научного и обслуживающего персонала. В связи с этим к 1950 г. существенно вырос объем научно-исследовательской работы [10].

Целенаправленное создание коллекции декоративных растений началось после Второй мировой войны под руководством научного сотрудника сада А.Ф. Чигаевой. Вместе с Т.П. Березовской Александрой Федотовной было испытано 52 вида растений сибирской флоры. Многие виды привлекались в результате регулярных экспедиционных сборов в различных районах Сибири (Горный Алтай, Томская область, Забайкалье). Для использования в озеленении Томска был рекомендован 41 вид растений: *Anemone altaica* Fisch. ex C.A. Mey., *Primula cortusoides* L., *Trollius asiaticus* L., *Viola altaica* Ker Gawl и др. [11]. Параллельно А.Ф. Чигаева занималась привлечением в коллекцию и интродукционным испытанием сортов *Dahlia* Cav., *Gladiolus*, *Iris* × *germanica* L., *Paeonia* L., *Phlox* L. [4, 12]. Ею разработаны способы ускоренного цветения и массового размножения *Gladiolus*, ранней выгонки *Iris* × *germanica* L. и его сортов, приводятся данные по жизнеспособности семян некоторых двулетних и многолетних декоративных растений.

А.Ф. Чигаевой было получено 12 гибридных сеянцев *Gladiolus* и 40 гибридных сеянцев *Dahlia*. С 1950 по 1958 г. коллекция декоративных многолетников увеличилась с 450 до 1 008 сортов. Многолетние травянистые растения, зимующие в грунте (*Lilium* L., *Narcissus* L., *Tu-*

lipa L. и др.), были представлены 74 родами, 106 видами, 475 сортами. Многолетники, не зимующие в грунте (*Dahlia*, *Gladiolus*), составляли примерно половину коллекционного фонда [11].

Особое внимание А.Ф. Чигаева уделяла флоксам (*Phlox* L.) как одной из ведущих культур открытого грунта. В 1949 г. коллекция флоксов в СибБС ТГУ состояла из 26 сортов, в этом же году А.Ф. Чигаева начала работу по селекции *Phlox paniculata* L. методами отбора, гибридизации и химического мутагенеза. Гибридные сеянцы были получены как от свободного, так и от искусственного опыления. Из полученных гибридов было выделено 14, перспективных для условий Сибири: ‘Александрина’, ‘Антарктида’, ‘Вечерняя Заря’, ‘Дружба Народов’, ‘Компактный’, ‘Космонавт’, ‘Космос’, ‘Лучистый’, ‘Любимец Сада’, ‘Молодость’, ‘Память Сердца’, ‘Сиреневый Закат’, ‘Томский Привет’, ‘Юность’ [13]. Для использования в озеленении Западной Сибири было рекомендовано 85 сортов *Phlox paniculata*, один сорт *Phlox maculata* L. (‘Schneepyramide’), 3 сорта *Phlox subulata* L. *Phlox divaricata* L. отнесен А.Ф. Чигаевой [14] к неперспективным для условий г. Томска. Большое внимание Александра Федотовна уделяла разработке оптимальных способов размножения и приемов возделывания флоксов, изучению декоративных качеств сортов с целью создания разнообразных цветочных композиций. Зимостойкость сорта она считала решающим фактором для определения возможности культуры флокса в Сибирском регионе. Изучение видов и сортов *Phlox* из разных биоморфологических и экологических групп осуществлялось А.Ф. Чигаевой параллельно с сотрудниками других научных учреждений, проводивших эксперименты в Барнауле и Новосибирске. На основе зональных испытаний были получены данные по изменчивости основных биологических характеристик интродуцентов в зависимости от почвенно-климатических условий региона. Результаты многолетних исследований были обобщены в ряде статей и коллективной монографии [11, 14].

До 1968 г. А.Ф. Чигаева была также куратором рода *Paeonia* L. Ею были изучены декоративные качества и продолжительность цветения 23 сортов пиона: лучшими по тональности она считала сорта с белыми и бело-розовыми цветками [4].

Работы по расширению ассортимента красивоцветущих растений за счет привлечения в озеленение видов местной флоры проводились в 60-е гг. прошлого столетия С.В. Гудошниковым [15].

В 60–70-е гг. исследования декоративных растений природной флоры, которые выполнялись в рамках разработки глобальной проблемы интродукции и акклиматизации растений, были продолжены Р.М. Малышевой [10, 16]. В культуре были испытаны многие виды семейства Ranunculaceae и Paeoniaceae: *Aquilegia olympica* Boiss., *A. alpina* L., *Paeonia anomala*, *P. lactiflora* Pallas, *P. hybrida*, *Trollius asiaticus*, *T. europaeus* L., *T. ledebourii* Rchb., определены сроки и продолжительность цветения, созревания семян. Установлено, что *Aquilegia alpina* L. в условиях Томска поражалась вирусными заболеваниями, а значительная часть экземпляров *Trollius ledebourii* погибала. На начальных этапах интродукции у некоторых видов растений (*Trollius asiaticus*, *Paeonia lactiflora* и *P. hybrida*) отмечен тип «мечущегося» цветения по классификации Н.А. Аврорина [17]. Для *Paeonia anomala* и *Aquilegia olympica* был установлен тип устойчивого цветения.

В 1973 г. Р.М. Малышевой подведены итоги интродукции 10 видов многолетних растений, относящихся к 8 родам и 6 семействам цветковых растений (Asteraceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Ranunculaceae, Asparaginaceae, Lamiaceae). Для широкого внедрения в озеленение Томска были рекомендованы *Solidago canadensis* L., *Erigeron speciosus* (Lindl.) DC. и *Achillea filipendulina* Lam., которые имели тип устойчивого цветения [18].

Впервые в Сибири Р.М. Малышевой [4] был создан родовой комплекс *Paeonia* (пион), включающий более 20 видов и подвидов и около 50 садовых форм и сортов и представляющий значительную научную и практическую ценность. Розой Михайловной проведены углубленные исследования особенностей сезонного роста и развития, прорастания семян некоторых видов рода. На основе проведенных исследований были выявлены виды и сорта пиона, перспективные для внедрения в озеленение г. Томска: *P. anomala*, *P. tenuifolia* L., *P. lactiflora*, *P.* ‘Festiva Maxima’, ‘General Bertrand’, ‘M-lle Leonie Calot’, ‘Amabilis Superbissima’ и др. Результаты исследования отражены в монографии «Пионы в Томской области» [4].

Таким образом, в 50–80-е гг. XX в., когда актуальной проблемой становится разработка ассортимента для городского и придомового озеленения, в коллекционные фонды СибБС ТГУ было привлечено значительное число видов и сортов многолетних орнаментальных растений, при этом основное внимание в Сибирском ботаническом саду уделялось изучению видов семейств Paeoniaceae, Polemoniaceae, Ranunculaceae, Liliaceae, родовым комплексам *Paeonia*, *Phlox*, *Trollius* L. Проведенные исследования способствовали обогащению регионального ассортимента декоративных растений посредством интродукции видов местной и инорайонной флоры. Значение этой работы особенно возросло в связи с интенсивным развитием в 60–80-е гг. прошлого столетия новых индустриально-промышленных центров на севере Западной Сибири [19].

В 1980 г. сотрудниками СибБС ТГУ было разработано руководство по озеленению Томской области [10], которое включало разнообразный ассортимент древесных растений, 40 родов однолетних цветочно-декоративных растений и всего 20 родов многолетников (*Aquilegia*, *Bergenia*, *Delphinium*, *Iris*, *Lilium*, *Muscari*, *Paeonia* и др.), в том числе 13 родов двудольных растений. Предложенный авторами асортимент декоративных многолетников нуждается в значительной корректировке с учетом современных тенденций ландшафтного дизайна и успехов в селекции и интродукции растений.

Многие декоративные виды природной флоры начали выращивать в 70-е гг. на экспозициях редких и исчезающих растений Томской области: *Anemone sylvestris* L., *Lilium martagon* L., *Primula cortusoides*, *Pulsatilla patens* (L.) Mill. и др. Результаты многолетних (более 30 лет) углубленных исследований редких растений были обобщены в монографии В.П. Амельченко [20]. Испытание прошли более 200 видов, в том числе около 100 редких и требующих охраны видов местной флоры. В настоящее время сотрудниками лаборатории редких растений СибБС ТГУ проводится изучение биологических особенностей родового комплекса *Gentiana* L.; исследованные виды рекомендованы для выращивания на юге Томской области [21].

Некоторые декоративные растения были первоначально введены в культуру как лекарственные или кормовые растения, например виды родов *Arnica* L., *Baptisia* Vent., *Rhodiola* L., *Sedum* L. и др. [22–28].

В 1982 г. СибБС ТГУ был приравнен к НИИ, организовано 9 научно-исследовательских лабораторий. В 1983 г. на базе группы цветоводства была образована лаборатория интродукции цветочно-декоративных растений. Заведующей лабораторией М.П. Тарасовой и сотрудниками лаборатории Л.И. Гусевой, О.А. Чулановой, Т.Г. Орловой, Э.Н. Хаулиной в коллекционные фонды были привлечены новые виды и сорта декоративных многолетников: *Aethionema* R.Br., *Astilbe* Buch.-Ham. ex D. Don (гибриды *A.* × *arendsii*), *Clematis* Dill. ex L., *Lilium* L. и др.; расширены площади экспозиций на экспериментальном участке СибБС. Заложены новые экспозиции, в том числе партерный цветник у оранжерейного комплекса СибБС ТГУ, спроектированный директором сада, профессором В.А. Морякиной как сад непрерывного цветения.

К сожалению, ввиду отсутствия профессионального куратора многолетних цветочно-декоративных растений и резким сокращением финансирования в конце 80-х – начале 90-х гг. значительная часть фондов лаборатории была утрачена. Почти полностью погибла коллекция декоративных травянистых многолетников природной флоры, за исключением некоторых видов почвопокровных растений.

С 1995 г. значительно активизировалась работа по привлечению в коллекцию СибБС новых видов и сортов декоративных многолетников из российских и зарубежных ботанических садов, садоводческих фирм, от коллекционеров-любителей. Кроме того, живые растения и семена привозились из мест естественного произрастания видов (Томская область, Республика Алтай, Республика Хакасия, Иркутская и Читинская область, Казахстан). Всего за период с 1995 по 2018 г. в интродукционный эксперимент было привлечено 8 500 образцов многолетних растений. Впервые осуществлено интродукционное испытание видов и сортов родов *Astrantia* L., *Cortusa* L., *Disporum* Salisb. ex G. Don, *Dodecatheon* L., *Gillenia* Moench, *Globularia* L., *Gymnospermium* Spach, *Heuchera* L., *Horminum* L., *Hydrophyllum* [Tourn.] L., *Mertensia* Roth, *Omphalodes* Mill., *Pachysandra* Michx., *Phyteuma* L., *Waldsteinia* Willd. и др.

Коллекционный фонд многолетних декоративных травянистых растений, зимующих в грунте, насчитывает в настоящее время около 2 000 видов и сортов растений и более 100 гибридных сеянцев (рис. 1).

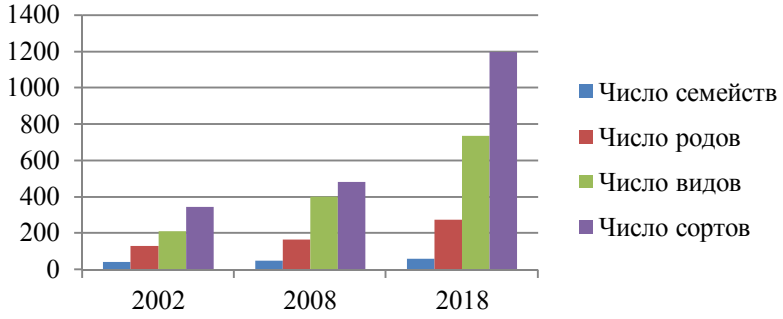


Рис. 1. Динамика роста коллекции декоративных многолетников лаборатории цветоводства Сибирского ботанического сада

Наибольшим числом таксонов в коллекции декоративных многолетников представлены семейства Polemoniaceae, Asteraceae, Liliaceae, Saxifragaceae, Iridaceae, Paeoniaceae и др. Наиболее крупными родовыми комплексами коллекции, дополненными сортовым разнообразием, являются: *Astilbe* Buch.-Ham. ex D. Don, *Dianthus* L., *Hemerocallis* L., *Heuchera* L., *Iris* L., *Lilium* L., *Narcissus* L., *Paeonia* L., *Phlox* L., *Primula* L. Созданный генофонд служит базой для проведения научных исследований, осуществления образовательной и просветительской деятельности.

Наряду с увеличением систематического состава коллекции большое внимание уделялось углубленному изучению ценных родовых комплексов с отбором перспективных образцов, форм, экотипов и других из различных природных популяций и ботанических садов.

В настоящее время на новый уровень выведены научные исследования орнаментальных растений с привлечением современных популяционно-онтогенетических, анатомических, цитогенетических, фитохимических методов. Накоплен значительный массив знаний по интродукции многолетних поликарпиков из различных флористических областей, позволяющий выявить закономерности адаптации растений в условиях северных регионов.

Глава 2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИНТРОДУКЦИИ

Исследования декоративных многолетников проводились в 1998–2018 гг. на базе коллекционных фондов лаборатории цветоводства СибБС ТГУ (г. Томск). Полевые опыты осуществляли на учебно-экспериментальном участке экосистемной дендрологической территории и в Заповедном парке ботанического сада. Опытный участок расположен в юго-восточной части г. Томска.

2.1. Агроклиматические ресурсы и динамика гидротермического режима района интродукции

Город Томск (56° 29′ с.ш. и 84° 58′ в.д.) находится на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, на правом берегу р. Томь, в зоне южной тайги.

Согласно схеме геоморфологического районирования территория расположена в пределах Томско-Каменского района Чулымо-Енисейской области Западно-Сибирской геоморфологической провинции, где развит денудационный и эрозионно-аккумулятивный рельеф [29].

Сведения об агроклиматических ресурсах региона, куда мобилизуется интродукционный материал, необходимы для оптимизации прогноза сортового и видового состава привлекаемых культур в условиях изменяющегося климата. Уровень обеспеченности различных культур необходимым количеством солнечной радиации, теплом и влагой определяет хозяйственную и экономическую целесообразность их выращивания в конкретном регионе [30].

Основные закономерности формирования климата Томска связаны с расположением таежной зоны в центральной части Западно-Сибирской равнины [31]. Формирование климата происходит под влиянием арктических, атлантических и азиатских воздушных масс [32].

Отсутствие преград на севере позволяет проникать арктическим массам воздуха, которые несут сухость и низкие температуры, а открытость с юга благоприятствует поступлению прогретого континентального воздуха [33].

Климат Томска – резко континентальный с холодной зимой и коротким относительно теплым летом, со значительной межгодовой и суточной изменчивостью условий тепло- и влагообеспеченности. За три летних месяца на территорию Томска поступает 44 % всей суммарной радиации. Наибольшая интенсивность радиационного баланса наблюдается в полуденное время, достигая в летние месяцы 390 Вт/м^2 [34, 35].

Среднегодовая температура воздуха в Томске составляет –0,8°С [36]. По многолетним данным, средняя дата устойчивого перехода температуры воздуха через 0°С в Томске в весенний период отмечается 13 апреля, через 5°С – 2 мая [37].

В Томске наблюдается тенденция роста среднегодовых температур воздуха [38]. По данным, приведенным в работе Н.К. Барашковой, М.А. Волковой, И.В. Кужевской [39], в южных районах Томской области за период с 1971 по 2010 г. выявлен рост температур для Томска со средней скоростью 0,5 С/10 лет, в отдельные месяцы холодного периода (февраль–март) – рост со скоростью от 1,5 до 1,7°С/10 лет.

Средняя продолжительность безморозного периода – 114 суток [40].

Продолжительность активной вегетации в среднем для Томска составляет 124 дня. В последние десятилетия в теплый период года на юге Западной Сибири отмечается положительная динамика сумм температур, сумм осадков и продолжительности периодов перехода температуры через 0; 5; 10; 15°С, начиная с 1980–1990-х гг. [41].

Среднемноголетняя годовая сумма осадков в Томске составляет 591 мм [36]. О.В. Носырева, Д.А. Соян [41] относят территорию Томской области в целом к умеренно увлажненной (ГТК = 1,3) с низкой биологической продуктивностью (БКП = 0,9–1,2). Бóльшая часть местности относится к зоне рискованного земледелия, однако достаточно обеспечена влагой для выращивания различных видов и сортов растений.

В целом для исследованной территории основной тенденцией является увеличение количества осадков, при этом май и июнь на юге Западной Сибири – самые сухие месяцы вегетационного периода [42].

Основные характеристики влагообеспеченности Томска в теплый период: сумма осадков – 353,1 мм, количество дней с осадками – 84, без осадков – 112. В отдельные годы количество осадков в теплый период года, в зависимости от условий циркуляции, может значительно отклоняться от среднемноголетнего значения [43].

Относительная влажность воздуха в Томске колеблется в течение года от 60 до 82 %, минимум относительной влажности воздуха отмечается в мае [34].

Снежный покров оказывает существенное влияние на температурный режим, степень увлажнения почв и глубину их промерзания, функционирование ландшафтов, растений, животных и др. [44].

Средняя наибольшая высота снежного покрова по постоянной рейке в Томске – 53 см [36].

По исследованиям, проведенным А.И. Петровым, Н.С. Евсеевой, М.А. Каширо [45], установлено увеличение высоты и плотности снежного покрова в среднем во всех микроландшафтах за период многолетних наблюдений, обусловленное тенденцией увеличения количества осадков в холодный период года, связанной с установлением на территории Томской области более теплого климата.

Устойчивый снежный покров образуется в Томске в конце октября – начале ноября и достигает наибольшей высоты в начале марта. Снеготаяние бурное, средней продолжительностью 43 дня. Окончательный сход снежного покрова происходит во второй половине апреля [46].

Среднемноголетняя дата разрушения устойчивого снежного покрова – 18 апреля, самая ранняя – 23 марта, самая поздняя – 5 мая [36].

Анализ ветрового режима показал, что на территории южной тайги наибольшую повторяемость имеют ветры южного и юго-западного направления. Максимальное количество дней с сильными ветрами отмечено в мае в связи с усиленной циклонической деятельностью [42]. Наличие крупных лесных массивов в окрестностях Томска способствует снижению скорости ветра.

В умеренных широтах ярко выражен сезонный климатический ритм, который определяет развитие растений. Переход температуры через 5°С совпадает с началом вегетации растений, которая обычно возобновляется в середине – конце апреля. Весной нередки заморозки, в том числе в первой и второй декадах мая. Лето в Томске начинается в третьей декаде мая при переходе средней суточной температуры через 10°С. Максимум биологической активности отмечен в фазу умеренно теплого лета, когда температура почвы на глубине 30 см прогревается до 15°С. За лето накапливается значительная сумма активных температур – в среднем 1 811°С [34].

Начало осени приходится на конец первой декады сентября, а заканчивается в последних числах октября. Осень отличается неустойчивой погодой, нередко избыточным увлажнением, раннеосенними заморозками [35, 47, 48]. Особенно неблагоприятно для травянистых многолетников промерзание почвы в конце октября – ноябре в период отсутствия или наличия невысокого снежного покрова. За годы наблюдений это было отмечено, например, в 2006 и 2015 гг.

Почвы. В схеме почвенно-географического районирования России [49] Томск находится в зоне серых лесных почв. Глубина промерзания серых почв может достигать 100–120 см, оттаивание весной происходит медленно, в течение 20–30 дней [32]. Максимальная глубина промерзания почвы отмечается в мае [50].

Почвы интродукционного участка, где проводились эксперименты, – серые лесные оподзоленные окультуренные, слабокислые или нейтральные (ph солевой суспензии – 5,5–7,0), по механическому составу – суглинки.

2.2. Динамика агроклиматических условий за годы наблюдений (1998–2018 гг.)

Для исследования агроклиматических ресурсов в годы наблюдений информационной базой послужили данные о температуре воздуха и атмосферных осадках базы данных ВНИИГМИ–МЦД по метеорологической станции Томск и других архивов [51].

Использовались следующие характеристики: среднесуточные температуры воздуха за весь период наблюдений, среднемесячные

и среднегодовые температуры воздуха за каждый год, максимум и минимум температур, высота снежного покрова. Автором определялись продолжительность безморозного периода, суммы осадков, положительных, эффективных и активных температур за вегетационный период, гидротермический коэффициент Г.Т. Селянинова (ГТК). Для сравнительного анализа использованы данные среднемноголетних значений температуры воздуха и осадков, приводимые в «Научно-прикладном справочнике по климату СССР» [36], «Справочнике по климату СССР» [40].

По обеспеченности теплом и влагой вегетационные периоды в годы исследований в целом были благоприятными для развития многолетних декоративных культур открытого грунта. Среднегодовая температура воздуха за период 1998–2018 гг. составила +1,1°С и превышала среднюю многолетнюю температуру на 1,9°С. Значения среднегодовой температуры воздуха за исследованный период варьировали от –1,5°С (2010 г.) до 2,9°С (2015 г.). Максимальные среднегодовые значения температуры воздуха выявлены в 2015, 2017, 2007, 2002 гг.

Среднее значение суммы осадков в годы исследований – 593,7 мм, что близко к среднемноголетнему значению (591 мм), приводимому для Томска.

Зимний период. Минимальные среднесуточные температуры в зимние месяцы на станции Томск изменялись от –28,9°С (2015/16 гг.) до –41,5°С (2005/06 гг.). Наиболее часто они приходились на январь, реже – на декабрь и февраль (рис. 2, 3, табл. 1).

Наиболее холодные зимы наблюдались в 2000/01, 2005/06, 2009/10, 2010/11, 2012/13 гг.; теплые – в 2001/02, 2006/07, 2013/14, 2014/15, 2015/16 гг. (табл. 1). Минимальная температура воздуха с 2005 по 2018 г. отмечена в зимний период 2005/06 гг.: –43,1°С (рис. 2). Выявлена тенденция роста среднемесячных зимних температур в годы наблюдений по сравнению со среднемноголетними значениями, приводимыми для Томска (за исключением января) (табл. 1).

Максимальная высота снежного покрова в Томске, рассчитанная за зимний период с 2004 по 2018 г., варьировала значительно (табл. 2).

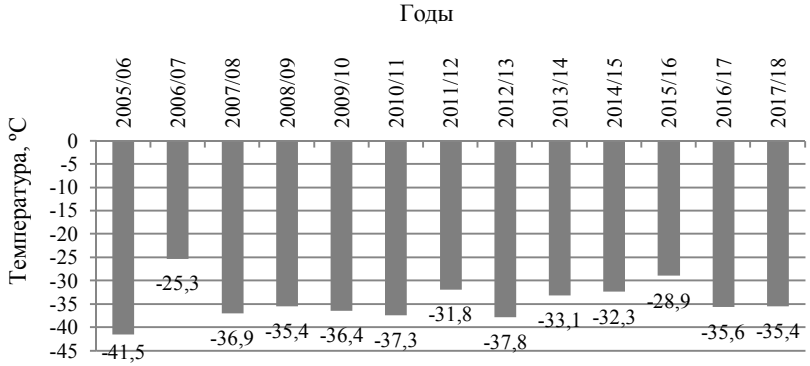


Рис. 2. Минимальные среднесуточные температуры воздуха за холодный период с ноября по март 2005–2018 гг. (ноябрь–март, станция Томск)

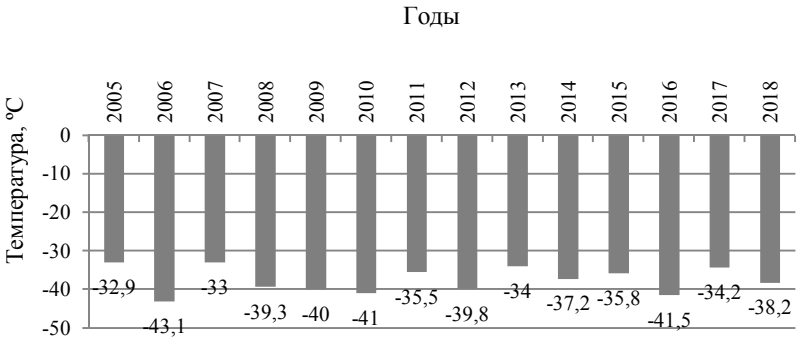


Рис. 3. Минимальные температуры воздуха (2005–2018 гг.)

Таблица 1

Средняя температура воздуха в годы наблюдений за период с ноября по март (станция Томск), °С

Год	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Среднее
1998/99	–13,6	–9,5	–18,7	–8,7	–14,7	–13,0
1999/2000	–8,5	–9,9	–20,4	–11,1	–5,1	–11,0
2000/01	–13,1	–18,4	–23,5	–15,3	–5,4	–15,1
2001/02	–4,1	–17,0	–8,0	–7,7	–2,6	–7,9
2002/03	–6,7	–19,8	–14,9	–14,1	–8,1	–12,7
2003/04	–11,6	–11,3	–18,2	–11,2	–9,5	–12,4

Год	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Среднее
2004/05	–3,8	–18,6	–15,3	–19,7	–4,4	–12,4
2005/06	–6,7	–17,4	–29,4	–16,7	–5,8	–15,2
2006/07	–6,5	–6,9	–9,4	–15,0	–8,1	–9,2
2007/08	–6,4	–11,5	–21,6	–12,9	–2,8	–11,0
2008/09	–2,8	–16,1	–18,2	–21,5	–6,4	–13
2009/10	–9,4	–22,1	–26,8	–23,4	–8,0	–17,9
2010/11	–6	–22	–21,4	–14,5	–5,6	–13,9
2011/12	–8,5	–13	–21,3	–17,8	–4,6	–13,0
2012/13	–10,6	–26,1	–17,7	–15,2	–7,9	–15,5
2013/14	–1,6	–7,2	–16,7	–19,3	–3,1	–9,6
2014/15	–10,8	–11,0	–13,4	–11,0	–5,3	–10,3
2015/16	–9,7	–6,8	–20,3	–9,1	–4,0	–9,98
2016/17	–13,6	–13,9	–15,9	–12,3	–3,3	–11,8
2017/18	–6,7	–11,9	–21,1	–15,8	–8,0	–12,7
Среднее	–8,1	–14,5	–18,6	–14,6	–6,1	–12,4
Среднемного-летнее*	–10,1	–17,3	–19,1	–16,9	–9,9	–14,7

* По данным «Научно-прикладного справочника по климату СССР» [36].

Таблица 2

Максимальная высота снежного покрова за период 2004–2018 гг. (станция Томск), см [51]

Год наблюдений	Максимальная высота снежного покрова, см	Примечание
2004/05	61,9	
2005/06	60,3	
2006/07	89,7	
2007/08	77,5	
2008/09	73,7	
2009/10	88,6	
2010/11	65,0	
2011/12	43,2	Минимальная
2012/13	91,5	
2013/14	72,2	
2014/15	97,7	Максимальная
2015/16	67,7	
2016/17	89,7	
2017/18	70,2	

2011/12 г. характеризовался низким снежным покровом (максимальная высота 43,2 см), в остальные годы наблюдались норма или превышение среднегодовых значений. Максимальный снежный покров высотой 88,6–97,7 см отмечен в 2006/07, 2009/10, 2012/13, 2014/15 и 2016/17 гг.

Сход снега происходил в течение апреля.

В целом зимний период с 1998 по 2018 г. был благоприятным (более теплым) для перезимовки многолетников.

Вегетационный период. Максимальные среднесуточные температуры изменялись в менее значительных пределах, чем минимальные. Максимальное значение среднесуточной температуры воздуха за период апрель–октябрь составило 35,3°С (2014 г.) (рис. 4). Устойчивый переход температуры воздуха через 0°С начинался в основном в первой, реже – во второй декаде апреля, иногда – в конце марта (2009 и 2016 гг.) или третьей декаде апреля (2008 г.).

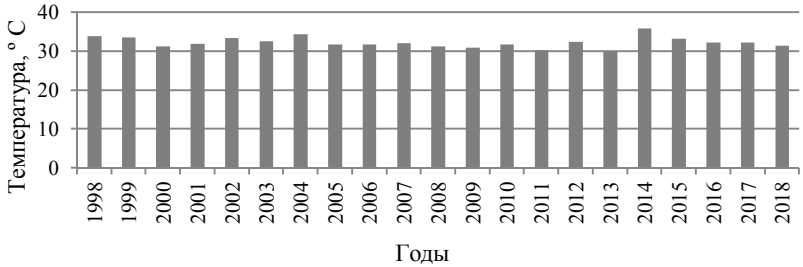


Рис. 4. Максимальные значения температуры воздуха за период с апреля по октябрь (1998–2018 гг., станция Томск)

Продолжительность безморозного периода варьировала от 93 до 140 суток с максимумами в 2002, 2012, 2015 гг. и была значительно меньше нормы (на 21 день) в 2014 г.

Средняя продолжительность безморозного периода в годы исследований в среднем составила 125 суток и превосходила среднемноголетние значения, приводимые для Томска, на 11 дней. Выявлена устойчивая тенденция увеличения продолжительности безморозного периода в годы исследований по сравнению с многолетними данными (рис. 5).

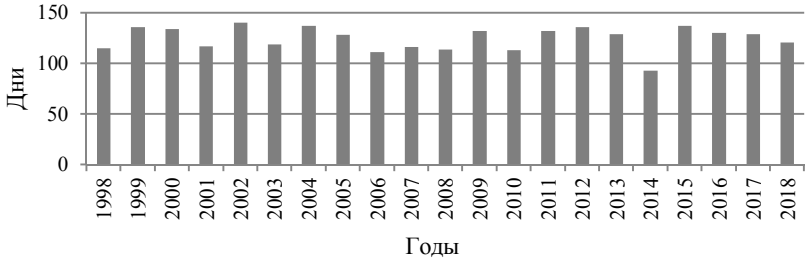


Рис. 5. Продолжительность безморозного периода в 1998–2018 гг. (станция Томск)

При сравнении средних температур воздуха с апреля по октябрь за период наблюдений в целом со среднемесячными многолетними температурами, приводимыми для Томска [36], следует отметить, что они соответствовали норме (табл. 3).

Таблица 3

Среднемесячные температуры воздуха за период с апреля по октябрь 1998–2018 гг.

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1998	–0,8	9,7	15,2	**20,6**	**18,4**	**6,5**	1,0
1999	0,7	**15,0**	14,2	**21,4**	15,3	**7,5**	2,3
2000	**2,9**	10,7	**17,2**	17,3	**16,7**	9,4	–1,5
2001	1,6	**14,8**	16,9	16,1	**17,4**	9,6	0,8
2002	–1,0	**12,5**	16,2	17,5	15,2	10,2	0,5
2003	0,4	**12,7**	**19,5**	17,9	**16,7**	9,7	2,0
2004	0,1	**14,2**	**17,8**	17,4	14,9	9,2	3,0
2005	2,2	9,9	17,2	19,9	**16,7**	9,2	**4,0**
2006	**–3,1**	8,7	**19,4**	18,5	**12,5**	10,1	0,0
2007	**6,1**	9,6	13,8	**20,5**	15,0	10,7	1,2
2008	1,0	**10,8**	16,3	19,4	14,9	8,2	**3,7**
2009	**3,8**	9,8	**13,2**	18,6	15,7	9,5	1,3
2010	1,3	7,2	15,2	**16,5**	15,6	8,9	**4**
2011	**6,4**	10,4	**19,4**	**15,5**	13,9	10,4	**5,3**
2012	**4,2**	9,7	**21,0**	**21,3**	15,2	**11,4**	1,1
2013	**3,3**	6,7	14,1	19,2	**16,8**	8,5	1,8
2014	**4,5**	8,2	15,9	19,4	**16,8**	**7,2**	–1,1
2015	**5,0**	**11,9**	**18,4**	18,9	15,9	8,0	2,4

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
2016	**6,4**	9,1	**19,0**	19,9	**17,1**	**12,3**	**–2,4**
2017	**4,1**	10,8	**18,7**	18,2	16,3	7,8	1,2
2018	2,0	**5,6**	**19,1**	17,6	15,6	10,3	**5,1**
Среднее за период наблюдений	2,4	10,4	17,0	18,6	15,8	9,3	1,7
Среднемноголетнее*	0	8,7	15,4	18,3	15,1	9,3	0,8
Среднее квадратичное отклонение от среднемесячной температуры воздуха	2,6	2,1	1,7	1,6	1,3	1,5	2,3

Примечание. Жирным шрифтом выделены аномальные температуры.
* Данные приведены в соответствии с «Научно-прикладным справочником по климату СССР» [36].

Количество осадков в исследуемый период изменялось от 410 до 791 мм в год при среднемноголетней норме 591 мм. Самые значительные колебания суммы осадков приходятся на май, июль и октябрь. В отдельные годы отмечены сильные аномалии.

В целом средняя сумма месячных осадков за период с апреля по октябрь за 1998–2018 гг. соответствовала норме (табл. 4).

Оптимальные условия тепло- и влагообеспеченности по индексу ГТК в пределах от 1,1 до 1,4 считаются наиболее благоприятными для ведения сельского хозяйства, а также развития биогенных процессов в летние месяцы [52].

Большинство вегетационных периодов в годы исследований были теплыми, достаточно увлажненными или увлажненными, т.е. благоприятными для вегетации многолетних растений (табл. 5). Недостаток влагообеспеченности был отмечен в 2010, 2003, 2016 гг. и особенно в 1999 г., незначительный – в 1998 и 2012 гг. Избыточное увлажнение наблюдалось в 2002, 2004, 2005, 2007, 2013 гг. и особенно в 2001 г.

Таблица 4

Месячное количество осадков за период апрель–октябрь 1998–2018 гг. с поправками на смачивание, мм

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма осадков за период апрель–октябрь, мм
1998	71,0	65,0	87,0	17,0	49,0	52,0	107,0	448,0
1999	44,3	14,9	63,9	19,9	36,4	19,3	38,9	237,6
2000	33,6	50,5	65,0	80,6	61,6	36,8	57,1	385,2
2001	32,2	42,0	87,7	195,2	110,0	42,6	72,5	582,2
2002	33,2	52,2	118,0	86,2	51,0	32,4	37,5	410,5
2003	32,8	42,6	51,6	43,3	43,8	45,6	44,9	304,6
2004	52,7	14,7	47,7	110,4	57,7	100,8	59,0	443,0
2005	35,5	27,8	43,6	122,3	72,9	76,0	26,6	404,7
2006	17,9	29,4	54,3	100,3	85,6	31,3	65,8	384,6
2007	22,2	103,4	79,0	93,3	55,1	31,2	69,2	453,4
2008	40,5	20,9	81,3	30,9	60,0	49,7	41,3	324,6
2009	33,0	80,2	60,6	97,2	61,0	53,6	61,0	385,6
2010	33,8	41,2	46,4	72,4	44,9	45,0	26,5	310,2
2011	50,0	36,1	44,4	169,7	53,1	11,4	44,5	409,2
2012	39,4	48,3	31,8	24,3	77,5	66,8	64,2	352,3
2013	18,4	82,5	67,3	23,5	103,4	47,8	27,8	370,7
2014	28,4	110,1	35,2	85,7	61,9	28,2	74,4	423,9
2015	53,6	47,6	26,4	94,9	94,0	72	77,3	465,7
2016	39,8	48,8	40	101,5	42,4	12,6	47,0	332,1
2017	44	61	88	43	101	54	32,0	423
2018	49	71	50,5	50,4	64,1	57,9	33	375,9

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Сумма осадков за период апрель–октябрь, мм
Среднее за период наблюдений	38,3	51,9	60,5	79,1	66	46	52,7	394,7
Средне многолетнее*	31	51	67	77	76	49	47	398
Коэффициент вариации месячного количества осадков*	0,44	0,39	0,49	0,49	0,50	0,42	0,40	

* Данные приведены в соответствии с «Научно-прикладным справочником по климату СССР» [36].

Таблица 5

Гидротермический коэффициент за период с мая по сентябрь 1998–2018 гг.

Год	Месяц					Среднее
	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	
1998	1,0	2,1	0,3	0,8	0,6	1,0
1999	0,3	0,9	0,2	0,8	0,3	0,5
2000	1	1,3	1,5	1,2	0,3	1,1
2001	0,3	1,7	3,9	2	1,6	1,9
2002	1,2	2,4	1,6	1,1	1,1	1,5
2003	1	0,9	0,8	0,8	1	0,9
2004	0,2	0,9	2	1,3	3,7	1,6
2005	0,9	0,8	1,9	1,2	2,8	1,5
2006	0,7	0,9	1,6	1,4	0,8	1,1
2007	3	2	1,5	1,1	0,3	1,6
2008	0,2	1,8	0,5	1,3	1,7	1,1
2009	0,9	1,5	1,8	1,3	0,9	1,3
2010	0,6	0,9	1,2	0,9	0,6	0,8
2011	1,1	0,7	3,6	1,1	0,4	1,4
2012	1	0,5	0,4	1,6	1,6	1
2013	3,4	1,1	0,3	2,2	0,9	1,6
2014	3,9	0,2	1,4	0,6	0,4	1,3
2015	1,2	0,5	1,6	1,9	1,1	1,3
2016	0,7	0,7	1,65	0,8	0,4	0,9
2017	1,2	1,5	0,8	2,0	1	1,3
2018	0,1	0,8	0,9	1,3	1,8	1,2
Среднее	1,1	1,2	1,2	1,3	1,1	1,2

Сумма среднесуточных положительных температур больше > 5°С в годы исследований варьировала от 2 032,6 до 2 526,3°С, > 10°С – от 1 670,3 до 2 285,7°С. За период с 2004 по 2018 г. по сумме температур > 10°С самыми прохладными были вегетационные периоды 2013, 2014, 2010 гг., а самыми теплыми – 2012, 2015, 2016 гг. По продолжительности дней с суммами температур > 5°С наиболее благоприятными были 2005, 2007, 2009, 2011, 2012, 2015 гг. (от 165 до 182 дней), с суммами температур > 10°С – 2004, 2011, 2012, 2015, 2016 гг. (от 127 до 136 дней). Выявлена тенденция роста активных температур воздуха за последние годы по сравнению со среднемноголетним значением, приводимым для Томска (1 750°С).

Таким образом, климат Томска имеет как положительные свойства (высокий снежный покров, относительно теплое лето, отсут-

ствие вечной мерзлоты, относительно большая продолжительность солнечного сияния), благоприятные для интродукции растений из различных флористических областей мира, так и отрицательные: низкие зимние температуры, резкие колебания температур весной и осенью, сравнительно короткий вегетационный и безморозный периоды, недостаток температурных ресурсов в целом, град, неравномерное выпадение осадков и возможный дефицит почвенной и атмосферной влаги в некоторые месяцы вегетационного периода.

Существует тенденция увеличения безморозного периода в Томске за последние 20 лет, а также продолжительности вегетационного периода за счет более раннего наступления фенологической весны, что расширяет возможности для введения в культуру декоративных многолетников. При сравнении Томска с другими пунктами интродукции в России и Европе, откуда в основном привлекался интродукционный материал, погода региона отличается, за исключением Якутска, более экстремальными и суровыми климатическими условиями, особенно обеспеченностью температурными ресурсами (табл. 6).

Таблица 6

Сравнительная характеристика основных показателей гидротермического режима в Томске и основных пунктах привлечения интродукционного материала

Пункт интродукции	Среднегодовая температура воздуха, °С	Абсолютный годовой минимум температуры воздуха, °С	Годовое количество осадков, мм	Безморозный период, дни	Число дней с температурой воздуха > 5°С	Число дней с температурой воздуха > 10°С	Сумма температуры воздуха > 10 °С
Австрия, Вена*	+9,2	–	651	205	233	178	2 900
Австрия, Линц*	+8,4	–	855	209	226	170	2 700
Барнаул*	+1,3	–52	433	120	165	130	2 150
Владивосток*	+5,0	–30	537	185	194	146	2 400
Германия, Геттинген*	+8,5	–25,5	610	167	225	160	2 400
Иркутск	–0,9	–50	480	101			

Пункт интродукции	Среднегодовая температура воздуха, °С	Абсолютный годовой минимум температуры воздуха, °С	Годовое количество осадков, мм	Безморозный период, дни	Число дней с температурой воздуха > 5°С	Число дней с температурой воздуха > 10°С	Сумма температуры воздуха > 10 °С
Кемерово*	–0,2	–50	429	109	156	116	1 810
Москва*	+4,6	–41	620	131	173	130	2 000
Новосибирск*	–0,4	–48	471	119	158	119	1 890
Норвегия, Осло*	+5,5	–29,5	592	166	196	136	1 900
Омск**	0	–49	369	127	165	132	2 116
Польша, Варшава*	+7,6	–33,8	541	180	211	157	2 400
Санкт-Петербург*	+4,4	–34,6	522	160	174	123	1 800
Томск*	–0,5	–55	591	115	153	113	1 750
Тюмень**	+1,3	–50	524	121	164	125	1 983
Франция, Париж*	10,1	–25,6	575	188	265	183	2 800
Якутск*	–10,2	-64	187	98	125	97	1 500

* Источник: Мировой агроклиматический справочник [53], Научно-прикладной справочник по климату СССР [36].
** Источник: Справочник по климату СССР [54].

Наиболее близки к интродукционному пункту (Томск) по комплексу температурных и гидротермических характеристик Тюменская, Кемеровская, Омская и Новосибирская области, что дает возможность экстраполировать (с определенной поправкой) полученные в интродукционном эксперименте результаты на данные регионы.

Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования являются 567 видов из 44 семейств двудольных растений. В связи с большим разнообразием материала объектами детального изучения послужили модельные виды – декоративные многолетние травянистые поликарпические растения семейств Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae, Paeoniaceae, Polemoniaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Saxifragaceae класса Magnoliopsida. Модельные виды отражают систематическое, географическое, экологическое и биоморфологическое разнообразие исследованных таксонов. Семенная продуктивность определялась у 200 видов, всхожесть семян – у 250 видов.

Методологические подходы учитывают многообразие связей и свойств объектов исследования. Главным принципом исследований является системный подход, учитывающий как особенности самих объектов исследований, так и факторов, их определяющих.

Теоретические и экспериментальные исследования проводились с использованием комплекса классических и современных методов: сравнительно-морфологического, анатомического, популяционно-онтогенетического, цитогенетического, биохимического.

Выбор и мобилизация исходного материала проводилась на основе классических методов, в первую очередь метода филогенетических, или родовых, комплексов [55]. Виды инорайонной флоры выращивали из семян, полученных посредством делектусного обмена из 78 ботанических учреждений (главным образом ботанических садов) России, Западной и Восточной Европы, Восточной Азии, Северной Америки. Мобилизация сибирских видов осуществлялась путем сбора живых растений и семян в природных популяциях на территории Томской области, Алтайского края, Республики Алтай, Республики Хакасия, Иркутской и Читинской областей, Казахстана. Живые растения привлекались из отечественных и зарубежных ботанических садов, питомников. Авторы настоящей работы искренне благодарны всем коллекторам, предоставившим необходимый материал.

Участок, на котором осуществлялся интродукционный эксперимент, открытый, орошаемый, с размещением растений на делянках в виде монокультур [56], агротехника общепринятая. Тенелюбивые растения высаживали на участке с притенением из кустарников и деревьев, петрофиты – на каменистых горках. Уход за посадками заключался в проведении необходимых агротехнических мероприятий (прополка, полив в засушливый период, обрезка и др.). Посадки на зиму не укрывали.

Продолжительность изучения видов в эксперименте составляла от 10 до 20 лет, сортов – от 5 до 20 лет в соответствии с рекомендациями по интродукции травянистых многолетников [57, 58].

Номенклатура видов приведена в основном в соответствии с The Plant List [59], некоторых сибирских видов – по «Конспекту флоры Азиатской России…» [60].

Флористические области и провинции выделены в соответствии с А.Л. Тахтаджяном [61].

При распределении видов по географическим элементам и поясно-зональным группам использовали классические подходы [62–65].

Основными методами биоморфологических исследований были сравнительно-морфологический и онтогенетический. Биоморфологические группы выделены в соответствии с общепринятыми подходами и классификациями [66–69]. При описании биоморфологических особенностей растений придерживались терминологии, изложенной в «Биоморфологии растений» [70].

Исследование онтогенеза проводили на основе онтоморфогенетического и сравнительно-морфологического методов с использованием терминологии и схемы периодизации онтогенеза, разработанных Т.А. Работновым [71], школой А.А. Уранова [68, 72] и изложенных в коллективных монографиях «Онтогенетический атлас лекарственных растений» [73, 74].

Этапы органогенеза в конце вегетационного периода для некоторых видов растений определяли в соответствие с Ф.М. Куперман [75].

Ритм сезонного развития видов и сортов растений изучали в течение вегетационного периода, используя методику фенологических наблюдений, разработанную И.Н. Бейдеман [57]. Феноритмотипы выделяли с использованием классических работ И.В. Борисовой [76], Р.А. Карписоновой [77].

В качестве методической основы для выявления антэкологических особенностей видов использовали работы К. Фегри, Л. ванн дер Пейла [78], А.Н. Пономарева [79, 80], Е.И. Демьяновой [81].

Исследование репродуктивной биологии было проведено в соответствии с общепринятыми методическими разработками [82–84]. Для анализа использовали не менее 50 цветков и 50 плодов, от 50 до 100 генеративных побегов. Жизнеспособность семян оценивали по показателю лабораторной всхожести, в четырехкратной или пятикратной повторности по 100 штук в каждой. Проращивание семян проводили в стеклянных чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате ТСО–1/80 СПУ и при комнатной температуре от +20 до +22°С на свету или в темноте. Для определения массы 1 000 семян использовали не менее 4 навесок по 100 штук в каждой [85, 86]. Массу 1 000 семян определяли на электронных весах (DX-200, A and D, Япония) с ценой деления 0,001 г. Исследование способности к самоопылению у некоторых видов осуществляли с применением прозрачных изоляторов (от 20 до 30 штук).

Фертильность пыльцы определяли гистохимической реакцией на красители ацетокармин и ацетоорсеин. Фертильная пыльца окрашивалась в карминово-красный цвет, стерильная пыльца оставалась неокрашенной, или окраска была неравномерной [87]. Фертильность некоторых сортов *Astilbe* исследовали также с помощью реактива Александера. Для анализа использовали не менее 300 пыльцевых зерен, в пяти повторностях, из полностью раскрывшихся пыльников с 15 соцветий каждого вида и сорта растений.

Исследование жизнеспособности пыльцы проводили по методике Д.А. Транковского во влажной камере [88]. Пыльцу проращивали при комнатной температуре на питательной среде с добавлением сахарозы различной концентрации (1, 5, 10, 15, 20, 30, 35 %), агара (1 %) и минеральных солей по методике, описанной James L. Brewbaker и Beyoung H. Kwack [89], в следующих концентрациях: H_3BO_3 – 0,01 %; $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0,03 %; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,02 %; KNO_3 – 0,01 %. Готовность рылец воспринимать пыльцу определяли с помощью реакции Робинсона на временных препаратах под стереоскопическим микроскопом МБС-10 [90].

Размножение флоксов стеблевыми черенками проводили по методике, описанной Е.Н. Константиновой [91]. Для оценки ризогенеза использовали 25–40 черенков. В качестве стимуляторов корнеобразования применяли препарат «Корневин» и гликолурил.

В качестве методической основы для изучения анатомического строения листовых пластинок растений использованы общепринятые методики [92], работы К. Эзау [93], А.А. Паутова [94]. Устьичный индекс рассчитывали по формуле A. Kästner [95]. Временные препараты листьев подготавливали путем их нарезания в средней части на замораживающем микротоме МЗ-2. Толщину среза устанавливали на 60–90 мкм. Изучение анатомического строения проводили с использованием светового микроскопа на поперечных срезах листьев. Поперечные срезы делали в средней части листа. Срезы производились в пятикратной повторности на листьях, собранных с пяти побегов; для каждого образца анализировали 25 срезов листьев, собранных с 5 растений. Число клеток и устьиц на 1 мм^2 эпидермы подсчитывали после отделения кожицы в средней части листа.

Изучение микропрепаратов листьев, а также микроскопические измерения и фотографии семян, цветков, проростков сделаны на световом микроскопе Carl Zeiss Axio Lab. A1 с цифровой камерой AxioCam ERc 5s с подключением к ЭВМ при помощи программы Axio Vision 4.8. Радиальные срезы семян толщиной 30–60 мкм получали на замораживающем микротоме МЗ-2.

Оценку интродукционной устойчивости и перспективности видов в культуре осуществляли по модифицированной комплексной балльной шкале, разработанной на основе работ Р.А. Карписоновой [77] и Н.В. Трулевич [96]. При оценке устойчивости к абиотическим факторам среды учитывались процент выживших растений, темпы отрастания, уровень повреждения листьев разных ярусов и конечная продуктивность растений [97].

Определение содержания аскорбиновой кислоты в листьях некоторых видов *Primula* L., содержания флавоноидов, оксикоричных кислот, дубильных веществ, полисахаридов в надземной части 2 видов рода *Echinacea* Moench проводили в соответствии с Государственной фармакопеей РФ [98].

Отбор проб нектара из цветков *Echinacea purpurea* (L.) Moench осуществляли методом смывания. Содержание сахаров в нектарной пробе определяли по микрометоду А. Гагедорн-Иенсена, в соответствии с разработанными НИИ пчеловодства методическими указаниями [99].

Результаты измерений обрабатывали статистически по методике Г.Н. Зайцева [100] с использованием программы Statistica 8.0. При оценке достоверности различий независимых выборок определяли значение статистики t-критерия, рассчитанное в предположении равных дисперсий и различия дисперсий в выборках, значение статистики F-критерия Фишера. Достоверными считали различия с вероятностью ошибки p, не превышающей 0,05.

Глава 4. ИНТРОДУКЦИОННАЯ ОЦЕНКА (ПОНЯТИЯ, ПОДХОДЫ, ОЦЕНОЧНЫЕ ШКАЛЫ)

Интродукция – целеустремленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественноисторическом районе растений (родов, видов, подвидов, сортов и форм), ранее в нем не произраставших, а также перенос их в культуру из местной природы; расширение их культигенного ареала [101–103]. Она представляет собой процесс, неограниченный во времени и ограниченный в пространстве.

Объектом интродукционных исследований выступают различные образцы, полученные в виде семян или рамет, из природных или интродукционных популяций различных регионов, что предопределяет известную ограниченность проводимых исследований, имеющих дело с определенным набором генотипов.

Результаты интродукционной оценки могут быть положены в основу интродукционного прогноза, основным принципом которого является системный подход (системный анализ), представляющий стратегию научного поиска, необходимую для выбора оптимального способа прогнозирования [104].

Успешность интродукции растений определяется комплексом факторов: географическим распространением, экологическими особенностями, жизненной формой, внутривидовым полиморфизмом, поясно-зональной и фитоценотической приуроченностью.

Большинство авторов связывают успешность интродукции с относительным сходством эколого-географических условий при переносе растений из природы в культуру. Многие интродукторы отмечали связь успешности интродукции и размера ареала привлекаемого вида, его полиморфизма. Так, Н.А. Базилевская [105] разделила виды с широкими ареалами на 2 группы: относительно однообразные с экологической точки зрения в пределах ареала и включающие географические и экологические расы. По ее мнению, широко распространенные, но не дифференцированные на экотипы, подвиды и расы виды легче акклиматизируются, чем виды, дифференцированные на расы.

В.И. Некрасов [106] придавал большое значение эколого-географическому происхождению интродуцентов, источнику получения первичного интродукционного материала, способам и агротехническим условиям выращивания растений, способам репродукции. Он также отмечал, что важным фактором, определяющим изменчивость растений при семенном размножении, является численность особей: чем крупнее популяция, тем она более стабильна.

Б.Н. Головкин [107] считал, что наибольшую значимость для успеха интродукции растений на Север имеет приуроченность к определенным ботанико-географическим зонам, затем вертикальное распространение растений, жизненная форма, отношение к увлажнению и условиям освещенности.

Он отмечал важность интродукционного потенциала видов различных жизненных форм и установил определенные преимущества корневищных геофитов перед представителями других биоморф при интродукции в Мурманской области. Преимущество другой жизненной формы – розеточных гемикриптофитов на Севере он объяснял ритмом роста и развития их надземных побегов: ди- и полицикличность побегов обеспечивала возможность цвести и плодоносить в условиях с коротким вегетационным периодом. Б.Н. Головкин [103] считал, что в пределах культигенного ареала максимально выявляется норма реакции интродуцентов.

Е.В. Тюрина [108, 109], изучавшая виды семейства Apiaceae Южной Сибири, установила, что перспективные для интродукции виды характеризуются широкой экологической амплитудой и отличаются более широким экологическим разнообразием. Выносливость растений с возрастом возрастает, а пластичность падает. Отобранные наиболее устойчивые особи должны использоваться в дальнейшем для создания интродукционных популяций.

Виды с узкой экологической амплитудой имеют для интродукции ограниченное значение, так как для их успешного выращивания необходимо создание специальных эколого-фитоценотических условий [104].

М.В. Культиасов [110], К.А. Соболевская [111, 112], В.Н. Флоря [113] придавали большое значение изучению истории формирования флоры для понимания экологической природы составляющих ее видов. Для прогнозирования степени пластичности вида необходимо

знать, какие изменения претерпела флора в прошлом. Н.А. Аврорин [114], Г.Н. Андреев [115] также отмечали, что более успешны в интродукции виды, предки которых испытали большие изменения среды. К.А. Соболевская [111], анализируя состав экологических групп флоры Алтая, пришла к выводу, что наибольший интерес для интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири представляют алтайские ксеропетрофиты и психрофито-петрофиты азиатского происхождения, так как их становление происходило под влиянием сухого и холодного климата конца третичного – начала четвертичного периода.

Интродукционная оценка является заключительным этапом интродукционных исследований, цель которой состоит в отборе наиболее перспективных видов, образцов, форм, сортов для использования в регионе.

Методики интродукционной оценки базируются на комплексе биолого-хозяйственных признаков, отражающих жизнеспособность (биопродуктивность), репродуктивные характеристики, полноту сезонного развития, конкурентноспособность (способность образовывать массовый самосев, аллелопатические свойства и др.), продолжительность общего жизненного цикла, устойчивость к биотическим и абиотическим факторам [17, 77, 96, 103, 107, 116, 117].

Многие шкалы разработаны с учетом лимитирующих региональных факторов [113, 118].

Одной из наиболее востребованных для оценки травянистых многолетников является шкала, предложенная Р.А. Карписоновой [77]. Она нередко используется интродукторами, иногда с некоторыми модификациями, состоящими в добавлении отдельных показателей [119–122].

Н.В. Трулевич [96] разработано понятие интродукционной устойчивости растений природной флоры, которая является интегральным показателем биологического состояния растений в новых условиях существования. Ведущими критериями устойчивости вида в новых для него агроклиматических условиях она считала ритмику сезонного развития (пластичность феноритма), способность к прохождению полного цикла развития побегов, особенности побегообразования и жизненного состояния особи, темпы онтогенеза и способность к размножению. Разработанная ею шкала интродукционной устойчивости включает 4 градации: неустойчивые, слабоустойчивые, устойчивые,

высокоустойчивые растения. Наиболее показательными для оценки перспектив интродукции являются первые пять лет.

А.Н. Куприяновым [123] предложена стобалльная шкала оценивания первичной интродукции травянистых растений, используя 6 показателей: зимостойкость, устойчивость к болезням и вредителям, общее состояние растений, способы размножения в культуре, развитие растений в период вегетации.

Т.В. Елисафенко [124] оценку акклиматизации предлагает проводить в первые годы интродукции растений, а оценку адаптации – после длительного их культивирования на растениях последующих репродукций. Для оценки акклиматизации ей выделено 13 критериев, которые оцениваются по трехбалльной шкале и объединены в 3 группы: характеристика феноритма, размножение и жизнеспособность в культуре. Оценка адаптации включает дополнительно устойчивость феноритма, интенсивность отпада особей в прегенеративном периоде, лабораторную всхожесть семян, продолжительность жизни популяции в коллекции, сравнительную характеристику развития вегетативной и генеративной сфер растений в природе и культуре.

Таблица 7

Шкала интродукционной оценки декоративных многолетников

Показатель	1 балл	2 балла	3 балла
Устойчивость к абиотическим факторам	Низкая зимостойкость, морозоустойчивость или устойчивость к выпреванию: выпадает до 50 % растений	Высокая зимостойкость или повреждения не массовые; устойчивость к выпреванию средняя (выпадает не более 30 % растений); засухоустойчивость низкая или средняя (требуется регулярный или нерегулярный полив)	Высокая; полив не требуется
Устойчивость к биотическим факторам	Массовое поражение вредителями и болезнями	Отмечены нерегулярные повреждения и поражения (не более 30 %)	Поражений и повреждений нет, или они незначительные

Показатель	1 балл	2 балла	3 балла
Жизненность (габитус)	Основные биометрические характеристики ниже, чем в природных местообитаниях	Основные биометрические характеристики, как в природных местообитаниях	Основные биометрические характеристики выше, чем в природных местообитаниях
Сезонный ритм развития (фенологический критерий)	Растение вегетирует, либо цветение и плодоношение нерегулярное (могут выпадать фенофазы)	Цветение регулярное, плодоношение отсутствует или нерегулярное	Регулярное цветение, регулярная диссеминация; феноритмотип устойчивый
Семенное размножение	Отсутствует или семенная продуктивность низкая	Семенная продуктивность средняя	Семенная продуктивность высокая
Вегетативное размножение	Отсутствует	Вегетативное размножение искусственное	Вегетативное размножение естественное, значительная вегетативная подвижность
Способность к самовозобновлению и натурализации	Отсутствует	Самосев ограниченный, выживает небольшая часть особей, либо вид возобновляется вегетативно. Вид не выходит за пределы коллекционного участка	Самосев обильный, выживает значительная часть особей, или вид эффективно возобновляется вегетативно; может «убегать» из коллекции
Продолжительность онтогенеза	До 5 лет	От 6 до 10 лет	Более 10 лет

Примечание. Высокоустойчивые (очень перспективные – от 20 до 24 баллов; устойчивые (перспективные) – от 15 до 19 баллов, в том числе 15–16 баллов – среднеустойчивые; малоустойчивые (малоперспективные) – от 9 до 14 баллов; неустойчивые (неперспективные): менее 8 баллов.

Таким образом, обобщая вышесказанное, можно выделить следующие основные критерии интродукционной оценки:

1. Полнота прохождения основных фенофаз, устойчивость феноритмотипов.

2. Наличие самовозобновления.

3. Активное семенное или вегетативное размножение.

4. Габитус, высокая жизненность особей.

5. Устойчивость к биотическим факторам (зимостойкость, засухоустойчивость и др.).

6. Устойчивость к абиотическим факторам;

7. Продолжительность онтогенетического цикла.

Нами предложена шкала интродукционной оценки, основанная на обобщении шкал, разработанных Р.А. Карписоновой [77] и Н.В. Трулевич [96], которая включает 8 интегральных показателей, отражающих устойчивость, жизненность и репродукцию (см. табл. 7).

Глава 5. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ КЛАССА ДВУДОЛЬНЫЕ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Объектами исследований послужили 567 видов из 44 семейств класса Двудольные (см. прил. А). Для углубленных специальных исследований были отобраны модельные виды из 9 семейств: Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Paeoniaceae, Polemoniaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Saxifragaceae.

5.1. Программа исследований

Программа исследований включала три основных этапа (рис. 6).

Географическое распространение, принадлежность к **экогруппе** по отношению к основным факторам (свет, увлажнение субстрата, трофность), **поясно-зональную и фитоценотическую приуроченность** видов определяли на основе литературных источников: «Flora Europaea» [125], «Флора Восточной Европы» [126], «Флора европейской части России [127], «Flora of China» [128] «Flora of Japan» [129], «Конспект флоры Кавказа» [130], «Флора Сибири» [131], «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [132], «Flora of North America» [133] и др.

Для уточнения экологической принадлежности некоторых видов и выявления их адаптационного потенциала использовался **анатомический метод изучения листовых пластинок**. Определение **биоморфы** проводили на основе полевых исследований с учетом имеющихся литературных данных.

При изучение **сезонного ритма развития** определяли полноту и сроки прохождения основных фенофаз (отрастание, начало и конец цветения, начало созревания семян, отмирание), выявляли устойчивость феноритма, ритмологическую поливариантность. Фенoритмотипы устанавливали в соответствии с Р.А. Карписоновой [77].

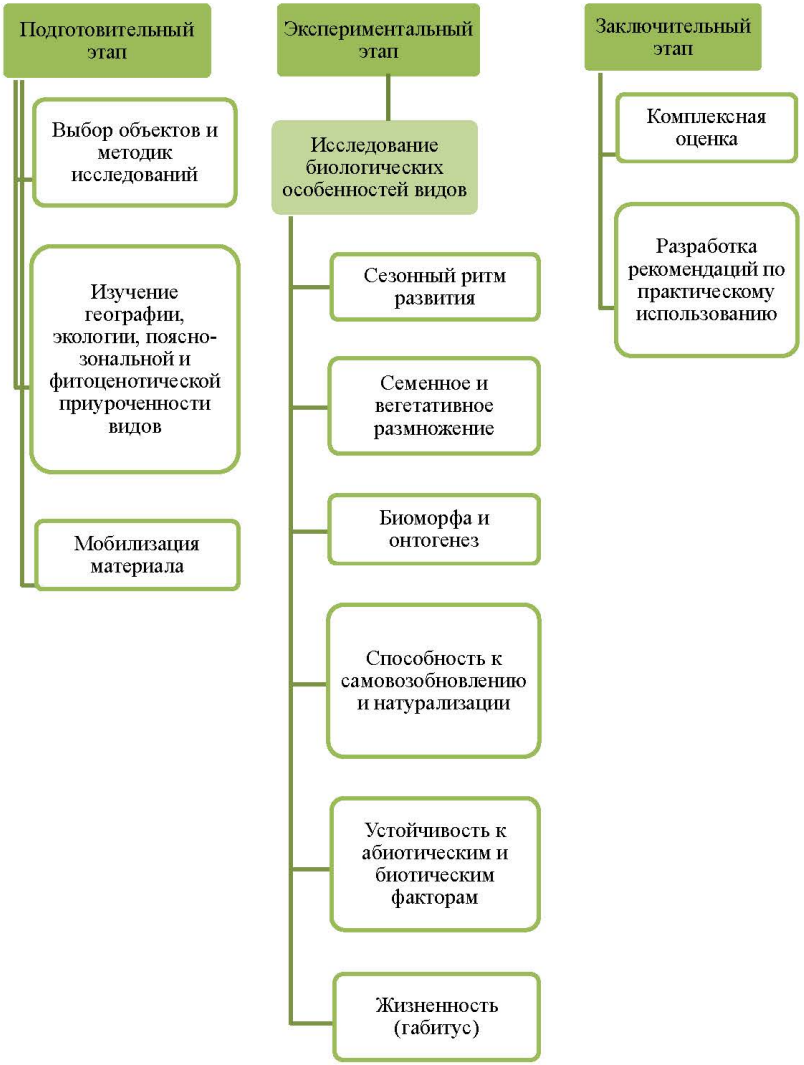


Рис. 6. Программа интродукционных исследований видов декоративных многолетних растений

При определении сроков отрастания виды подразделяли на 3 группы:

– ранние (отрастают сразу после схода снега в среднем в третьей декаде апреля при сумме положительных температур воздуха > 0 °С 24,4–110 °С и установлении низких положительных среднесуточных температур воздуха);

– средние – начинают вегетировать в среднем в первой декаде мая при установлении среднесуточных температур воздуха > 5 °С и накоплении суммы положительных среднесуточных температур воздуха 115–200 °С;

– поздние – отрастают во второй – третьей декадах мая при установлении среднесуточных температур воздуха в среднем за период исследований выше 10°С и накоплении суммы положительных среднесуточных температур воздуха 220–320 °С.

При выделении ритмологических групп по срокам цветения в настоящей работе опирались на монографию Л.Н. Окишевой, Л.Б. Филандышевой [134], а также работы Н.В. Рутковской [135, 136], различающих понятия календарного и климатического лета.

По датам начала цветения исследованные виды подразделены нами на 5 групп: весенние (зацветают до 22.05), включая ранневесенние (28.04–15.05) и поздневесенние (16.05–22.05), раннелетние (23.05–14.06), летние (15.06–31.07), позднелетние (01.08–11.09), осенние (с 12.09).

При изучении **семенного размножения** на первом этапе исследовались **некоторые аспекты антэкологии** (тип опыления, суточный ритм цветения, наличие автогамии, специализация к ксеногамии и др.), **фертильность и жизнеспособность пыльцы**.

Далее оценивались **семенная продуктивность** (низкая, средняя, высокая), являющаяся одним из важных показателей жизненности вида в конкретных условиях обитания. Успешность этого этапа определяет биологическую результативность всех предшествующих ему репродуктивных процессов.

Определялись следующие элементы семенной продуктивности: процент плодообразования (ПП), потенциальная семенная продуктивность (ПСП), реальная семенная продуктивность (РСП), коэффициент продуктивности $К_{пр}$.

Исследовались **посевные качества семян** (лабораторная и полевая всхожесть и масса 1 000 штук), рассчитывались биометрические характеристики семян. Для некоторых видов определялись размеры, степень зрелости и морфологического недоразвития зародыша. Уточнялись различные способы преодоления покоя семян (стратификация, скарификация, воздействие растворами гормональных веществ).

Способность видов к **вегетативному размножению** в значительной мере обусловливает перспективы, а в некоторых случаях, когда формирование и созревание семян невозможно, и возможность культивирования хозяйственно полезных растений.

Жизнь растения – реализация генетической программы развития. При проведении **онтогенетических исследований** выявлялись периоды и стадии онтогенеза, определялась их продолжительность, наличие динамической и морфологической поливариантности онтогенеза; способность к изменению структуры надземных и подземных осей, отмечались аномалии развития генеративных органов.

Большое внимание уделялось выявлению **устойчивости растений к абиотическим и биотическим факторам**. Определяли зимостойкость, морозостойкость, засухоустойчивость и возможность выращивания растений без полива, а также устойчивость к выпреванию. Устойчивость к биотическим факторам оценивали по степени повреждения растений энтомовредителями и поражения болезнями.

Жизненность (габитус) видов оценивали в условиях интродукции в сравнении с естественными условиями обитания, используя полевые исследования и литературные данные. Проводили биометрические исследования основных параметров, характеризующих габитус (высота побега, число побегов, число цветков, размеры соцветий).

Для оценки способности видов к **самовозобновлению и натурализации** изучались следующие параметры: наличие самосева или естественного вегетативного размножения, выход за пределы делянки и коллекционного участка, внедрение в искусственные и естественные растительные сообщества.

Комплексную оценку интродукционной устойчивости проводили на основе модифицированной шкалы, предложенной ранее.

5.2. Семейство Paeoniaceae

Род *Paeonia* L. (пион) был выделен в монотипное семейство Paeoniaceae и порядок Paeoniales [137] на основе цитологических, эмбриологических (особый тип эмбриогенеза), биохимических, микро- и макроскопических исследований [138].

Согласно современной классификации J.J. Halda [139] он включает 25 видов, 33 подвида и 14 разновидностей. По другим данным, род пион насчитывает не более 40 видов, произрастающих в Восточной и Юго-Западной Азии, Средиземноморье, Крыму, Сибири, на Кавказе, в Северной Америке (2 вида) и даже на севере Африки (Атласские горы) [140], а согласно T. Sang et al. [141] – 35 видов.

На территории России произрастает 12 видов рода [142].

Значительное число видов рода являются редкими и эндемичными. 7 видов занесено в Красную книгу Российской Федерации [143]. На территории Сибири произрастает 3 вида: *Paeonia anomala*, *P. lactiflora*, *P. hybrida* [144]. В Томской области встречается один вид: *P. anomala* [145].

Род *Paeonia* включает ценные лекарственные, медоносные и декоративные растения. Трава, корневища и корни *P. anomala* используются в официнальной медицине России в качестве седативного средства при неврозах, бессоннице и др. Подземная часть *Paeonia officinalis* используется в европейской медицине более 2 000 лет, главным образом при лечении эпилепсии и женских болезней, а также в качестве спазмолитического, мочегонного, седативного и тонизирующего средства, при лечении судорог и спазматических нервных расстройств (эпилепсия). Экстракты корней 4 видов пиона, в том числе *Paeonia anomala* и *P. lactiflora* обладают значительными антикоагулянтными свойствами и способностью лизировать нестабилизированный фибрин [140]. К настоящему времени из девяти видов рода *Paeonia* выделено более 180 соединений, включая терпены, фенолы, флавоноиды, эфирное масло и дубильные вещества [146]. На острове Дайкон (Япония) из лепестков *Paeonia* получают сок для окрашивания тканей [140].

Сырье *P. anomala* входит в состав тонизирующих напитков в России («Байкал») и Монголии; изучается возможность его применения в пищевых технологиях [147, 148].

Пионы относятся к ведущим декоративным культурам открытого грунта. Первые сорта травянистых и кустарниковых пионов были созданы в Китае. В настоящее время в мире зарегистрировано более 500 сортов древовидных пионов. Наиболее крупные коллекции древовидных пионов сосредоточены на их родине, в Лояне (КНР) и Пекинском ботаническом саду (КНР). В России крупнейшая коллекция древовидных пионов представлена в ботаническом саду МГУ; проведена селекционная работа с применением методов химического мутагенеза и радиационной биологии [140, 149].

В начале VIII в. пионы из Китая завезли в Японию, где первое время их использовали как лекарственные растения. Значительно позднее в Японии в результате селекционной работы были получены сорта с особым, «японским типом цветка», в котором тычинки видоизменены в стаминодии. В Европе, еще до появления китайских сортов, в качестве декоративных и лекарственных растений выращивали дикорастущие виды *P. peregrina*, *P. tenuifolia*, *P. officinalis* [149]. К 1596 г. в каталогах владельцев питомников насчитывалось более 30 сортов травянистых пионов [150]. В период с конца XVII по XIX в. китайские сорта пиона были завезены в Англию, Францию, Голландию, Россию и др. Наибольшую популярность они завоевали во Франции, где за сравнительно короткий период было получено значительное количество высокодекоративных сортов. N. Lemon, A. Miellez, J. Calot, F. Crousse, V. Lemoine, A. Dessert и другие внесли выдающийся вклад в мировую селекцию пионов, создав непреходящие шедевры, востребованные до настоящего времени: ‘Sarah Bernhardt’, ‘Festiva Maxima’ и др. Сорта были выведены преимущественно путем простого отбора из сеянцев, полученных в результате свободного опыления. Из английских цветоводов значительный вклад в селекцию пионов внесли J. Kelway, P. Barr. Первые сорта травянистых пионов были созданы на основе *P. lactiflora*. В Европе были предприняты также первые попытки получить межвидовые гибриды [149].

В Америку пионы были завезены в начале XIX в. [150], а уже в середине XIX в. H.A. Terry, G. Ellwanger, C. Harrison и другие учёные начали активную селекционную работу. A. Saunders провел огромную по масштабам селекционную работу по получению новых сортов и отдаленной гибридизации видов пиона. Весомый

вклад в мировую селекцию *Paeonia* внесли также E. Auten, W. Krekler, W. Mains, W. Bockstoce, S. Wissing [149]. К сожалению, межвидовые гибриды менее устойчивы против серой гнили [151].

Японский селекционер Toichi Itoh начиная с 1948 г. провел уникальные исследования по скрещиванию травянистых пионов с сортами *P. lutea* Delavay ex Franch. Появились первые травянистые сорта пиона с желтыми, простыми и полумахровыми цветками. Работа по межсекционным скрещиваниям была продолжена R.F. Anderson, I. Tolomeo, D. Smith и др . В настоящее время межсекционные гибриды выделены в самостоятельную группу – Itoh and Intersectional Peony Groups [149].

В России первые сорта пиона появились в начале XVIII в. [149]. Отечественных сортов пиона мало; к началу XXI в. в регистре пионов их насчитывалось не более 200 [152].

Значительный вклад в интродукцию и селекцию пионов внесли Н.С. Краснова, А.А. Сосновец, В.Ф. Фомичева, В.Н. Былов, Е.С. Голубинская, Т.Н. Дементьева, О.А. Кравченко, Г.М. Дьякова, Н.В. Македонская, М.С. Успенская, Н.Я. Ипполитова, Л.Н. Миронова, Л.Н. Миронова, А.А. Реут, Л.Н. Миронова, С.В. Ефимов, К.Г. Ткаченко и др.

Немало сортов пиона получено любителями: В.М. Дубровым, М.А. Акимовым, Т.И. Фоминой, А.А. Колпаковым и др. [153]. На территории Западной Сибири углубленные интродукционные и селекционные исследования видов и сортов пиона проведены З.И. Лучник [154], Т.М. Назаровой [155], Р.М. Малышевой [4], И.В. Верещагиной [156], Г.А. Разумовой [157], О.В. Коминой [158] и др. В настоящее время селекцией пионов на территории России активно занимаются в Москве, Уфе, Бердске и других городах, получены новые высокодекоративные сорта [140, 153, 157]. Отечественные сорта пиона более устойчивы к болезням и неблагоприятным погодным условиям [153].

Сорта пиона в настоящее время в зависимости от происхождения, согласно классификации Американского общества пионов, подразделяются на 5 групп:

I. Lactiflora Group. Объединяет сорта, полученные на основе *Paeonia lactiflora*.

II. Herbaceous Hybrid Gpoup. Травянистые гибриды. Объединяет сорта, для создания которых использовали травянистые пионы: *P. lactiflora*, *P. officinalis*, *P. peregrina*, *P. tenuifolia*, *P. wittmanniana*, *P. mlokosewitschii* Lomakin.

III. Suffruticosa Group. Кустарниковые гибриды. В эту группу входят сорта, созданные на основе *P. suffruticosa* Andrews.

IV. Lutea Hybrid Group. Лютеа-гибриды. Объединяет сорта, для создания которых использованы *P. lutea* и *P. suffruticosa*.

V. Itoh Group and Intersectionals. Ито и Межсекционные гибриды.

На сегодняшний день зарегистрировано около 10 000 сортов пионов первых 4 групп [149].

Виды пиона интродуцированы во многих ботанических садах России. Например, на территории Сибири *P. anomala* успешно культивируется в Горно-Алтайске, Новосибирске, Барнауле, Томске, Абакане, Кемерове, Якутске; *P. hybrida* – в Кемерове, Томске, Новосибирске; *P. lactiflora* – в Новосибирске, Барнауле, Томске, Якутске [159].

В Сибирском ботаническом саду углубленным изучением видов и сортов *Paeonia* занималась Р.М. Малышева [4, 8]. Ею подробно исследованы ритмы сезонного развития, онтоморфогенез некоторых видов пиона. Вместе с тем многие важные вопросы биологии остались неизученными, например семенная продуктивность, жизнеспособность и фертильность пыльцевых зерен, возможность автогамии и др.

Объектами исследования в Сибирском ботаническом саду послужили 9 видов рода *Paeonia*, относящихся в соответствии с классификацией Л.М. Кемуларии-Натадзе [160] к секциям *Sternia*, *Paeon*, *Flavonia*. Впервые в Западной Сибири изучены *P. peregrina* и *P. macrophylla*.

Географическое происхождение. Поясно-зональная приуроченность. Экогруппы. Биоморфы. Исследованные виды отнесены к следующим географическим элементам: средиземноморский (*P. peregrina*), европейский (*P. officinalis*, *P. tenuifolia*), евроазиатский (преимущественно сибирский) (*P. anomala*), азиатский (*P. hybrida*), восточноазиатский (*P. lactiflora*, *P. obovata* Maxim), кавказский (*P. wittmanniana*, *P. macrophylla*). *Paeonia macrophylla* является эндемиком Западного Закавказья, *P. wittmanniana* – эндемиком Колхиды. Исследованные виды являются в основном лесными и горно-

лесными, *P. hybrida*, *P. tenuifolia* – представителями степной и горно-степной поясно-зональных групп. Среди изученных видов преобладают мезофиты и гелиофиты, *P. hybrida* отнесен к ксерофитам, *P. lactiflora*, *P. tenuifolia* – к ксеромезофитам. По отношению к богатству почвы являются мезотрофами и эвтрофами.

Все изученные виды – геофиты. По классификации И.Г. Серебрякова [67] они относятся к классу травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подклассу клубнеобразующих травянистых поликарпиков, группе корнеклубневых травянистых поликарпиков.

Сезонный ритм развития. *Paeonia anomala* (секция *Sternia*), являющийся единственным аборигенным видом, в условиях культуры начинает вегетировать вскоре после схода снега, во второй – третьей декадах апреля, реже – в начале мая при накоплении сумм положительных температур 15,3–107,5°С, t > 5°С 5,7–96,3°С, t > 10°С 10,9–44,8°С, что несколько меньше данных, приводимых О.В. Коминой [158] для Новосибирска. Фенофаза бутонизации отмечена сразу после массового раскрывания листьев, так как в почках возобновления осенью полностью сформирована генеративная почка. Начало цветения отмечено в третьей декаде мая – первой декаде июня, общая продолжительность фенофазы составляет 7–13 дней (табл. 8). Цветение наступало у *P. anomala* при накоплении сумм положительных температур 314,7–473,4°С, эффективных 283,1–453,6°С, активных 162,2–376,4°С, что близко к данным, приводимым О.В. Коминой [158]. Период от отрастания до цветения составляет в среднем 38 суток. Сроки цветения *P. anomala* сходны с датами, приводимыми Р.М. Малышевой для 1970-х гг. [18], что характеризует феноритмотип вида как исключительно устойчивый. Продолжительность цветения одного цветка варьировала от 3 до 6 суток, в зависимости от погодных условий. Созревание плодов происходило во второй половине июля – первой половине августа, для чего растениям требовалось накопить 876–1115,9°С сумм положительных температур, 853–1115,9°С эффективных, 833,6–1115,9°С активных температур. Окончание вегетации отмечено в сентябре. Феноритмотип весенне-летнезеленый. При посадке на полузатененных участках с регулярным увлажнением продолжительность вегетации может увеличиваться в отдельные годы до конца сентября.

Таблица 8

Сроки прохождения основных фенофаз видов рода *Paeonia* в СибБС ТГУ

Название вида	Отрастание	Начало цветения	Начало созревания семян	Продолжительность фенофазы цветения	Продолжительность цветения одного цветка
	Min–Max M±m			Min–Max, дни	
P. anomala	11.04–8.05 25.04±2	25.05–10.06 2.06±1	7.07–10.08 26.07±2	7–13	4–6
P. hybrida	11.04–6.05 24.04±2	23.05–6.06 30.05±3	3.07–2.08 23.07±2	6–10	3–5
P. lactiflora	16.04–12.05 30.04±4	6.06–21.06 15.06±3	24.07–30.08 10.08±4	8–14	4–7
P. macrophylla	13.04–10.05 27.05±3	27.05–12.06 3.06±3	19.07–12.08 27.07±4	5–8	3–6
P. obovata	12.04–9.05 26.04±4	25.05–11.06 3.06±3	16.07–15.08 28.07±3	6–12	4–6
P. officinalis	13.04–10.05 26.04±3	27.05–13.06 3.06±4	10.07–12.08 29.07±3	6–12	4–6
P. peregrina	15.04–12.05 30.04±4	8.06–19.06 15.06±3	22.07–18.08 8.08±4	7–13	3–4
P. tenuifolia	11.04–6.05 24.04±3	23.05–6.06 29.05±2	3.07–24.07 21.07±2	9–12	3–5
P. wittmanniana	14.04–10.05 28.04±3	28.05–13.06 4.06±3	21.07–14.08 28.07±3	5–9	3–6

Примечание. Здесь и далее Min – минимальное значение, Max – мксимальное значение, M – средняя арифметическая, m – ошибка средней.

В условиях интродукции отмечено более раннее (на 2–5 дней) прохождение основных фенофаз по сравнению с природными местообитаниями в Томской области (окрестности пос. Кисловка) в связи с более благоприятным температурным режимом в городе.

Сходный ритм сезонного развития выявлен у *P. tenuifolia* и *P. hybrida*, которые на 2–3 дня обычно опережают в цветении *P. anomala*, однако уступают ему по продолжительности цветения (см. табл. 8). Период от отрастания до цветения у них минимальный среди исследованных видов пиона и составляет в среднем 35–36 суток. У *P. hybrida* отмечено и более раннее созревание семян (в среднем 23.07 ± 2). Окончание вегетации у *P. hybrida* отмечено в конце августа – начале сентября; у *P. tenuifolia* – в начале августа, но в отдельные годы с влажным и теплым летом вид вегетирует до середины августа. При посадке на полузатененных участках продолжительность вегетации у *P. tenuifolia* в отдельные годы увеличивается до сентября. *Paeonia hybrida* и *P. tenuifolia*, обитающие в природе в степной и лесостепной зонах, где в связи с дефицитом влаги вырабатывается ускоренный ритм сезонного развития, отличаются самыми ранними сроками прохождения основных фенофаз. Минимальная продолжительность вегетационного периода установлена у *P. tenuifolia* (в среднем 108 суток).

Paeonia anomala и *P. hybrida* плодоносят регулярно и образуют полноценные семена. *P. tenuifolia* практически не плодоносит, возможно, представленная в СибБС форма вида является стерильной. Выпадов растений за все годы исследований не обнаружено. Заметим, что по данным, приводимым И.В. Верещагиной [161], гибель растений *P. hybrida* на бесснежных склонах в условиях культуры в Барнауле может достигать в отдельные годы 30–60 %.

Виды секций *Flavonia* (*P. macrophylla*, *P. wittmanniana*), *Paeon* (*P. obovata*), *Sternia* (*P. officinalis*) отрастали на 1–3 дня позднее *P. anomala*. Цветение отмечено в конце мая – начале июня. В годы с благоприятными гидрометеорологическими условиями цветение дальневосточного *P. obovata* и кавказских видов *P. macrophylla*, *P. wittmanniana* происходило одновременно с местным видом *P. anomala*, однако продолжительность фенофазы была короче и составляла от 5–9 (*P. macrophylla*, *P. wittmanniana*) до 6–10

(*P. obovata*) дней. Созревание семян происходило во второй половине июля – первой половине августа (табл. 8). Виды секций *Flavonia* отличались более продолжительным вегетационным периодом, заканчивающимся в середине сентября – начале октября.

P. macrophylla является метеозависимым видом: в годы с аномально холодной весной (2018 г.) или после сильных весенних заморозков (2016 г.) часть бутонов на растении недоразвивалась и засыхала.

P. lactiflora (секция *Flavonia*) и *P. peregrina* (секция *Sternia*) характеризуются устойчивым феноритмотипом цветения. Отрастание отмечено позднее предыдущих видов (см. табл. 8). Начало фенофазы цветения приходится обычно на вторую декаду июня, реже – на первую или третью (2018 г.) декады. Цветение *P. lactiflora* и *P. peregrina* происходит при накоплении 1052,4–1840,8°С сумм положительных, 626–998°С эффективных и 310–630°С активных температур. Период от отрастания до цветения наиболее продолжительный – в среднем 46 суток. Более позднее цветение *P. lactiflora* и *P. peregrina* объясняется особенностями их морфогенеза: полная дифференциация генеративных органов происходит весной, а не осенью, как у остальных видов. Продолжительность фенофазы цветения – от 7 до 13 суток у *P. peregrina* и до 16 дней у *P. lactiflora*. Длительное цветение обусловлено наличием на генеративном побеге *P. lactiflora* терминального цветка и боковых цветков на паракладиях. У остальных видов пиона на генеративном побеге имеется только один терминальный цветок. Семена у *P. lactiflora* созревали в августе, окончание вегетации – в сентябре. Средиземноморский вид *P. peregrina*, как представитель более молодой и прогрессивной секции *Sternia*, отличался более коротким вегетационным периодом, который обычно заканчивался в третьей декаде августа – первой декаде сентября.

Таким образом, наиболее продолжительная вегетация установлена для видов секции *Flavonia*.

Наиболее продолжительный префлоральный период выявлен у *P. lactiflora* и *P. peregrina* (рис. 7).

Данные по ритму сезонного развития видов рода *Paeonia* наиболее близки к полученным для Новосибирска [121, 158]. В условиях

Башкортостана [162] и Владивостока [163] наступление фенофаз у видов пиона происходит в более ранние сроки по сравнению с Томском в связи с более благоприятными термическими условиями для развития растений. В то же время в условиях резко континентального климата южной тайги с жарким и коротким летом созревание семян у дальневосточных видов пиона происходит быстрее, а продолжительность цветения меньше, чем в условиях влажного и теплого муссонного климата Владивостока.

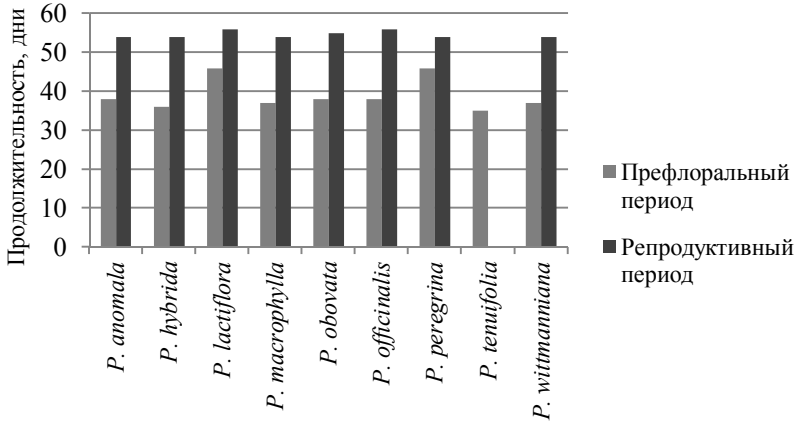


Рис. 7. Средняя продолжительность префлорального (от начала вегетации до начала цветения) и репродуктивного (от начала цветения до начала созревания семян) периодов (дни) у изученных видов рода *Paeonia*

Таким образом, в Томске наиболее раннее прохождение основных фенофаз отмечено у *P. hybrida* и *P. tenuifolia*, произрастающих в природе в степной и лесостепной зонах Евразии, а также у аборигенного вида *P. anomala*.

В естественных местообитаниях *P. tenuifolia* по ритму развития является коротковегетирующим весенне-летнезеленым гемиэфемероидом [164]. В условиях северных регионов с более влажным летом продолжительность его вегетации увеличивается, что можно рассматривать как проявление фенологической гетерогенности, связанной с адаптацией к новым условиям обитания.

Виды секции *Paeon* (*P. obovata*) и секции *Flavonia* характеризуются наиболее продолжительной вегетацией, связанной с произрастанием их на родине в условиях более теплого и влажного климата (Кавказ, Восточная Азия). Однако, так как вегетация данных видов заканчивалась до наступления устойчивого снежного покрова, они отнесены в условиях южной тайги Западной Сибири к растениям с весенне-летнезеленым феноритмотипом.

Смещение фенофаз развития интродуцированных видов на более поздние сроки по сравнению с природными местообитаниями в более мягком климате вполне соответствует местным сезонным явлениям и обеспечивает успешную акклиматизацию видов

Семенное размножение. Антэкология. По литературным данным, цветки видов рода *Paeonia* посещаются пчелами, шмелями, муравьями и мелкими жуками [165]. По результатам собственных наблюдений, основными опылителями цветков пиона являются шмели и пчелы (мелиттофилия), которые довольно активно посещали цветки в солнечную и теплую погоду. На цветках пиона отмечены некоторые жуки, например *Cetonia aurata* (бронзовка), что свидетельствует о наличии у них кантарофилии, а также муравьи, которых привлекают сладкие выделения, появляющиеся на бутонах.

Пионы можно отнести к классическим энтомофильным растениям: они обладают необходимым набором первичных и вторичных аттрактантов: яркой окраской венчика, наличием обильного количества пыльцы (благодаря значительному числу пыльников) и нектара, что объясняет присутствие у них аромата. Мясистый стаминодиальный диск, окружающий плодолистики, по исследованиям Н.Н. Карташовой [166], является производным короткой цветочной трубки, образованной при срастании оснований тычиночных нитей с основанием околоцветника. Высота стаминодиального диска у видов и сортов пиона варьирует [167].

По данным, приводимым Е.Н. Немирович-Данченко [168], определенный вклад может вносить анемофилия.

Венчик функционирует у различных видов в условиях Томска от 3 до 4–8 суток в зависимости от погодных условий вегетационного сезона.

По нашим исследованиям, проведенным с помощью реакции Робинсона на модельном виде *P. peregrina*, рыльце способно воспри-

нимать пыльцу через 2 дня после раскрывания цветка. Пыльники вскрывались продольной щелью в первый день, вскоре после раскрывания бутона, иногда (в холодную погоду) на второй день после раскрывания цветка в базипетальном направлении, и большая часть пыльцы (мужская фаза цветения) высыпалась в первые два дня от начала пыления. К моменту опадения венчика пыльцы в цветке практически не было. Таким образом, механизмом, препятствующим самоопылению в цветках *P. peregrina*, является протерандрия.

Для изучения способности некоторых видов пиона к самоопылению в 2016–2018 гг. был проведен эксперимент. Цветки в стадии плотного бутона закрывали от опылителей с применением тканевых изоляторов. Завязавшихся семян в изолированных плодах *P. macrophylla* отмечено не было. Однако установлена возможность самоопыления у *P. peregrina* и *P. anomala*. В отдельных листовках у *P. peregrina* в 2017 гг. завязывалось не более 1–2 (3) семян, средняя реальная семенная продуктивность составила 0,5 семян в листовке. При свободном опылении показатели РСП были значительно выше. В 2018 г. семена в изоляторах не завязались.

Возможность самоопыления у *P. anomala* отмечена в литературе [169]. В эксперименте, проведенном нами в 2016–2017 гг., в изоляторах у *P. anomala* были отмечены единичные семена, $К_{пр}$ составил 1,3 %. В 2018 г. в отдельных листовках завязалось от 1 до 6 семян, однако в целом $К_{пр}$ побега не превышал 2,0 %. В 2019 г. в одной листовке завязывалось в среднем 0,13 семян.

В основном автогамия не играет у изученных видов существенной роли, а является дополнительным, страховым резервом семенного размножения. Основным способом опыления изученных видов рода *Paeonia* является ксеногамия.

Исследованные виды отличаются стабильным плодоношением, за исключением *P. tenuifolia*, в плодах которого семена образовывались очень редко. У *P. macrophylla* в отдельные годы наблюдается гибель и засыхание части бутонов вследствие сильных весенних заморозков в мае.

По способу распространения семян пионы относятся к орнитохорам, баллистохорам, зоохорам [169]. В раскрывшихся плодах некоторых видов, например *P. obovata*, птиц привлекают окрашен-

ные в красный цвет стерильные семяпочки, контрастирующие с темно-синими семенами.

Фертильность свежесобранной пыльцы большинства исследованных видов высокая: от 82,0 до 97,0 % (табл. 9). Наименьшее количество фертильной пыльцы было выявлено у *P. tenuifolia* (69,3–78,1 %).

Полученные нами результаты близки к данным, приводимым О.В. Коминой [158] для Новосибирска, однако в условиях южной тайги отмечена более высокая фертильность пыльцевых зерен у *P. obovata* (95,8 % в Томске против 76,2 % в Новосибирске). Н.В. Македонская [163] указывала на полиморфизм *P. obovata* и отмечала наличие у вида экологических рас, отличающихся различной степенью пластичности.

Высокая жизнеспособность свежесобранной пыльцы в условиях Томска выявлена у *P. anomala*, *P. lactiflora* и *P. peregrina*: от 88,3 до 97,8 %. *Paeonia macrophylla* и *P. officinalis* имеют более низкие показатели: от 70,1 до 78,5 % жизнеспособной пыльцы. Пыльца *P. tenuifolia* оказалась практически стерильной (табл. 10). Возможно, нарушения в развитии мужского гаметофита могут быть вероятной причиной отсутствия у образца, культивируемого в СибБС ТГУ, нормального плодоношения.

Таблица 9

Фертильность пыльцевых зерен видов пиона в условиях южной тайги Западной Сибири (г. Томск)

Название вида	Место сбора	Фертильность, %	
		Min–Max	M
P. anomala	Томск	89,0–96,3	93,5
	Новосибирск*	85,7–99,9	92,9
P. lactiflora	Томск	82,0–93,1	92,7
	Новосибирск*	87,5–95,0	91,3
P. obovata	Томск	90,3–96,2	95,8
	Новосибирск*	66,7–85,7	76,2
P. macrophylla	Томск	94,1–97,0	95,3
P. officinalis	Томск	89,6–97,1	91,6
P. peregrina	Томск	85,4–90,2	87,5
P. tenuifolia	Томск	69,3–74,1	70,5
	Новосибирск*	70,0–88,1	79,0
P. wittmanniana	Томск	82,5–90,2	84,3

* Данные для Новосибирска приведены по О.В. Коминой [158].

Таблица 10

Жизнеспособность свежесобранных пыльцевых зерен видов рода *Paeonia*

Название вида	Содержание сахарозы в питательной среде, %									
	0	1	5	10	15	20	25	30	35	40
P. anomala	50,9	58,6	69,7	78,6	**91,1**	**90,7**	**89,7**	**87,4**	57,6	50,8
P. lactiflora	–	–	68,4	**88,3**	73,6	7,7	2,3	2,4	–	–
P. macrophylla	–	–	41,2	**71,1**	50,4	37,9	12,4	2,5	1,8	–
P. wittmanniana	–	–	38,5	**72,0**	53,2	34,3	8,5	2,7	2,1	–
P. officinalis	–	–	66,3	**78,5**	71,6	23,3	4,3	2,4	5,7	–
P. peregrina	85,9	77,3	**97,2**	**97,8**	**96,1**	37,6	0,5	0	0	0
P. tenuifolia	0	0,2	0,3	0,9	0,5	0,5	1,4	1,5	1,3	0,4

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные показатели жизнеспособности пыльцевых зерен.

Оптимальными концентрациями для проращивания пыльцы оказались 15–30 % (*P. anomala*), 5–15 % (*P. peregrina*), 10 % (*P. officinalis*, *P. macrophylla*, *P. lactiflora*).

В целом фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен большинства исследованных видов высокая, что способствует их эффективному опылению.

Семенная продуктивность. В условиях интродукции в Сибирском ботаническом саду семенная продуктивность отдельных представителей рода *Paeonia* исследована впервые.

Установлено, что все исследованные виды образовывали семена, за исключением *Paeonia tenuifolia* var. *biebersteiniana* (Rupr.) N. Bursh. Отсутствие плодоношения у *P. tenuifolia* var. *biebersteiniana* в течение более 20 лет, вероятно, связано с низкой жизнеспособностью пыльцевых зерен и, возможно, нарушениями мейоза при оплодотворении. Для Бердска Г.А. Разумовой [157] также отмечено отсутствие плодоношения у *P. tenuifolia*, однако в условиях Новосибирска, по сведениям, приводимым О.В. Коминой [158], вид регулярно плодоносит и образует полноценные семена. Возможно, в Новосибирске вид представлен типичной формой с нормальным плодоношением.

Масса 1 000 семян и элементы семенной продуктивности (ПП, ПСП, РСП, $К_{пр}$) изучены у средневозрастных генеративных растений.

Масса 1 000 семян исследованных представителей рода *Paeonia* варьирует от (59) 77 до 198,2 г. Самые высокие показатели массы

1 000 семян выявлены у *P. macrophylla*, *P. wittmanniana*, *P. peregrina*, минимальные – у *P. hybrida.* Сорта образуют крупные семена, соответственно, масса 1 000 семян варьирует от 143 (‘The Mighty Mo’) до 250–323 г.

Реальная семенная продуктивность (РСП) видов рода *Paeonia* зависит от многих факторов: погодных условий, возраста растений, условий культивирования и ухода. Процент плодообразования (ПП) исследованных видов варьировал от 88 до 100 %. В одной листовке у исследованных видов развивалось от 1 до 18 семян, число листовок в плоде варьировало от 1 до 5 (табл. 11). В целом, наиболее высокие показатели РСП установлены при интродукции в СибБС ТГУ у *P. lactiflora*, отличающегося от остальных видов наличием многоцветкового соцветия, определяемого О.В. Коминой [158] как закрытый фрондулезный щиток. Среди видов с одним терминальным цветком на побеге наиболее высокие показатели РСП выявлены у аборигенного вида *P. anomala*, европейского вида *P. officinalis* и представителя восточноазиатской флоры *P. obovata*, однако последний недостаточно эффективно реализует потенциальные возможности семенного размножения. Минимальные показатели РСП – у *P. macrophylla* и *P. peregrina*, произрастающих в естественных местообитаниях в более термофильных регионах. Сибирские виды рода *Paeonia* характеризовались более высоким $К_{пр}$ (коэффициентом продуктивности) по сравнению с остальными видами (см. рис. 8). Минимальные значения $К_{пр}$ выявлены у *P. macrophylla* и *P. obovata.* У *P. peregrina* $К_{пр}$ отличается значительным варьированием: по-видимому, успешное плодоношение этого средиземноморского вида зависит от погодных условий в период цветения и формирования семян.

Различия в показателях ПП и СП отражают различную степень адаптации видов к условиям южной тайги.

Самосев установлен у всех видов, кроме *P. tenuifolia*.

Близкие к нашим результатам показатели $К_{пр}$ у исследованных видов рода *Paeonia* приводят Н.В. Македонская [163], А.А. Реут [170], А.М. Зарубин, Т.И. Быкова [171], О.В. Комина [158]. Сравнительная оценка РСП *P. lactiflora* при интродукции в Якутии и Томске [172] не выявила существенных различий. Виды пиона в Монголии [173] несколько превосходят наши образцы *P. anomala* и *P. lactiflora* по числу завязавшихся семян в листовках, однако уступают им по значениям ПП.

Таблица 11

Семенная продуктивность видов рода *Paeonia* при интродукции на юге Томской области

Название вида	Год	Число цветков на побеге, шт.	ПП, %	Число листовок в плоде, шт.	Число семяпочек в листовке, шт.	Число семян в листовке, шт.	ПСП на побег, шт.	РСП на побег, шт.	$К_{пр}$, %
		M±m Min–Max							
P. anomala	2016	1	100	4,3±0,2 2–5	12,2±0,2 10–14	5,8±0,5 1–8	52,5	24,9	47,4
	2017	1	97,0	3,5±0,1 2–5	14,8±0,7 9–23	7,4±0,6 2–11	51,8	25,1	48,5
	2018	1	98,5	4,5±0,1 3–5	14,2±1,0 12–22	6,6±1,2 1–9	63,9	29,3	45,8
	2019	1	98,0	4,3±0,1 2–5	14,6±1,0 5–20	7,5±1,2 1–11	62,8	31,6	50,3
P. hybrida	2017	1	98,0	2,8±0,2 2–3	15,1±0,2 10–22	7,2±0,2 1–18	42,3	19,8	46,8
	2018	1	98,5	3,0±0,1 2–3	14,6±0,2 9–21	6,6±0,2 1–16	43,8	19,5	45,0
P. lactiflora	2017	3,3±0,9 1–5	98,0	4,2±0,1 3–5	11,7±0,8 6–19	7,0±0,6 2–13	162,2	95,1	58,6
	2018	3,0	96,5	4,8±0,8 4–6	12,6±0,9 8–20	8,0±1,1 2–15	181,4	111,2	61,3
P. macrophylla	2017	1	95,2	3,0±0,4 2–4	18,0±0,8 12–23	5,1±0,6 1–10	54	14,6	27,0
	2018	1	90,0	3,0±0,2 1–5	15,3±0,9 11–21	4,0±0,8 2–6	45,9	10,8	23,5
	2019	1	96,0	3,1±0,1 2–5	18,5±0,4 13–27	5,9±0,4 1–12	57,4	17,6	30,7

Название вида	Год	Число цветков на побеге, шт.	ПП, %	Число листовок в плоде, шт.	Число семяпочек в листовке, шт.	Число семян в листовке, шт.	ПСП на побег, шт.	РСП на побег, шт.	$К_{пр}$, %
		M±m Min–Max							
P. obovata	2017	1	100	2,8±0,3 2–3	30,0±0,4 15–38	8,1±0,9 5–14	84,0	22,7	27,0
	2018	1	98,2	3,0±0,3 2–4	29,2±0,9 14–35	9,2±1,3 5–14	87,6	27,1	30,9
	2019	1	98,5	3,4±0,2 2–4	32,0±1,3 19–38	10,0±0,4 4–14	108,8	33,5	30,8
P. officinalis	2017	1	95,0	3,0±0,3 3–5	20±1,2 14–27	9,1±0,9 3–13	60,0	25,9	43,2
	2018	1	94,0	4,3±0,5 3–5 (4)	19,7±1,2 15–23	7,0±1,0 1–8	84,7	28,3	33,4
P. peregrina	2014	1	94,0	2,5±0,1 2–3	15,5±0,5 9–22	7,0±0,2 4–15	38,8	16,4	42,3
	2015	1	90,0	2,0±0,1 2–3	15,3±0,4 11–17	6,6±0,5 8–11	30,6	11,9	38,9
	2016	1	92,0	2,8±0,3 1–5	14,6±0,8 10–20	4,9±0,8 3–12	40,9	12,6	30,8
	2017	1	93,2	2,2±0,05 2–3	15,5±0,6 10–21	7,1±0, 3–16	34,1	14,6	42,8
	2018	1	94,0	2,3±0,1 2–3	14,4±0,8 4–21	5,5±0,3 2–11	33,1	11,9	36,0
	2019	1	95	2,0±0,1 2–3	15,0±0,6 7–24	7,0±0,6 4–10	30,0	13,3	44,3
P. wittmanniana	2017	1	90	2,0±0,3 1–3	23.0±1,9 15–28	10,0±0,1 6–17	46,0	18,0	39,1
	2018	1	88	2,0±0,2 1–3	22,3±1,8 13–27	10,0±0,1 4–15	44,6	17,6	39,5

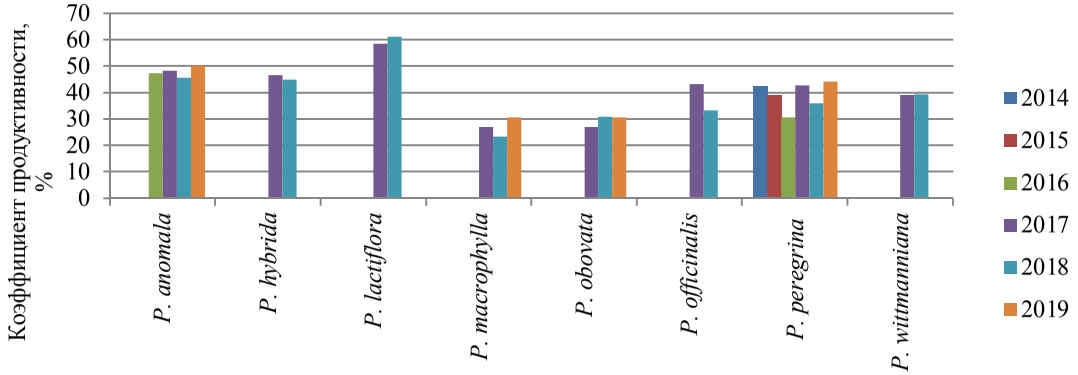


Рис. 8. Коэффициент продуктивности изученных видов рода *Paeonia*

РСП *P. wittmanniana* в условиях Томска существенно выше, чем в Башкирии [170] и Санкт-Петербурге [174], однако для окончательных выводов необходимы более продолжительные наблюдения за этим видом.

Всхожесть семян. Отличительной особенностью семян видов рода *Paeonia* является затрудненное прорастание, обусловленное морфофизиологическим эпикотильным покоем (Б-$В^{э}_{3}$), для преодоления которого необходима двухэтапная стратификация [158, 175]. Семена пиона имеют небольшой по отношению к эндосперму базальный зародыш; кроме того, эндосперм характеризуется низким содержанием питательных веществ [176]. Представляло интерес сравнить имеющиеся в литературе данные по величине зародыша и соотношению длины зародыша к длине семени. Так, по исследованиям, проведенным О.В. Коминой [158], установлено, что в континентальных условиях Новосибирска виды пиона имели более мелкий зародыш по сравнению с данными, приводимыми для других регионов (среднее отношение длины зародыша к длине семени для рода пион – 0,27).

Установлено, что микрометрические показатели размеров зародышей в условиях Томска и Новосибирска близки, как и отношение длины зародыша к длине семени. *Paeonia obovata* характеризуется более крупным зародышем в Новосибирске по отношению к длине семени (0,21 в Новосибирске против 0,19 в Томске). В целом при интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири самые крупные зародыши среди исследованных видов установлены у средиземноморского вида *P. peregrina* и кавказских видов *P. macrophylla* и *P. wittmanniana* (табл. 12). По-видимому, в процессе эволюционного развития у видов рода, развивающихся в северных регионах, происходит уменьшение размеров зародыша, связанное с обитанием в экстремальных условиях. Для окончательного вывода необходимы более масштабные исследования в различных природно-климатических зонах.

Прорастание семян подземное (*P. anomala*, *P. wittmanniana*, *P. peregrina*, *P. lactiflora*), редко – надземное (*P. tenuifolia*).

При посеве свежесобранных семян *P. lactiflora*, *P. peregrina*, *P. macrophylla* в теплице (температура воздуха в зимний период в пределах 8–12°С) 15 октября 1995 г. семена прорастали через 4,5 месяца, 18–20 марта 1996 г. и имели всхожесть 57,5–74 %.

Таблица 12

Биометрические характеристики зародышей некоторых видов рода *Paeonia*

Вид	Место и год сбора	Длина зародыша	Ширина зародыша	Длина семени	Ширина семени	Отношение длины зародыша к длине эндосперма
		M±m, мм Min–Max, мм				
P. anomala	Томск, 2016	1,13±0,03 1,00–1,30	0,56±0,02 0,48–0,75	6,33±0,16 5,30–7,30	4,80±0,09 4,20–5,25	0,18
	Томск, 2018	1,08±0,04 1,00–1,30	0,60±0,02 0,55–0,70	6,00±0,10 5,00–7,20	4,65±0,07 4,10–5,30	0,18
	Новосибирск*	1,3	0,5	6,71±0,23	4,91±0,24	0,19
P. lactiflora	Томск, 2016	1,45±0,10 1,20–2,00	0,63±0,04 0,45–0,85	7,55±0,13 6,75–8,25	5,40±0,17 4,30–6,35	0,19
	Новосибирск*	1,3	0,6	7,12±0,10	8,80±1,13	0,18
P. macrophylla	Томск, 2016	1,6±0,06 1,2–1,8	0,66±0,04 0,5–0,9	7,91±0,15 6,2–8,6	7,3±0,1 6,9–7,9	0,2
P. obovata	Томск, 2016	1,35±0,1 0,8–1,5	0,49±0,02 0,40–0,65	7,2±0,15 5,8–7,9	5,1±0,2 4,6–5,8	0,19
	Новосибирск*	1,4	0,62	6,67±0,29	5,18±0,41	0,21
P. peregrina	Томск, 2015	2,20±0,10 1,50–3,40	0,77±0,03 0,50–1,00	9,80±0,10 9,30–10,30	–	0,22
	Томск, 2016	2,50±0,09 2,20–3,10	0,88±0,04 0,60–1,00	9,32±0,13 8,8–10,0	5,56±0,15 4,90–6,30	0,27
P. wittmanniana	Томск, 2016	1,76±0,05 1,5–2,0	0,76±0,02 0,5–0,9	8,04±0,2 6,4–8,7	7,4±0,3 6,1–8,2	0,22

* Для Новосибирска приводятся средние значения размера зародыша.

Наименее трудоемким и достаточно эффективным способом семенного размножения пиона является подзимний посев семян в грунт, однако всходы появляются неравномерно. При этом полевая всхожесть при благоприятных условиях может достигать у *P. wittmanniana*, *P. peregrina* 40 %, *Paeonia anomala* – 60 %, *P. lactiflora* – 62,5 %, что согласуется с литературными данными [174, 177].

Вегетативное размножение. Виды пиона относятся к вегетативно неподвижным безрозеточным многолетним поликарпическим растениям. В условиях культуры благодаря наличию значительного количества почек возобновления на корневище пионы можно размножать делением куста, почками возобновления, корневыми черенками (*P. officinalis* и его сорта) [157, 162], отводками [178].

В литературе также рекомендуется размножение пионов зелеными черенками [179], однако поставленные в 1998–2000 гг. в Сибирском ботаническом саду эксперименты по укоренению сортов ‘Festiva Maxima’, ‘Marechal MacMahon’ и другх не дали положительных результатов. Можно согласиться с Г.А. Разумовой [157], что данный способ размножения является достаточно трудоемким и неэкономичным (затраты труда большие, а выход посадочного материала незначительный). В связи с этим основными способами размножения пионов в условиях южной тайги следует считать деление куста и размножение почками возобновления. Размножение почками возобновления с участками корневища, как способ ускоренного размножения пионов, позволяет значительно увеличить выход посадочного материала; процент приживаемости черенков высокий – 72–88 %. Цветение сортов наступает на 3–4-й год, что согласуется с данными, приводимыми Г.А. Разумовой [157].

Онтогенез. Пионы по характеру биоморфы, относятся к геофитам и представляют собой корнеклубневые корневищные симподиально возобновляющиеся поликарпические растения с полициклическими побегами.

Исследованные виды рода *Paeonia* в условиях интродукции в подзоне южной тайги характеризуются продолжительным прегенеративным периодом и длительным общим циклом онтогенеза. Виды секции *Sternia* проходили первые этапы онтогенеза быстрее, чем виды секции *Paeonia* и *Flavonia*. *Paeonia anomala*, *P. hybrida*, *P. lactiflora*, *P. officinalis*, *P. peregrina* при выращивании из семян

зацветали на 4–5-й (6) год, а *P. wittmanniana* – на 6–7-й год. В онтогенезе выделены латентный, прегенеративный и генеративный периоды и 6 возрастных состояний: проростки, ювенильные, имматурные, вегетативные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные. Старые генеративные и сенильные особи не отмечены в связи с регулярным делением генеративных растений через 8–10 лет. Особенности онтогенеза соответствуют описанным Р.М. Малышевой [4, 8] и О.В. Коминой [158].

Отмечена динамическая поливариантность онтогенеза: некоторые особи могут значительно отставать в развитии, особенно у *P. wittmanniana*.

Устойчивость к абиотическим факторам. Исследованные виды характеризовались в целом высокой устойчивостью в грунте, за исследованный период не было отмечено гибели взрослых средневозрастных особей. Генеративные органы кавказских видов недостаточно устойчивы к сильным весенним заморозкам, что сказывается на их цветении и плодоношении.

Устойчивость к биотическим факторам. Виды пиона, например *P. anomala*, по литературным данным, в природе чаще всего поражаются мучнистой росой и ржавчиной [165].

По результатам исследований, проведенных в 70-е гг. в Томской области в течение 2 лет, на пионах обнаружены 5 грибных заболеваний: ржавчина (возбудитель *Cronartium flaccidum* (Alb. et Schw.) Wint.), серая гниль, филлостиктоз (*Phyllosticta paeoniae* Sacc. et Speg.), мучнистая роса (*Sphaerotheca fuliginea* Poll. f. paeoniae Jacz.) и кольцевая мозаика. Наиболее опасным заболеванием видов и сортов пиона в культуре (г. Томск) является серая гниль [180].

Интересные исследования были проведены студенткой Ю.Г. Кустовой под руководством доцента кафедры сельскохозяйственной биологии ТГУ Ю.А. Чикина и автора работы в 2001/02 гг. на пионах, культивируемых в СибБС ТГУ. Были исследованы 2 вида (*P. tenuifolia*, *P. anomala*), 29 сортов *P. lactiflora* и *P. officinalis* f. *rubra plena*. Выявлено два заболевания: ржавчина и серая гниль. Степень поражения разных сортов ржавчиной варьировала от 4 до 33 %, серой гнилью: генеративных органов – от 0 до 90 %, серой гнилью вегетативных органов – от 0 до 46 %.

В чистую культуру было выделено 27 штаммов *Botrytis*, 4 из которых были определены как *B. paeoniae* (Oudem.) v. Beyma (15 %), 23 – как *B. cinerea* Pers.: Fr. (85 %).

Минимальное поражение вегетативных органов серой гнилью выявлено у сортов ‘Adolphe Rousseaue’, ‘Baron James de Rotschild’, ‘Henry A. Sass’, ‘Jeannot’, ‘Sarah Bernhardt’, ‘Wrinkles Crinkles’, ‘Белый Новосибирский’; незначительное (до 6–10 %) – у сортов ‘Albatre’, ‘Amabilis Superbissima’, ‘Marie Lemoine’, ‘The Mighty Mo’, ‘Памяти Гагарина’. Среднее поражение – на сортах ‘Festiva Maxima’, ‘Marechal MacMahon’, ‘M-me Calot’ и других, максимальное – на сорте ‘Адмирал’ и *P. officinalis* f. *rubra plena*. Высокая степень поражения генеративных органов серой гнилью (до 90 %) выявлена на сорте ‘Перламутр’. Устойчивы к серой гнили оказались генеративные органы (поражение отсутствует или слабое) сортов ‘Baron James de Rotschild’, ‘General Bertrand’, ‘Marechal MacMahon’ и др.

Менее других ржавчиной поражались сорта ‘Baron James de Rotschild’, ‘Henry A. Sass’, ‘Wrinkles Crinkles’, ‘Адмирал’, остальные сорта – в средней степени. Исследованные сорта, на которых проводились учеты, кроме сортов *P. officinalis* f. *rubra plena* и *P. lactiflora* ‘Перламутр’, автор считает устойчивыми к поражению грибными болезнями.

На *P. anomala* и *P. tenuifolia* в условиях интродукции выявлены признаки поражения ржавчиной.

Габитус. Сравнение биометрических характеристик исследованных видов с данными, представленными в литературе [158, 163, 162], свидетельствует о том, что они находятся в пределах, характерных для видов. Отобран высокодекоративный образец *P. anomala* с более крупными цветками, в среднем 11 см диаметром. В целом, как и следовало ожидать, минимальные показатели высоты побега выявлены у ксерофита *P. hybrida*, максимальные показатели – у мезофильных лесных видов: *P. anomala*, *P. macrophylla*, *P. wittmanniana.*

В период цветения все исследованные виды отличаются высокой декоративностью и представляют несомненный интерес для урбофлористики.

Интродукционная оценка. Изученные виды отнесены к высокоустойчивым и устойчивым для интродукции в лесной зоне Запад-

ной Сибири (см. прил. А). Наиболее перспективны для выращивания в условиях южной тайги виды пиона секции *Sternia* и *Paeonia* (по J.J. Halda секция *Paeonia* и *Tenuifoliae*), а также *P. lactiflora*, которые отличаются регулярным цветением и плодоношением (не плодоносит только *P. tenuifolia*), зимостойки и устойчивы к воздействию поздневесенних заморозков [181]. Созданная агропопуляция *P. anomala* представляет ценный исходный материал для применения в селекции.

Исследованные виды могут быть использованы в цветочном оформлении парковых и садовых ландшафтов, придомовых территорий в весенне-летний период. Декоративны отрастающие весной окрашенные побеги пионов (связано с накоплением в них антоцианов).

Сорта. Травянистые пионы относятся к долголетним растениям с разнообразной формой и окраской цветка, наличием аромата. По литературным данным, они могут цвести на одном месте на протяжении 50 лет [182]. В Сибирском ботаническом саду имеются кусты травянистых сортовых пионов, которые выращиваются без пересадки при соответствующем уходе на одном месте уже в течение 30 лет.

В условиях южной тайги Западной Сибири было изучено 64 сорта, отрастание которых отмечено в конце апреля – первой половине мая. Средняя продолжительность фенофазы цветения различных сортов составляет 6–13 дней. Общий декоративный эффект сортов составляет 30–40 дней.

Цветок сохраняет декоративность в течение 5–8 суток, в жаркую сухую погоду – до 4–5 суток. Преобладают сорта со средними (42,2 % от общего числа перспективных сортов), ранними (21,9 %) и среднепоздними (20,3 %) сроками цветения.

Изученные сорта по высоте генеративных побегов подразделены на 2 группы: среднерослые (60–80 см): ‘Coronne d’Or’, ‘Sarah Bernhardt’, ‘Vostok’ и другие и высокорослые (от 81 до 110 см) – ‘Auguste Dessert’, ‘Festiva Maxima’, ‘M-me Calot’ и др.

В настоящее время в коллекции представлены все садовые группы сортов с различной окраской цветка и разными сроками цветения. Преобладают сорта с розовой окраской цветка (46,9 %), но также репрезентативно представлены сорта с красными (28,1 %) и белыми цветками (25,0 %).

Адаптированный ассортимент сортов пиона, рекомендованный для использования в приусадебном озеленении Томской области, включает 64 сорта (прил. Б). Некоторые сорта могут быть рекомендованы для городского озеленения.

Определяющими факторами при отнесении сорта к числу перспективных являлись высокая устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, высокая продуктивность (не менее 16–25 цветущих стеблей на пятилетний куст) и продолжительность цветения (8–11 дней).

5.3. Семейство Ranunculaceae

Источником значительного разнообразия декоративных видов является семейство Ranunculaceae (лютиковые), которое включает 66 родов и 2 000 видов растений, распространенных главным образом в умеренных и холодных областях земного шара [137]. Крупнейшее подсемейство Ranunculoideae Hutch. включает около 650 видов, распространенных на всех континентах [183].

Благодаря ярко окрашенным цветкам разнообразной формы и оригинальным листьям многие представители семейства, несомненно, интересны как декоративные растения; некоторые виды находят применение в медицине [184].

Биология видов семейства Ranunculaceae на территории Сибири изучалась О.А. Белых в условиях интродукции в Иркутской области [184], в ЦСБС СО РАН (Новосибирск) [185–188] и др.

В коллекции лаборатории цветоводства СибБС ТГУ семейство представлено 16 родами и 62 видами.

Географическое происхождение, экогруппы, биоморфы. Изученные таксоны отнесены к следующим географическим элементам: космополитный – 1, голарктический – 3, евразийский – 12, европейский – 13, кавказский – 1, средиземноморско-кавказско-малоазиатский – 2, общеазиатский – 2, североазиатский – 2, восточноазиатский – 14, центральноазиатский – 1, монголосибирский – 1, сибирский – 3, североамериканский – 7 (см. прил. А).

По поясно-зональной приуроченности значительное число таксонов (38) являются представителями лесной (бореальный, неморальный) и горно-лесной поясно-зональной групп, что благоприятно для

интродукции в южной тайге Западной Сибири. Степных, лесостепных и горно-степных видов – 13, представителей горного общего пояса – 7. Незначительны высокогорные виды – 4.

По отношению к увлажнению субстрата большинство исследованных видов (46) отнесено к мезофитам, которые составляют 74,2 % от общего числа исследованных таксонов. Группы ксеромезофитов и мезоксерофитов представлены 10 таксонами, мезогигрофиты – 4 видами, гидрофиты – 2. По отношениию к фактору освещенности большинство видов (39) являются гелиофитами. Сциогелиофитов – 18 и гелиосциофитов – 5 видов: это представители родов *Aconitum* L., *Actaea* L., *Anemone* L., *Hepatica* L. и других, связанные распространением с лесным поясно-зональным комплексом.

По отношению к богатству субстрата подавляющее большинство видов отнесены к мезотрофам и переходным группам олиготроф – мезотроф и мезотроф – эвтроф. Незначительно представлены петрофиты и псаммопетрофиты, относящиеся к представителям родовых комплексов *Aquilegia* L., *Delphinium* L., *Pulsatilla* L.

По классификации, разработанной Ch. Raunkiaer [66], большинство видов (80,6 %) отнесены к гемикриптофитам. Геофиты составляют 19,4 %, хамефиты отсутствуют.

На основе классификации И.Г. Серебрякова [67] жизненные формы изученных видов отнесены к отделу наземных травянистых растений, типу травянистых поликарпиков, классу поликарпических трав с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Они подразделены на группы: короткокорневищные – 24, стержнекорневые и стержнекороткокорневищные – 18, кистекорневые – 9, длиннокорневищные – 5, клубневые – 3, корнеотпрысковые – 2, столонообразующие – 1.

11 видов отнесены к вегетативно подвижным многолетним растениям с естественным вегетативным размножением посредством специализированных органов (столонов, корневищ, корневых отпрысков, клубней): *Anemone dichotoma*, *A. scabiosa*, *Ranunculus repens* ‘Plena’ и др.

Разнообразие жизненных форм и экоморф, связанное с различными эколого-фитоценотическими стратегиями, позволяет использовать изученные виды в цветниках различного типа (открытые, полутенистые и тенистые участки; каменистые сады).

Сезонный ритм развития. По характеру феноритмотипа изученные виды подразделены на 4 группы (табл. 13):

1. Коротковегетирующие эфемероиды, заканчивающие вегетацию в июне – 5 видов (*Anemone altaica*, *A. caerulea*, *A. nemorosa*, *Eranthis hyemalis*, *Isopyrum thalictroides*).

2. Весенне-летнезеленые растения (ВЛЗ) – 41 вид (*Adonis* L., *Anemone canadensis*, *A. dichotoma*, *A. sylvestris*, *Thalictrum* Tourn. ex L., *Trollius* и др.).

3. Весенне-летне-осеннезеленые растения (ВЛОЗ) – 13 видов (*Pulsatilla pratensis*, *P. vulgaris*, *Ranunculus aconitifolius* и др.).

4. Весенне-летне-зимнезеленые растения (ВЛЛЗ) – 3 вида (*Helleborus* L., *Hepatica nobilis*) (табл. 13).

Преобладающим феноритмотипом является весенне-летнезеленый, наиболее адаптированный к условиям северных регионов. Средняя продолжительность вегетационного периода варьирует от 47–61 дня у эфемероидов до 185 дней у видов с длительной декоративностью. По срокам отрастания большинство видов (49) отнесены к ранним, 13 – к средним. По срокам цветения большинство видов являются весенними (19) и раннелетними растениями (27), что также благоприятно для интродукции в условиях с коротким вегетационным периодом. Летних видов 12. К позднелетним отнесено 3 вида, зацветающих в августе (*Aconitum kuznezoffii*, *Cimicifuga racemosa*, *Thalictrum delavayi*). Продолжительность цветения варьирует от 13–16 дней у некоторых весенних и раннелетних видов (*Actaea spicata*, *Aquilegia canadensis*, *Caltha palustris* и др.) до 41–69 дней (*Aconitum lasiostomum*, *Anemona scabiosa*, *A. canadensis*, *Delphinium grandiflorum*, *Helleborus* и др.) (табл. 13). Средняя продолжительность фенофазы цветения в группе весенних и раннелетних видов меньше, чем у летних (23, 24 и 34 дня соответственно).

Регулярное цветение и плодоношение отмечено у всех видов, за исключением *Helleborus caucasicus* и *H. orientalis*, представителей средиземноморской флоры. За период наблюдений (2010–2019 гг.) цветение исследованных образцов *Helleborus orientalis* наблюдали только в 2015 и 2018 гг., а *Helleborus caucasicus* – в 2012, 2015–2018 гг. Скорее всего, для видов морозника необходимо создание особых микроклиматических условий.

Таблица 13

Сроки прохождения основных фенофаз видов семейства Ranunculaceae в Сибирском ботаническом саду

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Aconitum kuznezoffii	27.04±3	10.08±2	17.09±2	18.09±3	2.10±3	158±4	105±3	39±3	38±2
A. lasiostomum	28.04±3	14.07±2	30.08±3	15.08±3	24.09±3	149±4	77±3	32±4	47±2
A. napellus	28.04±3	20.07±2	30.08±2	28.08±3	20.09±3	145±3	83±2	39±3	41±2
A. septentrionale	30.04±3	1.07±4	8.08±4	6.08±3	20.09±5	143±4	62±4	36±4	38±3
Actaea erythrocarpa	25.04±2	28.05±2	11.06±2	17.07±1	28.09±2	156±3	33±3	50±3	14±1
A. spicata	27.04±3	10.06±3	23.06±4	6.08±3	30.09±4	156±4	44±4	57±4	13±1
Adonis sibirica	24.04±2	8.05±2	30.05±2	23.06±2	1.10±2	160±3	14±1	46±1	22±1
A. vernalis	24.04±1	9.05±2	29.05±3	25.06±3	20.09±2	149±1	15±2	47±3	20±2
Anemone altaica	22.04±3	25.04±3	14.05±2	26.05±2	10.06±2	49±3	3±1	31±2	19±2
A. canadensis	1.05±2	9.06±1	20.07±3	20.08±3	4.10±1	156±2	39±1	72±2	41±3
A. caerulea	28.04±2	10.05±3	1.06±2	11.06±3	21.06±3	54±5	12±1	32±2	22±2
A. dichotoma	29.04±2	30.05±2	13.06±2	27.07±3	28.09±3	152±4	31±2	58±3	14±2
A. fasciculata	25.04±2	27.05±2	15.06±2	25.07±3	5.10±1	163±3	32±3	59±4	19±2
A. nemorosa L.	25.04±3	4.05±3	30.05±2	13.06±	25.06±4	61±3	9±3	40±4	26±2
A. scabiosa	4.05±2	23.07±2	18.09±3	21.09±4	30.09±4	149±4	80±4	60±3	57±4
A. sylvestris	4.05±2	04.06±1	22.06±1	10.07±2	04.10±3	153±3	31±2	36±2	18±1
Aquilegia atrata	26.04±2	31.05±3	6.07±2	7.07±3	17.10±2	174±5	35±2	37±2	36±5
A. canadensis	28.04±3	30.05±2	14.06±3	6.07±3	4.10±2	159±4	32±3	37±2	15±3
A. chrysantha	29.04±3	5.06±3	13.07±4	12.07±3	10.10±3	164±4	37±3	37±3	38±4
A. flabellata	28.04±2	2.06±2	30.06±3	14.07±3	15.10±3	170±5	35±2	42±3	28±3
A. glandulosa	27.04±2	1.06±3	20.06±3	5.07±4	03.10±4	159±5	35±3	34±3	19±3
A. oxysepala	27.04±3	2.06±3	7.07±3	6.07±3	2.10±2	158±6	36±3	34±3	35±4

Название вида	Начало вегета-ции	Начало цветения	Конец цветения	Начало созрева-ния	Конец вегета-ции	Продожи-тельность вегета-ции, дни	Отраста-ние – цветение, дни	Цвете-ние – семена, дни	Период цветения, дни
A. sibirica	27.04±4	31.05±5	20.06±2	4.07±4	3.10±2	159±3	34±3	34±3	20±3
A. viridiflora	25.04±5	25.05±2	15.06±2	1.07±4	14.10±2	172±4	30±2	37±3	21±4
A. ecalcarata	28.04±3	4.06±4	19.06±3	8.07±2	15.10±4	170±4	37±3	34±3	15±4
A. 'Winky Double Red & White'	30.04±2	8.06±3	5.07±4	10.07±1	15.10±2	168±2	39±2	32±3	27±3
A. 'Малиновая Звезда'	30.04±1	11.06±4	17.07±4	16.07±3	15.10±1	168±2	42±4	35±3	36±4
A. 'Nora Barlow'	29.04±2	9.06±3	15.07±3	13.07±3	16.10±2	170±3	41±4	34±3	36±3
Caltha palustris	22.04±4	9.05±3	25.05±4	27.06±4	24.10±4	185±3	17±3	33±2	16±1
C. palustris 'Plena'	22.04±4	8.05±2	28.05±1	–	24.10±4	185±3	16±3	–	20±1
Cimicifuga racemosa.	1.05±2	12.08±3	6.09±3	20.09±2	3.10±4	155±4	103±2	39±3	25±2
Delphinium cuneatum	29.04±1	5.07±2	5.08±3	11.08±4	26.9±4	150±2	67±1	37±3	31±3
D. dictyo-carpum	28.04±1	4.07±1	5.08±2	14.08±1	30.09±2	155±1	67±2	41±1	32±1
D. elatum	28.04±3	4.07±2	8.08±3	17.08±3	01.10±4	156±5	67±3	44±4	35±4
D. grandi-florum	2.05±3	2.07±1	9.09±4	6.08±2	20.09±4	141±5	61±2	35±4	69±1
D. × *cultorum* 'Астолат'	1.05±1	8.07±3	7.08±5	16.08±3	24.09±1	146±1	68±2	39±6	30±8
D. × *cultorum* 'Синяя птица'	1.05±5	3.07±4	6.08±3	10.08±2	22.09±2	144±5	63±6	38±2	34±1
D. × *cultorum* 'Тихо-океанские гибриды'	1.05±3	6.07±3	8.08±4	15.08±1	20.09±1	142±2	66±3	40±4	33±4
Eranthis hyemalis	24.04±3	28.04±2	15.05±2	5.06±3	10.06±3	47±3	4±1	38±2	17±2
Helleborus caucasicus	24.04±3	28.04±3	10.06±4	3.07±2	25.10±	184±4	4±3	66±2	43±3
Hepatica asiatica	27.04±3	26.04±3	18.05±1	22.06±4	30.09±1	156±4	2±1	57±3	22±3
H. nobilis	28.04±2	30.04±2	19.05±2	23.06±3	24.10±3	179±3	2±1	54±2	19±2
H. nobilis 'Plena'	30.04±2	5.05±2	24.05±2	–	24.10±3	177±2	5±1	–	19±3
Isopyrum thalictroides	24.04±3	2.05±3	28.05±2	15.06±3	20.06±3	57±3	8±2	44±3	26±2
Pulsatilla flavescens	24.04±3	4.05±2	24.05±2	13.06±2	30.09±4	159±3	10±3	40±2	20±3

Название вида	Начало вегета-ции	Начало цветения	Конец цветения	Начало созрева-ния	Конец вегета-ции	Продожи-тельность вегета-ции, дни	Отраста-ние – цветение, дни	Цвете-ние – семена, дни	Период цветения, дни
P. pratensis	24.04±4	8.05±3	10.06±3	22.06±4	19.10±2	178±2	14±2	45±3	33±3
P. vulgaris	24.04±3	8.05±2	3.06±3	18.06±3	19.10±2	178±2	14±2	41±4	26±2
Ranunculus aconitifolius	28.04±1	30.05±2	27.06±2	1.08±1	19.10±3	174±3	32±3	63±3	28±2
R. repens 'Plena'	24.04±4	2.06±4	24.06±2	–	20.10±2	179±3	39±3	–	22±4
Thalictrum aquilegifolium	1.05±2	4.06±3	3.07±2	7.08±4	29.09±1	151±2	34±3	64±2	29±2
T. contortum	30.04.16	5.06±2	25.06±3	10.08±3	20.09.16	143±4	36±2	66±4	20±2
T. lucidum	29.04±2	22.06±2	11.07±2	16.08±5	25.09±2	149±3	54±3	55±2	19±2
T. minus	29.04±2	25.06±3	22.07±2	31.08±1	4.10±1	158±4	57±4	67±2	27±3
Trollius acaulis	3.05±4	14.06±2	28.06±2	17.07±5	20.09±7	140±5	42±2	33±4	14±2
T. asiaticus	3.05±3	26.05±2	12.06±4	28.06±3	6.09±4	126±4	23±3	33±4	17±2
T. chinensis subsp. *macropetalus*	4.05±4	1.07±3	28.07±4	30.07±4	11.09±5	130±6	58±3	29±3	27±4
T. europaeus	3.05±4	2.06±3	22.06±4	3.07±3	14.09±5	134±4	30±3	31±3	20±3
T. ledebourii	4.05±4	30.06±2	29.07±3	25.07±4	14.09±4	133±6	57±2	25±3	29±4
T. pumilus	3.05±5	14.06±4	4.07±4	19.07±4	30.09±4	150±5	42±3	35±4	20±3

Из собранных в 2012 г. семян *Helleborus caucasicus* получена местная репродукция, которая характеризуется регулярным и обильным цветением и плодоношением. Вероятно, это связано с ее более высокой устойчивостью к условиям южной тайги.

Декоративная форма *Ranunculus acris* 'Multiplex' эффективно размножается вегетативно.

В отличие от представителей рода *Helleborus* L., европейский лесной эфемероид *Isopyrum thalictroides* довольно быстро адаптировался к условиям южной тайги: характеризуется регулярным цветением и плодоношением.

Высокие адаптационные способности выявлены также у видов родов *Actaea*, *Anemone*, *Delphinium* L., *Thalictrum*, *Trollius* L., большинства представителей рода *Aquilegia* L., некоторых видов рода *Pulsatilla* (*P. pratensis*, *P. vulgaris*). Так, *Pulsatilla vulgaris* характеризуется высокой устойчивостью в грунте: продолжительность онтогенеза составляет не менее 8–10 лет, РСП – от 60 до 165 семян на побег; $К_{пр}$ – в среднем 85 %, образует регулярный самосев. Свежесобранные семена вида имеют высокую всхожесть – от 80 до 93 %.

Два сибирских вида прострела – *Pulsatilla turczaninovii* и *P. dahurica*, – которые привлекались в культуру из природных местообитаний на юге Сибири, оказались малоустойчивыми. Необходимо дальнейшее изучение и подбор оптимальных микроклиматических условий для культивирования этих видов при интродукции в СибБС ТГУ.

Восточноазиатский высокодекоративный вид *Glaucidium palmatum*, который некоторые авторы [139] относят к семейству Paeoniaceae, находится на первичном этапе интродукции в Томске. Он регулярно цветет и плодоносит, однако для окончательных выводов необходимо проведение исследований местных репродукций вида.

Слабое плодоношение отмечено у *Anemona dichotoma*, размножающейся преимущественно вегетативно.

Регулярный самосев образуют 37 видов.

В качестве модельных видов для более подробного изучения биологии выбраны 9 видов рода *Aquilegia* и 4 вида рода *Trollius*.

Род ***Aquilegia*** **L., водосбор** включает от 65 до 72 видов, распространенных на территории Евразии, Северной и Центральной Аме-

рики; в Северной Азии отмечено 17 таксонов [189–191]; в Сибири встречается 10 видов [192].

Аквилегии имеют своеобразную морфологию цветков, включающую наличие ярко окрашенных лепестковидных чашелистиков, лепестков, часть из которых модернизирована в нектарники со шпорцами, стаминодиев. Поэтому виды рода рассматриваются в качестве уникальной модели, позволяющей исследовать генетическую природу этих морфологических образований [193].

Обособление видов происходило посредством этологической изоляции через различных опылителей, отличавшихся в Северной Америке (колибри, длиннохоботковые насекомые) и Азии (коротхохоботковые насекомые) [191].

Многие представители рода способны в условиях интродукции образовывать гибриды [194].

В Сибири интерес к изучению видов рода *Aquilegia* в последние годы неуклонно возрастает. Исследования биологии некоторых сибирских видов рода проводятся в ЦСБС СО РАН (Новосибирск) [188], Якутском ботаническом саду [195], Кемеровском ботаническом саду [196] и других и связаны с изучением внутривидовой изменчивости, особенностей сезонного развития, онтогенеза растений.

Объектами настоящего исследований послужили *Aquilegia atrata*, *A. canadensis*, *A. chrysantha*, *A. ecalcarata*, *A. flabellata*, *A. glandulosa*, *A. oxysepala*, *A. sibirica*, *A. viridiflora* и некоторые гибриды.

Виды *Aquilegia* в условиях интродукции на юге Томской области проходят полный цикл сезонного развития: регулярно цветут и плодоносят, образуют полноценные семена и самосев [197]. По продолжительности сезонного развития все виды отнесены к длительно вегетирующим весенне-летне-осеннезеленым и весенне-летнезеленым многолетникам, по срокам цветения – к раннелетним. Раннее цветение изученных видов обусловлено тем, что в почках возобновления в предзимний период находятся сформированные генеративные органы. Префлоральный период у различных видов составляет 30–37 дней, наименее продолжительный у *A. viridiflora*. Зацветают виды в конце мая – первой половине июня. Ритм цветения устойчивый. Исключение составила *A. micrantha*, выпавшая из коллекции, у которой наблюдалось хаотическое смешение фенодат. Самое раннее цветение отмечено

у *A. viridiflora*, самое позднее – у *A. chrysantha*, причем такая последовательность фенодат сохраняется на протяжении многих лет.

Средняя продолжительность цветения варьирует от 15 до 38 дней, поэтому фенофазы окончания цветения и начала созревания у некоторых гибридов могут перекрываться (см. табл. 13).

Цветки сохраняют декоративность в течении (4) 5–8 (10) суток. В августе–сентябре у *A.* × *hybrida*, *A. atrata* и *A. chrysantha* нередко наблюдается вторичное цветение, изредка – у *A. sibirica*. Продолжительность периода от начала цветения до созревания семян составляет от 32 до 42 дней, минимальная – у сибирских видов *A. sibirica*, *A. glandulosa*, *A. oxysepala* и гибридов (см. табл. 13).

Полученные результаты близки к данным фенонаблюдений, приводимым Т.И. Фоминой [121] для Новосибирска, а также для *A. sibirica* в Кемеровской области [196]. Однако общая продолжительность вегетационного периода изученных видов в условиях подтаежной зоны больше, чем в условиях лесостепи. Поэтому мы относим 5 видов рода *Aquilegia*, в отличие от Т.И. Фоминой [121], по характеру феноритмотипа в условиях южной тайги к весене-летне-осеннезеленым и 4 вида к весенне-летнезеленым растениям с общей продолжительностью вегетационного периода от 155 до 174 дней. Заметим, что И.И. Крохмаль [198] также определяет феноритмотип видов рода *Aquilegia* в степной зоне Украины как весенне-летне-осеннезеленый. В то же время необходимо отметить относительную лабильность сроков окончания вегетации у некоторых видов рода, например *A. viridiflora* и *A. sibirica*. Возможно, определенную роль играют микроклиматические условия местообитаний и особенности ухода за растениями.

Семенное размножение. Антэкология. Фертильность пыльцы. Азиатские и европейские виды рода (*A. sibirica*, *A. atrata*, *A. oxysepala* и др.) опыляются в естественных местообитаниях в основном пчелами и шмелями (мелиттофилия), *A. canadensis* – колибри (орнитофилия) и пчелами (мелиттофилия), *A. chrysantha* – бабочками [198].

При интродукции в Сибирском ботаническом саду виды и гибриды *Aquilegia* характеризовались высокой фертильностью пыльцевых зерен, в пределах 87,7–94,8 %, за исключением *A. hybrida* серии ‘Winky’ (фертильность 24–26 %).

Первичными аттрактантами в цветках изученных видов являются нектар, находящийся в шпорце, и пыльца, вторичными – яркая (красная, синяя, фиолетовая, желтая) или белая окраска околоцветника, форма и довольно крупные размеры цветков, собранных в цимозные соцветия. Тычинок, расположенных по спирали, много. Пыльники вскрываются продольно, сначала в верхнем круге, затем в нижнем. Длина шпорцев колеблется от 1 (*A. oxysepala*) и 1,3–2,4 см (*A. canadensis*) до 4,5–6,5 см (*A. chrysantha*), у *A. ecalcarata* шпорцы отсутствуют. В соцветии цветки в основном 5-членные, но встречаются 4- и 6-членные.

На цветках видов рода *Aquilegia* наиболее часто отмечены шмели и пчелы. Шмели, по нашим наблюдениям, ползая в цветке, могут прокусывать шпорец, чтобы достать нектар, особенно у длиношпорцевых видов, например *A. chrysantha*. Нередко шмели используют в цветках только пыльцу.

Наши исследования, проведенные с помощью реакции Робинсона, подтверждают литературные данные. Так, у *A. chrysantha* рыльце прокрашивалось на 3–4-й, а у *A. flabellata* в основном, на 3-й день после раскрывания цветка (протерандрия). Рыльце *A. viridiflora* прокрашивалось на 2-й и 3-й день цветения; слабое прокрашивание отмечено к концу первых суток. Протогиния подтверждена у *A. canadensis*.

Продолжительность цветения одного цветка составляла (4) 5–7 суток, в прохладную погоду может увеличиваться у отдельных видов и гибридов до 8–10 суток. Общая продолжительность фенофазы цветения колебалась от 15 (*A. canadensis*) до 36–38 дней (*A. atrata*, *A. chrysantha*, *A. oxysepala*).

Всхожесть семян. Виды рода *Aquilegia*, по литературным данным [175, 193], характеризуются затрудненным прорастанием семян, связанным с различными типами эндогенного покоя. Проведенные исследования подтвердили наличие у семян видов рода *Aquilegia* L. маленького зародыша 0,25–0,28 мм длиной.

Свежесобранные семена *A. canadensis* и *A. viridiflora* в 2013–2015 гг. имели высокую лабораторную всхожесть (от 80,0 до 95,2 %). Через полгода хранения их всхожесть уменьшилась до 50,0–87,5 %.

Всхожесть свежесобранных семян остальных видов была невысокой (12,3–36,7 %). Лабораторная всхожесть семян *A. atrata* и

A. chrysantha через 7 месяцев хранения повышалась до 48,2–70 % на свету в разные годы, а у *A. glandulosa*, *A. oxysepala*, *A. sibirica* оставалась невысокой, или семена не прорастали совсем [197]. Семена обычно начинали прорастать на 7–8-й день, период прорастания различный (от 8–10 до 20 дней). Наиболее глубокий покой установлен у видов сибирской флоры *A. sibirica*, *A. glandulosa*.

Средняя лабораторная всхожесть семян *A. sibirica* после обработки в растворе гиббереллловой кислоты (ГБК) в разные годы наблюдений достигала 72,6–85,8 %, *A. glandulosa* 80,0–90,3 %, *A. oxysepala* – 87,2 % (рис. 9). Семена прорастали в течение 8–12 дней, энергия прорастания достигала 40 %. Таким образом, ГБК является эффективным стимулятором прорастания семян исследованных видов.

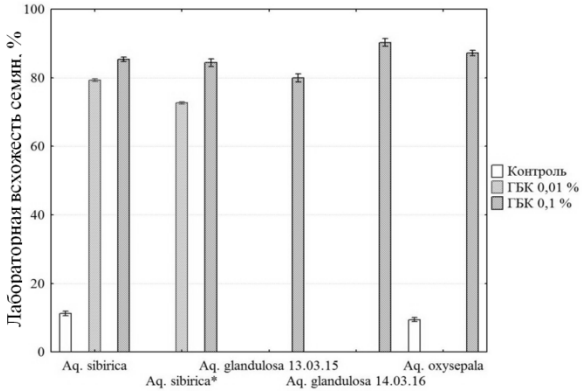


Рис. 9. Всхожесть семян некоторых видов рода *Aquilegia* после обработки раствором ГБК. * – свежесобранные семена

Холодная стратификации в течение 8 недель при температуре +4°С ускоряла прорастание *A. oxysepala* (средняя лабораторная всхожесть увеличивалась до 68,3 % против 20,5 % в контроле) и *A. chrysantha* (всхожесть повышалась до 80 % против 55 % в контроле).

Большое значение для прорастания семян некоторых видов рода *Aquilegia* имеют, по литературным данным, условия освещения [175]. Природа и механизм действия света на процесс прорастания семян чрезвычайно сложны. Как правило, действие света связывают с состоянием покоя семян, преимущественно неглубокого фи-

зиологического. Установлено, что наиболее чувствительной к свету областью зародыша семени является его ось (корень / гипокотиль), где содержится основное количество фитохрома [83].

Влияние света на показатели лабораторной всхожести семян водосбора изучали на примере 4 видов (*A. atrata*, *A. canadensis*, *A. sibirica*, *A. viridiflora*), которые отнесены к светочувствительным: всхожесть семян на свету в 1,7–4,7 раза превосходила всхожесть в темноте (рис. 10).

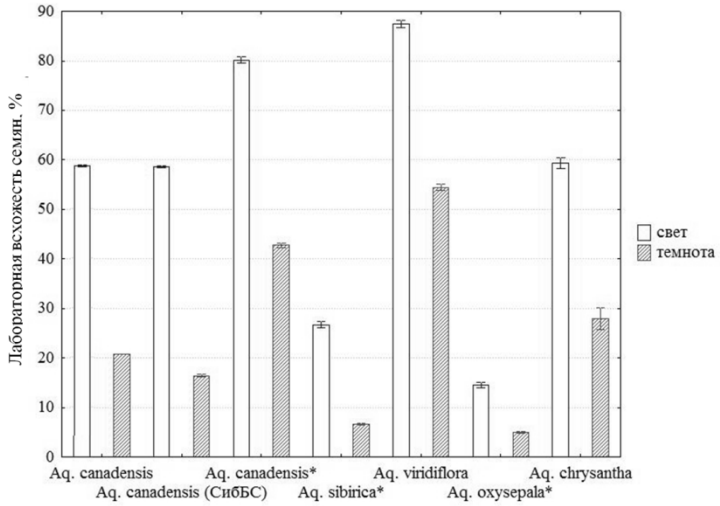


Рис. 10. Влияние света на прорастание семян некоторых видов рода *Aquilegia.* * – свежесобранные семена, в остальных случаях проращивание семян осуществляли в марте

По характеру репродуктивной стратегии виды рода *Aquilegia* отнесены, в соответствии с Л.Г. Раменским [199], к эксплерентам, так как для них характерны семенное размножение и соответственно высокая семенная продуктивность, короткий общий жизненный цикл развития (в культуре от 3 до 5–6 лет, редко до 8 лет), способность образовывать обильный самосев.

Автогамия. Наличие у видов рода *Aquilegia* автогамии отмечали как отечественные, так и зарубежные ученые [200, 201], которые установили, что в изолированных соцветиях и цветках различных

видов рода формировались полноценные семена вследствие неполной протогинии или неполной протерандрии.

В интродукционном эксперименте способность к автогамии изучали у *A. canadensis*, *A. chrysantha*, *A. viridiflora*. Для этого был проделан опыт по изоляции 25 соцветий у каждого исследованного образца. Был установлен высокий процент завязавшихся плодов при изоляции отдельных соцветий (табл. 14). В то же время число завязавшихся семян при свободном опылении в 1,3–1,5 раза превосходил данный показатель в условиях изоляции, что позволяет отнести изученные многолетники к автогамно-аллогамным видам.

Таблица 14

Показатели элементов семенной продуктивности у некоторых видов и гибридов рода *Aquilegia* при свободном опылении и в условиях изоляции соцветий (2014 г.)

Название вида	Число листовок на плод, шт.	Число семян в листовке, шт.	Число семян на один плод, шт.	ПП, %
	M±m		M	
A. canadensis	4,8±0,06 4,9±0,08	9,0±0,3 13,8±0,9	43,2 67,6	65,1 79,2
A. chrysantha	5,5±0,05 5,4±0,09	22,5±2,1 29,0±2,5	123,7 156,6	68,3 89,1
A. viridiflora	5,0±0,03 5,0±0,02	10,1±0,2 13,9±0,5	50,5 69,5	75,2

Примечание. В числителе указаны данные для изолированных соцветий, в знаменателе – при свободном опылении.

Изученные гибриды ‘Crimson Star’, ‘Nora Barlow’, ‘Winky Red’ также отличались высокими показателями ПП и $К_{пр}$ при изоляции соцветий, поэтому для целей размножения ценных сортогрупп в условиях культуры рекомендовано использование изоляторов для предотвращения переопыления.

Семенная продуктивность. Исследованные виды в условиях интродукции характеризуются высокой семенной продуктивностью, обеспечивающей им активное семенное возобновление и расселение (табл. 15).

Таблица 15

Семенная продуктивность исследованных видов рода *Aquilegia* при интродукции в Сибирском ботаническом саду (2013–2016 гг.)

Название вида	Год	Возраст генеты, лет	Число листовок	Число семяпочек в листовке	Число семян в листовке	Число цветков на побеге	Число завязавшихся плодов	Число побегов	ПСП / побег и особь, шт.	РСП / побег и особь, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
			M±m, шт. Min–Max, шт.									
A. atrata	2013	2	5,1±0,1 5–10	27,0±1,2 14–30	21,1±1,1 6–32	23,0±2,7 12–35	21,7±2,2 6–33	5,8±0,4 4–8	3167,1 18369,2	2335,1 13543,8	94,3	73,7
	2014	3	5,0±0,1 4–8	28,0±0,9 16–33	24,7±0,9 8–33	18,3±2,2 11–37	12,2±1,8 5–37	7,5±0,5 7–8	2562,0 19215,0	1506,7 11300,3	66,7	58,8
A. canadensis	2013	2	5,1±0,1 4–6	15,7±0,6 9–20	12,5±0,6 6–18	10,0±3,0 7–13	9,0±3,0 6–12	3,7±0,9 2–5	800,7 2962,6	573,8 2122,9	90,0	71,7
	2014	3	4,9±0,1 3–6	16,5±0,5 7–29	13,8±0,5 6–27	4,8±0,5 4–7	3,8±0,3 3–5	4,4±0,5 2–6	388,1 1707,5	257,0 1130,6	79,2	66,2
	2016	5	4,9±0,1 4–6	20,6±1,3 10–33	15,1±1,3 10–33	5,5±0,6 3–7	3,0±0,3 2–4	7,0±1,5 4–9	555,2 3886,2	222,0 1553,8	54,5	40,0
A. chrysantha	2013	2	5,5±0,1 5–6	37,2±1,2 14–46	30,5±1,4 9–43	8,4±1,2 5–16	7,3±1,2 1–12	5,0±1,0 2–10	1718,6 8593,2	1224,6 6123,0	86,9	71,3
	2014	3	5,4±0,1 5–6	39,9±2,3 14–46	29,0±2,5 8–43	9,6±0,5 3–7	8,1±0,7 1–7	4,7±0,8 4–9	2068,4 9721,6	1268,5 5961,8	84,4	61,3
	2016	5	5,2±0,2 5–6	8,7±1,2 3–25	8,5±1,2 4–25	16,2±0,6 13–24	14,2±0,6 11–21	3,3±0,6 1–8	732,9 2418,5	627,6 2071,2	87,7	85,6
A. ecalcarata	2014	2	4,9±0,1 4–5	16,5±1,5 15–18	8,1±0,5 3–16	6,3±1,2 2–9	4,6±1,8 1–7	8,3±1,7 7–11	509,4 4227,6	182,6 1515,6	73,0	35,8
A. flabellata	2014	3	5,0	32,6±1,4 26–41	30,9±1,2 25–40	5,8±0,3 4–8	4,5±0,5 4–8	5,0±0,8 2–8	945,4 4727,0	695,3 3476,5	86,2	73,5

Название вида	Год	Возраст генеты, лет	Число листо-вок	Число се-мяпочек в листовке	Число семян в листовке	Число цветков на побеге	Число завя-завшихся плодов	Число побегов	ПСП / побег и особь, шт.	РСП / побег и особь, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
			M±m, шт. Min–Max, шт.									
	2016	2	4,7±0,1 4–5	25,8±1,7 11–48	18,0±1,6 5–45	7,6±0,7 5–9	6,6±1,0 4–9	4,5±0,8 2–10	921,6 4147,2	558,4 2512,8	86,8	60,6
A. glandulosa	2013	2	10,8±0,37 10–12	38,4±0,8 34–42	33,7±0,9 30–38	3,2±0,2 2–5	2,6±0,2 1–4	3,0±0,8 2–6	1327,1 3981,3	946,3 2338,9	81,2	71,3
A. glandulosa	2014	3	9,7±0,9 8–11	33,8±1,6 27–41	30,4±1,6 22–38	3,0±0,2 2–5	2,5±0,1 1–4	5,0±0,8 4–7	983,6 4917,9	737,2 3686,0	83,3	74,9
	2016	5	7,0±0,3 3–10	21,5±1,2 7–33	16,9±1,3 2–31	2,5±0,3 2–5	2,1±0,2 1–4	4,0±0,8 3–6	376,3 1505,0	248,4 993,7	84,0	66,3
A. oxysepala	2013	2	4,5±0,3 4–5	30,2±0,6 22–36	26,3±0,7 15–33	9,0±0,1 6–10	7,3±0,2 5–9	2,8±0,3 2–5	1223,1 3424,7	864,0 2419,1	81,1	70,6
	2014	3	4,8±0,2 4–5	31,9±0,8 24–38	27,9±0,9 18–35	9,4±0,2 6–15	7,0±0,2 4–12	3,4±0,8 2–6	1439,3 4893,7	937,4 3187,3	74,5	65,1
A. sibirica	2014	2	5,0	27,0±1,8 7–52	23,9±1,7 4–45	13,0±2,5 6–15	10,0±2,2 3–14	1	1755,0 1755,0	1195,0 1195,0	76,9	68,1
	2016	4	5,0	21,9±3,8 10–53	12,7±4,0 2–48	4,5±0,8 2–8	4,0±0,5 1–6	2,0±0,3 1–4	492,8 985,5	254,0 508,0	88,9	51,5
A. viridiflora	2014	3	4,6±0,1 4–5	16,6±0,6 10–21	13,9±0,5 8–20	5,4±0,5 4–7	4,4±0,4 3–5	11,0±1,8 6–15	412,3 4535,8	281,3 3094,7	81,5	68,2
	2015	4	4,7±0,2 4–5	18,3±0,7 9–21	17,0±0,5 9–20	6,8±0,5 3–13	5,8±0,5 1–11	11,5±1,4 6–18	584,9 6726,0	463,4 5329,3	85,3	79,2
	2016	5	5,0±0,2 3–5	16,2±0,6 11–21	14,2±0,6 11–21	6,3±0,7 3–15	4,3±0,3 3–7	12,8±2,6 10–15	510,3 6531,8	305,3 3907,8	68,3	59,8

ПП варьировал от 54,5 (*A. canadensis*, 5 год) до 94,3 % (*A. atrata*, 2-й год), $К_{пр}$ – от 31,2 (*A. ecalcarata*) до 79,2 (*A.viridiflora*, 4-й год) и 85,6 % (*A. chrysantha*, 5-й год). У большинства исследованных видов $К_{пр}$ высокий (более 60 %), что свидетельствует о хорошей реализации репродуктивного потенциала интродуцентов. Максимальные значения СП выявлены у европейского вида *A. atrata*, что обусловлено значительным количеством цветков в соцветиях данного вида. РСП побега варьирует по годам и зависит от возраста. У *A. canadensis* и *A. glandulosa* наблюдается уменьшение РСП побега в 5-летнем возрасте.

ПП большинства исследованных видов выше, чем в условиях степной зоны Украины [198]. Так, ПП *A. canadensis* составил в Украине в разные годы 25,4–54,6 % (в Томске 54,5–90 %), *A. atrata* – 54,3 % (в Томске 66,7–94,3 %) и был максимальным у *A. oxysepala* – 85 %, что близко к нашим данным. $К_{пр}$ в условиях южной тайги выше, чем в Донецке, что, на наш взгляд, связано с мезофильной природой исследованных видов.

Онтогенез. При посеве семян в грунт проростки различных видов рода *Aquilegia* появляются на 12–40-й день. Период прорастания растянут. Так, у *A. canadensis* он составлял 23–45 дней, у *A. sibirica* – 25–50 дней. Проростки имеют гладкие семядоли широкоовальной или почти округлой форма, отношение длины семядолей к их ширине от 1,1 до 1,3 (табл. 16).

Таблица 16

Биометрические характеристики проростков некоторых видов рода *Aquilegia* при интродукции в СибБС ТГУ

Название вида	Длина семядоли	Ширина семядоли	Длина черешка семядоли	Длина главного корня
	M±m, см			
A. flabellata	0,49±0,02	0,40±0,01	0,3±0,01	2,3±0,40
A. sibirica	0,23±0,01	0,18±0,01	0,2±0,02	1,0±0,20
A. oxysepala	0,47±0,05	0,42±0,01	0,3±0,02	2,3±0,30
A. viridiflora	0,26±0,01	0,21±0,02	0,1±0,00	1,06±0,10

Особенности онтогенеза изучали на примере модельного вида *A. viridiflora*, проростки которого появлялись на 12–28-й день после посева в грунт. В онтогенезе выделено 3 периода: латентный, пре-

генеративный, генеративный. Сенильный период не выражен в связи с коротким жизненным циклом.

Латентный период представлен черными, матовыми семенами 1,85±0,02 мм длиной, 0,98±0,01 мм шириной и массой 1 000 семян в среднем 0,6 г.

Прегенеративный период. Прорастание семян надземное. Проростки (p) имели гладкие семядоли широкоовальной или округлой формы, в среднем 0,26 мм длиной и 0,22 мм шириной

Первый лист тройчатосложный с тройчатонадрезанными долями и длинным черешком, появлялся, как правило, через 12–15 дней от начала прорастания. Семядоли увеличивались в размерах и достигали в среднем 0,59 мм длиной и 0,56 мм шириной. Главный корень начинал интенсивно ветвиться.

Ювенильное состояние (j) наступало через 1–2 месяца после появления всходов. Число розеточных листьев (длиной до 4,2–6,0 см) ювенильного типа 3–5. Настоящие листья тройчатосложные, листочки преимущественно трехлопастные. Семядоли отмирали. Происходила закладка почки возобновления, что является характерной особенностью данной онтогенетической стадии.

Имматурные растения (im) достигали высоты 10–18 см. Число розеточных листьев возрастало до 5–11. Главный корень сохранялся, однако происходило активное образование боковых корней. Развивался утолщенный каудекс.

Виргинильные растения (v) представляли собой первичный розеточный побег высотой 17–22 см, состоящий из 10–16 розеточных листьев. Розеточные листья дважды тройчатые. Сформирован довольно мощный каудекс, 1,5–1,7 см в диаметре. На гипокотиле образовывались придаточные почки в числе 3–6.

Молодое генеративное состояние (g_1) обычно наступало на втором году жизни. Прорастание нескольких почек возобновления приводило к ветвлению корневища, оно становилось многоглавым, продолжало увеличиваться в диаметре и в длину. Число генеративных побегов у растений варьировало от 1 до 3–5. Продолжительность данного возрастного состояния в культуре обычно 2 года.

Средневозрастное генеративное состояние наступало на (3) 4–5-м годах жизни и характеризовалось максимальными показателя-

ми основных параметров: высота побега 48–70 см, число генеративных побегов достигало в среднем 15.

В дальнейшем отмечена поливариантность развития. Большая часть особей на 5–6-м годах жизни отмирала, незначительный процент продолжал вегетировать. Часть растений могла отмирать уже на 4-м году жизни. Таким образом, *A. viridiflora* представляет собой травянистый каудексовый короткокорневищный поликарпик с сокращенным циклом развития.

Биоморфы. Вегетативное размножение. Все исследованные виды являются гемикриптофитами. По классификации жизненных форм, разработанной И.Г. Серебряковым [67], большинство видов отнесены к подклассу стержнекорневых травянистых поликарпиков, группе многоглавых стержнекорневых трав. Они представлены жизненной формой вегетативно неподвижных каудексовых стержнекорневых поликарпических растений. Виды данной группы не способны к вегетативному размножению. Вторую группу составляют *A. glandulosa* и *A. sibirica*, отнесенные к подклассу кистекорневых и короткокорневищных травянистых поликарпиков, способных к сенильной партикуляции.

Устойчивость к абиотическим факторам. Изученные виды и сорта характеризовались высокой зимостойкостью и морозоустойчивостью.

Устойчивость к биотическим факторам. По литературным данным, виды рода *Aquilegia* и полученные на их основе сорта могут поражаться грибными болезнями: аскохитозом, альтернариозом, филлостиктозом, мучнистой росой (возбудитель *Erysiphe communis* Grev. f. *aquilegia* West.) [202]. Из вредителей могут быть отмечены тля, нематода, совки [203]. По результатам собственных наблюдений, из грибных болезней наибольшую опасность представляет мучнистая роса, которая обычно развивается при посадке растений на затетененных участках в годы с повышенным гидротермическим режимом.

Габитус, **интродукционная оценка и применение в ландшафтном дизайне.** По показателям габитуса изученные виды соответсвуют природным параметрам или превосходят данные показатели. Высокой устойчивостью в условиях интродукции отличались *A. atrata*, *A. viridiflora*, *A. vulgaris*, к устойчивым многолетникам отнесены *A. chrysantha*, *A. ecalcarata*, *A. glandulosa*,

A. oxysepala, к среднеустойчивым – *A. canadensis* и *A. formosa*. В целом исследованные виды являются многолетниками с укороченным онтогенетическим циклом развития, большинство из них способны формировать регулярный и нередко обильный самосев. Изученные сорта отнесены к малолетним растениям.

В ландшафтном дизайне виды и сорта водосбора рекомендуется использовать в пейзажных цветниках в групповых и смешанных посадках на передних и задних планах композиций в зависимости от высоты растений, окраски цветков и других декоративных характеристик, а также с учетом особенностей агротехники выращивания и размножения. Изученные виды могут быть использованы для цветочного оформления открытых и полузатененных участков с умеренным увлажнением: в миксбордерах, каменистых садах (*A. viridiflora*, *A. canadensis*, *A. flabellata* ‘Cameo’), групповых посадках на газоне, по окраинам цветников (*A. glandulosa*, *A. sibirica*), в парках. Сортосерия ‘Winky’ может применяться для горшечной культуры.

Род *Trollius* L., купальница, включает около 30 видов [204], произрастающих в умеренных и холодных областях Северного полушария; на территории Сибири встречаются 11 видов [205]. Род включает ценные декоративные растения, некоторые виды перспективны как лекарственные культуры [206–208].

Объектами исследований послужили 5 видов рода *Trollius*: *T. pumilus*, *T. chinensis* subsp. *macropetalus*, *T. europaeus*, *T. ledebourii*, *T. asiaticus*. Первые два вида изучены в Сибирском ботаническом саду впервые.

Сезонный ритм развития. В условиях южной тайги виды рода *Trollius* начинали вегетировать через 5–12 дней после схода снега и отнесены к средней ритмологической группе по срокам отрастания. Начало фенофазы бутонизации отмечено в мае. По срокам начала цветения виды подразделены на раннелетние – 3 вида: *T. asiaticus*, *T. pumilus*, *T. europaeus*, и летние: *T. ledebourii*, *T. chinensis* subsp. *macropetalus* (см. табл. 13). Продолжительность фенофазы цветения составляет 17–27 суток, массового цветения – 7–10 суток. Летнецветущие виды превосходят раннелетние по продолжительности цветения. Семена начинали созревать в конце июня (*T. asiaticus*), у осталь-

ных видов – в июле (см. табл. 13). Феноритмотип – весенне-летне-зеленый. Продолжительность вегетационного периода – 126–150 дней, максимальная – у высокогорного азиатского вида *T. pumilus.* Самый короткий период вегетации отмечен у аборигенного вида *T. asiaticus*, который характеризуется также самым ранним и коротким по продолжительности периодом цветением, что обусловлено его адаптацией к экстремальным условиям северных регионов.

Семенное размножение. Антэкология. Продолжительность цветения отдельного цветка видов рода *Trollius* составляла 6–10 (12) дней. Элементы цветка расположены по спирали. Цветки обладают необходимым набором первичных (нектар, находящийся в углублениях у основания плодолистиков, пыльца) и вторичных аттрактанов, однако купальницы не относятся к высокоспециализированным энтомофилам. По Т.В. Кузнецовой [209] флоральной единицей является отдельный цветок, парakладии немногочисленные; синфлоресценция – закрытая кисть.

Цветки купальниц посещали шмели, пчелы, сирфиды, мухи, мелкие жуки. По характеру цветения изученные виды относены к растениям дневного типа с пиком цветения в околополуденные часы, что характерно для насекомоопыляемых растений и объясняется суточной динамикой активности опылителей [210]. Цветкам исследованных видов свойственны протерандрия и последовательное центрипетальное созревание тычинок и пестиков, что отмечено К. Фегри и Л. ван дер Пейлом [78]. По нашим данным, рыльце *T. pumilus* созревало на 3–4-й день, *T. ledebourii* – на 3-й день. Фертильность пыльцы высокая – от 88 (*T. pumilus*) до 96–98 % (остальные виды).

Продолжительность цветения одного цветка составляла от 7 до 12–14 дней и зависела от погодных условий. Тычинки полностью теряли жизнеспособность обычно на 8-й день от начала цветения. Сначала опадали лепестки, затем тычинки.

Всхожесть семян, семенная продуктивность. Масса 1 000 семян варьирует от 0,86 до 1,1 г. Наиболее крупные семена выявлены у *T. ledebourii* и *T. chinensis* subsp. *macropetalus*. По способу распространения диаспор изученные виды являются баллистами.

Л.В. Бугловой с соавт. [177] при интродукции некоторых видов рода *Trollius* в Новосибирске было установлено, что наиболее сфор-

мированный зародыш образуется у *T. ledebourii*. У *T. pumilus* обнаружена поливариантность степени развития зародыша, который составляет 1/4…2/5 длины семени и может находиться как на поздней сердечковидной стадии, так и, в основном, на стадии торпедо.

Результаты собственных исследований подтвердили данные, приводимые сотрудниками ЦСБС СО РАН. Например зародыш у *T. asiaticus* в условиях южной тайги также находится преимущественно на сердечковидной стадии (незначительная часть семян – на стадии ранней торпеды) и занимает около 1/4 длины семени, отношение длины зародыша к длине семени составляет 0,23 мм, что близко к значениям (0,25), приводимым Л.В. Бугловой и др. [177]. У *T. ledebourii* хорошо заметны 2 удлиненные семядоли, подсемядольное колено и зачаток корня, отношение длины зародыша к длине семени в среднем составляет 0,33, что несколько меньше значений (0,41), полученных Л.В. Бугловой и др. [177]. Подобное строение зародыша выявлено также у *T. chinensis* subsp. *macropetalus*. У *T. pumilus* отмечена поливариантность развития зародыша в разные годы.

Семена *T. asiaticus* и *T. europaeus* в лабораторных условиях на свету при комнатной температуре в 2012–2016 гг. (февраль–март) не прорастали. Всхожесть семян *T. pumilus* в мае 2012 г. составила 40 %, а в феврале 2016 г. семена прорастали в течение 20 дней и имели среднюю всхожесть 36,6 %, что подтверждает данные, полученные Л.В. Бугловой и др. [177]. Указанный образец отобран для дальнейших селекционных исследований как перспективный. Всхожесть семян *T. ledebourii* была очень низкой – не более 10 %. Стратификация семян при температуре +4 °С значительно повышала их всхожесть до 83,3 %.

Опробован способ ускоренного семенного размножения исследованных видов с предварительным замачиванием в 0,1 %-ном растворе гибберелловой кислоты в течение суток, после чего всхожесть семян достигала 63–95 %, минимальная – у семян *T. asiaticus* с глубоким морфофизиологическим покоем (рис. 11). Семена начинали прорастать через 10 дней после обработки гибберелловой кислотой, период прорастания составил 15–20 дней.

У видов рода *Trollius* при подзимнем посеве семян в грунт наблюдался обильный самосев, что позволяет рекомендовать данный способ как наименее трудоемкий. Однако для целей практиче-

ского ускоренного семенного размножения следует использовать обработку семян в 0,1 %-ном растворе ГБК.

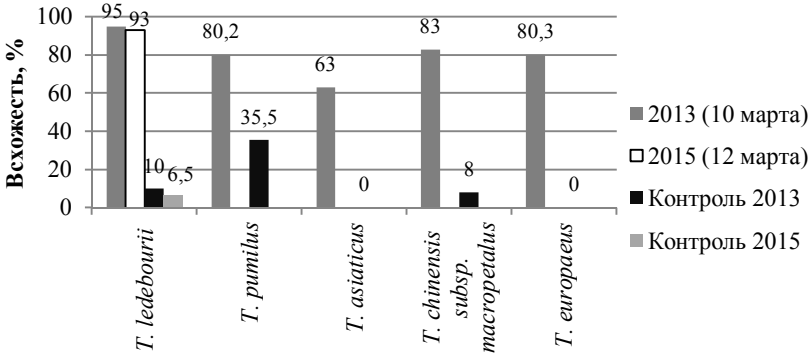


Рис. 11. Влияние ГБК на всхожесть семян различных видов рода *Trollius*

По мнению Л.В. Бугловой с соавт. [177], особенности прорастания семян видов рода *Trollius* связаны со сроками их созревания: у *T. asiaticus* семена созревают раньше, чем у других видов, и недоразвитый зародыш препятствует прорастанию семян вскоре после их осыпания.

На наш взгляд, особенности прорастания семян также связаны с происхождением видов. Формирование *T. asiaticus* шло в суровых северных областях, и наличие глубокого морфо-физио-логического покоя семян является своеобразной страховкой от гибели проростков в позднелетний и осенний периоды. Семена *T. asiaticus* начинают прорастать весной следующего года, и проростки попадают в благоприятные условия для развития растений.

T. ledebourii – восточноазиатский вид, приуроченный к более теплым областям с продолжительным вегетационным периодом (Восточная Азия), поэтому, возможно, у него сформировалась несколько иная стратегия семенного размножения.

T. pumilus является высокогорным видом. Отсутствие глубокого покоя семян, возможно, является одним из вариантов (ускоренного) развития в условиях высокогорий с коротким вегетационным периодом, т.е. имеет место проявление поливариантности развития.

Семенная продуктивность изучена в 2013–2015 гг. на образцах репродукции Сибирского ботанического сада (табл. 17).

Таблица 17

Семенная продуктивность видов рода *Trollius* репродукции Сибирского ботанического сада

Название вида	Год жизни	Год	Число листовок	Число семяпочек в листовке	Число семян в листовке	Число цветков на побеге	Число побегов	Процент завязавшихся плодов, %	ПСП побега, шт.	РСП побега, шт.	РСП особи, шт.	$К_{пр}$, %
			M±m, шт.					M				
T. asiaticus	2-й	2014	30,3±5,2	9,0±0,3	6,0±0,3	3,3±0,2	5,4±1,4	90,9	899,9	545,4	2945,2	60,6
	3-й	2015	26,8±3,2	10,0±0,3	6,6±0,5	2,8±0,2	14,0±2,3	95,0	750,4	470,6	6588,4	62,7
T. chinensis subsp. *macropetalus*	2-й	2014	32,3±7,9	8,6±0,4	5,8±0,4	8,1±0,8	4,3±0,9	98,8	2250,0	1498,7	6444,4	66,6
	3-й	2015	30,3±4,2	9,9±0,4	5,7±0,5	4,5±0,4	6,0±0,1	84,4	1349,9	656,3	3937,8	48,6
T. europaeus	3-й	2015	38,4±4,2	11,4±0,5	8,0±0,7	2,0±0,2	6,2±1,2	95,0	875,6	583,7	4085,9	66,7
T. ledebourii	2-й	2014	26,5±1,2	8,9±0,3	6,0±0,4	5,6±0,3	2,2±0,4	95,0	1320,8	795,0	1749,0	60,2
	3-й	2015	31,0±3,0	9,1±0,4	4,1±0,5	4,5±0,7	5,2±0,2	90,2	1270,5	521,1	2709,7	41,0
T. pumilus	2-й	2013	13,0±1,2	9,5±0,3	7,9±0,3	1	2,1±0,2	95,2	123,5	97,8	205,3	79,2
	5-й	2014	19,4±1,6	8,3±0,4	7,2±0,7	1	11,0±0,3	90,0	161,0	125,7	1536,7	78,1
	6-й	2015	10,7±0,6	8,9±0,3	5,6±0,5	1	5,8±0,3	100,0	95,2	59,9	347,4	62,9

При подсчете РСП учитывали число нормально развитых неповрежденных семян, так как семязачатками исследованных видов питаются личинки *Chiastochaeta trollii*. Установлено, что большинство исследованных видов характеризовались высокой семенной продуктивностью (от 521 до 1 499 семян на побег, 1 749,0–6 588,4 семян на особь). Минимальная РСП установлена у высокогорного вида *T. pumilus* (59,9–125,7 семян на побег, 205,3–1 536,7 семян на особь), что обусловлено, главным образом, наличием одноцветкового побега. У исследованных видов реализовывалось от 41 до 86,8 % потенциальных возможностей семенного размножения. Высокая РСП особей позволяет видам эффективно возобновляться. В условиях культуры исследованные виды сочетают стратегию эксплерента (виолента) и патиента. Для семенного банка характерно неравномерное и продолжительное прорастание, что позволяет популяциям выживать в течение длительного периода времени.

Биоморфа. Вегетативное размножение. Виды рода *Trollius* являются кистекорневыми полурозеточными многолетними поликарпическими растениями с дициклическими, реже – три- и полициклическими побегами [211]. Будущий цветоносный побег формируется в почках возобновления полностью к концу вегетационного сезона. В естественных местообитаниях вегетативное размножение слабое и возможно только в форме партикуляции стареющих особей. Однако в условиях культуры интродуценты легко размножаются вегетативно делением корневища (искусственное вегетативное размножение).

Онтогенез. Онтогенез изученных видов хорошо освещен в литературе [211–213]. Максимальный возраст в природе может достигать 70 и более лет [212]. При выращивании растений рода *Trollius* из семян в условиях южной тайги прегенеративный период составлял не менее 2 лет, цветение особей наблюдалось в основном на 3-м году жизни, что согласуется с литературными данными [211]. Таким образом, для видов рода *Trollius* характерно более замедленное развитие по сравнению с представителями родов *Aquilegia*, *Pulsatilla* L. и особенно *Delphinium* L., виды которого при выращивании рассадным способом зацветали уже на первом году жизни.

Устойчивость к абиотическим факторам. Виды рода *Trollius* отнесены к долголетним растениям и характеризуются высокими зимо-

стойкостью и холодостойкостью. При регулярном делении стареющих особей раз в 5–8 лет могут сохраняться в культуре неограниченно долго. На интродукционном участке растут более 10–15 лет. *T. pumilus*, по литературным данным [177], может страдать от выпревания в весенний период, однако испытанный в СибБС ТГУ образец отличается высокой устойчивостью при посадке на дренированных участках.

Устойчивость к биотическим факторам. Исследованные виды отнесены к многолетникам, устойчивым к воздействию биотических факторов, однако семена видов рода *Trollius* нередко могут повреждаться личинками насекомых, что отражается на их семенной продуктивности.

Габитус. При выращивании в культуре наблюдается значительное увеличение высоты растений, числа побегов в кусте и числа цветков на побеге (полимеризация). Так, растения *T. asiaticus* в культуре образовывали в среднем 14 побегов против 1–2 в природе, среднее число цветков на побеге возрастало до 4 против 1–2 в естественных местообитаниях в окрестностях г. Томска.

Интродукционная оценка и применение в ландшафтном дизайне. Изученные виды отнесены к высокоустойчивым и устойчивым (*T. pumilus*) при интродукции в Сибирском ботаническом саду (см. прил. А). Они могут быть рекомендованы для посадки группами или небольшими массивами на открытых или полутенистых, но достаточно влажных плодородных участках для декоративного оформления цветников в стиле «Природный сад» и водоемов в весенний и летний период. Низкорослый высокогорный вид *T. pumilus* является перспективным растением для использования в каменистых садах, к тому же он длительное время сохраняет декоративность листьев.

В целом при интродукции представителей семейства Ranunculaceae в подзоне южной тайги к высокоустойчивым отнесено 30 видов, к устойчивым – 22 и среднеустойчивым – 7 видов (*Adonis vernalis*, *Aquilegia canadensis*, *Helleborus caucasicus* и др.). Малоустойчивыми оказались 3 вида: *Aquilegia microphylla*, *Pulsatilla dahurica* и *P. turczaninovii.* Устойчивые и высокоустойчивые виды могут использоваться в различных типах цветников (группы, миксбордеры, бордюры, цветники типа «Природный сад») как на солнечных (*Adonis*, *Aquilegia*, *Delphinium* и др.), так и полутенистых (*Anemona*, *Trollius*) и

тенистых (*Anemona*, *Hepatica*) участках, каменистых горках (*Aquilegia canadensis*, *A. flabellata*, *Pulsatilla* и др.).

По высоте генеративных побегов исследованные виды подразделены на высокие (*Aconitum*, *Cimicifuga*, *Thalictrum aquilegifolium*, *T. delavayi*, *T. lucidum*), среднерослые (большинство видов), низкорослые (*Aquilegia* 'Cameo' и др., *Hepatica, Pulsatilla*). Для широкого использования в ландшафтном дизайне не рекомендованы ядовитые представители родов *Aconitum*, *Actaea* (яркие и сочные красные, белые, черные плоды могут вызвать отравление у детей и взрослых).

5.4. Семейство Primulaceae

Семейство **первоцветные (Primulaceae)** включает от 23 до 27 родов и около 1 000 видов травянистых растений, произрастающих преимущественно в Северном полушарии [137]. Среди них много редких и исчезающих видов, занесенных в Красную книгу России [143] (*Primula juliae* и др.) и региональные Красные книги Сибири (*Cortusa mattioli*, *P. macrocalyx*, *P. cortusoides*, *P. pallasii* и др.).

В интродукционном эксперименте изучались представители 4 родов: *Cortusa* L., *Dodecatheon* L., *Lysimachia* L., *Primula* L.

Род *Primula* L., первоцвет, является крупнейшим в семействе и включает, по разным источникам, 430–500 видов травянистых растений, распространенных преимущественно в умеренных и холодных областях Северного полушария, лишь отдельные виды встречаются в горах Южной Америки и Африки, тропической Азии [214, 215]. По данным J. Richards [214], 78 % видов рода произрастают в Синогималайской области и прилегающих к ней районах Центральной Азии, где находится центр видового разнообразия и вероятный центр происхождения рода. Большинство видов первоцвета сосредоточены в горных системах, что позволяет выращивать их в условиях холодного климата.

По данным, приводимым Н.К. Ковтонюк, А.А. Гончаровым [216], во флоре России произрастает 41 вид рода *Primula* L.

Род *Primula* L. включает ценнейшие в декоративном отношении виды растений. Некоторые виды рода применяются также в качестве лекарственных и пищевых (салатных) культур. В Российской Федерации разрешены к использованию в качестве пищевого поливита-

минного средства листья *Primula veris* [217, 218]. В Европейской фармакопее используются корни и корневища *Primula veris* и *P. elatior*, на основе которых разработаны биологически активные пищевые добавки и лекарственные препараты отхаркивающего действия («Синупрет», «Бронхикум эликсир», «Гербион» и др.) [219].

Из надземной и подземной частей *P. macrocalyx* выделены соединения бисбибензильного типа риккардин С и перроттетин Е, проявляющие NOS-ингибирующую активность, что позволит расширить перспективы применения видов рода в медицине [220]. Экстракты цветков *P. veris* обладают антибактериальной и антимитотической активностью [221], а флавоноиды, выделенные из *P. denticulata*, – цитостатическими свойствами [222].

В настоящее время значительное количество видов рода и полученные на их основе сорта и гибриды культивируются во многих странах умеренного климата в качестве ценных декоративных растений.

Селекционные программы в Европе, Японии и США в XX в. способствовали появлению значительного числа культиваров и серий с разнообразной, в том числе уникальной окраской венчика. Появление F1 гибридов английской примрозы (*P. vulgaris*) после выявления гетерозисного эффекта у видов секции *Primula* позволило улучшить скорость прорастания семян, увеличить размер цветков и продолжительность цветения по сравнению со свободным опылением [223].

Немецкие ученые для практического цветоводства классифицировали виды, гибриды и сорта *Primula* по форме соцветий и строению цветоноса на 5 групп: подушковидные, зонтиковидные, шаровидные, ярусовидные и колокольчиковидные [224].

На территории Сибири биологические особенности видов рода *Primula* изучали Э.М. Гонтарь [225], Г.П. Семенова [188], Н.Ю. Курочкина [226], В.П. Амельченко [20], З.В. Долганова [227, 228] и др.

Объектами исследования послужили 14 видов и подвидов из 6 секций и 4 подродов (*Primula*, *Aleuritia*, *Auriculastrum*, *Auganthus*). Наибольшее число изученных видов относится к секции *Primula* подрода *Primula*.

Географическое и садовое происхождение, экогруппа, биоморфа. Изученные таксоны отнесены к следующим географическим элементам: голарктический – 1, евразийский – 3, европей-

ский – 3, европейско-кавказский и европейско-кавказско-малоазиатский – 2, восточноазиатский – 4, кавказский – 1. Из них 5 видов являются представителями лесного комплекса, 8 таксонов – горного, 1 вид – степного. Преобладают сциогелиофиты (10 таксонов), 4 вида отнесено к гелиофитам. Большинство видов отнесено к мезофитам и мезотрофам. Некоторые виды являются мезогигрофитами (*P. bulleyana*, *P. japonica*, *P. sieboldii*), гигромезофитами (*P. cortusoides*) или ксеромезофитами (*P. farinosa*).

Садовые гибриды относятся преимущественно к группам *P. vulgaris* (*P. acaulis* 'Arctic', 'Rosanna', 'Miranda', 'Daniella'), *P. elatior*, *P. juliae, P.* × *polyantha*. *Primula* × *pubescens* представлена в работе сортом 'Nummerblumen' и гибридами СибБС ТГУ, *P. elatior* – сортотипом 'Colossea' (цветки малиновые с желтым зевом), *P.* × *polyantha* – серией 'Pacific Giant' (семена фирмы «Sakata»), а также гибридами репродукции Сибирского ботанического сада.

Анатомическое строение листовых пластинок. *Primula macrocalyx.* Анатомия листьев вида изучалась главным образом в связи с поиском признаков для диагностики растительного сырья [218, 229].

По нашим исследованиям, на верхней и нижней сторонах листовой пластинки *P. macrocalyx* находится однослойная эпидерма, покрытая тонкой кутикулой (рис. 12). Устьица аномоцитного типа, овальной или округлой формы, 31,8–34,0 мкм длиной и 25,5–26,5 мкм шириной, расположены в основном на нижней эпидерме, их число в 10,4 раза превышает аналогичный показатель на верхней эпидерме. Мезофилл дорсовентральный, гетерогенный, дифференцированный на палисадную и губчатую паренхимы, соотношение толщины которых составляет 1,14. Проводящие пучки представлены трахеидами, образующими в листе проводящую систему (жилкование) на верхней и нижней сторонах листа (рис. 13). Отношение площади поперечного сечения ксилемы к площади флоэмы составляет 0,58 ± 0,02 (табл. 18).

Таким образом, листовая пластинка P. macrocalyx имеет мезоморфную структуру, отражающую специализацию вида к обитанию в составе лесных и луговых формаций (плоские сочные и мягкие листья; умеренно развитая система устьиц, покровной (опушение) и проводящей тканей, тонкая кутикула; гетерогенный мезофилл; более значительное развитие элементов нисходящего тока) [230].

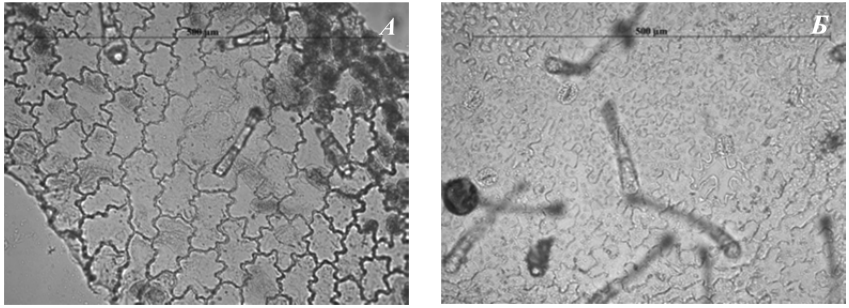


Рис. 12. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. macrocalyx* с многоклеточными трихомами

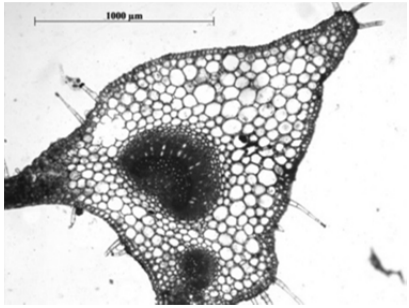


Рис. 13. Поперечный срез листовой пластинки *P. macrocalyx*

Таблица 18

Морфометрические и количественные признаки анатомического строения исследованных видов рода *Primula*

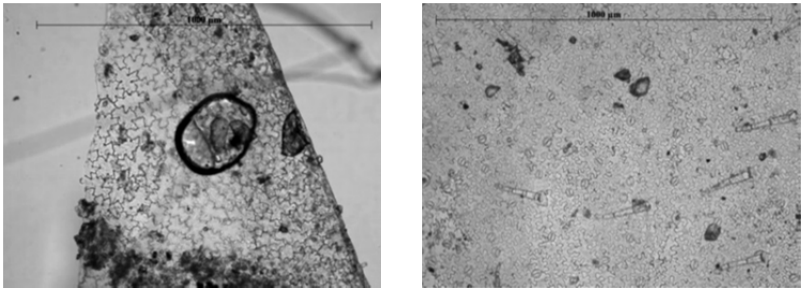
Признак	*P. auricula*	*P. denticulata*	*P. japonica*	*P. farinosa*	*P. macrocalyx*	*P. pallasii*
	M ± m					
Число клеток верхней эпидермы на 1 мм^2, шт.	769,28 ± 12,04	227,84 ± 4,36	213,76 ± 4,12	357,76 ± 10,69	324,48 ± 7,42	305,45 ± 10,42
Число клеток нижней эпидермы на 1 мм^2, шт.	208,00 ± 4,71	356,48 ± 6,30	302,08 ± 8,23	638,86 ± 25,13	527,36 ± 9,84	510,72 ± 13,13
Число устьиц верхней эпидермы на 1 мм^2, шт.	153,60 ± 4,71	–	3,20 ± 1,85	3,84 ± 2,32	5,12 ± 2,21	3,64 ± 1,46
Число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2, шт.	–	104,32 ± 5,07	60,80 ± 3,92	94,86 ± 9,56	53,12 ± 3,42	66,56 ± 4,86
Длина устьиц верхней эпидермы, мкм	35,60 ± 0,33	–	45,69 ± 0,74	32,41 ± 0,00	34,01 ± 0,73	30,91 ± 1,06
Ширина устьиц верхней эпидермы, мкм	35,58 ± 0,45	–	37,05 ± 1,60	26,21 ± 0,00	25,52 ± 0,77	25,20 ± 0,83
Длина устьиц нижней эпидермы, мкм	–	42,92 ± 0,53	50,47 ± 0,73	30,76 ± 0,80	31,83 ± 0,34	34,33 ± 0,59
Ширина устьиц нижней эпидермы, мкм	–	34,79 ±0,45	39,37 ± 0,49	25,51 ± 0,70	26,46 ± 0,23	29,85 ± 0,46
Устьичный индекс, верхняя эпидерма, %	16,66 ± 0,44	–	1,41 ± 0,82	1,01 ± 0,59	1,43 ± 0,61	1,00 ± 0,40
Устьичный индекс, нижняя эпидерма, %	–	22,43 ± 0,76	16,53 ± 0,89	12,81 ± 1,04	9,15 ± 0,57	11,37 ± 0,70
Толщина пластинки листа в районе срединной жилки, мкм	1375,76 ± 34,47	1768,52 ± 18,80	2113,04 ± 8,97	827,94 ± 33,14	1776,56 ± 5,71	1830,80 ± 6,77

Признак	*P. auricula*	*P. denticulata*	*P. japonica*	*P. farinosa*	*P. macrocalyx*	*P. pallasii*
	M ± m					
Толщина пластинки листа в средней части, мкм	1200,27 ± 36,77	199,97 ± 6,27	247,93 ± 3,64	262,72 ± 50,11	152,15 ± 6,71	129,94 ± 4,5
Толщина мезофилла листа, мкм	1083,97 ± 32,27	107,01 ± 1,33	169,52 ± 3,64	123,20 ± 3,09	104,90 ± 8,30	118,53 ± 6,36
Толщина палисадной ткани, мкм	229,20 ± 9,95	71,93 ± 1,81	–	48,83 ± 4,09	77,81 ± 5,97	55,45 ± 1,55
Толщина губчатой ткани, мкм	853,44 ± 35,87	79,14 ± 1,56	–	88,53 ± 6,15	72,21 ± 7,51	45,42 ± 2,02
Отношение палисадная / губчатая	0,29 ± 0,02	0,92 ± 0,03	–	0,55 ± 0,03	1,14 ± 0,05	1,26 ± 0,05
Высота клеток верхней эпидермы, мкм	48,87 ± 1,36	38,19 ± 1,26	50,09 ± 1,60	34,88 ± 1,45	26,02 ± 0,90	34,41 ± 1,57
Высота клеток нижней эпидермы, мкм	33,99 ± 0,73	39,93 ± 2,09	44,96 ± 1,52	37,63 ± 1,11	28,62 ± 1,23	26,89 ± 0,97
Высота клеток верхнего слоя мезофилла, мкм	39,15 ± 1,33	42,90 ± 1,12	56,37 ± 1,53	42,02 ± 1,13	41,63 ± 2,97	32,88 ± 0,84
Ширина клеток первого слоя мезофилла, мкм	24,47 ± 0,67	45,77 ± 3,01	60,72 ± 2,19	28,61 ± 1,64	29,00 ± 1,12	24,01 ± 0,70
Плотность трихом верхней эпидермы на 1 мм^2, шт.	21,76 ± 3,05	9,60 ± 1,60	–	1,28 ± 0,89	14,08 ± 2,66	0,73 ± 0,73
Плотность трихом нижней эпидермы на 1 мм^2, шт.	12,16 ± 1,67	30,72 ± 3,32	10,88 ± 2,01	209,14 ± 16,13	29,44 ± 2,72	23,68 ± 2,79

Признак	*P. auricula*	*P. denticulata*	*P. japonica*	*P. farinosa*	*P. macrocalyx*	*P. pallasii*
	M ± m					
Площадь ксилемы, мкм^2	17684,03 ± 373,82	115485,74 ± 4506,56	90673,42 ± 2341,10	46106,67 ± 3712,04	62266,68 ± 1379,31	52095,16 ± 1512,24
Площадь флоэмы, мкм^2	24711,58 ± 555,27	126787,94 ± 3619,69	120816,26 ± 3305,33	16470,12 ± 1176,72	108391,74 ± 3666,87	68197,07 ± 2710,46
Площадь пучка, мкм^2	42666,78 ± 528,90	232186,93 ± 2831,00	224087,02 ± 3858,04	25819,11 ± 1961,79	179528,95 ± 4325,51	129025,00 ± 9147,57
Отношение ксилема / флоэма	0,73 ± 0,02	0,92 ± 0,04	0,76 ± 0,03	0,65 ± 0,03	0,58 ± 0,02	0,78 ± 0,03

Общие черты строения листа (дорсовентральный мезофилл; аномоцитный тип устьичного аппарата; наличие многоклеточных трихом с секретирующей головкой; извилистость антиклинальных стенок эпидермальных клеток) сходны с описанными в литературе [218, 229].

Primula pallasii. Литературные данные об анатомии листовой пластинки вида не обнаружены. Общий план строения сходен с *P. macrocalyx*. Достоверно ($p < 0,05$) отличается от *P. macrocalyx* более слабым опушением и меньшим числом устьиц на верхней стороне листа. Отношение площади поперечного сечения ксилемы к площади поперечного сечения флоэмы составляет у *P. macrocalyx* 0,78 ± 0,03 против 0,58 ± 0,02. Проводящие пучки коллатеральные (рис. 14, 15, табл. 18). Психрофит, мезофит.



А *Б*

Рис. 14. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. pallasii* (на нижнем эпидерме хорошо различимы многоклеточные трихомы)

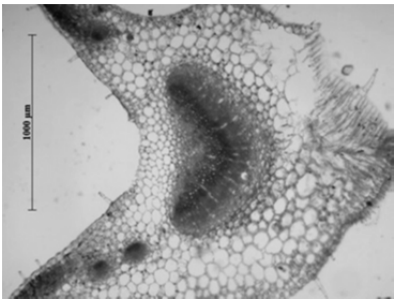
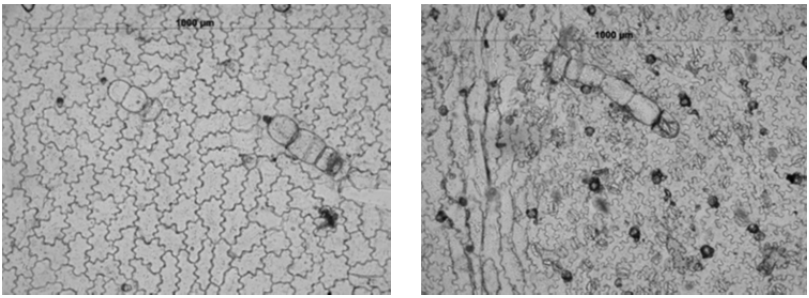


Рис. 15. Поперечный срез листовой пластинки *P. pallasii*

Листовые пластинки *P. macrocalyx* и *P. pallasii* наиболее тонкие среди исследованных видов (129,94–152,15 мкм в средней части) (см. табл. 18).

Primula denticulata. Листовая пластинка дорсовентральная, гипостоматическая (рис. 16, 17), что соответствует имеющимся литературным данным [231]. Толщина мезофилла листа (в среднем 107,01 ± 1,33 мкм) сопоставима с аналогичным показателем у *P. macrocalyx* Bunge и меньше, чем у остальных исследованных видов.



А *Б*

Рис. 16. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. denticulata* с железистыми трихомами

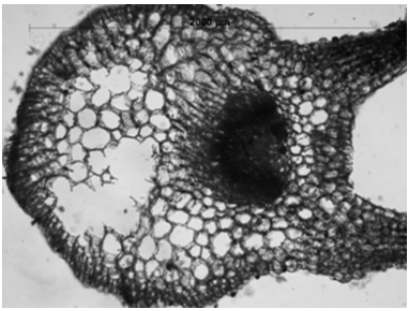


Рис. 17. Поперечный срез листовой пластинки *P. denticulate*

Установлено, что *Primula denticulata* отличается самым высоким устьичным индексом – 22,43 ± 0,76 % и соответственно максимальной плотностью устьиц на нижней эпидерме (104,32 ± 5,07) среди всех исследованных видов. По данному показателю образец *P. den-*

ticulata репродукции СибБС ТГУ превосходит растения, обитающие в Гималаях, для которых K. Aslam, I.A. Nawchoo, B.A. Ganai [232] указывают плотность устьиц (на 1 мм^2) в пределах 50,33–70,5. Имеются гидатоды, много специализированных клеток с оранжевым секретом. Среди основной паренхимы и возле узлов много секреторных идиобластов яйцевидной или округлой формы с темным содержимым.

Нижняя эпидерма густо покрыта трихомами 2 видов (простые и железистые головчатые).

Анатомическая структура листа отражает специализацию *P. denticulata* к условиям высокогорий. Признаки мезоморфной структуры листовой пластинки заключаются в наличии мясистых, дорсовентральных листьев (с развитыми примерно в равной степени палисадной и губчатой паренхимой, ксилемой и флоэмой), а также крупных устьиц и гидатод. В то же время, по сравнению с остальными исследованными видами (за исключением *P. farinosa*), *P. denticulata* характеризуется более развитой системой устьиц и трихом на нижней стороне эпидермы.

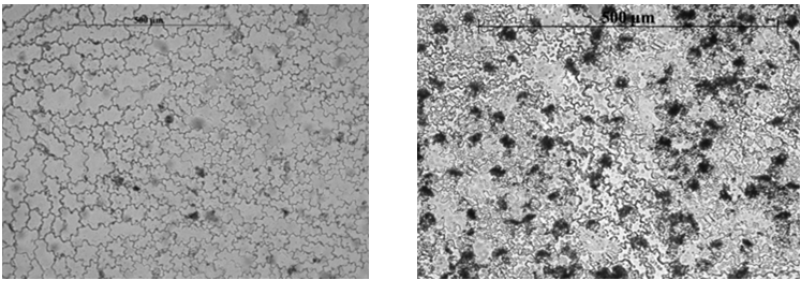
Анатомические признаки структуры листа *P. denticulata* характеризуют его как вид, довольно пластичный по отношению к фактору увлажнения. Наличие гидатод способствует выведению капельно-жидкой влаги в условиях повышенного увлажнения, а развитая система трихом и устьиц на нижней эпидерме позволяет адаптироваться к условиям временной недостаточной влагообеспеченности, особенно в условиях низких температур.

Primula farinosa. По нашим исследованиям, клетки верхней эпидермы *P. farinosa* 34,88 ± 1,45 мкм высотой, нижней эпидермы – 37,63 ± 1,11 мкм высотой, с волнистыми стенками (см. табл. 18, рис. 18). Плотность клеток нижней эпидермы на 1 мм^2 в 2 раза превосходит аналогичные показатели для верхней эпидермы (638,86 и 357,76 соответственно), что согласуется с имеющимися литературными данными, полученными для Забайкальского края [233]. Устьица в среднем 30,76–32,4 мкм длиной и 25,51–26,21 мкм шириной, аномоцитные, расположены в основном на абаксиальной поверхности листовой пластинки: плотность их размещения здесь довольно высокая (94,86 ± 9,56 на 1 м^2), по сравнению с большинством остальных исследованных нами видов рода *Primula*. Устьичный индекс верхней эпидермы – 1,01 %, нижней эпидермы – 12,81 ± 1,04 %.

На эпидерме имеются трихомы, расположенные в основном на абаксиальной поверхности листа. Плотность опушения нижней эпидермы (209,14 ± 16,13) в 6,8–19,2 раза превышает аналогичные показатели у остальных изученных видов рода *Primula*. Тип мезофилла *P. farinosa* преимущественно гомогенный, со слабовыраженной палисадной паренхимой и плотно сомкнутыми клетками мезофилла. Толщина мезофилла листа 123,20±3,09 мкм, толщина пластинки листа в средней части 262,72±50,11 мкм. Отношение площади поперечного сечения ксилемы в 0,76 раза меньше площади поперечного сечения флоэмы. В строении листовых пластинок выявлены ксероморфно-гелиофитные признаки, связанные с обитанием в условиях высокогорий и лесостепного пояса с холодными и влажными или сравнительно сухими почвами: мелкие листовые пластинки, обильное развитие на нижней поверхности трихом, образующих мучнистый налет (обеспечивает сокращение площади транспирирующей поверхности, снижение транспирационных потерь и увеличение теплового рассеивания), малое развитие межклетников, плотная упаковка клеток мезофилла (способствует сокращению внутренней испаряющей поверхности листа) (рис. 18, 19). Кроме того, вид отличается, по сравнению с *P. macrocalyx*, *P. pallasii*, *P. japonica*, *P. auricula*, большим числом устьиц на нижней эпидерме (см. табл. 18).

По мнению О.А. Поповой [233], у растений с рыхлодорзивентральным типом мезофилла в межклетниках может накапливаться достаточный запас кислорода и углекислого газа, необходимый для фотосинтеза и дыхания при меньшем числе устьиц. В связи с этим у видов растений с плотногомогенным типом мезофилла, к которым можно отнести *P. farinosa*, на нижнем эпидермисе образуется значительно больше устьиц по сравнению с видами первой группы.

Защита от потерь на транспирацию связана также, вероятно, со слабым развитием у *P. farinosa* корневой системы. Интродукционный образец *P. farinosa* репродукции Сибирского ботанического сада отличается от растений из лесостепной зоны Забайкальского края [233] меньшим числом устьиц, более крупными клетками нижней и верхней эпидермы и, соответственно, более толстыми листьями, что, вероятно, связано с произрастанием вида в условиях с регулярным увлажнением.



А *Б*

Рис. 18. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. farinosa*

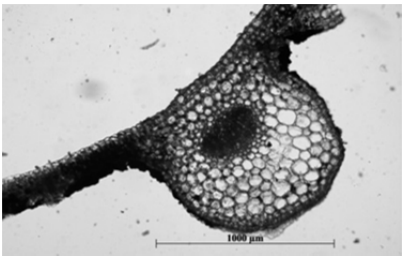
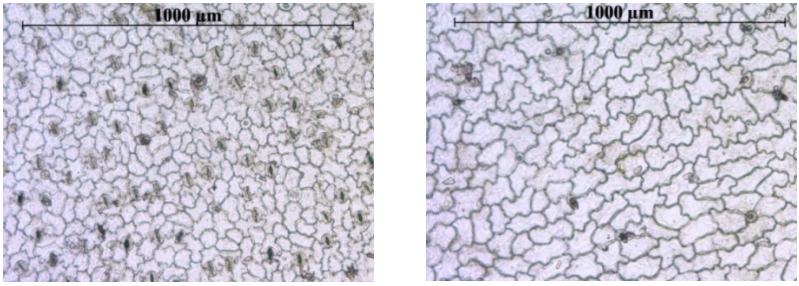


Рис. 19. Поперечный срез листовой пластинки *P. farinose*

Primula auricula. Клетки верхней эпидермы *P. auricula* довольно крупные – 48,87±1,36 мкм высотой, нижней – 33,99±0,73 мкм высотой, с извилистыми стенками (см. табл. 18, рис. 20). Эпидерма однослойная, сверху покрыта кутикулой. Имеются многоклеточные железистые трихомы, при этом плотность опушения верхней эпидермы в 1,8 раза превосходит плотность опушения нижней эпидермы. Железистые трихомы расположены главным образом по краю пластинки, что подтверждает литературные данные [94]. Тип устьиц эпистоматный, что отличает *P. auricula* от остальных исследованных видов. Устьица довольно крупные, в среднем 35,60±0,33 мкм длиной и 35,58±0,45 мкм шириной. Число устьиц на верхней стороне эпидермы (153,60±4,71) в 30–42 раза превосходит аналогичные показатели у остальных исследованных видов. Устьичный индекс 16,66±0,44 %. Стоматип аномоцитный.

Анатомо-морфологические особенности строения листовой пластинки *P. auricula* обнаруживает признаки адаптации к условиям

высокогорий. Наличие толстых и мясистых с развитым мезофиллом, серо-зеленых листьев, покрытых сверху беловатым налетом, отражающим свет, более высокая плотность трихом на верхней эпидерме, вероятно, являются приспособлением к условиям высокой инсоляции в высокогорьях (защита от ультрафиолетового излучения) и неблагоприятным периодам с низкими температурами воздуха и почвы или дефицита влаги (рис. 20, 21). Вид обладает способностью быстро накапливать воду, а затем в неблагоприятные периоды экономно ее расходовать. Так как лист толстый (гелиофитный признак), на единицу листовой поверхности, воспринимающей свет, приходится сравнительно большая масса, что уменьшает количество света, поступающего к хлоропластам. Мезоморфные признаки: наличие толстых дорсовентральных листьев с гетерогенным мезофиллом, дифференцированным на столбчатую и губчатую паренхиму; развитый губчатый мезофилл.



А *Б*

Рис. 20. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. auricular*

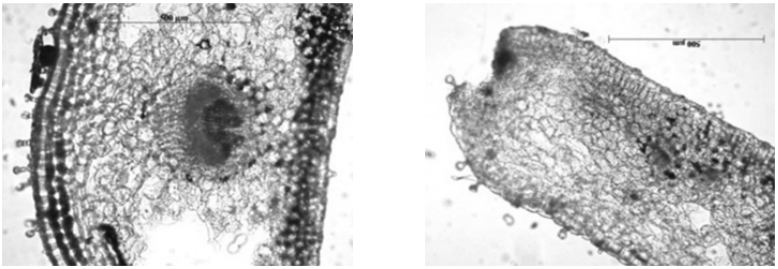


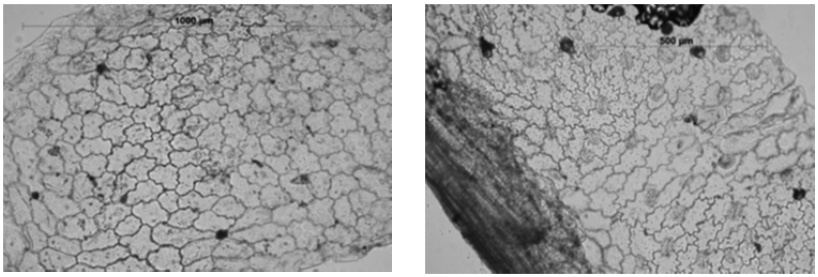
Рис. 21. Поперечный срез листовой пластинки *P. auricula*

Primula japonica. Эпидерма однослойная, сверху покрыта кутикулой. Клетки верхней эпидермы крупные, в среднем 50,09 ± 1,60 мкм высотой, нижней – 44,97 ± 1,52 мкм высотой, с волнистыми стенками (см. табл. 18, рис. 22). Число клеток на нижней эпидерме лишь в 1,4 раза превосходит аналогичный показатель на верхней эпидерме. Устьица аномоцитные, крупные, в среднем 45,69 ± 0,74 мкм длиной и 37,05 ± 1,60 мкм шириной на верхнем эпидермисе и 50,47 ± 0,73 мкм длиной (максимальный показатель среди изученных видов) и 39,37 ± 0,49 мкм шириной на нижней эпидерме. Листовые пластинки почти гипостоматические: число устьиц на нижней эпидерме (в среднем 60,80 ± 3,92) в 19 раз превосходит их число на верхней эпидерме (3,20 ± 0,49). Трихомы имеются только на нижней поверхности эпидермы, плотность опушения низкая – 10,88 штук на 1 мм^2. Мезофилл толщиной 169,52 ± 3,64 мкм, состоит из крупных клеток округлой формы (высота клеток верхнего слоя 56,37 ± 1,53 мкм), гомогенный (рис. 23), что наряду со слабым развитием трихом отражает специализацию вида к обитанию в условиях с высокой влажностью воздуха и субстрата, характерных для Восточной Азии.

В структуре листовой пластинки *P. japonica* выявлены гигромезофитные и сциофитные признаки: наличие мягких листьев с тонкой кутикулой и слабым развитием механических тканей, крупные размеры клеток эпидермы и устьиц, слабое развитие покровных тканей и опушения, наличие гидатодов, выделяющих при необходимости избыток воды, преимущественное развитие восходящего тока, наличие гомогенного крупноклеточного мезофилла, не дифференцированного на палисадную и губчатую паренхиму. В таком мезофилле свет, поглощенный хлоропластами листьев, свободно распределяется между клетками (рис. 22, 23). В то же время толщина листовой пластинки *P. japonica* в средней части 247,93 ± 3,64 мкм, что согласуется с литературными данными, утверждающими, что не все теневыносливые виды растений обладают тонкими листьями [234].

Таким образом, установлено, что стоматип изученных видов аномоцитный. Листовые пластинки гипостоматические (*P. denticulata*), эпистоматические (*P. auricula*) или с преимущественным нахождением устьиц на нижней эпидерме (*P. farinosa*, *P. macrocalyx*, *P. pallasii*, *P. japonica*). Полученные данные могут быть ис-

пользованы для оценки адаптационной устойчивости видов и разработки оптимальных световых и гидротермических режимов выращивания видов в условиях южной тайги Западной Сибири.



А *Б*

Рис. 22. Верхняя (*А*) и нижняя (*Б*) эпидерма *P. japonica*

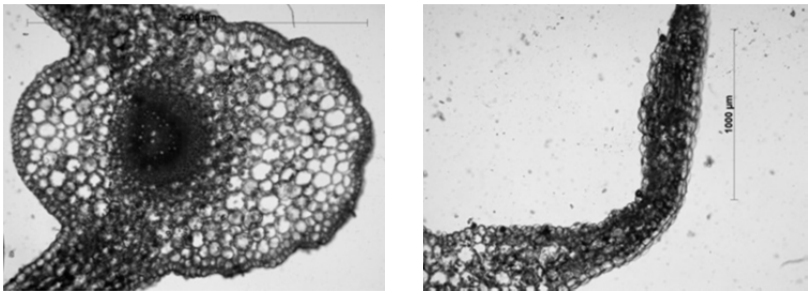


Рис. 23. Поперечный срез листовой пластинки *P. japonica*

Сезонный ритм развития. По ритмам сезонного развития и срокам цветения изученные виды первоцвета подразделены на 5 групп (табл. 19):

1. Растения вечнозеленые, весенне-летне-зимнезеленые с продолжительностью функционирования отдельных листьев более 12 месяцев, весенние: виды и гибриды секции *Auricula* (*P. auricula*, *P.* × *pubescens*).

2. Растения весенне-летне-зимнезеленые с 2 генерациями листьев, весенние: виды секции *Primula* (*P. macrocalyx*, *P. pallasii*, *P. veris*, *P. juliae*, *P. elatior*, *P. vulgaris*, *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii* и их гибриды).

Таблица 19

Сроки прохождения основных фенофаз видов семейства Primulaceae в СибБС ТГУ

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Primula auricula	30.04±2	13.05±2	5.06±3	25.07±2	24.10±3	177±3	13±2	73±3	23±3
P. bulleyana	8.05±5	25.06±4	15.07±5	30.08±4	15.10±4	160±4	48±4	66±5	20±4
P. cortusoides	28.04±2	18.05±3	10.06±3	10.07±3	18.10±5	173±3	20±3	53±4	23±3
P. denticulata	24.04±2	5.05±2	12.06±3	15.06±2	20.10±4	179±4	11±2	41±3	38±3
P. elatior	25.04±3	4.05±3	1.06±3	23.07±2	24.10±3	182±3	9±3	80±4	28±3
P. farinosa	25.04±2	10.05±3	31.05±3	11.07±3	24.10±3	182±3	15±3	62±4	21±3
P. japonica	28.04±2	7.06±3	28.06±3	9.08±3	15.10±2	170±2	40±3	63±2	21±3
P. juliae	25.04±3	16.05±3	5.06±3	–	24.10±4	182±3	21±3	–	20±4
P. macrocalyx	24.04±2	5.05±2	4.06±3	16.07±3	24.10±3	183±3	11±2	72±3	30±3
P. pallasii	23.04±2	3.05±2	30.05±3	2.07±2	24.10±2	184±2	10±2	60±3	27±2
P. sieboldii	1.05±4	1.06±4	23.06±3	–	5.08±3	96±4	31±5	–	22±3
P. veris	24.04±2	5.05±2	3.06±2	23.07±3	24.10±3	183±3	11±2	79±3	29±2
P. vulgaris	26.04±2	3.05±3	6.06±4	20.07±4	24.10±3	181±3	7±2	78±4	34±3
P. vulgaris subsp. *sibthorpii*	23.04±2	1.05±2	29.05±3	–	24.10±2	184±2	8±2	–	28±3
P. × polyantha	26.04–30.04	12.05–30.05	10.06–30.06	20.07–8.08	24.10±3	177–181	16–30	69–70	29–31
P. × pubescens	1.05±3	16.05±3	13.06±4	4.08±4	24.10±3	176±3	15±3	80±4	28±4
Гибрид *P. juliae*	25.04±2	16.05±3	8.06±4	27.07±3	24.10±3	182±4	21±2	72±3	23±3
Dodecatheon meadia	1.05±3	29.05±2	15.06±2	4.07±1	16.07±4	76±4	28±2	36±3	17±2

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегета-ции	Продол-житель-ность вегета-ции, дни	Отрас-тание – цвете-ние, дни	Цвете-ние – се-мена, дни	Период цветения, дни
Lysimachia ciliata 'Fire Craker'	4.05±3	10.07±2	20.09±3	9.09±3	1.10±6	150±4	67±3	61±4	72±3
L. clethroides	8.05±1	8.07±4	28.08±4	25.09±3	20.09±4	135±3	61±3	79±3	51±4
L. nummularia	28.04±2	26.06±2	29.07±4	–	20.10±3	175±3	59±2	–	33±3
L. punctata	28.04±2	13.06±1	29.07±3	8.09±3	1.10±4	156±4	46±2	87±3	46±3
L verticilla	30.04±3	19.06±3	10.08±2	28.08 ±3	26.09±2	149±3	50±3	70±4	52±2
Cortusa mattiolii	28.04±2	19.05±3	10.06±3	17.07±2	5.10±3	160±3	21±4	59±3	22±5

3. Весенне-летнезеленые, раннелетние: *P. sieboldii* (секция *Cortusoides*). Характеризуется минимальной продолжительностью вегетации (90–100 дней).

4. Весенне-летне-осеннезеленые, весенние: виды секций *P. denticulata*, *P. cortusoides*, *P. farinosa*. Листья отмирают в конце вегетационного сезона, однако отмечена поливариантность развития у *P. denticulata* и *P. farinosa*. Мелкие и легкие семена *P. denticulata*, по-видимому, могут переноситься ветром на значительные расстояния, а удлинение цветоносов в период плодоношения является приспособлением к анемохории.

5. Весенне-летне-осеннезеленые, раннелетние и летние. Соцветия – многоярусный зонтик, несколько удлиняющийся в период плодоношения: *P. bulleyana*, *P. japonica* (секция *Proliferae*). Удлинение цветоносов посредством растяжения метамеров соцветий, вероятно, связано с особенностями распространения семян *P. japonica* (гидрохория).

Все изученные виды являются длительновегетирующими растениями. Средняя продолжительность вегетации составляет от 96 (*P. sieboldii*) до 154–184 дней (остальные виды).

В условиях южной тайги наиболее раннее отрастание установлено у видов секции *Primula* и *Denticulata*. В целом большинство видов рода *Primula* по срокам отрастания отнесены к ранним многолетникам и два восточноазиатских вида (*P. bulleyana*, *P. sieboldii*) и *P.* × *pubescens* отнесены к средним (см. табл. 19).

12 таксонов по срокам цветения отнесены к весенним, два вида (*P. sieboldii*, *P. japonica*) – к раннелетним, один вид (*P. bulleyana*) – к летним. Весенние заморозки могут вызывать гибель бутонов у некоторых генет *P. vulgaris* hort. (например, с синей окраской цветка) и вызывать задержку цветения и изменение окраски цветков у *P.* × *polyantha*, гибридов *P. juliae*. Большинство исследованных видов отцветали в конце мая – начале июня, что соответствует данным, приводимым для других регионов [121, 227]. Средняя продолжительность фенофазы цветения различных видов варьирует от 20 (*P. juliae*, *P. bulleyana*) до 38 (*P. denticulata*) дней (рис. 24).

В группе *P.* × *polyantha* отмечен значительный полиморфизм по срокам цветения. Особи гибридной популяции подразделены на ранозацветающие (30 %), средне- (60 %) и позднозацветающие (10 %).

Группа позднозацветающих гибридов сформирована в основном растениями с желтой окраской венчика, в остальных группах окраска цветков разнообразная. Самые поздние сроки цветения в группе культиваров установлены у сорта ‘Francesca’, который отличается максимальной продолжительностью цветения (до 40 и более дней).

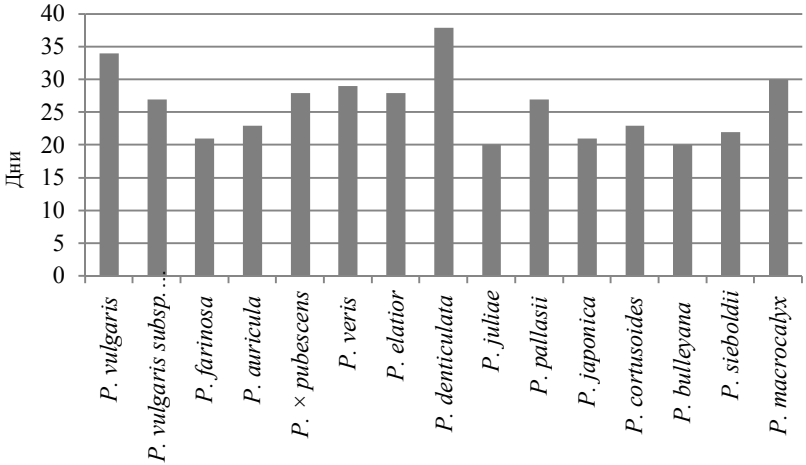


Рис. 24. Средняя продолжительность фенофазы цветения изученных видов рода *Primula*

Особи сортогрупп *P. vulgaris* зацветали повторно в середине – конце августа и цвели в течение 1,5–2 месяцев. В связи с этим можно прогнозировать их недостаточную устойчивость, так как позднее цветение сильно истощает растения и не соответствует климатическим условиям северных регионов. Вторичное цветение также отмечено в отдельные годы у некоторых растений в группе *P.* × *polyantha*, *P. auricula*, *P. cortusoides*, *P. denticulata*. Большинство исследуемых видов плодоносят регулярно, что свидетельствует об успешной реализации их адаптивного потенциала.

Семена созревают у исследованных видов неодновременно (рис. 25). Наиболее быстрыми темпами прохождения фаз органогенеза после окончания цветения отличаются высокогорные и монтанные виды *P. denticulata*, *P. pallasii*, *P. farinosa*, *P. cortusoides*, что подтвер-

ждает закономерности развития видов рода, установленные для Барнаула [227]. Данная ритмологическая особенность, вероятно, имеет адаптивное значение, так как позволяет растениям в суровых условиях высокогорий с коротким периодом вегетации быстро пройти основные фенофазы сезонного развития, включая диссеминацию. Наиболее быстро семена созревают у высокогорного вида из Гималаев – *P. denticulata* (41 день). Лесные виды *P. macrocalyx*, *P. veris* отличаются большей продолжительностью периода от начала цветения до созревания (72–79 дней), что согласуются с данными, приводимыми рядом авторов для лесостепной зоны Западной Сибири [121, 227]. Наиболее поздние сроки созревания семян отмечены у восточноазиатских видов *P. bulleyana* и *P. japonica*, однако период от начала цветения до созревания семян у них составил 63–66 дней, что сопоставимо с некоторыми высокогорными и горными сибирскими видами и обусловлено более благоприятными условиями для созревания семян (более высокие температуры воздуха).

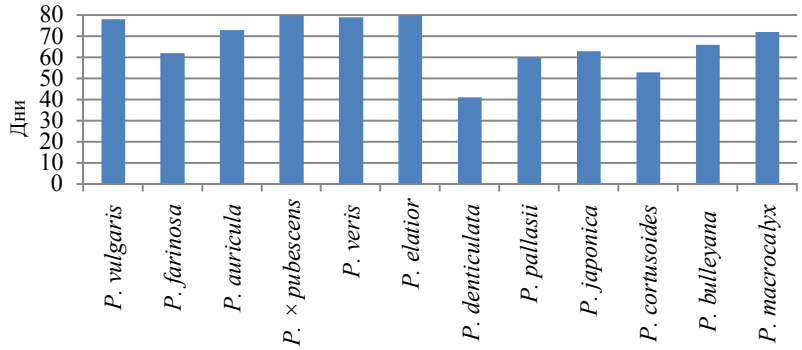


Рис. 25. Средняя продолжительность периода от начала цветения до начала созревания

Семенное размножение. Антэкология. Жизнеспособность и фертильность пыльцы. Отличительной особенностью большинства видов первоцвета является диморфная гетеростилия. J. Richards [214] выделяет у цветков видов рода *Primula* длинностолбиковую (ДС) и короткостолбиковую (КС) морфы. Длинностолбиковая морфа является рецессивной гомозиготной (ss), имеет длинный столбик и

рыльце с длинными клетками и длинными сосочками, мелкую пыльцу. В короткостолбиковых цветках пыльцевые зерна крупные, клетки и сосочки рыльца короткие. Последняя морфа является гетеризиготной доминантной (Ss). Гетеростилия является приспособлением к перекрестному опылению насекомыми (шмелями), способствующим увеличению генетического разнообразия в пределах рода.

Для многих видов рода *Primula* характерен диморфизм пыльцы, который заключается в том, что пыльца КС формы крупнее. По результатам наших исследований, средние значения размеров пыльцы короткостолбиковой формы 2 изученных видов, *P. pallasii* и *P. macrocalyx*, в 1,3–1,6 раза превышали пыльцевые зерна ДС формы При этом размеры пыльцы характеризовались низким уровнем варьирования с коэффициентами вариации в пределах 2,5–8,6 % (табл. 20).

Скрининг фертильности и жизнеспособности пыльцы осуществляли на 13 видах и 32 гибридах.

Таблица 20

Изменчивость различных биоморф цветка *P. pallasii* и *P. macrocalyx*

Признак	ДС форма		КС форма	
	Min–Max	M±m	Min–Max	M±m
P. pallasii				
Полярная ось, мкм	12,30–14,55	13,32±0,12	17,38–25,81	21,95±0,43
Экваториальный диаметр пыльцы, мкм	17,84–19,97	18,97±0,13	17,48–28,14	25,99±0,44
P. macrocalyx				
Полярная ось, мкм	13,63–15,86	14,60±0,10	20,80–24,33	22,77±0,19
Экваториальный диаметр пыльцы, мкм	20,48–23,84	22,16±0,18	32,57–35,75	33,83±0,17

Проращивание пыльцевых зерен проводили на концентрациях сахарозы 0, 1, 5, 10, 15, 25, 30, 35, 40 %. Прорастание пыльцы было отмечено во всех случаях, кроме концентраций сахарозы 35 и 40 % (жизнеспособность 0 %, редко до 4,2 %). Оптимальные концентрации у большинства видов и гибридов составили 5, 10, 15, 20 %, у *P. auricula* и его гибридов 0–20 %.

Фертильность пыльцы исследованных видов рода *Primula* высокая, за исключением *P. juliae*, которая не образует в условиях ин-

тродукции полноценных семян. Фертильность пыльцевых зерен *P. macrocalyx* и *P. pallasii* не зависела от формы цветка.

Жизнеспособность зрелых пыльцевых зерен различных видов рода *Primula* составила 36,5–91,0 % в 2017 г. и 29,9–98,8 % в 2018 гг. на оптимальных концентрациях питательной среды: минимальные показатели выявлены у *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii* и *P. juliae*, максимальные – у *P. auricula*, *P. macrocalyx*, *P. denticulata*. Жизнеспособность пыльцы большинства изученных образцов (за исключением *P. auricula*) ниже уровня их фертильности. Оптимальные концентрации сахарозы составили 10–20 %, редко 5 %. Жизнеспособность пыльцы, в отличие от фертильности, в большей степени подвержена влиянию погодных условий Так, у длинностолбиковой формы *P. macrocalyx* показатели жизнеспособности в 2018 г. к концу цветения уменьшались вдвое. Качество пыльцы было в среднем выше у длинностолбиковой формы, однако достоверных различий по данному показателю у ДС и КС форм *P. pallasii* не установлено. У *P. macrocalyx* максимальные показатели выявлены также на концентрациях 5 и 20 % и достигали у длинностолбиковой формы 77,7 %. Необходимо накопление многолетних данных по жизнеспособности пыльцевых зерен различных биоморф цветка видов первоцвета для окончательных выводов.

Основными опылителями при интродукции видов в южной тайге Западной Сибири являются шмели: *Bombus lucorum* (L.), *B. sichelii* Rad., *B. hypnorum* (L.) и другие и пчелы, отмечены Diptera.

Окраска цветков разнообразная. Отобрана форма *Primula veris,* перспективная для селекционных исследований. Максимальное разнообразие окраски цветков у *P. vulgaris* и его гибридов, а также у *P.* × *polyantha*.

Цветки у видов *Primula* собраны в соцветие – открытый зонтик (флоральная единица). Продолжительность цветения одного цветка – 5–8 дней, в прохладную погоду у некоторых видов (*P. denticulata*) и гибридов увеличивалась до 10–15 дней. Цветки в соцветиях многоярусных примул (*P. japonica*, *P. bulleyna*) распускаются в акропетальном порядке (снизу вверх), в головчатых (*P. denticulata*) – от центра к периферии.

Всхожесть семян. Масса 1 000 семян исследованных видов варьирует от 0,046 до 1,2 г. Максимальные показатели 1 000 семян выявлены у видов секции *Primula*, минимальные – у *P. denticula.*

В условиях южной тайги Западной Сибири свежесобранные семена 3 исследованных видов *Primula* имели высокую всхожесть на свету: 70,7–98,7 % и начинали прорастать на 3-й (*P. cortusoides*) – 11-й день, за исключением *P. macrocalyx*, семена которой не прорастали (рис. 26). Период прорастания варьировал от 5 до 15 дней. Максимальные показатели качества семян выявлены у *P. cortusoides* (секция *Cortusoides*). Всхожесть семян видов после 5 месяцев хранения соответствовала 1-му классу ГОСТ 12420-81.

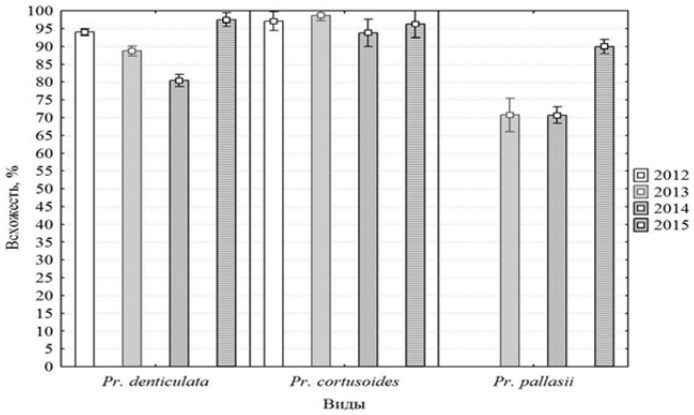


Рис. 26. Погодичная изменчивость качества свежесобранных семян видов *Primula* на свету

У *P. cortusoides* высокая всхожесть семян сохранялась на протяжении трех лет. Высокая всхожесть в первое полугодие после сбора сохранялась у *P. pallasii* и *P. denticulata*, затем она начинала падать. Семена *P. denticulata* следует отнести к светочувствительным: всхожесть на свету превосходила в 1,6–1,8 (2,1) раза аналогичные показатели в темноте (рис. 27).

Свежесобранные семена *P. macrocalyx* не прорастали или имели невысокую всхожесть (6,7–22 %). При этом зародыш в семени достаточно крупный и хорошо дифференцированный, а плохая всхожесть, по-видимому, связана с его физиологическим состоянием.

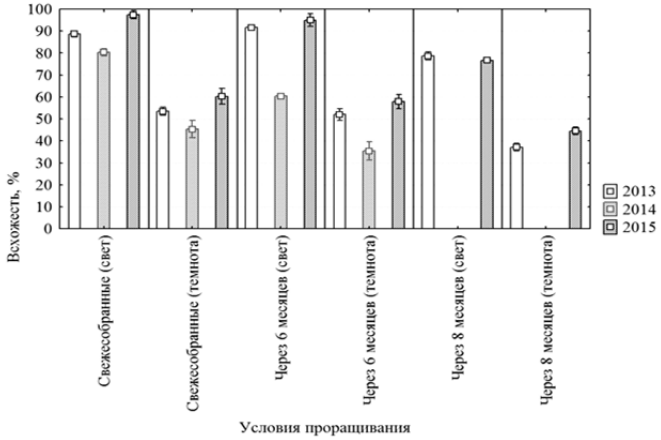


Рис. 27. Всхожесть семян *P. denticulata* на свету и в темноте

Стратификация семян в течение 2,5 месяцев при низких положительных температурах повышала средние показатели всхожести семян через 8 месяцев после сбора до 54,1–61,4 %; при хранении в течение 3,5 лет семена после стратификации имели среднюю всхожесть 16,7 %.

В литературе отмечается положительный эффект при использовании в качестве стимулятора прорастания семян некоторых видов *Primula* гиббереллинов [235]. В связи с этим проведены эксперименты по изучению влияния гибберелловой кислоты на всхожесть семян некоторых видов первоцвета. Семена 2 видов (*P. macrocalyx*, *P. pallasii*) после обработки ГБК в концентрации 0,1 % прорастали со средней всхожестью 86,7–97,3 % через 7 месяцев хранения, через 31 месяц – со всхожестью 36,7–45,3 %. Стратификация семян при низких положительных температурах (+3°С) была менее эффективной (рис. 28). Проведенные исследования позволяют считать гибберелловую кислоту эффективным стимулятором прорастания семян видов *Primula*. По-видимому, семена некоторых видов первоцвета находятся в состоянии покоя и не теряют способности к прорастанию, по крайней мере, в течение 2,5–3 лет.

Семена *P. japonica* через 6 месяцев сухого хранения в отдельные годы имели хорошую всхожесть, например, в 2016 г. всхожесть при проращивании в марте составила 80 %, однако в основ-

ном всхожесть была крайне низкой (5–10 %). Через 12 месяцев сухого хранения семена практически не прорастали, так как находились в состоянии физиологического покоя. Эффективна оказалась обработка ГБК в концентрациях 0,1 или 0,01 %, повышавшая всхожесть семян до 96,0–98,3 %.

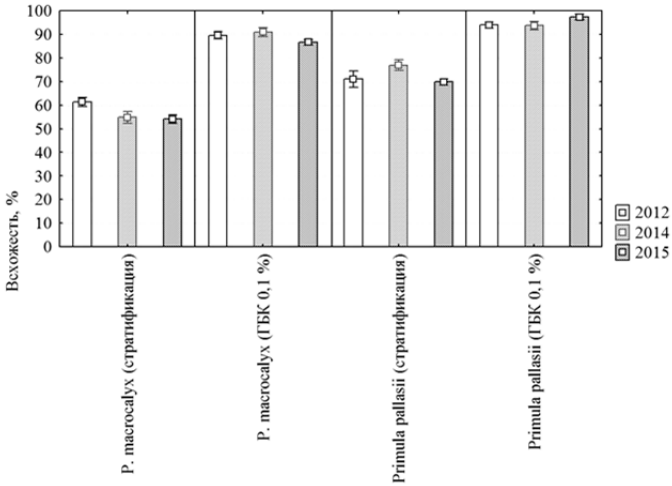


Рис. 28. Влияние гиббереллловой кислоты и стратификации на прорастание семян некоторых видов первоцвета

Всхожесть семян *P. auricula* к весне падает, поэтому для данного вида можно рекомендовать холодную стратификацию в течение 2–2,5 месяцев при температуре + 4°С, после чего при проращивании в комнатных условиях (температура 22°С, свет) лабораторная всхожесть возрастала до 74,3 ± 2,0 % против 36–40 % в контроле. Обработка семян *P. auricula* 0,01 %-ным раствором ГБК 30.03.18 (замачивание, 24 часа) повышала их лабораторную всхожесть до 92,0 %.

Большинство изученных видов не имеют первичного покоя (за исключением *P. macrocalyx*), и если посеять свежесобранные семена, то они быстро прорастают, однако при отсутствии посева нередко переходят в состояние вторичного физиологического (B_1, B_2) покоя. Покой семян *P. macrocalyx* – глубокий физиологический (B_3).

Изученные виды рода *Primula* можно размножить посевом семян в грунт или в теплице (*P. farinosa*), *P. macrocalyx* – посевом семян под зиму.

Семенная продуктивность. По результатам исследований, проведенных в Сибирском ботаническом саду, установлено, что реальная семенная продуктивность различных видов *Primula* значительно варьирует: от 112,9 до 4139,2 семян на побег. Самые высокие показатели РСП выявлены у *P. denticulata* [236], что связано с наличием у него многоцветкового соцветия и значительным количеством мелких семян в плоде (табл. 21). Процент плодообразования оказался высоким (более 70 %) у большинства исследованных видов, значительно изменчив у *P. cortusoides* (62,2–94,1 %) и минимальный – у *P. denticulata* (58,6–76,2 %) и *P. bulleyana* (38,9–45,7 %).

Реализация потенциальных возможностей семенного размножения оказалась наиболее успешной у *P. pallasii* и *P. auricula* (средний $К_{пр}$ более 70 %) и минимальной – у *P. denticulata* ($К_{пр}$ в среднем 43,6 %) и *P. bulleyana* (18,4 %). Регулярное плодоношение выявлено у образца *P. vulgaris*, привезенного с Кавказа (форма с бело-желтыми цветками), который также имеет высокие показатели фертильности и жизнеспособности пыльцы.

Большинство гибридов *P. vulgaris* семена практически не завязывали, за исключением 2018 г., когда было применено искусственное опыление. Выделены некоторые генеты, отличающиеся стабильным плодоношением, однако число семян в них было невелико, за исключением одного образца, формирующего от 13 до 55 семян в плоде. Прослеживается тенденция формирования семян у наиболее высокопродуктивных растений в пределах сортогруппы.

Подтверждается вывод З.В. Долгановой [227] о том, что наиболее существенное влияние на семенную продуктивность оказывает генотип растений.

По данным, приводимым З.В. Долгановой [227], величина $К_{пр}$ у *Primula* L. не зависит от формы особей. Э.М. Гонтарь [237, 238] при изучении растений на территории Хакасии в естественных местообитаниях видов также не выявила связь между семенной продуктивностью длинностолбиковой и короткостолбиковой форм *P. pallasii* и *P. macrocalyx*.

Таблица 21

Семенная продуктивность генеративного побега видов и сортов *Primula* (2011–2019 гг.)

Название вида	Год сбора	Число цветков на побег	Число плодов на побег	Число семяпочек на побег	Число семян на побег	ПСП/РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m, шт.				M		
P.auricula	2015	8,0±0,7	7,5±0,9	80,5±6,3	60,0±5,9	644,0/450,0	93,8	70,0
	2016	7,1±1,2	6,5±1,0	82,1±5,1	65,3±4,5	579,6/424,5	92,1	73,2
P. bulleyana	2015	36,0±4,0	14,0±1,0	55,7±7,5	16,9±4,0	2005,2/236,6	38,9	11,8
	2016	35,2±4,2	19,1±1,5	58,5±6,7	27,0±2,1	2059,2/515,7	45,7	25,0
P. cortusoides	2011	5,4±0,4	3,4±0,4	49,3±4,0	34,2±4,9	266,2/114,9	62,2	43,2
	2012	10,2±0,4	7,9±0,5	75,7±6,6	41,8±5,3	772,1/330,2	77,5	42,8
	2013	8,6±0,4	5,8±0,4	77,2±5,4	63,3±6,8	663,9/367,1	67,4	55,3
	2015	8,5±0,3	8,0±0,4	109,4±6,9	75,2±10,6	929,0/601,6	94,1	64,8
	2016	6,5±0,9	5,2±0,7	118,3±3,2	62,0±19,8	769,0/322,4	80,0	43,9
P. denticulata	2011	36,3±1,9	23,9±3,0	180,0±5,8	120,0±18,2	6534,0/2868,0	65,8	43,9
	2012	36,3±1,9	23,9±3,0	256,7±26,5	170,1±21,5	9318,2/4065,4	65,8	43,6
	2013	34,1±1,5	26,0±3,3	267,9±30,6	159,2±19,9	9135,4/4139,2	76,2	45,3
	2014	27,4±1,7	16,3±1,2	215,7±11,5	151,5±11,3	5910,2/2469,5	59,5	41,8
	2015	27,4±1,7	16,3±1,2	215,7±11,5	151,5±11,3	5910,2/2469,5	59,5	41,8
	2016	27,8±3,0	16,3±2,8	212,0±10,1	156,7±23,3	5893,6/2554,2	58,6	43,3
	2019	40,0±4,5	25,8±4,3	203,6±18,0	144,3±20,0	8144,0/3723,0	64,5	45,7
P. elatior	2013	6,5±0,6	5,0±0,6	35,1±3,1	30,7±3,4	228,2/153,5	75,9	67,3
	2016	6,9±0,7	5,4±0,6	35,3±1,8	20,9±2,3	243,6/112,9	78,3	46,3
P. elatior hort.	2013	5,7±0,6	4,4±0,5	34,6±1,6	22,4±2,6	197,2/98,6	77,2	50,0
	2014	3,8±0,5	3,4±0,3	32,0±2,0	21,3±1,9	121,6/72,4	89,5	59,5

Название вида	Год сбора	Число цветков на побег	Число плодов на побег	Число семяпочек на побег	Число семян на побег	ПСП/РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m, шт.				M		
	2015	7,0±0,6	4,4±0,6	34,6±2,2	22,4±1,3	242,2/98,6	62,9	40,7
	2017	7,2±0,8	4,5±0,7	37,8±1,2	20,8±2,5	272,2/93,6	62,5	34,4
P.farinosa	2015	10,2±1,8	9,1±0,9	80,0±5,4	58,1±5,3	816,0/528,7	89,2	64,8
	2016	8,6±0,7	8,0±0,8	100,9±3,9	70,6±3,1	867,7/564,8	93,0	65,1
	2019	11,0±1,5	9,0±0,9	148,4±4,8	130,0±5,0	1632,4/1170,0	81,8	71,7
P. japonica	2015	14,5±2,5	13,8±2,2	88,0±1,3	61,6±1,8	1276,0/850,1	95,2	66,6
	2016	26,8±2,8	25,0±3,3	114,5±4,3	80,3±3,1	3068,6/2007,5	93,3	65,4
Гибриды *P. juliae*	2018	4,6±0,3	2,6±0,2	17,2±1,3	6,3±0,9	79,1/16,4	56,5	20,7
P. macrocalyx	2011	10,2±0,6	8,7±0,6	56,3±2,3	39,4±1,8	574,3/342,7	85,2	59,7
	2012	11,8±0,5	10,0±0,6	44,5±5,0	28,8±4,7	525,1/288,0	84,7	54,8
	2013	10,3±0,6	8,7±0,6	53,0±2,0	38,1±1,8	545,9/331,5	84,5	60,7
	2015	13,2±0,7	9,7±0,6	64,2±1,8	39,6±2,0	847,4/384,1	73,5	45,3
	2016	13,2±1,1	10,5±1,0	57,7±5,0	39,9±6,7	761,6/419,0	79,5	55,0
	2017	7,9±0,5	7,1±0,4	48,3±2,0	31,6±4,1	381,6/224,4	89,9	58,8
P. pallasii	2011	8,5±0,6	7,7±0,6	58,8±2,9	50,3±2,9	499,8/387,3	90,6	77,5
	2012	8,1±0,5	7,7±0,5	61,5±3,7	55,8±3,7	498,2/429,7	95,1	86,3
	2013	8,5±0,4	8,0±0,4	59,0±1,7	50,4±1,6	501,5/403,2	94,1	80,4
	2014	12,0±1,8	9,1±0,9	49,4±4,0	48,2±3,7	592,8/438,6	75,8	74,0
	2015	9,3±0,3	8,7±0,5	75,9±1,7	42,2±3,1	705,9/367,1	93,5	52,0
	2016	9,3±0,6	8,1±0,6	59,0±3,0	50,4±2,9	548,7/408,2	87,1	74,4
P. × polyantha желтая	2012	6,5±0,6	3,5±0,5	16,8±0,9	8,2±0,7	109,2/28,7	53,8	26,3
	2015	14,5±2,5	13,8±2,2	88,0±1,3	61,6±1,8	1276,0/850,1	95,2	66,6

Название вида	Год сбора	Число цветков на побег	Число плодов на побег	Число семяпочек на побег	Число семян на побег	ПСП/РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m, шт.				M		
	2016	7,1±0,6	6,1±0,6	32,9±2,1	18,6±2,0	233,6/113,5	85,9	48,6
	2018	18,0±2,1	16,0±2,0	91,0±2,0	65,5±1,9	1638,0/1048,0	88,9	64,0
P. veris	2011	9,5±0,9	7,6±1,0	44,8±1,9	24,8±1,8	425,6/188,5	80,0	44,3
	2012	8,2±0,6	6,2±0,5	42,9±2,9	29,4±3,3	351,8/182,3	75,6	51,8
	2013	8,3±0,8	6,4±0,5	38,3±1,7	27,0±1,3	317,9/172,8	77,1	54,4
	2014	10,3±1,3	9,6±1,2	46,5±2,4	30,5±2,5	479,0/292,8	79,8	61,1
	2016	10,0±0,7	7,8±0,8	40,3±2,0	25,2±1,9	403,0/196,6	93,2	48,8

Однако некоторые зарубежные авторы отмечают более высокую семенную продуктивность короткостолбиковой формы у *P. vulgaris* [239]. В связи этим представляло научный интерес сравнить показатели элементов семенной продуктивности длинностолбиковой (ДС) и короткостолбиковых (КС) форм у *P. macrocalyx*, *P. pallasii*, *P. cortusoides* (табл. 22).

Таблица 22

Семенная продуктивность КС и ДС форм некоторых видов рода *Primula* при интродукции в СибБС ТГУ

Название вида	Год	ДС форма		КС форма	
		Число семяпочек, шт. / число семян, шт. M±m	$К_{пр}$, %	Число семяпочек, шт. / число семян, шт. M±m / CV, %	$К_{пр}$, %
P. pallasii	2018	66,9±3,3 / 51,9±3,9	77,6	82,1±2,3 / 67,5±2,9	82,2
	2019	60,6±3,0 / 42,7±4,5	70,5	74,8±3,5 / 55,7±4,2	74,5
P. macrocalyx	2018	52,3±1,9 / 38,0±3,6	72,7	57,8±2,4 / 41,0±3,1	70,9
P. cortusoides	2018	93,06±4,5 / 69,8±4,1	75,0	95,1±7,9 / 63,1±8,9	66,4

Проведенный статистический анализ полученных результатов показал, что достоверных различий в показателях семенной продуктивности (число семян, $К_{пр}$) в условиях интродукции между различными формами изученных видов при уровне значимости $< 0,05$ не установлено.

Исследование семенной продуктивности длинностолбиковой и короткостолбиковой форм *P. macrocalyx* в природных ценопопуляциях в Республике Горный Алтай и в окрестностях г. Томска (Синий утес), проведенное в 2018 г., также не выявило достоверных различий между двумя формами (табл. 23).

Пыльца короткостолбиковых цветков прорастает лучше в гумидных условиях [214], поэтому реализация репродуктивного потенциала у различных форм гетеростильных видов рода *Primula* будет зависеть от погодных условий и особенностей микроклимата местообитаний, когда та или другая морфа может получать некоторые преимущества.

Таблица 23

Семенная продуктивность КС и ДС форм *P. macrocalyx* в природных ценопопуляциях

Место-нахождение	Морфа	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпо-чек, шт.	Число семян, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	$К_{пр}$, %
Томск, Синий утес, залесенный склон	ДС	9,9±1,3	8,8±1,2	57,0±1,5	39,6±2,3	564,3	348,5	61,8
	КС	9,6±2,3	8,4±2	57,8±2,4	41,0±3,0	554,9	344,4	62,1
Республика Алтай, с. Еланда, лес	ДС	8,8±1,0	8,0±1,0	45,4±2,6	35,9±1,4	399,5	287,2	71,9
	КС	9,0±0,9	8,1±1,2	42,7±3,1	30,9±2,5	384,3	250,3	65,1
Республика Алтай, с. Черга, остепненный склон	ДС	9,6±0,7	9,0±0,7	46,0±1,8	31,4±2,3	441,6	282,6	64,0
	КС	8,7±0,6	7,3±0,6	45,3±2,4	33,4±3,3	394,1	243,8	61,9

Биоморфа. Вегетативное размножение. По классификации жизненных форм, разработанной Ch. Raunkiaer [66], исследованные виды и гибриды относятся к розеточным гемикриптофитам; согласно классификации жизненных форм растений, предложенной И.Г. Серебряковым [67], – к группе многолетних кистекорневых короткокорневищных розеточных поликарпических растений с дициклическими и трициклическими побегами.

Основным способом размножения видов рода *Primula* является семенной. В условиях культуры эффективным и простым способом размножения благодаря способности видов *Primula* быстро образовывать придаточные корни является деление корневища с розетками листьев.

При искусственном вегетативном размножении максимальное число модулей выявлено в трёхлетнем и четырёхлетнем возрасте у *P. juliae* и ее гибридов (до 15–22 розеток на особь). Высокий потенциал вегетативного размножения установлен также у *P. pallasii*, *P. veris*, *P. denticulata*, *P. cortusoides*, *P. sieboldii*, *P. veris*, *P. auricula*, *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii* в трёхлетнем и особенно четырёхлетнем возрасте (в среднем от 8 до 16 модулей на особь), что подтверждает данные, при-

водимые в литературе [227]. Число модулей *P. bulleyana*, *P. japonica*, *P. cortusoides* в трёхлетнем возрасте варьировало от 3 (*P. bulleyana*) до 5 на особь, у *P. macrocalyx* – от 5 до 8. Отобраны образцы *P.* × *polyantha* и *P. vulgaris* hort. с высоким потенциалом вегетативного размножения. *P.* × *polyantha* в большей степени реализовывала репродуктивные возможности: число модулей от одной особи варьировало в четырёхлетнем возрасте от 8 до 18 против 3–6 у *P. vulgaris* hort. (*P. acaulis*).

Органогенез. Проведенные нами исследования почек возобновления в условиях южной тайги подтвердили установленные З.В. Долгановой [227] закономерности развития видов первоцвета.

Так, в конце вегетационного сезона 2017 г. у *P. pallasii* и *P. cortusoides* в почках возобновления полностью сформированы генеративные органы, как и в условиях лесостепи (VII этап, андроцей, гинецей, лепестки).

Онтогенез. Наиболее подробно изучен онтогенез *P. macrocalyx*.

При выращивании растений посевом семян в грунт растения зацветают на 2–3-й год, при выращивании рассадным способом – на 2-й год.

Выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный) и 9 онтогенетических состояний

В прегенеративном периоде растения представлены розеточным побегом или системой розеточных побегов; корневище начинает формироваться в имматурном возрастном состоянии. В генеративном периоде среднее число побегов, составляющих особь, варьирует в зависимости от возраста, от 6,3 до 8,6.

Молодые генеративные растения (g_1) имеют 1–2 генеративных полурозеточных побега, состоящих из монокарпической надземной части и базальной части с почками возобновления. Продолжительность возрастного состояния один год.

Средневозрастное генеративное состояние (g_2) отмечено на 3–4-м году жизни. Растение представляет собой парциальный куст с боковыми побегами, ветвящимися до II–IV порядков, что отмечено для естественных местообитаний вида в Хакасии [225]. Число генеративных побегов возрастает до 4,2–9 штук, в соцветии образуется от 8 до 13 цветков.

В стареющее генеративное состояние (g_3) вид переходит на 6–8-м году жизни, большая часть подземной части отмирает, количество генеративных побегов на особь уменьшается до 1–3.

На 9–10-м году жизни растения вступают в сенильный период (субсенильное и сенильное возрастные состояния), который характеризуется резким падением вегетативной продуктивности, разрушением и частичным отмиранием корневища, отсутствием цветения, поэтому после 5–6 лет выращивания в связи со старением особи рекомендовано проводить омолаживание растений (деление корневища).

Таким образом, в условиях культуры темпы онтогенеза значительно ускоряются, если сравнивать полученные результаты с данными, приводимыми для природы, когда генеративный период наступает на 7–11-й год жизни, а продолжительность онтогенеза составляет 37–44 лет [225].

Устойчивость к абиотическим факторам. Анализ данных наших многолетних наблюдений показал, что высокой зимостойкостью в условиях южной тайги отличаются местные виды (*P. macrocalyx*, *P. pallasii*, *P. cortusoides*), а также *P. veris*, *P. auricula*, *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii*, *P. elatior*, *P. denticulata*. У *P. juliae* в отдельные годы наблюдалось подмерзание вегетативных побегов и цветочных почек, однако в целом следует отметить высокую устойчивость отобранных клонов и их способность за счет большого числа почек возобновления быстро восстанавливаться в весенний период. Цветки гибридов *P. juliae* могут повреждаться сильными весенними заморозками, что выражалось в изменении окраски и сокращении времени жизни цветка. Незначительный процент погибших растений в отдельные годы (менее 5 %) выявлен у *P. denticulata* и *P. cortusoides*. У первого вида он связан с выпреванием растений.

В целом *P. cortusoides* все же менее устойчива в культуре по сравнению с видами секций *Primula* и *Denticulata*, однако легко восстанавливается семенным размножением. Обильный самосев образуют виды секции *Primula* (за исключением п. Юлии); регулярный, но необильный – виды секций *Cortusoides* (кроме *P. sieboldii*) и *Denticulata.*

Гибели клонов *P. auricula* (секция *Auricula*) и *P.* ×*pubescens*, для которых характерно наличие зимующих вечнозеленых листьев и нахождение почек возобновления на уровне почвы, после перезимовки не

отмечено. Однако экстремальные погодные условия весеннего периода, в частности сильные заморозки, могут оказывать неблагоприятное воздействие на развитие генеративных органов *P.* × *pubescens*. В то же время весенние заморозки не оказали существенного влияния на развитие и цветение *P. auricula*.

P. farinosa, по литературным данным, в условиях культуры является малолетником и может выпадать уже на 4-й год выращивания [214, 240]. В условиях Сибирского ботанического сада *P. farinosa* начинает частично выпадать из посадок уже на 3-й год выращивания даже в условиях хорошего дренажа. Возможно, ему, действительно, сложнее адаптироваться к условиям более теплой (по сравнению с высокогорьями) весны в подзоне южной тайги, способствующей активной вегетации при отсутствии развитой корневой системы. Кроме того, вид плохо переносит высокий снежный покров (выпревание).

Исследованные образцы более термофильных видов секции *Proliferae*, происходящие из горных регионов Японии и Китая, нормально зимуют в течение 4–5 лет, а затем могут выпадать. Для этих видов можно рекомендовать регулярное семенное возобновление и регулярное, раз в 4 года, омолаживание особей посредством искусственного вегетативного размножения. В СибБС ТГУ отмечен массовый самосев *P. japonica*, что обеспечивает виду эффективное семенное возобновление. В условиях СибБС вид сформировал устойчивую самовозобновляющуюся агропопуляцию.

В пределах сортогрупп *P. acaulis* и *P.* × *polyantha* отмечена дифференциации генотипов по реакции на низкие температуры.

Создан гибридный фонд, перспективный для дальнейших селекционных работ.

Устойчивость в грунте зависит от возраста культивируемых растений. По нашим исследованиям, различные виды и сорта отличаются разной вегетативной подвижностью, следовательно, срок их выращивания на одном месте без деления может составлять от 3–4 (*P. pallasii*, *P. macrocalyx*, *P. elatior*) до 2–3 лет (некоторые гибриды). Отобраны три формы п. обыкновенного, близкие к природным (с синими и желтыми цветками), которые, наряду с *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii*, вполне можно рекомендовать для широкого использования в озеленении северных регионов.

Устойчивость к биотическим факторам. В условиях интродукции виды рода *Primula* могут быть подвержены ряду заболеваний (фузариоз, или корневая гниль, серая гниль, филлостиктозная пятнистость), отмеченных в литературе [202], особенно при нарушении агротехники выращивания. В целом данную группу растений при соблюдении необходимой агротехники следует отнести к устойчивым к воздействию биотических факторов.

Габитус. Орнаментальные характеристики. Длина цветоносов в период цветения варьировала от 5,9–10 (*P. vulgaris*, *P. juliae*, *P. vulgaris* subsp. *sibthorpii*) до 14–28,7 см (большинство видов и гибридов), у *P. japonica* и *P. bulleyana* – в среднем до 36,0 см, а у отдельных экземпляров на хорошем агрофоне – до 55–60 см. Таким образом, самые высокие генеративные побеги формировали виды секции *Proliferae*, однако высота цветоносов *P. bulleyana* в условиях Томска (в среднем 36,0 см) значительно меньше характеристик, приводимых в литературе. Так, во «Flora of China» [128] для вида указана высота до 100 см. З.В. Долгановой [227] приводится высота до 40–50 см. По-видимому, условия подтайги не являются оптимальными для развития этого восточноазиатского вида.

Максимальные размеры венчика выявлены у гибридных примул, из видов – у *P. pallasii*, *P. juliae*, *P. vulgaris*, *P. cortusoides*, *P. japonica* и *P. bulleyana*, минимальные размеры – у *P. farinosa*, *P. veris*, *P. algida*.

Средние показатели числа цветков в соцветии были максимальными (до 40) у *P. denticulata* и *P. bulleyana*. У *P. vulgaris* и *P. juliae* побеги одноцветковые.

Форма соцветий зависит от принадлежности к секции и изменяется от зонтиковидной (секции *Primula*, *Cortusoides*) до сферической (головчатой) (секция *Denticulata*) и многоярусной (секция *Proliferae*).

Листья видов секций *Auricula* и *Cortusoides* (особенно *P. sieboldii*) сохраняют декоративность до конца вегетационного сезона. Виды секции *Primula* теряют декоративность листьев во второй половине лета и восстанавливают ее осенью, что необходимо учитывать при формировании цветочных композиций. У *P. denticulata* листья после плодоношения значительно увеличиваются в размерах.

Интродукционная оценка и перспективы практического использования. По результатам комплексной интродукционной

оценки изученные виды отнесены к устойчивым и высокоустойчивым многолетникам для интродукции в Томске, за исключением *P. bulleyana*, которую можно рекомендовать для ограниченного выращивания садоводами-любителями (см. прил. А). Виды и сорта *Primula* могут применяться в цветочном оформлении бордюров, групповых и модульных посадках, массивах, некоторые виды – в каменистых садах. Из разнообразных по окраске венчика видов и сортов можно создавать красочные «цветопанорамы» для релаксации в весенний период. Сорта *P. vulgaris* можно использовать для выгонки в условиях защищенного грунта и выращивания садоводами-любителями.

Для широкого использования в озеленении можно рекомендовать виды местной флоры, некоторые европейские виды (*P. auricula*, *P. veris*) и *P. denticulata*. *P. japonica* требует создания микроклиматических условий, его лучше высаживать у водоемов. Для ограниченного применения в каменистых садах также рекомендован *P. farinosa.*

Клоны *P.* × *polyantha* требуют проведения дифференцированной оценки с отбором устойчивых высокодекоративных генотипов.

Содержание аскорбиновой кислоты. Определение содержания аскорбиновой кислоты осуществляли в 2014–2018 гг. методом визуального йодатометрического титрования в фенофазу цветения в листьях 5 видов, представляющих интерес в качестве перспективных ранне-весенних салатных пищевых растений [98].

Максимальное содержание аскорбиновой кислоты выявлено в листьях *P. pallasii* и *P. veris*: до 0,8–0,88 % в пересчете на влажность (рис. 29).

Dodecatheon meadia L. **– додекатеон средний, дряквенник средний. Географическое распространение, экогруппа, биоморфа.** Восточно-североамериканский вид. В природе обитает в разнообразных условиях: прериях, влажных и сухих лесах, на склонах, скалах на высоте 30–1 000 (1 600) м над ур. м., произрастая на различных горных породах (песчаники, известняки, доломиты и др.); предпочитает почвы с pH от 6,0 до 7,5 [133], поэтому можно предполагать высокий адаптационный потенциал вида. В условиях Западной Сибири исследован впервые. Мезофит. Сциогелиофит. Мезотроф, эвтроф. Гемикриптофит, кистекорневой розеточный поликарпик.

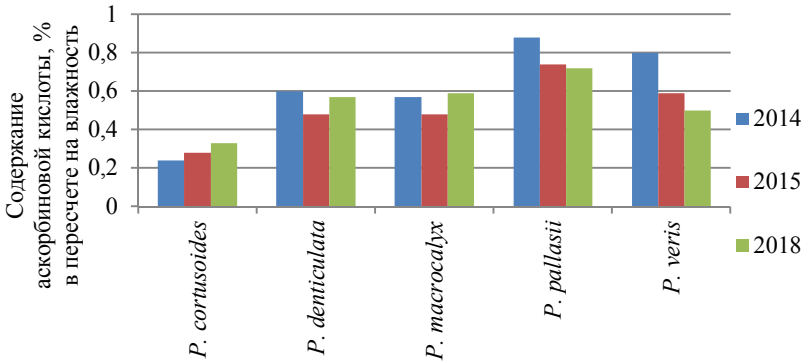


Рис. 29. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях некоторых видов рода *Primula*

Сезонный ритм развития. *Dodecatheon meadia* в условиях интродукции регулярно цветет и плодоносит, формирует жизнеспособные семена. По срокам отрастания отнесен к ритмологической группе средних многолетников, а по срокам начала цветения (29.05 ± 2) – к группе раннелетних растений (см. табл. 19). Цветки слабопротогиничные, сохраняют декоративность в течение 5–6 суток. Вид характеризуется быстрыми темпами развития. Так, продолжительность цветения составляет 15–20 дней, семена созревают в среднем через 36 дней от начала цветения (4.07 ± 1), и в середине – второй половине июля растения отмирают. К плодоношению высота цветоноса увеличивается, что является приспособлением к анемохории. *D. meadia* является коротковегетирующим гемиэфемероидоим с общей средней продолжительностью вегетационного периода в Томске 76 ± 4 дней. Особенности сезонного развития, вероятно, связаны с обитанием в Северной Америке в условиях с недостаточной влагообеспеченностью в летний период при наличии неглубокой корневой системы.

Семенное и вегетативное размножение. Размножение – семенное и искусственное вегетативное (деление куста – раз в 4–5 лет). Масса 1 000 семян в среднем 0,44 г, что несколько больше значений, приводимых для Республики Беларусь (0,3 г) [241]. Процент плодообразования варьировал от 75,0 % в 2015 г. до 85,5 % в 2018 г. Средняя реальная семенная продуктивность за годы иссле-

дований (2015–2018 гг.) – 98,0 ± 7 семян на один плод и 980 ± 68 семян на цветонос. Семена обладают физиологическим (B_2) покоем, поэтому, в соответствии с рекомендациями, приведенными М.Г. Николаевой и другими [175], перед посевом в теплице весной их подвергали стратификации при температуре + 4°С в течение 1,5–2 месяцев, после чего перемещали в условия с температурой +22°С. Средняя лабораторная всхожесть семян составила 75,8 ± 2,5 %, что близко к данным, содержащимся в литературе [242]. Семена начинали прорастать на 4-е сутки, период прорастания – от 4 до 6 суток. Эффективным стимулятором прорастания семян *D. meadia* является гиббереллловая кислота: после замачивания в 0,1 %-ном растворе ГБК (24 часа) лабораторная всхожесть возрастала до 75,7–80,0 против 15,6–20,0 % в контроле.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, габитус. За годы исследований выпадов растений отмечено не было, как и существенных повреждений насекомыми и болезнями, однако в 2018 г. на соцветиях растений была отмечена тля. Данный вид является новым для региона, поэтому, возможно, энтомокомлекс вредителей пока еще не сформирован. Высота цветоноса соответствует данным, указанным Р.А. Карписоновой [243] для средней полосы России (25–30 см) и Н.Л. Белоусовой [241] для Республики Беларусь, однако уступает высоте растений в природных местообитаниях в Северной Америке (в среднем 34–45,6 см) [242].

Интродукционная оценка, использование в озеленении. *Dodecatheon meadia* отнесен к устойчивым многолетникам при интродукции в подтайге Западной Сибири (см. прил. А). Вид может применяться как оригинальное раннелетнецветущее растение для полузатененных участков с богатыми почвами, тенистых каменистых садов.

***Cortusa matthioli* L. – кортуза Маттиоли. Географическое распространение. Экогруппа, биоморфа.** Евроазиатский бореальный вид [244]. Мезогигрофит, сциогелиофит, мезотроф, эвтроф. Кистекорневой короткокорневищный розеточный многолетник с симподиальным нарастанием корневища.

Сезонный ритм развития. В условиях южной тайги Западной Сибири отнесена к ранним видам по срокам отрастания (28.04 ± 2), зацветает во второй–третьей декадах мая, в среднем 19.05 ± 3, что позволяет

считать ее представителем ритмологической группы поздневесенних многолетников (см. табл. 19). Даты прохождения основных фенологических фаз *C. matthioli* в основном соответствуют *P. cortusoides*. Исследования показали, что виду свойственны слабовыраженная протогиния или гомогамия. На цветках растений в качестве посетителей были отмечены в основном виды рода *Bombus*, реже *Diptera* (Syrphidae).

Семенное и вегетативное размножение. Средние показатели массы 1 000 семян за годы исследования составили 0,42–0,53 (в среднем 0,47) г. Плодоношение регулярное. Автогамия не выявлена (семена в изоляторах не завязывались). Семена светочувствительные: лабораторная всхожесть в темноте при комнатной температуре не более 6,6–8 против 66,7–92 % на свету. При выращивании из семян растения отличались ускоренными темпами онтогенеза и зацветали на втором году жизни. Процент плодообразования *C. matthioli* subsp. *turkestanica* высокий – 75,9–86,9 %. РСП и $К_{пр}$ уменьшались с возрастом. РСП пятилетних растений *C. matthioli* var. *sachalinensis* значительно уступает РСП *C. matthioli* subsp. *turkestanica* (табл. 24). Показатели РСП и ПП *C. matthioli*, полученные в южной тайге Западной Сибири, близки к приводимым в литературе для Башкирии [244].

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, интродукционная оценка, применение в озеленении. *Cortusa matthioli* зимостойка, устойчива к болезням и вредителям, отнесена к устойчивым многолетникам при интродукции в южной тайге Западной Сибири и может применяться для озеленения водоемов и цветников природного стиля.

***Lysimachia* L.** – вербейник (подсемейство Myrsinoideae), включает около 200 видов, распространенных в умеренных и субтропических зонах Северного полушария, в основном в Восточной Азии и Северной Америке [59, 245].

Географическое распространение. Экогруппа, биоморфа. В интродукционный эксперимент привлечено 5 видов, которые отнесены к различным географическим элементам: голарктический (*L. nummularia*), восточноазиатский (*L. clethroides*), североамериканский (*L. ciliata*), европейско-кавказско-малоазиатский (*L. punctata*, *L. verticillata*).

Таблица 24

Семенная продуктивность *C. matthioli* при интродукции в СибБС ТГУ (2013–2016 гг.)

Название вида	Год сбора	Возраст растений, лет	Число цветков на побег	Число плодов на побег	Число семяпочек на побег	Число семян на побег	ПСП/РСП, шт. / особь	ПП, %	$К_{пр}$, %
			M±m, шт.				M		
C. matthioli subsp. *turkestanica*	2013	2	14,0±4,0	13,2±2,1	48,6±7,1	39,1±6,0	680,4/516,1	75,9	75,9
	2014	3	13,7±1,0	11,9±0,9	43,1±2,6	27,0±2,5	590,5/321,3	86,9	54,4
	2015	4	11,4±0,8	9,9±0,7	41,8±1,6	25,6±1,3	476,5/253,4	86,8	53,2
	2016	5	9,9±0,7	8,4±0,8	44,4±2,8	27,5±1,9	439,6/231,0	84,8	52,5
C. matthioli var. *sachalinensis*	2016	5	3,9±0,4	2,7±0,4	42,2±7,3	23,6±3,1	164,6/63,7	69,2	38,7

Исследованные виды представлены мезофитами и одним мезогигрофитом (*L. nummularia*); гелиофитами (3), сциогелиофитами (*L. nummularia* и *L. verticillata*). По отношению к богатству почвы – мезотрофы (4 вида), мезотрофы и эвтрофы (*L. nummularia*). По классификации жизненных форм, разработанной Ch. Raunkiaer [66], исследованные виды являются геофитами и хамефитами (*L. nummularia*).

Согласно классификации жизненных форм растений, предложенной И.Г. Серебряковым [67], виды отнесены к подклассу столонообразующих и ползучих травянистых поликарпиков, группе столонообразующих и ползучих (*L. nummularia*) растений. *Lysimachia verticillata* – плотнокустовый длиннокорневищно-кистекорневой столонообразующий безрозеточный поликарпик. *Lysimachia punctata* – рыхлокустовый длиннокорневищно-кистекорневой столонообразующий безрозеточный поликарпик. *Lysimachia clethroides*, *L. ciliata* – длиннокорневищно-кистекорневые столонообразующие симподиально нарастающие безрозеточные поликарпики.

Сезонный ритм развития. По срокам отрастания 3 вида отнесены к ранним, *L. ciliata* и *L. clethroides* – к средним поликарпикам. Феноритмотип весенне-летне-зимнезеленый у *L. nummularia* и весенне-летнезеленый у остальных видов. По срокам цветения виды подразделены на раннелетние (*L. punctata*) и летние (см. табл. 19). Период от отрастания до цветения составляет в среднем у различных видов от 46 (*L. punctata*) до 61 дня. Цветение довольно продолжительное, в течение 33 (*L. nummularia*), 46–72 (*L. ciliata*) суток. После окончания цветения рост терминальной части генеративного побега *L. punctata* и *L. verticillata* продолжается, что, вероятно, отражает специализацию видов к более термофильной флоре. Период от начала цветения до начала созревания семян составляет 61–87 дней. Окончание вегетации большинства исследованных видов (кроме *L. nummularia*) отмечено в конце сентября – начале октября. Средняя продолжительность вегетационного периода варьирует от 135 (*L. clethroides*) до 175 дней (*L. nummularia*).

Семенное и вегетативное размножение. *Lysimachia verticillata* совмещает активное вегетативное и семенное размножение, характеризуется высокими показателями ПП (80,2–90 %) и средней РСП

(1 765,3–2 142,5 семян на побег) (табл. 25). *Lysimachia clethroides* размножается в основном вегетативно, однако в последние годы стабильно плодоносит, средняя РСП составляет от 302,1 до 434,0 семян на побег. *Lysimachia punctata* характеризуется очень слабым семенным размножением (средняя РСП побега в разные годы варьирует от 8,5 до 54 семян на побег) и эффективным вегетативным.

Наиболее высокой способностью к вегетативному разрастанию и вегетативному размножению обладают *L. punctata*, *L. nummularia*.

Таблица 25

Характеристики некоторых элементов семенной продуктивности исследованных видов рода *Lysimachia* (2016–2018 гг.)

Название вида	ПП, %	РСП одного побега, семян	Среднее число семян в плоде	Наличие самосева
	Min–Max		M±m, шт.	
L. verticillata	80,2–90,0	1765,3–2142,5	25,4±2,5	Обильный
L. punctata	2,3–9,8	8,5–54	7,0±0,9	Не отмечен
L. clethroides	62,1–85,2	302–434	6,8±0,8	Не отмечен

Семена *L. clethroides* обладают глубоким органическим (морфофизиологическим) покоем, для их прорастания необходима стратификация в течение 2 месяцев при температуре +4…+6°С, после чего их лабораторная всхожесть достигает 70 %. Покой семян *L. verticillata* менее глубокий. Стратификация семян *L. verticillata* в течение 2 месяцев (18.12.15 / 20.02.15) при температуре +4°С повышала их всхожесть до 88 %.

Изученные нами клоны *L. nummularia* не плодоносят. Поэтому в 2017 г. был поставлен эксперимент по проращиванию пыльцевых зерен *L. nummularia* в растворе сахарозы разных концентраций, из которых оптимальной оказался 10 %-ный раствор сахарозы. Жизнеспособность пыльцевых зерен была невысокой для видов природной флоры – 44 %. У вида со стабильным плодоношением *L. verticillata* максимальная жизнеспособность пыльцы отмечена при концентрации сахарозы 5 % и составила 88,3 %. Кроме того, как показали исследования, проведенные в 2004 г. старшим научным сотрудником СибБС ТГУ Л.А. Малаховой, представленный в эксперименте образец *L. nummularia* является полиплоидом с 2n =

48. Вероятно, ослабление репродуктивной функции вида связано с нарушениями эмбриогенеза и, возможно, гаметогенеза.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, габитус. Выпадов растений изученных видов за годы исследований не отмечено, что во многом обусловлено жизненной формой (в основном геофиты) и способностью видов к активному вегетативному размножению (сарментация). Болезней и вредителей, наносящих серьезный урон растениям, а также выпадов растений в интродукционном эксперименте отмечено не было, однако у исследованных видов встречаются грибные заболевания, а у *L. verticillata* отмечены повреждения листовых пластинок насекомыми. В условиях интродукции виды рода *Lysimachia* формируют хороший габитус, соответствующий характеристикам, приводимым для природных местообитаний или превышающий их. Цветки желтые, редко белые (*L. clethroides*), собраны в соцветия различной формы (вертикальные и поникающие) или одиночные, в пазухах листьев (*L. nummularia*). Средний диаметр цветков варьирует от 1,3 (*L. clethroides*) до 2,5 см.

Интродукционная устойчивость, применение в озеленении. Все изученные виды рода (*L. ciliata*, *L. clethroides*, *L. nummularia*, *L. punctata*, *L. verticillata*) отнесены к высокоустойчивым и устойчивым в интродукции и перспективным для озеленения Томска (см. прил. А). Виды могут использоваться для озеленения солнечных или полузатененных участков с влажными почвами, в миксбордерах (*L. punctata*, *L. verticillata*), в посадках у водоемов (*L. clethroides*), цветниках природного стиля, *L. nummularia* – в вертикальном озеленении в качестве ампельного растения. *L. nummularia* интенсивно разрастается, что необходимо учитывать при планировании посадок, поэтому в озеленении нередко используют менее агрессивную форму ‘Aurea’

По-видимому, наличие альтернативных репродуктивных стратегий в пределах семейства Primulaceae позволяет видам занимать различные экологические ниши.

5.5. Семейство Saxifragaceae

Семейство камнеломковые Saxifragaceae Juss. объединяет 38 родов и до 600 видов травянистых растений, распространенных преимущественно в умеренной, арктической и альпийской областях Северного полушария [246].

Отдельные виды семейства находят применение как ценные лекарственные растения (*Bergenia* Moench), но в основном используются в качестве декоративных растений открытого и закрытого грунта [247, 248]. Некоторые виды занесены в Красные книги на территории европейской части России, Сибири и Дальнего Востока.

В интродукционном эксперименте на территории южной тайги Западной Сибири изучен 31 вид из 12 родов. Кроме того, исследовано 76 сортов астильбы, относящихся к 9 садовым группам.

Географическое происхождение. Экогруппа, биоморфа. Среди изученных видов преобладают представители восточноазиатской (11) и североамериканской (11) флоры. Незначительно представлены голарктические (1), евразиатские (1), европейско-североамериканские (1), европейские (3), центральноазиатские (1), южносибирские (1) и общеазиатские (1) географические элементы. Большинство изученных видов являются представителями горно-лесной (32,2 %), лесной (29 %), общей горной (25,8) поясно-зональных групп. Высокогорных и аркто-высокогорных видов, которые являются представителями рода *Saxifraga*, немного (3), и один вид отнесен к гипоарктогорным. Изученные виды являются мезофитами (61,3 %) или отнесены к группам мезогигрофитов и гигромезофитов. Ксерофиты отсутствуют. Преобладают сциогелиофиты (22), имеются сциофиты (3), что позволяет использовать интродуценты для озеленения неблагоприятных по освещенности местообитаний. Гелиофиты составляют только чуть более 19 % от общего числа исследованных видов.

По характеру биоморфы изученные виды семейства Saxifragaceae отнесены к геофитам (*Astilboides*, *Darmera*, *Rodgersia*), гемикриптофитам (*Astilbe*, *Bergenia*, *Heuchera* и др.), хамефитам (некоторые виды рода *Saxifraga*). Преобладают гемикриптофиты, составляющие около 84 % от общего числа исследованных видов семейства Saxifragaceae. Интродуценты отличались по степени веге-

тативной подвижности и специализации вегетативного размножения. Гемикриптофиты представлены полурозеточными каудексовыми травами (*Heuchera*), короткокорневищными полурозеточными поликарпиками (*Astilbe*, *Tellima*, *Tolmiea*) и тонко-длиннокорневищными розеточными и полурозеточными поликарпиками (*Astilbe chinensis*, *Mitella*, *Tiarella*), геофиты – длиннокорневищными травами (*Astilboides*, *Darmera*, *Rodgersia*). Виды рода *Saxifraga* подразделены на тонко-длиннокорневищно-кистекорневые рыхлодерновинные полурозеточные поликарпики (*Saxifraga hirculus*, *S. manchuriensis*), короткокорневищно-кистекорневые розеточные гемикриптофиты (*S. sibirica*, *S. purpurescens*), кистекорневые, столонообразующие многолетники (*Saxifraga umbrosa*). *Saxifraga caespitosa*, *S. hypnoides*, *S. paniculata*, *S. rotundifolia* являются плотнодерновинными розеточными пассивными хамефитами.

Сезонный ритм развития, семенное размножение. По характеру феноритмотипа изученные виды и сорта семейства Saxifragaceae отнесены к 3 группам:

– весенне-летне-зимнезеленые: *Bergenia*, *Heuchera* (виды и сорта), *Mitella*, *Saxifraga* × *arendsii*, *S. caespitosa*, *S. hypnoides*, *S. paniculata*, *S. rotundifolia*, *S. umbrosa*, *Tellima*, *Tiarella*, *Tolmiea menziesii*;

– весенне-летнезеленые: *Astilbe* (виды и сорта); *Astilboides tabularis*, *Darmera peltata*, *Peltoboykinia tellimoides*, *S. manchuriensis*, *S. purpurescens*, *S. sibirica*, *Rodgersia.*

– весенне-летне-осеннезеленые: *Saxifraga hirculus*.

Большинство видов отнесено к группе раноотрастающих многолетников, виды и сорта *Astilbe* и *Saxifraga purpurescens* – средних (в первой декаде мая), *Astilboides tabularis*, *Darmera peltata*, *Peltoboykinia tellimoides*, виды рода *Rodgersia* – поздних (в конце первой декады, преимущественно во 2-й декаде мая, при установлении среднесуточных температур не менее 10 °С).

По срокам цветения интродуценты подразделены на 4 ритмологические группы:

– ранневесенние: виды рода *Bergenia*;

– раннелетние: *Darmera peltata*, *Heuchera grossulariifolia*, *H. sanguinea*, *Mitella*, *Saxifraga* × *arendsii*, *S. caespitosa*, *S. hypnoides*, *S. paniculata*, *S. rotundifolia*, *S. umbrosa*, *Tellima*, *Tiarella*;

– летние: виды и сорта *Astilbe*, *Astilboides*, *Heuchera chlorantha*, *H. pulchella, H. villosa*, *Peltoboykinia tellimoides*, *Rodgersia*, *Saxifraga purpurescens*;

– позднелетние: *Saxifraga hirculus*, *S. manchuriensis*.

Большинство видов характеризовалось регулярным цветением и плодоношением [249].

Продолжительность фенофазы цветения минимальная у *Darmera peltata* (11 дней), максимальная (47–48 дней) у *Heuchera sanguina* и *H. villosa* (табл. 26). Период от начала цветения до созревания семян варьирует от 28–33 дней у некоторых североамериканских, европейских и одного голарктического видов до 69–90 дней у представителей восточноазиатской флоры (*Astilbe*, *Astilboides*, *Rodgersia*). Нерегулярное цветение и плодоношение отмечены у 3 видов рода *Rodgersia* и одного североамериканского вида – *Darmera peltata*, вследствие повреждения генеративных почек в период отрастания возвратными заморозками.

Североамериканские виды *Tiarella cordifolia*, *Mitella diphylla*, *Tellima grandiflora*, как и виды рода *Heuchera*, которые будут рассмотрены позднее, характеризуются высокой семенной продуктивностью (табл. 27). Наиболее эффективно потенциальные репродуктивные способности реализуются у произрастающей в горных лесах Северной Америки *Tellima grandiflora* (самые высокие показатели ПП, РСП и $К_{пр}$). Лесной североамериканский вид *Tiarella cordifolia* также характеризуется высоким ПП, но в отличие от предыдущего вида имеет невысокий $К_{пр}$. Регулярное созревание семян с высокими показателями ПП и $К_{пр}$ отмечено у восточноазиатского вида *Peltoboykinia tellimoides*, однако число цветков на побег минимальное среди всех изученных видов.

Наиболее эффективно потенциальные репродуктивные способности реализуются у *Tellima grandiflora* (самые высокие показатели ПП и $К_{пр}$), произрастающей в горных лесах Северной Америки. Лесной североамериканский вид *Tiarella cordifolia* также характеризуется высоким ПП, но в отличие от предыдущего вида имеет невысокий $К_{пр}$.

Семена изученных видов, как правило, обладают физиологическим покоем различной степени глубины. Самосев в условиях интродукции отмечен у видов рода *Heuchera*, *Tellima grandiflora*, *Astilbe*.

Таблица 26

Сроки прохождения основных фенофаз видов семейства Saxifragaceae в СибБС ТГУ

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Astilbe chinensis	3.05±3	24.07±2	27.08±2	1.10 ±3	2.10±3	152±3	82±3	69±3	34±2
A. davidii	3.05±3	21.07±3	19.08±4	30.09±4	2.10±3	152±3	79±4	71±3	29±5
A. koreana	4.05±3	2.07±2	20.07±2	20.09±4	29.09±4	148±4	59±2	80±3	18±2
Astilboides tabularis	15.05±3	28.06±2	8.08±2	9.09±3	20.09±4	128±3	44±2	73±3	41±2
Bergenia crassifolia	22.04±3	8.05±2	2.06±2	24.06±2	24.10±3	185±3	16±2	47±3	25±2
B. pacifica	24.04±3	9.05±3	4.06±2	25.06±3	24.10±3	183±4	15±2	47±3	26±2
B. stracheyi	23.04±2	8.05±2	3.06±2	23.06±2	24.10±3	184±4	15±2	46±3	26±2
Darmera peltata	12.05±3	25.05±4	5.06±2	25.06±3	25.09±3	136±4	13±3	31±4	11±2
Heuchera americana	29.04±4	14.06±2	7.07±2	15.07±4	24.10±3	178±3	46±3	31±3	23±2
H. chlorantha	29.04±3	19.06±3	10.07±2	21.07±3	24.10±3	178±3	51±2	32±3	21±2
H. grossulariifolia	29.04±3	13.06±3	10.07±2	15.07±4	24.10±3	178±3	45±3	32±2	27±4
H. pulchella	30.04±3	20.06±4	21.07±3	26.07±4	24.10±3	177±3	51±4	36±3	31±4
H. sanguinea	30.04±4	14.06±3	1.08±5	15.07±3	24.10±3	177±4	45±3	31±3	48±5
H. villosa	29.04±3	20.07±4	5.09±3	30.08±5	24.10±3	178±3	82±4	41±3	47±4
Mitella diphylla	29.04±3	12.06±2	14.07±2	8.07±2	22.10±3	176±2	44±3	26±2	32±2
Peltoboykinia tellimoides	5.05±3	2.07±3	23.07±2	16.08±3	25.09±4	143±4	58±3	45±4	21±3
Rodgersia aeculifolia	11.05±3	22.06±4	16.07±2	19.09±3	20.09±3	132±3	42±4	89±4	24±3
R. pinnata	12.05±4	24.06±4	19.07±3	19.09±3	20.09±3	131±4	43±5	87±4	25±4
R. podophylla	10.05±4	18.06±3	10.07±4	16.09±3	18.09±3	131±3	39±4	90±4	22±3

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Saxifraga caespitosa	26.04±2	30.05±2	15.06±3	30.06±3	24.10±2	181±3	34±2	31±3	16±2
S. hypnoides	27.04±2	11.06±3	1.07±2	25.07±3	22.10±2	178±3	45±3	44±2	20±2
S. paniculata	28.04±3	18.06±4	10.07±2	30.07±2	24.10±2	179±4	51±4	42±2	22±2
S. purpurascens	30.04±2	26.06±3	19.07±4	10.08±4	20.09±4	143±3	57±4	45±5	23±2
S. rotundifolia	26.04±2	9.06±2	30.06±3	10.07±1	24.10±3	181±3	44±2	31±3	21±2
S. umbrosa	26.04±3	13.06±2	6.07±3	14.07±2	24.10±3	181±2	48±4	31±3	23±2
Tellima grandiflora	28.04±2	14.06±3	8.07±2	19.07±3	24.10±3	179±3	47±3	35±4	24±2
Tiarella cordifolia	29.04±2	28.05±3	24.06±2	28.06±3	22.10±3	176±3	29±2	31±3	27±3

Таблица 27

Семенная продуктивность одного генеративного побега некоторых видов семейства Saxifragaceae

Название вида	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпочек, шт.	Число семян, шт.	ПП, %	ПСП, шт.	РСП, шт.	$К_{пр}$, %
Tellima grandiflora (2015 г.)	24,6±3,2	23,2±4,0	262,9±19,2	225,6±22,3	94,3	6467,3	5233,9	80,9
Mitella diphylla (2015 г.)	21,0±2,5	17,7±2,1	14,3±1,2	11,9±1,8	84,3	300,3	210,6	70,1
Tiarella cordifolia (2015 г.)	20,1±2,4	14,9±1,9	19,2±2,2	5,5±0,6	74,1	385,9	82,0	21,2
Tiarella cordifolia (2016 г.)	34,08±3,6	28,2±3,2	18,8±1,9	5,3±0,5	82,7	640,7	149,5	23,3
Peltoboykinia tellimoides (2015 г.)	10,0±1,2	8,1±0,9	234,0±21	210,9±25,3	81,0	2340,0	1708,3	73,0

Для более детального изучения были выбраны *Astilboides tabularis* (длиннокорневищный геофит), виды рода *Heuchera* (полурозеточные каудексовые гемикриптофиты), виды и сорта *Astilbe* (короткокорневищные кистекорневые полурозеточные гемикриптофиты).

Astilboides tabularis – представитель монотипного восточноазиатского рода семейства Saxifragaceae. Вид является лекарственным и оригинальным декоративным растением, которое культивируется в ряде стран, нередко под названием «зонтик Будды». Имеются литературные данные, что корневища и надземные части *Astilboides* содержат дубильные вещества, крахмал, флавоноиды и используются для производства экстракта танина и вина [250, 251].

Сведения о биологии вида в условиях интродукции в Западной Сибири отсутствуют.

Экоморфа, биоморфа. Гигромезофит, сциофит, мезотроф, эвтроф. Длиннокорневищный геофит.

Анатомия листовых пластинок. *Astilboides tabularis* имеет дорсовентральные листья, на абаксиальной стороне расположена четко выступающая центральная жилка, толщина листа в районе которой до 5–7 раз превышает толщину пластинки листа (рис. 30). Данный факт обусловлен сильным развитием центрального проводящего пучка, а также наличием тяжей колленхимы, в совокупности образующих ребра жесткости (опору листа). Листья опушены крупными многоклеточными головчатыми трихомами (рис. 31).

Палисадный мезофилл состоит из 2–3 слоев клеток. Верхний слой клеток палисадного мезофилла состоит из плотно сомкнутых цилиндрических клеток. Клетки губчатого мезофилла образуют рыхлую объемную сеть с большими полостями. Листья *Astilboides tabularis* гипостоматные (рис. 32). На нижней эпидерме находятся аномоцитные устьица, располагающиеся в плоскости эпидермы листа. Устьица не имеют четкой ориентации, они могут располагаться параллельно и перпендикулярно срединной жилке. Плотность устьиц 148,48 шт./мм^2. Эпидермальные клетки продолговатые, со слабоизвилистыми антиклинальными стенками. Клетки верхней эпидермы крупнее, чем клетки нижней (табл. 28) [252].



Рис. 30. Поперечный срез листа *Astilboides tabularis*

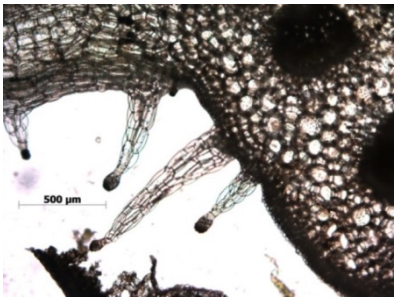
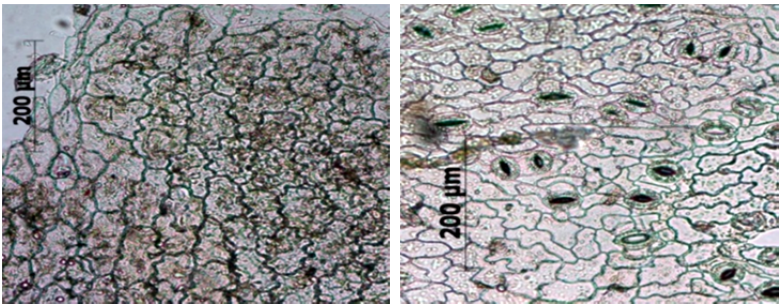


Рис. 31. Трихомы на поперечном срезе листа *Astilboides tabularis*



А *Б*

Рис. 32. Верхняя (адаксиальная) (*А*) и нижняя (абаксиальная) (*Б*) эпидерма *Astilboides tabularis* (на снимке эпителиальные клетки и устьица)

Таблица 28

Количественные показатели анатомии листьев *Astilboides tabularis*

Показатель	M ± m	σ
Толщина верхней эпидермы, мкм	14,00 ± 0,43	2,17
Толщина нижней эпидермы, мкм	32,14 ± 1,96	9,79
Число клеток на 1 мм^2 верхней эпидермы, шт.	307,84 ± 7,35	36,74
Число клеток на 1 мм^2 нижней эпидермы, шт.	958,08 ± 30,97	154,87
Число устьиц на 1 мм^2 нижней эпидермы, шт.	148,48 ± 7,42	37,10
Устьичный индекс, %	13,39 ± 0,44	2,21
Длина устьиц, мкм	38,02 ± 0,89	4,43
Ширина устьиц, мкм	29,61 ± 0,55	2,73
Толщина пластинки листа, мкм	616,67 ± 24,38	121,88
Толщина столбчатого мезофилла, мкм	204,43 ± 6,80	34,01
Толщина губчатого мезофилла, мкм	325,81 ± 18,31	91,56

Полученные результаты позволяют отнести *Astilboides tabularis* к гигромезофитам, адаптированным к условиям регулярного увлажнения и высокой влажности воздуха, сциофитам (рыхлое сложение мезофилла; развитая система межклетников; устьица расположены только на нижней стороне листа; извилистые очертания клеток нижней и верхней эпидермы).

Сезонный ритм развития. Отличается регулярным цветением и плодоношением. Феноритмотип – длительновегетирующий, весеннелетнезеленый. Вегетационный период составлял 120–132 (128) дня. Начало вегетации в 2000–2020 гг. происходило во второй и третьей декадах мая, бутонизация – сразу после отрастания и раскрывания листьев, цветение – преимущественно в июле, созревание и диссеминация семян – в сентябре, окончание вегетации – во второй половине сентября – начале октября. Массовое цветение наблюдалось в июле, окончание цветения – в начале августа. Общая продолжительность фенофазы цветения – до 40–45 дней. Распускание цветков в соцветии происходило в базипетальном порядке. Фертильность пыльцевых зерен высокая: 88,5–93,3 %, что, учитывая также большое количество опылителей, включая Diptera и Hymenoptera (Apidae), в значительной степени обусловливает эффективное плодоношение. Наиболее высокие показатели жизнеспособности пыльцевых зерен при проращивании на концентрациях сахарозы 5, 10, 15 % выявлены на максимальной концентрации (15 %) и составили 90,2 %. Цветки мелкие, кремовые, собранные в метельчатые соцветия до 45 см длиной, поникающие к концу цветения. По-видимому, растение является хорошим медоносом. В среднем за годы наблюдений отрастание вида отмечено 15.05 ± 5, начало цветения 28.06 ± 2, созревание семян 9.09 ± 3 (через 73 дня от начала цветения), окончание вегетации 20.09 ± 4.

Семенное размножение. Масса 1 000 семян варьирует от 0,07 до 0,08 г. Средняя всхожесть семян на свету после 5–6 месяцев хранения находилась в пределах 80,2–93,3 %, в темноте – 44,9–61 %. Максимальное число проросших семян отмечено в первые три-четыре дня от начала прорастания.

Реальная семенная продуктивность высокая – 16 950,6–31 726,2 семян на побег. Завязываемость плодов в соцветии составляла 74,7–

84,6 %, что позволяет отнести вид к растениям с эффективным семенным размножением.

При выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом *Astilboides tabularis* зацветает на (3) 4–5-м году жизни. Проростки появляются на 10–12-й день после посева, развиваются медленно и к концу первого года жизни при выращивании в теплице находятся в ювенильном состоянии. Семядоли лопатчатые (широкоовальные), иногда почти округлые, гладкие, слегка выемчатые. Первый лист 5–7-надрезанный или мелкозубчатый, с железистыми волосками 2,1–3,0 мм длиной (в среднем 2,6 мм) и 1,9–2,5 мм шириной (в среднем 2,1 мм); длина главного корня 0,8–2,5 см.

Вид отнесен к многолетникам с продолжительным прегенеративным периодом и длительным онтогенетическим циклом в условиях культуры.

Вегетативное размножение. *Astilboides tabularis* относится к вегетативно подвижным длиннокорневищным геофитам. Размножается вегетативно делением толстого ветвистого корневища с почками возобновления и придаточными корнями, образующимися в узлах.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, габитус. Позднее отрастание вида позволяет ему в основном «убегать» от весенних заморозков в мае. Выпадов растений за годы исследований не отмечено. Вид устойчив к болезням и вредителям при соблюдении необходимой агротехники, при посадке на участках с переувлажненным грунтом могут развиваться локальные гнили корневища.

Основные биометрические параметры вида в условиях интродукции на юге Томской области соответствуют приводимым в литературе для естественного района обитания *Astilboides* [253].

Интродукционная оценка, применение в озеленении. *Astilboides tabularis* отнесен к устойчивым многолетникам при интродукции в южной тайге Западной Сибири и может быть рекомендован в приусадебное озеленение региона как оригинальное, новое для Сибири декоративное растение для участков в полутени и тени, особенно композиций природного стиля с умеренным, но регулярным увлажнением.

Можно выделить следующие биологические особенности вида, способствующие его успешной интродукции в Томской области:

мезоморфные корни (гигромезофит); позднее отрастание при установлении средних температур воздуха > 10 °С; летнее цветение; большое число почек возобновления, в том числе резервных, которые раскрываются постепенно; накопление в корневище значительного количества питательных веществ, необходимых в весенний период для нормального отрастания и развития растений.

Род ***Astilbe*** **Buch.-Ham.** включает от 30 до 40 видов; современный центр разнообразия рода находится в Восточной Азии [254]. По данным более современных авторов, объем рода оценивается в пределах 18 видов [255, 256], а по информации базы данных The Plant List [59] – 25 видов. На территории России произрастают два вида: *A. chinensis* и *A. thunbergii* (Siebold et Zucc.) Miq. [257]. Дикорастущие виды астильбы встречаются главным образом в горных районах Восточной и Южной Азии, а также в восточной части Северной Америки, где произрастают по берегам ручьев, в широколиственных лесах, долинах рек, на бедных известью влажных минеральных почвах в районах с высокой влажностью воздуха до высоты 4 800 м над ур. м. [254, 255, 258].

Селекция астильбы *Astilbe* началась сравнительно недавно, в конце XIX в. Основной генофонд сортов создан немецким селекционером G. Arends, автором 82 сортов, многие из которых до сих пор занимают ведущее место в современном ассортименте *Astilbe*. Они отличаются обильным цветением, крупными соцветиями с разнообразной окраской [259].

Селекцией *Astilbe* занимались B. Ruys, K. Foerster, H. de Ouden, E. Pagel, P. Teoboldt, В.П. Несауле и другие, для чего использовались виды *A. chinensis*, *A. davidii*, *A. japonica*, *A. thunbergii*, *A. simplicifolia* Makino и др. [254].

В настоящее время в результате активной селекции получено 250–300 сортов, относящихся к 12 садовым группам, но широко культивируются только сорта из 8 основных групп [260]. Большие успехи в получении новых сортов *Astilbe* достигнуты голландскими селекционерами J. Verschoor, J. van Veen, H. Verduin, H. Holtmaat и др. Особое направление селекции представляют компактная сортосерия *A.* × *hybrida* ‘Younique’, сорта которой отличаются обильным цветением, серия *A.* × *chinensis* ‘Vision’, «пестролистная» серия ‘Flash’.

Сорта астильбы широко культивируются во многих странах, особенно в США, Канаде, Голландии, Германии и Великобритании [261].

Некоторые сорта астильбы были испытаны в условиях лесостепной зоны Западной Сибири [227, 262–266].

Условия естественного произрастания видов Astilbe (Китай, Япония, Корея, Приморье) и агротермические ресурсы основных селекционных пунктов (Германия, Голландия, Прибалтика и др.) существенно отличаются обеспеченностью теплом и влажностью от лесной зоны Западной Сибири (табл. 29).

Виды и сорта *Astilbe* интродуцированы в Сибирском ботаническом саду в 80–90-е годы прошлого века и в начале XX в.

В настоящее время в коллекции представлены сорта, относящиеся к 9 садовым группам (*A.* × *hybrida*, *A* × *japonica*, *A.*× *lemoinei*, *A.* × *rosea*, *A.*× *simplicifolia*, *A.* × *arendsii*, *A.*× *thunbergii*, *A.* × *crispa*, *A.* × *chinensis*). Основу ассортимента составляют гибриды *A.* × *arendsii*, *A.*× *hybrida*, *A* × *japonica*.

Таблица 29

Гидротермическая характеристика вегетационного периода в районах культивирования *Astilbe*

Страна, город	Месяц								Годовая
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Средняя	
Средняя температура воздуха, °С									
Россия, Барнаул	1,2	10,7	16,6	18,9	16,3	10,5	2,2	10,9	0,7
Россия, Владивосток	4,1	8,9	13	17,5	20,0	15,8	8,7	12,6	1,2
Россия, Томск	0,0	8,7	15,4	18,3	15,1	9,3	0,8	9,7	–0,8
Латвия, Рига	5,2	11,5	15,4	18	16,5	12,7	6,7	12,3	6,2
Германия	8,3	13,3	15,5	17,3	16,5	13,9	9,9	13,5	9,4
Голландия, Амстердам	8,3	13,1	15,9	17,6	16,9	14,2	9,5	13,6	9,3
Осадки, мм									
Россия, Барнаул	25	37	49	67	53	37	45	44,6	477
Россия, Владивосток	35	70	97	95	145	131	58	90,1	763
Россия, Томск	31	51	67	77	76	49	47	56,9	591
Латвия, Рига	31	43	59	78	75	55	51	56,0	532
Германия	59	62	71	87	93	73	78	74,7	873
Голландия, Амстердам	41	47	55	70	81	69	81	63,4	711

Источники: Мировой агроклиматический справочник [53]; Научно-прикладной справочник по климату СССР [36]; Справочник по климату СССР [40].

Объектами исследования послужили 3 вида (*Astilbe koreana*, *A. chinensis*, *A. davidii*) и 77 сортов *Astilbe*. Изучены как районированные для Томской области сорта (‘Betsy Cuperus’, ‘Amethyst’, ‘Brunhilda’, ‘Weiβe Gloria’, ‘Cattleya’ и др.), так и новинки селекции (сортосерии ‘Younique’, ‘Vision’, ‘Flash’ и др.).

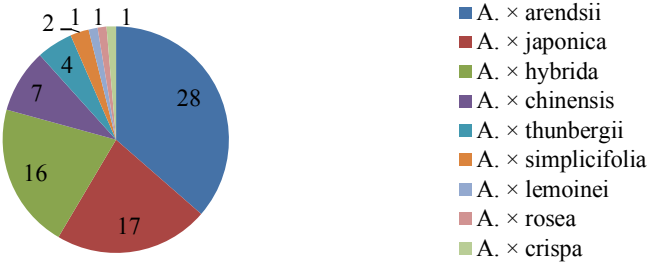


Рис. 33. Распределение изученных сортов *Astilbe* по садовым группам

Географическое происхождение, экогруппа, биоморфа. Исследованные виды связаны происхождением с Восточноазиатской флористической областью. Отнесены к гигромезофитам, сциогелиофитам, мезотрофам и эвтрофам.

Биоморфа – кистекорневые короткокорневищные и столонообразующие гемикриптофиты с ортотропными и плагиотропными (например, у сортов *A.* × *chinensis*) корневищами и полурозеточными, преимущественно дициклическими побегами.

Сезонный ритм развития. Виды и сорта *Astilbe* начинают вегетацию через некоторое время после схода снега, в первой – второй декадах мая (5.05–15.05). Позднее других отрастают сорта *A.* × *chinensis*. Бутонизация наступает у различных видов и сортов через 34–61 день от начала отрастания. Зацветают *Astilbe* в конце июня – июле, семена созревают в октябре. Префлоральный период составляет у различных сортов от 50 до 76 дней. Многолетние наблюдения, проведенные в СибБС, показали, что сроки цветения сортов *Astilbe* могут варьировать в зависимости от гидротермических условий вегетационного сезона, однако принадлежность к определенной группе по срокам цветения, как правило, сохраняется. Большинство сортов зацветает в период с 30.06 по 26.07. Средняя продолжительность фенофазы цветения отдельных сортов варьирует от 17 до 40 дней (сред-

няя для всей совокупности 24±3 дня), что соответствует результатам, полученным для Барнаула [227]. Общая продолжительность цветения видов и сортов *Astilbe* в Томске составляет 70–85 дней, максимальная – у сортов *A.* × *chinensis*, *A.* × 'Color Flash'. Продолжительность функционирования цветков не зависит от принадлежности сорта к садовой группе и составляет от 4 до 6 (8) дней.

По срокам цветения виды и сорта астильбы отнесены к летним многолетникам и подразделены на 3 группы:

– ранние (начало цветения 25.06–10.07) – 1 вид, 19 сортов: *A. koreana*, сорта *A* × *japonica* 'Bonn', 'Bronzelaub', Younique Salmon', 'Younique Lilac' и др., *A.* × *arendsii* 'Bumalda', 'Diamant', 'Fanal', 'Gertrud Brix', *A.*× *lemoinei* Mont Blanc' и др.;

– средние (начало цветения 11.07–20.07) – 49 сортов: *A.* × *arendsii* 'Amethyst', 'Granat', 'Frieda Klapp', 'Siegfried' и др.;

– поздние (21–31.07) – 2 вида, 9 сортов: *A. davidii*, *A. chinensis*, сорт *A.* × *arendsii* 'Glut', *A.* × *crispa* 'Liliput', *A.* × *chinensis* 'Superba', 'Purpurkerze', *A.*× *thunbergii* 'Color Flash', 'Color Flash Lime', *A.* × *hybrida* 'Thunder and Lightning' и др.

Таким образом, большинство изученных сортов характеризуются средними сроками начала цветения. Ранние сорта преобладают в группе *A* × *japonica*, средние – в группе *A.* × *arendsii*, *A.* × *hybrida*. Группы *A.*× *thunbergii* и *A.* × *chinensis* включают сорта со средними и поздними сроками цветения.

Зависимости между формой соцветия и продолжительностью цветения не выявлено.

Семенное размножение. Фертильность пыльцы. Фертильность пыльцевых зерен 30 изученных сортов *Astilbe* варьировала в широких пределах. Пыльца сорта 'Granat' оказалась практически стерильной (1,9 %), а сорта 'Siegfried' отличалась стабильно высокой жизнеспособностью в течение многих лет – 88,6–92,0 %. У остальных сортов показатели фертильности пыльцы варьировали от 22,5 до 93,2 %. Отобрано 7 сортов астильбы с фертильностью пыльцевых зерен больше 80,0 %, перспективных для селекционных исследований.

Виды и почти все сорта образуют полноценные семена с массой 1 000 штук от 0,004 до 0,06 г, которые обладают покоем, преодолеваемым холодной стратификацией при 5°С в течение 30–45 дней или

обработкой гиббереллловой кислотой, после чего всхожесть семян составляет от 40,5 до 89,2 % [267]. Семена некоторых сортов серии 'Younique' прорастали без стратификации и имели высокую всхожесть – до 78,3 %.

Онтогенез. При выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом отдельные растения различных видов и сортов астильбы могут зацветать уже на первом году жизни, большинство – на втором году жизни, т.е. отличаются ускоренными темпами прохождения онтогенетических стадий. Виды и некоторые сорта *Astilbe* в годы с благоприятным гидротермическим режимом образуют массовый самосев, однако большинство проростков погибает.

Вегетативное размножение. Для сортов *Astilbe* были изучены различные способы вегетативного размножения: деление куста (число деленок варьировало у 3-летних ремет от 14 у сорта 'Hyacinth' до 6 у сорта 'Siegfried'; приживаемость составила 100 %), а также укоренение почек возобновления с участком корневища. Наиболее высокий коэффициент вегетативного размножения (КВР) (20 и более розеток в 3- и 4-летнем возрасте) установлен у сортов 'Amethyst', 'Bonn', 'Diamant', 'Hyacinth', 'Köln', 'Lachkönigin', 'Peach Blossom','Superba' и др. Процент укоренившихся почек 45 исследованных сортов варьировал от 77,4 ('Mont Blanc') до 95 % ('Gloria'), что подтверждает высокую эффективность данного способа размножения.

Устойчивость к абиотическим факторам. Лимитирующим фактором развития астильбы, как и в других регионах [227], является увлажнение почвенного субстрата. Максимальная высота побега наблюдалась у большинства сортов в благоприятные по увлажнению годы. Так, в засушливое лето 2003 г. высота побега составляла от 43 ('Frieda Klapp') до 94 % ('Betsy Cuperus') от максимальных значений за годы наблюдений.

В отдельные годы с неблагоприятными агроклиматическими условиями в весенний период отрастающие листья могут повреждаться сильными заморозками, однако быстро восстанавливаются. Выпадов растений при соблюдении правил агротехники выращивания культуры не отмечено. В целом отобранные по результатам испытаний сорта отличаются высокой зимостойкостью при условии их регулярного деления раз в 5–6 лет.

Устойчивость к биотическим факторам. Исследованные виды и сорта отличались высокой устойчивостью к болезням и вредителям. Существенных повреждений на них отмечено не было, что является ценным биологическим свойством данной культуры.

Габитус и применение в ландшафтном дизайне. Важный для использования в ландшафтном дизайне признак – габитус растений, в том числе высота куста и его экологическая изменчивость. По высоте побега выделено 5 групп сортов:

1. Карликовые (до 30 см): *A.* × *crispa* 'Lilliput'.

2. Низкорослые (от 31 до 60 см): большинство сортов *A.* × *japonica* (*A.* × *japonica* 'Younique Salmon', 'Younique White' и др.) и различные сорта других групп: *A.*× *arendsii* 'Fanal', *A.* × *hybrida* 'Drum and Bass', 'Rock and Roll', *A.* × *chinensis* 'Vision in Red', *A.* × *rosea* 'Peach Blossom' и др. – всего 34 сорта, 1 вид (*Astilbe koreana*).

3. Среднерослые (61–80 см) – *A.* × *thunbergii* 'Color Flash', *A.* × *lemoinei* 'Mont Blanc', большинство сортов *A.* × *arendsii* и сорта других групп: *A.* × *japonica* 'Montgomery', *A.* × *hybrida* 'America' и др. (34 сорта).

4. Высокорослые (от 81 см до 120 см): некоторые сорта *A.* × *arendsii*, *A.* × *chinensis*, *A.* × *hybrida*, *A.* × *thunbergii*: *A.* × *arendsii* 'Amethyst', 'Siegfried', 'Weisse Perle', *A.* × *hybrida* 'Koninh Albert', *A.* × *thunbergii* 'Prof. van der Wielen', *A.* × *chinensis* 'Superba', 'Purpurkerze' и др. – всего 7 сортов, 1 вид (*Astilbe chinensis*).

5. Очень высокие (более 120 см): *A. davidii*, *A.* × *hybrida* 'Salland'.

Таким образом, 88,3 % исследованных культиваров *Astilbe* составляют низкорослые и среднерослые сорта.

При сравнении изменчивости высоты генеративных побегов 36 сортов *Astilbe* в Прибалтике [254] и Томске оказалось, что большинство сортов (20) в Риге превосходили растения в Томске, а 16 сортов были близки к ним по данному показателю. Большая часть сортов *Astilbe* при интродукции в Томске (24) была близка по высоте генеративных побегов к растениям в Барнауле [268], 20 сортов превосходили их по данному показателю, и 2 сорта отличались более низкой высотой куста.

Оценка пределов изменчивости размеров соцветий данной культуры в различных пунктах интродукции показала, что в Риге 9 сор-

тов превосходили томские, 9 сортов несколько уступали им, и 18 сортов (большинство) примерно соответствовали томским образцам. При сравнении средней длины соцветий 30 сортов *Astilbe* в Томске и Барнауле [268] установлено, что барнаульские сорта незначительно, на 1,6 см превосходили томские, однако различия статистически недостоверны.

Таким образом, потенциал основных биометрических показателей *Astilbe*, особенно высоты генеративного побега, наиболее успешно реализовался в Риге, что объясняется более благоприятными гидротермическими условиями вегетационного периода в Прибалтике. В Томске более благоприятные условия складываются для формирования органов соцветия, а не цветоноса, что соответствует результатам, полученным для Барнаула [227].

Основу ассортимента составляют гибриды *A.* × *arendsii*, *A.* × *hybrida*, *A.* × *japonica*.

На основе многолетних исследований разработан ассортимент перспективных культиваров, который включает 61 сорт из 9 садовых групп, в том числе 17 сортов *A.* × *japonica*, 17 сортов *A.* × *hybrida* и 26 сортов *A.* × *arendsii* (см. прил. Б). Подобранный ассортимент *Astilbe* позволит создавать цветущие композиции с конца июня до конца августа.

***Heuchera* L. – Гейхера.** Род включает 37 видов травянистых растений, произрастающих в основном в горных районах Северной Америки и Мексики [246].

В природе виды рода произрастают в широколиственных и смешанных, хвойных лесах, горных ущельях, на каменистых склонах, скалах в предгорьях и среднегорном поясе, некоторые виды – в высокогорьях [246]. Нередко виды *Heuchera* подразделяют на лесные и горные [269].

Первоначально виды и сорта *Heuchera* использовались в основном в качестве цветочно-декоративных растений и были особенно популярны во Франции. Декоративно-лиственные сорта *Heuchera* L. стали появляться гораздо позже, в 80-е гг. XX в. в связи с развитием технологии клонального микроразмножения и сразу снискали огромную популярность. В настоящее время создан довольно разнообразный

сортовой генофонд декоративно-лиственных (более 300 сортов) и цветочно-декоративных сортов *Heuchera* с продолжительным периодом цветения. Активная селекционная работа с гейхерами проводится во Франции, Голландии, в питомнике «Terra Nova» (США) [269, 270].

Объектами изучения в условиях южной тайги послужили *Heuchera americana*, *H. sanguinea*, *H. chlorantha*, *H. grossularifolia*, *H. villosa*, *H. pulchella*.

Географическое происхождение. Экогруппы, биоморфы. Изученные виды в естественных условиях обитания произрастают в пределах Атлантическо-Североамериканской и Циркумбореальной флористических областей (*Heuchera americana*), Атлантическо-Североамериканской (*H. villosa*). *H. chlorantha*, *H. pulchella*, *H. grossularifolia* обитают на западе Северной Америки, в области Скалистых гор. *H. sanguinea* – в юго-западных районах Северной Америки.

Являются гелиофитами и сциогелиофитами, мезофитами, мезотрофами.

Биоморфа – гемикриптофиты, каудексовые многолетние поликарпики с системой полурозеточных, вегетативно-генеративных, ортотропных дициклических побегов, с многоглавым каудексом.

Сезонный ритм развития. Виды *Heuchera* в условиях южной тайги Западной Сибири имеют устойчивый ритм развития, регулярно цветут и плодоносят. Гейхеры являются биологически вечнозелеными растениями, продолжительность вегетации которых лимитируется длиной вегетационного периода.

Большинство видов зацветают в июне, *H. villosa* – в июле. Период от начала вегетации до зацветания составляет в среднем от 45 до 82 дней. Цветение продолжительное, особенно у видов с диффузным (рыхлым) соцветием (*H. sanquinea*, *H. americana*). Семена созревают неравномерно, с середины – конца июля до сентября.

Семенное размножение. Опылителями видов рода *Heuchera* в условиях южной тайги Западной Сибири являются преимущественно короткохоботковые насекомые: мухи, журчалки, сирфиды (Diptera) и пчелы, шмели (Apoidea), а также представители отряда Lepidoptera, которых привлекают нектар и пыльца (первичные аттрактанты). Нектар выделяется у основания завязи или на внутренней стороне лепестков. В одном цветке *H. sanquinea* в июне 2019 г. в среднем со-

держалось 0,000984416 ± 0,000109823 г нектара. Фертильность пыльцы видов высокая: от 89,3 (*H. americana*) до 94,6 % (*H. villosa*), у сортов варьирует от 65,8 до 93,5 %. Пыльца сорта ‘Silver Scrolls’ практически стерильна. Максимальные показатели жизнеспособности пыльцы отмечены при концентрации сахарозы 15 и 20 %.

Среди вторичных аттрактантов для энтомофильных видов рода *Heuchera* характерны визуальные, в частности окраска гипантия (желтая, розовая, пурпурная, зеленоватая).

Мелкоцветковые виды (*H. villosa*, *H. americana*) сочетают энтомофилию с анемофилией.

Продолжительность цветения различных видов колебалась от 21 до 48 дней. Наиболее продолжительное цветение наблюдалось у *H. sanguinea* и *H. villosa*, что обусловлено наличием у них многоцветковых соцветий и значительным числом побегов, распускающихся последовательно друг за другом.

Плодоношение, как и цветение, имеет регулярный характер. Период от начала цветения до начала созревания семян составлял от 31 до 41 дня, от завязывания плодов до их массового созревания – 13–17 дней.

Всхожесть семян. Семена *Heuchera* светочувствительные (рис. 34), при посеве в лабораторных условиях начинают прорастать на 5–6-й (*H. sanquinea*) день, другие виды – на 10–20-й день.

Семена *H. sanquinea* через 6 месяцев после сбора дружно прорастали и имели высокую всхожесть – 72,3–95,2 %, в зависимости от происхождения интродукционного образца. Высокая всхожесть (до 60,5 %) сохранялась на протяжении трех лет.

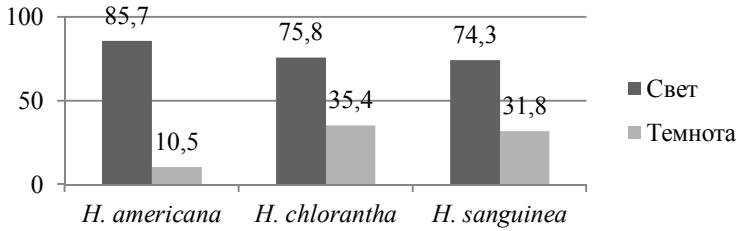


Рис. 34. Влияние света на всхожесть семян некоторых видов рода *Heuchera*

Семена остальных видов обладают неглубоким физиологическим покоем, поэтому нередко характеризуются растянутым периодом прорастания. Покой семян *H. chlorantha*, *H. americana*, имеющих крупный зародыш, преодолевается в процессе сухого хранения, и к весне они имеют высокую всхожесть – до 75 %. Семена остальных видов нуждаются в холодной стратификации или обработке раствором гиббереллловой кислоты, что позволяет значительно увеличить всхожесть семян.

Семенная продуктивность. Изученные виды плодоносят регулярно. Реальная семенная продуктивность генеративного побега изменялась от 436,4 семян у *H. pulchella* до 11371,5 у *H. sanquinea*. Процент плодообразования наиболее высокий у *H. chlorantha* – 73,9–96,3 %, как и $К_{пр}$ (52–71,5 %). У остальных видов показатели семенной продуктивности варьируют по годам, при этом реализация потенциальных возможностей семенной продуктивности большинства изученных видов не превышает 52,3 % (исключение – *H. chlorantha*) (табл. 30). Минимальные показатели семенной продуктивности выявлены у миниатюрного, узкоспециализированного (облигатный петрофит, кальцефил) горного вида *H. pulchella*.

Онтогенез. Для ускорения онтогенеза, а также учитывая крайне мелкие семена исследованных видов, использовали лабораторно-теплично-рассадный способ выращивания. Посев семян проводили в теплице в марте при температурном диапазоне 18–20°С. В конце мая растения высаживали в открытый грунт.

В онтогенезе видов рода *Heuchera* выделены 4 периода: латентный (семена), прегенеративный, генеративный и сенильный, а также 8 возрастных состояний: проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные, молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные, субсенильные растения.

Латентный период представлен покоящимися семенами 0,6–0,9 мм длиной, 0,3–0,5 мм шириной темно-коричневого, черно-бурого цветов. Продолжительность латентного периода составляет 8–9 месяцев.

Прегенеративный период включает следующие онтогенетические состояния: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное.

Таблица 30

Семенная продуктивность генеративного побега различных видов рода *Heuchera* в условиях южной тайги Западной Сибири

Название вида	Год	Число цветков	Число плодов	Число семяпочек в плоде	Число семян в плоде	ПСП побега	РСП побега	ПП	$К_{пр}$
		M±m, шт.				M, шт.		M, %	
H. americana	2008	112,3±17,4	83,8±16,4	108,6±5,1	32,5±5,5	12 196,8	2 723,5	74,6	22,3
	2015	68,3±15,3	52,4±8,6	89,5±8,3	40,0±0,9	6 112,8	2 096,0	76,7	34,3
	2016	112,3±5,7	97,2±6,4	123,9±8,4	74,9±6,9	13 914,0	7 280,3	86,6	52,3
H. × brizoides	2015	128,0±19,3	87,0±13,2	143,5±5,5	117,4±23,3	18 368,0	10 213,8	68,0	55,6
H. chlorantha	2014	67,4±4,7	49,8±4,4	148,0±3,7	143,2±6,5	9 975,2	7 131,4	73,9	71,5
	2015	66,1±5,1	63,2±5,3	156,7±4,0	85,2±4,4	10 357,9	5 384,6	95,6	52,0
	2016	69,5±5,8	66,9±5,7	–	95,6±5,2	–	6 395,6	96,3	–
	2017	67,1±4,0	64,3±4,0	172,8±26,1	95,5±4,4	11 594,9	6 140,6	95,8	53,0
H. grossulariifolia	2008	31,5±4,1	16,6±1,7	194,5±19,9	133,8±9,5	6 123,8	2 221,1	52,7	36,3
	2015	45,0±5,3	13,0±1,5	181,1±2,0	141,0±6,0	8 149,5	1 833,0	28,9	22,5
	2016	51,0±6,0	39,5±2,6	–	149,0±14,8	–	5 885,5	77,5	–
H. pulchella	2016	28,1±2,3	15,1±1,2	45,2±4,1	28,9±2,1	1 270,1	436,4	53,7	34,4
H. sanquinea	2008	167,0±9,5	105,0±10,1	221,4±20,1	108,3±9,8	36 973,8	11 371,5	62,9	33,5
	2011	91,8±7,7	64,0±6,3	189,0±4,0	94,0±22,1	17 350,2	6 016,0	69,7	34,7
	2015	45,4±4,5	30,8±3,7	111,0±9,2	82,0±4,6	5 039,4	2 525,6	67,8	50,1
	2016	123,0±6,9	46,2±5,3	171,0±20,0	229,4±28,0	21 033,0	10 598,3	37,6	50,4
	2017	132,1±7,3	59,8±7,6	178,0±3,7	143,2±6,5	23 496	8 563,4	45,3	36,4
H. villosa	2013	180,6±13,5	101,0±8,8	–	35,2±5,1	–	3 555,2	55,9	–
	2015	162,7±34,0	65,0±6,5	52,5±9,7	46,3±8,5	8 541,8	3 009,5	39,9	35,2
	2016	291,2±10,3	108,0±18,1	47,9±4,7	36,4±4,3	13 948,5	3 931,2	37,1	28,2
	2017	162,7±34,1	65,0±6,5	49,4±8,1	32,8±5,0	8 037,4	2 132,0	40,0	26,5

Проростки (p) характеризуются наличием двух яйцевидных или почти округлых, голых, слегка выемчатых семядолей, главного корня, гипокотиля. Особенностью проростков гейхеры является наличие коротковолосистого гипокотиля. Продолжительность возрастного состояния – от 10 до 15 дней. Пластинка первого листа в очертании округлая, простая, с сердцевидным основанием, со слабозубчатым краем (с 1–2 зубчиками) или цельнокрайняя, с отдельными волосками.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j) характеризуется наличием укороченного побега, образующего розетку из 4–5 (7) простых опушенных листьев сердцевидной формы с менее выраженными лопастями, чем у взрослых особей.

Имматурное онтогенетическое состояние (im) отличается появлением нескольких более удлиненных и развитых по сравнению с ювенильным возрастным состоянием пар листьев, начинается формирование короткого эпигеогенного корневища, на котором образуются придаточные корни и почки возобновления, начинают развиваться розеточные побеги второго порядка. Продолжительность возрастного состояния – около 2 месяцев.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v) наступает в конце первого года жизни при выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом у 80 % особей.

Генеративный период включает три онтогенетических состояния: молодые, средневозрастные и старые генеративные растения.

На 5–7-м годах вегетации у видов рода *Heuchera* наступает процесс старения, который характеризуется ослаблением цветения, уменьшением высоты и числа генеративных побегов.

Субсенильные растения (ss) отмечены на (6) 7–8-м годах жизни. Состарившиеся особи гейхеры плохо зимуют, а весной в большей степени подвержены физиологическому иссушению, чем молодые растения.

Вегетативное размножение. Деление особи и черенкование – наиболее быстрый, распространенный и легкий способ размножения гейхер. Он позволяет полностью сохранить все сортовые признаки и особенности растений [269].

Исследованные виды могут расти на одном месте без деления от 3 (*H. sanquinea*) до 5 и более лет (*H. americana*, *H. chlorantha*).

Укоренение розеток гейхер происходит, как правило, через 3–5 недель. Размножать гейхеры черенками можно в течение всего вегетационного сезона. Другим, более сложным способом размножения гейхер является размножение листовыми черенками. Данный способ требует корректировки с применением гормонов.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, габитус. Изученные виды отличались высокой зимостойкостью и морозоустойчивостью, а также устойчивостью к болезням и вредителям. Они достигают габитуса, характерного для природных местообитаний [246], или превосходят его при условии хорошей агротехники, особенно горные виды.

Интродукционная оценка и применение в озеленении. Для широкого применения в озеленении могут быть рекомендованы *H. sanquinea* и сорта, полученные на ее основе. *Heuchera grossulariifolia* перспективна для садов в природном стиле, *H. chlorantha* – в качестве медоносного растения, *H. pulchella* – при создании каменистых садов, только для любительского цветоводства. Для ландшафтных композиций в японском стиле, а также при создании фитокомпозиций и оранжировке букетов представляют интерес *H. sanquinea*, *H. villosa* как оригинальные многолетники с воздушными и изящными соцветиями. К перспективным, экологически устойчивым при интродукции в южной тайге Западной Сибири отнесено 24 сорта *Heuchera* и 7 сортов *Heucherella* с высокой и хорошей биопродуктивностью (см. прил. Б).

Проведенная интродукционная оценка позволяет отнести исследованные виды семейства Saxifragaceae в основном к высокоустойчивым и устойчивым многолетникам при интродукции в условиях южной тайги Западной Сибири (см. прил. А), перспективным для озеленения региона. *Saxifraga hirculus* отнесена к малоустойчивым, а *S. sibirica* – к среднеустойчивым многолетникам.

Bergenia crassifolia давно и успешно культивируется на территории Томской области как ценное долголетнее высокоустойчивое весеннецветущее декоративное растение. Однако большинство видов еще мало используются в озеленении. Из них устойчивые виды рода *Saxifraga* могут быть рекомендованы для каменистых садов на солнце и в полутени, *Mitella diphylla* и особенно *Tiarella cordifolia* – в ка-

честве почвопокровных многолетников для тенистых участков, *Tellima grandiflora*, *Peltoboykinia tellimoides*, *Tolmiea menziesii* – для цветников природного стиля.

Виды рода *Rodgersia*, *Astilboides tabularis* могут быть использованы в приусадебном озеленении в качестве высокорослых теневыносливых многолетников с декоративными листьями при посадке на тенистых участках, у берегов водоемов.

5.6. Семейство Rosaceae

Семейство Rosaceae (розоцветные) является крупнейшим семейством покрытосеменных растений, включающим, согласно The Plant List [59], 104 рода и 4 830 видов, распространенных преимущественно в умеренных и субтропических областях Северного полушария [137]. Согласно данным, приведенным Р.В. Камелиным во «Флоре Восточной Европы» [271], в мировой флоре произрастает 118 родов и 3 500 видов розоцветных.

Семейство Rosaceae включает ценнейшие пищевые, декоративные, лекарственные, медоносные, кормовые, технические растения [272]: *Filipendula ulmaria*, *Fragaria vesca* L., *Potentilla alba*, *P. erecta*, *Sanguisorba officinalis* и др.

В связи с современными тенденциями в ландшафтном дизайне, связанными с ориентацией на преимущественное использование в городском озеленении травянистых многолетников, поликарпики семейства Rosaceae, обладающие длительной декоративностью и высокой устойчивостью в грунте, заслуживают особого внимания.

Объектами интродукционных исследований в Сибирском ботаническом саду послужило 47 видов семейства Rosaceae из 16 родов 2 подсеместв (Spiraeoideae, Rosoideae).

Географическое происхождение, поясно-зональная приуроченность, экогруппы. 6 видов из числа изученных распространены в пределах горных биомов Палеотрописа и Неотрописа, остальные виды – представители Голарктического царства, произрастающие в различных областях Бореального и Древнесредиземноморского подцарств. В пределах Австралийского и Голантарктического царств встречается 4 вида, Неотропического царства – 2 вида. Об-

ширный голарктический и евразиатский ареал отмечен у 12 видов. В пределах Европы встречается 6 видов, Европы, Кавказа и Малой Азии – 4, Азии – 13 видов, Северной Америки – 3 вида. Один вид является восточноазиатско-североамериканским. Большая часть исследованных видов родов *Aruncus* L., *Filipendula* L., *Sanguisorba* L. обнаруживает связи с флорами Восточной Азии и Северной Америки. На территории Сибири произрастает 18 видов из числа изученных. *Aruncus aethusifolius*, по литературным данным [273], является эндемиком Кореи, однако многие систематики не признают его видовой самостоятельности. *Potentilla megalantha* – восточноазиатский вид с довольно узким ареалом, охватывающим Камчатку, Сахалин, Японию [129]. *Coluria geoides* – гемиэндемик гор Южной Сибири [274].

Более половины исследованных видов (27) являются представителями горного поясно-зонального комплекса. Из них арктовысокогорные и высокогорные виды (*Potentilla crantzii*, *P. nivea*, *Sibbaldia procumbens* и др.) составляют 21,3 %, горные общие – 17 %, горно-лесные – 17 %, горно-степные – 2 % от общего числа исследованных таксонов. Степных видов – 4, более многочисленна группа лесных видов (13, 27,7 % от общего числа исследованных видов семейства). *Potentilla argentea* – представитель плюризонального комплекса.

По отношению к увлажнению субстрата большинство исследованных видов (31) и 1 гибрид отнесены к мезофитам, переходным группам ксеромезофитов и мезоксерофитов (8 видов), гигромезофитам (5 видов). Группа ксерофитов крайне малочисленна: 2 вида – *Potentilla acaulis*, *Sibbaldiopsis tridentata*.

По отношениию к фактору освещенности большинство исследованных видов (30) и 1 гибрид отнесены к гелиофитам, переходным группам ксеромезофитов и мезоксерофитов (8 видов), гигромезофитам (6 видов), что благоприятно для интродукции в южной тайге с высоким снежным покровом. Гигромезофиты являются представителями родов *Filipendula* L. и *Sanguisorba* L. Два вида рода *Waldsteinia* Willd. являются сциофитами, 13 видов отнесены к сциогелиофитам.

По отношению к богатству субстрата подавляющее большинство видов отнесено к мезотрофам (25).

Биоморфы. По классификации, разработанной Ch. Raunkiaer [66], 39 видов (83 %) отнесены к гемикриптофитам. Хамефиты составляют 17 %: *Sibbaldiopsis tridentata*, *Dryas octopetala*, *Duchesnea indica*, виды рода *Acaena* Mutis ex L.

На основе классификации И.Г. Серебрякова [67] жизненные формы изученных видов подразделены на 3 отдела, 3 класса и 8 групп.

Отдел А. Древесные растения.

Тип I. Кустарнички. Класс 1. Стелющиеся кустарнички с ветвистыми побегами. Подкласс 2. Вегетативноподвижные ползучие кустарнички с полностью одревесневшими удлиненными побегами. Группа 1. Вегетативноподвижные кустарнички шпалерного типа: *Dryas octopetala.*

Г.А. Фирсов и другие [275], в соответствии с С.Я. Соколовым и О.А. Связевой [276], относят *Dryas octopetala* к полукустарничкам.

Отдел Б. Полудревесные растения.

Тип II. Полукустарники и полукустарнички Класс 2. Полукустарнички. Группа 2. Наземноползучие моноподиально нарастающие полукустарнички: 5 видов рода *Acaena* Mutis ex L. Группа 3. Вегетативно подвижные длиннокорневищные полукустарнички розеточного типа. Стержневой корень со временем элиминирует в связи с развитием системы длинных плагиотропных побегов: *Sibbaldiopsis tridentata.*

Отдел В. Наземные травянистые растения.

Тип V. Травянистые поликарпики. Класс 1. Поликарпические травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа.

Подкласс 1. Стержнекорневые травянистые многолетники. Группа 4. Стержнекорневые и корневищно-стержне-кистекорневые травы – 11 видов: *Potentilla acaulis*, *P. argentea*, *P. aurea* L., *P. chrysantha*.

Подкласс 2. Короткокорневищные и кистекорневые травы. Группа 5. Кистекорневые травянистые поликарпики с клубневидно утолщенными придаточными корнями: *Filipendula vulgaris*. Группа 6. Короткокорневищные травянистые поликарпики – 20 видов: *Filipendula ulmaria*, *Alchemilla mollis* и др.

Подкласс 3. Дерновинные травянистые поликарпики. Группа 7. Длиннокорневищные травы – 6 видов: *Filipendula rubra*, *Sanguisorba alpina*, *S. obtusa*, *Potentilla alba* и др.

Подкласс 4. Столонобразующие и ползучие поликарпики. Группа 8. Столонообразующие травянистые поликарпики – 3 вида и один гибрид: *Duchesnea indica*, *Fragaria moschata*, *Fragaria* × *ananassa*, *Waldsteinia ternata.*

Сезонный ритм развития. По продолжительности периода вегетации изученные виды отнесены к ритмологической группе длительновегетирующих многолетников, которые подразделены на 3 феноритмотипа (табл. 31):

1) весенне-летнезеленый: виды родов *Aruncus* L., *Sanguisorba*, большинство видов *Filipendula* L., *Gillenia trifoliate*;

2) весенне-летне-осеннезеленый: большинство видов рода *Potentilla* L., виды рода *Alchemilla* L.;

3) весенне-летне-зимнезеленый: виды рода *Acaena*, *Geum* L., *Coluria geoides*, *Dryas octopetala*, *Waldsteinia geoides*, *W. ternata* и др.

Преобладаюшим в изученной группе является весенне-летне-зимнезеленый (ВЛЗЗ) феноритмотип (22 вида), остальные два: весенне-летнезеленый (ВЛЗ) и весенне-летне-осеннезеленый (ВЛОЗ) представлены практически одинаковым числом видов: 13 и 12 соответственно.

Отрастание происходит преимущественно в ранние (в основном в третьей декаде апреля), редко – в средние сроки, что характеризует исследованные виды в основном как холодостойкие, адаптированные к условиям региона. Более позднее отрастание наблюдается в группе летних видов с весенне-летнезеленым феноритмотипом (*Filipendula rubra*, *Gillenia trifoliata)*, а также в группе более термофильных вечнозеленых поликарпиков: *Acaena*, *Duchesnea indica*. По годам колебания в сроках отрастания могут быть довольно значительными и составляют у различных видов от 10 до 20 дней.

По срокам начала цветения виды и гибриды подразделены на 5 групп:

1) весенние: *Potentilla acaulis*, *P. alba*, *P. nivea*;

2) поздневесенние: *Dryas octopetala*, *Waldsteinia geoides*, *W. ternata*;

3) раннелетние: 15 видов, 1 гибрид, 1 сорт: виды рода *Alchemilla* L., *Coluria geoides*, *Drymocallis rupestris*, *Duchesnea indica*, *Fragaria* × *ananassa* и др.;

Таблица 31

Особенности сезонного развития некоторых видов семейства Rosaceae

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m								
Acaena buchananii	2.05±1	3.07±2	22.07±2	4.08±3	14.10±2	165±3	62±2	19±1	31±3
Acaena microphylla	4.05±3	24.06±2	20.07±2	20.07±3	14.10±3	163±4	51±2	26±2	26±2
Acaena ovalifolia	2.05±1	26.06±1	20.07±1	29.07±2	15.10±2	166±2	55±3	24±1	33±4
Alchemilla alpina	23.04±2	12.06±1	11.07±1	30.07±2	18.10±3	178±3	50±2	29±3	48±1
Alchemilla erythropoda	20.04±2	14.06±2	9.07±3	31.07±4	18.10±2	181±2	55±3	25±1	47±3
Alchemilla mollis	20.04±1	13.06±2	15.07±2	30.07±4	18.10±2	181±2	54±3	32±1	47±6
Aruncus aethusifolius	27.04±2	28.06±3	12.08±5	1.09±3	24.09±3	150±4	62±5	45±6	65±6
Aruncus asiaticus	27.04±2	5.07±3	27.07±1	5.09 ± 3	29.09±3	155±5	69±4	22±2	62±4
Aruncus dioicus	24.04±2	21.06±3	14.07±4	4.09±4	2.10±4	161±4	58±4	23±2	75±3
Coluria geoides	20.04±3	29.05±3	10.06±1	6.07±1,4	18.10±2	181±3	39±6	12±2	38±3
Dryas oxyodonta	20.04±3	23.05±6	12.06±6	26.06±2	18.10±2	165±3	33±4	20±4	34±9
Drymocallis rupestris	20.04±2	6.06±2	1.07±2	6.07±2	18.10±2	181±2	47±3	25±2	30±3
Duchesnea indica	2.05±2	8.06±8	7.08±5	24.07±8	18.10±2	169±5	37±6	60±8	46±2
Filipendula camschatica	26.04±2	26.06±3	17.07±3	27.08±3	3.10±1	160±4	61±2	21±4	62±5
Filipendula rubra	1.05±2	13.07±1	8.08±4	–	30.09±2	152±3	73±2	26±3	–
Filipendula ulmaria	26.04±2	30.06±2	21.07±2	30.08±1	31.09±1	158±3	65±1	21±1	61±15
Filipendula vulgaris	22.04±1	20.06±2	5.07±1	24.07±2	18.10±2	179±2	59±4	15±1	34±2
Filipendula ‘Plena’	26.04±2	11.07±4	4.08±5	4.09±5	31.09±2	188±3	76±3	24±7	55±5
Fragaria moschata	22.04±1	4.06±1	4.07±1	12.07±2	18.10±2	179±3	43±7	30±6	38±5

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m								
Fragaria × 'Pink Panda'	23.04±3	11.06±4	23.07±2	13.08±3	18.10±2	178±4	49±3	42±3	63±4
Geum coccineum	20.04±2	28.05±1	22.06±2	6.07±2	18.10±2	181±3	38±3	25±2	39±2
Geum quellyon	22.04±3	20.06±3	28.07±5	24.07±4	18.10±2	179±3	59±5	38±7	34±3
Potentilla alba	22.04±2	13.05±3	12.06±2	24.06±2	18.10±2	179±2	21±3	30±2	42±9
Potentilla argentea	20.04±2	6.07±1	13.08±2	20.08±5	18.10±2	181±3	77±1	38±5	45±15
Potentilla argyrophylla	24.04±3	27.06±1	7.08±4	15.08±2	18.10±2	177±4	64±1	41±3	49±4
Potentilla atrosanguinea	24.04±3	27.06±2	23.07±3	27.07±3	18.10±2	177±3	64±8	26±2	30±4
Potentilla aurea	22.04±2	10.06±3	2.07±2	15.07±2	18.10±2	179±3	49±5	22±4	35±6
Potentilla chrysantha	20.04±2	16.06±3	4.08±3	15.07±4	18.10±2	181±2	57±6	49±5	29±4
Potentilla crantzii	20.04±1	28.05±3	16.06±2	28.06±3	18.10±2	181±4	38±2	19±1	31±5
Potentilla erecta	20.04±2	8.06±2	15.07±3	28.07±2	18.10±2	181±3	49±10	37±4	50±8
Potentilla megalantha	21.04±1	30.05±2	20.06±2	28.06±2	18.10±2	180±3	39±3	21±2	29±3
Potentilla nepalensis	24.04±2	30.06±5	12.08±5	6.08±2	18.10±2	177±4	67±1	43±7	37±5
Potentilla nivea	20.04±2	6.05±2	2.06±3	12.06±2	18.10±2	181±2	16±5	27±1,5	37±1
Potentilla recta	20.04±2	7.06±5	9.07±6	20.07±2	18.10±2	181±2	48±3	32±2	43±6
Potentilla × *cultorum*	22.04±2	30.05±3	6.07±3	12.07±2	18.10±2	179±3	38±3	37±5	43±3
Potentilla × *cultorum* 'Arc-en-Cill'	20.04±3	22.06±2	20.07±3	20.07±3	18.10±2	181±4	63±4	28±10	28±4
Potentilla × *cultorum* 'Emilie'	20.4±3	30.06±4	25.07±4	29.07±3	18.10±2	181±3	71±6	25±4	29±4
Potentilla × *cultorum* 'Monarch's Velvet'	25.04±2	1.08±4	7.09±4	6.09±2	18.10±2	176±4	98±7	43±10	36±15

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Продолжительность вегетации, дни	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m								
Sanguisorba alpina	28.04±2	20.06±3	20.07±2	28.07±4	10.10±3	165±4	53±4	30±3	38±3
Sanguisorba minor	21.04±2	14.06±2	8.07±3	16.07±1	18.10±2	180±3	54±4	24±3	32±1
Sanguisorba officinalis	28.04±2	12.07±2	25.07±6	8.08±3	4.10±2	159±2	75±5	13±5	27±7
Sanguisorba × tenuifolia	28.04±2	4.08±4	30.09±5	25.09±2	15.10±1	170±2	98±4	57±3	52±4
Spiraea trifoliata	2.05±4	23.06±3	20.07±2	2.10±2	2.10±2	153±3	52±9	27±3	101±2
Sibbaldia procumbens	20.04±2	12.05±2	9.06±2	20.06±4	18.10±2	181±3	22±2	28±3	39±4
Sibbaldiopsis tridentata	24.04±2	20.06±2	18.07±3	Нет данных	18.10±2	177±5	57±5	28±7	–
Waldsteinia ternata	20.04±2	23.05±3	10.06±3	29.06±1	18.10±3	181±3	33±4	18±2	37±6

4) летние: 24 вида, 4 сорта: *Filipendula rubra*, *Gillenia trifoliata*, *Potentilla argentea*, *P.* × 'Arc-en-Cill', *P.* × 'Emilie', *P.* × 'Gibson Scarlet', *P.* × 'William Rollinson'и др.

5) позднелетние: *Potentilla* × 'Monarch's Velvet', *Sanquisorba* × *tenuifolia.*

В целом в изученной группе преобладают виды с летними сроками цветения, т.е. довольно продолжительным префлоральным периодом. Весеннецветущие виды являются представителями ВЛЗЗ феноритмотипа, что обусловлено, вероятно, возможностью активного фотосинтеза сразу после схода снега

Общая продолжительность вегетации весенне-летнезеленых видов – от 150 до 172 дней, минимальная – у видов рода *Aruncus*. Продолжительность вегетации видов двух остальных феноритмотипов составляет до 178–181 день.

Семенное размножение. Антэкология, фертильность пыльцы. Некоторые особенности антэкологии отдельных представителей семейства Rosaceae в Сибирском ботаническом саду изучены на примере *Gillenia trifoliata*, *Waldsteinia ternata*, некоторых видов рода *Potentilla* с энтомофильной организацией цветка.

Виды рода *Potentilla* имеют просто устроенные амфиспорангиатные энтомофильные цветки, которые могут опыляться широким кругом наскомых. Цветки 5-членные, редко 4-членные (*Potentilla recta*), актиноморфные, желтые, реже белые или красные с большим числом тычинок (15–30), собранные в соцветия – многочленные сложные дихазии. В цветках опылителей привлекают пыльца и нектар, находящийся в нектарниках, расположенных между местом прикрепления тычинок и плодолистиков. Распускание цветков в соцветии *Potentilla* центробежное. Развитие элементов цветка происходит быстро, и уже в мелких цветочных почках сформированы чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики, что соответствует данным, полученным О.А. Соколенко [277] для кустарниковых видов рода. Проведенные наблюдения показали, что цветение одного цветка продолжается от (1) 2 до 4 дней в зависимости от погодных условий.

В качестве посетителей цветков изученных видов отмечены представители отряда Hymenoptera (*Bombus lucorum*, *B. hypnorum*,

Apis mellifera, *Apis sp.*, *Lasioglossum sp.*, земляная оса), Diptera (мухи, Syrphidae), Lepidoptera (Pieridae).

Цветки *Waldsteinia ternata* ярко-желтые, 5-членные, с большим числом тычинок, до 1,5–2,5 см диаметром, одиночные или собраны в 2–3-цветковое цимоидное соцветие, реже одиночные. Они протогиничные: рыльце созревает уже в сформированном и окрашенном бутоне и сохраняет жизнеспособность до конца цветения. Цветки функционируют от 3 до 5–6 суток.

Цветки *Gillenia trifoliata* белые или бледно-розовые, до 2,5 см диаметром, состоят из 5 свободных, слегка перекрученных лепестков, 10–20 тычинок и 5 пестиков, гипантий и цветоножки красные. Цветки собраны в сложные метёлковидные соцветия – кисти. В природе в Северной Америке цветет в апреле – июле [133], в Сибири – в июле в течение 3 недель. Продолжительность цветения одного цветка – (3) 4–5 (6) суток, в среднем 4,6 ± 0,3 суток, одного соцветия – в среднем 14 ± 2 суток. Цветки в соцветии распускаются базипетально. Цветкам свойственна протогиния, а также, по-видимому, определенная этологическая специализация, которая состоит в форме и окраске (белая) цветков, наличии нектара, находящегося в глубине гипантия и доступного длиннохоботковым насекомым. Преимущественными опылителями цветков *Gillenia trifoliata* являются представители Lepidoptera, в качестве посетителей также отмечены виды отрядов Hymenoptera (*Bombus*) и Diptera.

Фертильность пыльцы 14 исследованных видов родов *Aruncus*, *Geum*, *Potentilla* находилась в пределах от 84,2 до 99 %.

Жизнеспособность пыльцы определяли у 2 видов: *Gillenia trifoliata*, *Waldsteinia ternata*, характеризовавшихся пониженным семенным размножением. Установлено, что качество пыльцы *Gillenia trifoliata* высокое: жизнеспособность в 2017–2018 гг. при проращивании на питательных средах с 5, 10, 15 и 20 %-ной сахарозой составила 84,7–90 % и была максимальной на средах с концентрацией сахарозы 15 и 20 %. Таким образом, качество пыльцевых зерен не является причиной низкой семенной продуктивности вида. Жизнеспособность пыльцевых зерен *Waldsteinia ternata* при проращивании на питательных средах с различной концентрацией сахарозы (от 0 до 35 %) низкая: от 0,9 до 22,9 %. Наиболее высокие показатели (17,1; 22,9; 15,7 %) отмечены на средах с концентрацией саха-

розы 15, 20 и 25 %. Вероятно, невысокое качество пыльцы является одной из причин ослабленного семенного размножения вида.

Большинство изученных видов семейства Rosaceae характеризовались регулярным цветением и плодоношением. У некоторых видов способность к семенной репродукции ослаблена: это проявляется в нерегулярном цветении и плодоношении (*Acaena*), либо низкой завязываемости семян (*Gillenia trifoliata*, *Waldsteinia ternata*), либо формировании в отдельные годы невыполненных семянок: *Dryas* L. У видов рода *Acaena* и *Waldsteinia ternata*, *Dryas oxyodonta* ослабленное семенное размножение компенсируется хорошей способностью к естественному и искусственному вегетативному размножению.

Всхожесть семян. Средняя масса семян варьирует от 0,35–0,4 (*Acaena, Filipendula ulmaria*) до 3,3 г (*Gillenia trifoliata*). Наибольшей массой обладают семена *Gillenia trifoliata*, *Sanguisorba officinalis*, *Geum coccineum*, *Coluria geoides*.

В условиях интродукции в СибБС исследована всхожесть 26 видов и 5 сортов семейства Rosaceae.

Изученные виды подразделены на 3 группы.

Первая группа. Семена с высокой или средней лабораторной всхожестью через 4–6 месяцев после сбора, без периода покоя или с неглубоким физиологическим покоем, преодолеваемым в процессе сухого хранения (B_1), с ускоренным прорастанием: большинство исследованных видов рода *Potentilla*, *Geum quellyon*, *Coluria geoides*, *Filipendula vulgaris*, *Sibbaldia procumbens.*

Семена *Coluria geoides* прорастали на 6–7-й день и имели всхожесть 64,3–68,5 %, что соответствует литературным данным [188, 278].

Всхожесть семян различных сортов *Geum quellyon* Sweet варьировала от 58,9 до 84,6 % и соответствовала в основном I классу ГОСТ-12420-8. Полученные данные близки к результатам, полученным Т.В. Бурченко, А.В. Лазаревым [279] для Белгородской области.

Всхожесть свежесобранных семян *Filipendula vulgaris* была высокой, к весне падала до 52,1 %, что соответствует данным, приводимым в литературе [20].

Высокая и средняя лабораторная всхожесть семян выявлена у *Drymocallis rupestris*, *Potentilla nepalensis*, *P. megalantha*, *P. recta*, *P.* × *cultorum* ‘White Beauty’ и ‘Melton Fire’ (рис. 35). Данный пока-

затель варьирует по годам от 50,0 до 96,7 %, что в основном также соответствует имеющимся литературным данным [280]. Всхожесть в пределах от 33,5 до 74,0–93,0 % отмечена у *Potentilla atrosanguinea* и *P. argyrophylla*.

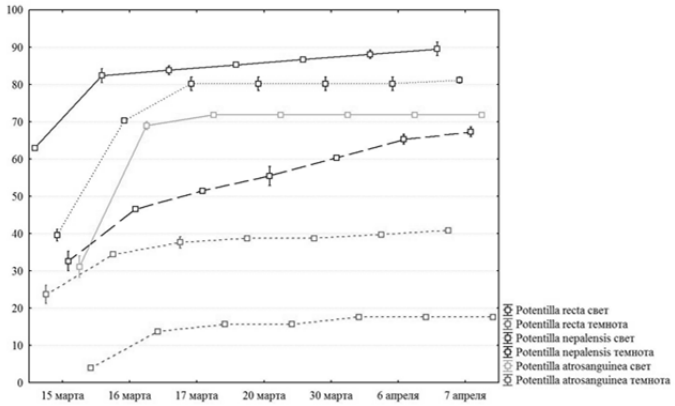


Рис. 35. Всхожесть семян некоторых видов рода *Potentilla*

Вторая группа включает виды, имеющие семена с пониженной лабораторной всхожестью в пределах 21,2–46,8 % на свету, с периодом покоя: виды рода *Acaena*, *Geum coccineum*, *Filipendula camschatica*, *Potentilla alba*, *P. erecta*, *Sanquisorba officinalis*.

Семена исследованных видов рода *Filipendula* L. светочувствительные. Всхожесть семян видов рода *Acaena* значительно возрастала после обработки раствором гиббереллловой кислоты, достигая у *Acaena ovalifolia* 78,2 против 28,5 % в контроле. Всхожесть семян *Potentilla erecta*, *P. alba* возрастала под влиянием холодной стратификации.

Третья группа. Семена с глубоким физиологическим или морфофизиологическим покоем; всхожесть семян низкая (менее 20 %) или прорастание отсутствует. Требуется холодная стратификация в течение 1–2 месяцев при температуре +4–6 °С, обработка $ГБК_3$, KNO_3 или посев семян под зиму: *Aruncus aethusifolius*, *Aruncus dioicus*, *Alchemilla alpina*, *Potentilla crantzii*, *Dryas oxyodonta*, *Gillenia trifoliata*.

Семенная продуктивность. Семенная продуктивность изучена у 24 видов семейства Rosaceae (табл. 32).

Таблица 32

Изменчивость основных параметров семенной продуктивности изученных видов семейства Rosaceae

Название вида	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпочек в завязи, шт.	Число семян в плоде, шт.
	Min–Max	Min–Max	Min–Max	Min–Max
Aruncus aethusifolius	218,0–289,0	201,0–279,0	–	4,0–6,0
Dryas oxyodonta	1,0	1,0	50,0–65,0	20,0–50,0
Drymocallis rupestris	10,0–56,0	7,0–54,0	71,0–116,0	58,0–110,0
Filipendula vulgaris	69,0–140,0	69,0–256,0	9,0–256,0	5,0–15,0
Geum coccineum	1,0–17,0	1,0–17,0	52,0–161,0	29,0–135,0
Geum quellyon	2,0–7,0	2,0–6,0	56,0–128,0	45,0–110,0
Gillenia trifoliata	3,0–108,0	1,0–16,0	3,0–5,0	1,0–5,0
Potentilla alba	2,0–6,0	1,0–3,0	8,0–60,0	1,0–55,0
Potentilla argentea	24,0–1340,0	11,0–134,0	–	–
Potentilla argyrophylla	3,0–16,0	3,0–15,0	17,0–90,0	5,0–30,0
Potentilla atrosanguinea	7,0–35,0	5,0–33,0	36,0–95,0	5,0–42,0
Potentilla aurea	2,0–10,0	1,0–6,0	22,0–36,0	9,0–24,0
Potentilla chrysantha	1,0–41,0	1,0–36,0	31,0–81,0	5,0–97,0
Potentilla crantzii	1,0–12,0	1,0–12,0	8,0–41,0	1,0–24,0
Potentilla megalantha	1,0–10,0	1,0–8,0	16,0–169,0	5,0–128,0
Potentilla nepalensis	4,0–69,0	7,0–69,0	90,0–90,0	14,0–87,0
Potentilla polaris	2,0–8,0	2,0–8,0	–	13,0–105,0
Potentilla recta	24,0–131,0	8,0–131,0	35,0–110,0	19,0–99,0
Potentilla × *cultorum* ‘White Beauty’	14,0–57,0	12,0–52,0	65,0–130,0	42,0–120,0
Potentilla × *cultorum* ‘Melton Fire’	–	–	–	47,0–128,0
Potentilla× *cultorum* ‘Monarch’s Velvet’	6,0–32,0	6,0–32,0	–	11,0–12,0
Sanguisorba minor	–	5,0–9,0	–	30,0–134,0
Sibbaldia procumbens	2,0–19,0	2,0–14,0	–	8,0–12,0
Waldsteinia ternata	1,0–3,0	1,0–2,0	–	2,0–24,0

Средние показатели РСП варьировали от 1,5–4,1 (*Waldsteinia ternata*) до 2 808,3 семян на побег. Максимальные значения ((276,2) 846,9–2 808,3 семян на побег) установлены – у *Drymocallis rupestris*, *Potentilla nepalensis*, *P. argentea*, *P. chrysantha*, *P. recta*, *Sanguisorba minor*, *Aruncus aethusifolius* и *P.* × *cultorum* 'White Beauty'. Вторая группа включает виды с показателями РСП от (87,5) 136,2 до 817,5 семян на побег: *Geum quellyon*, *Geum coccineum*, *Potentilla atrosanguinea*, *P. megalantha*. В третьей группе средние показатели РСП были менее 100 семян на побег (от 10,2 до 97,9): *Coluria geoides*, *Dryas octopetala*, *Potentilla aurea*, *Potentilla crantzii*, *Potentilla alba*, *Sibbaldia procumbens*, *Gillenia trifoliata*. Минимальные значения установлены у реликтового вида *Waldsteinia ternata*, размножающегося преимущественно вегетативно.

Низкие показатели РСП обусловлены разными причинами: особенностями биологии видов (*Waldsteinia ternata*, *Gillenia trifoliata*), небольшим числом цветков в соцветии (*Coluria geoides*, *Dryas octopetala* и др.), невысокими значениями коэффициента семенной продуктивности (КСП). У *Potentilla atrosanguinea* и *Potentilla argyrophylla* пониженная семенная продуктивность, возможно, обусловлена культигенным происхождением. КСП, характеризующий эффективность семенного размножения, в исследованной группе значительно варьирует – от 5,4 % до 86,8 %. Высокие показатели КСП (от 57,6 % до 86,8 %) выявлены у *Coluria geoides*, *Drymocallis rupestris*, *Geum coccineum*, *G. quellyon*, *Potentilla recta*, а также *P.* × *cultorum* 'White Beauty'. *Potentilla aurea*, *P. chrysantha*, *P. crantzii*, *P. nepalensis* характеризуются КСП в пределах от 47,9 до 56,6 %. У *P. megalantha* КСП отличается значительным варьированием по годам – от 25,8 до 70,9 %: успешная реализация семенного размножения данного вида в значительной степени зависит, вероятно, от погодных условий. Низкие и невысокие показатели КСП, от 5,4 до 35,8 %, выявлены у некоторых высокогорных и лесных видов: *Gillenia trifoliata*, *Potentilla alba*, *P. argyrophylla*, *P. atrosanguinea*, *Waldsteinia ternata*.

Таким образом, установлена крайне низкая эффективность семенного размножения у *Waldsteinia ternata* и *Gillenia trifoliata*, пониженная – у некоторых лесных и высокогорных видов семейства. В целом доля видов с низкой репродуктивной функцией невелика и по состоя-

нию репродуктивной функции можно считать, что комплекс почвенно-климатических условий южной тайги Западной Сибири является благоприятным для большинства исследованных видов.

Вегетативное размножение. По способности к естественному вегетативному размножению изученные виды подразделены на 3 группы:

1. Вегетативнонеподвижные (каудексовые стержнекорневые): 10 видов. В условиях культуры возможна партикуляция.

2. Вегетативномалоподвижные (кистекорневые, короткокорневищные): *Filipendula vulgaris*, *Filipendula ulmaria* и др. Растения формируют кустовой габитус или долговечную куртину. Размножение – естественное семенное и искусственное вегетативное (деление куста, корневищные черенки).

3. Вегетативноподвижные (длиннокорневищные, наземноползучие, столонообразующие травянистые поликарпики, вегетативноподвижные кустарнички, наземноползучие и длиннокорневищные полукустарнички): *Duchesnea indica*, *Fragaria moschata*, *Waldsteinia ternata* и др.

Онтогенез. В природных популяциях продолжительность большого жизненного цикла большинства исследованных видов довольно значительна, как и продолжительность прегенеративного периода. Так, по литературным данным, некоторые виды рода *Alhemilla* L. зацветали на 9-м году жизни [281]. При интродукции в Сибирском ботаническом саду большинство видов при размножении посевом семян в грунт зацветали на втором году жизни. Исключение составляли виды рода *Aruncus* L., *Potentilla alba*, которые зацветали на 3-м году жизни.

В условиях интродукции наблюдается ускорение онтогенеза и сокращение длительности жизни некоторых видов растений. Например, *Geum quellyon* становится малолетником.

Онтогенез модельного вида *Potentilla nepalensis* ускоренный, отличается поливариантностью: часть особей развиваются как монокарпики, а часть – как малолетники. Общая продолжительность жизненного цикла составляет от 2 до 4 (5) лет. В отличие от *P. nepalensis*, остальные виды рода *Potentilla* характеризовались более продолжительным онтогенезом – до 8–10 лет и более. Общая продолжительность жизненного цикла в культуре максимальная у видов родов *Aruncus*, *Filipendula* и некоторых вегетативно подвижных многолетников.

Таким образом, изученные виды отличались различными репродуктивными (преобладание семенного или вегетативного размножения) и эколого-фитоценотическими (патиенты, эксплеренты) стратегиями. Многие виды семейства являются полиплоидами. Полиплоиды чаще всего встречаются у многолетних травянистых растений, размножающихся вегетативным путем, и часто приурочены к аркто-альпийским флорам [282].

Устойчивость к абиотическим факторам. Большинство изученных видов семейства Rosaceae характеризовались высокой зимостойкостью и устойчивостью в грунте. Подмерзание побегов отмечено только у *Duchesnea indica*, видов рода *Acaena*: наиболее устойчивы *Acaena novae-zelandiae*, *A. ovalifolia.* Исследованные виды в целом устойчивы к выпреванию (за исключением *Duchesnea indica*), относительно засухоустойчивы. Видам родов *Aruncus*, *Filipendula* (кроме *Filipendula vulgaris*), *Sanguisorba* требуется регулярное увлажнение.

Устойчивость к биотическим факторам. На территории Сибири отмечено поражение мучнистой росой некоторых видов рода *Filipendula*, особенно *F. ulmaria*, *Geum coccineum*, *Fragaria moschata* [20, 121]. Плоды *Fragaria moschata* могут повреждать слизни [20].

В Сибирском ботаническом саду в отдельные годы отмечена тля на *Filipendula ulmaria* и *F. camschatica*, во второй половине лета – грибные болезни на листьях. У *Filipendula rubra* ‘Пигмей’ отмечено сильное поражение листьев ржавчиной во второй половине лета. Незначительное поражение листьев грибными болезнями в разные годы отмечено у представителей родов *Geum* L., *Alchemilla* во второй половине лета. На листьях *Potentilla alba* и *Sanguisorba* в отдельные годы выявлены ржавчина и мучнистая роса. Случаев сильного поражения ржавчиной испытанных образцов *Potentilla alba* не выявлено.

В целом виды семейства Rosaceae отличаются устойчивостью к болезням и вредителям, что, несомненно, является их ценным качеством.

Габитус. В условиях интродукции нередко наблюдается увеличение биомассы в связи с тем, что растение не испытывает стресса, попадая в лучшие условия с регулярной влагообеспеченностью и отсутствием конкуренции. При этом увеличиваются высота и число побегов: *Potentilla erecta*, *P. recta*, *P. crantzii*, *P. nivea*, *Geum coccineum* и др. Вместе с тем у некоторых видов наблюдается обратная тен-

денция – уменьшение биометрических характеристик, например у видов рода *Acaena*, *Duchesnea indica*, *Fragaria* × *ananassa*. В последнем случае улучшение условий культуры не компенсирует экологических потерь, в первую очередь температурных. У некоторых видов наблюдается сохранение габитуса, свойственного видам в природных местообитаниях, например у *Dryas octopetala*.

Интродукционная оценка и применение в озеленении. Проведенная интродукционная оценка позволяет считать высокоустойчивыми при интродукции в южной тайге Западной Сибири 26 видов и 13 видов – устойчивыми (см. прил. А). К среднеустойчивым отнесено 6 видов и один гибрид (15–16 баллов) – *Acaena caesiglauca*, *A. buchananii*, *A. microphylla*, *Coluria geoides*, *Potentilla nivea, Sibbaldia procumbens*, *Fragaria* × 'Pink Panda'. К группе малоустойчивых растений в регионе отнесена *Potentilla acaulis*, для которой, вероятно, требуется создание особых микроклиматических условий.

Изученные виды семейства *Rosaceae* могут быть рекомендованы для использования в миксбордерах (*Aruncus dioicus, Potentilla nepalensis, Potentilla chrysantha* и др.), цветниках типа «Природный сад», тенистых и каменистых садах, посадках группами или солитерами на фоне газона (*Aruncus dioicus*), бордюрах (*Geum*) в качестве структурообразующих и заполняющих элементов, а также почвопокровных растений.

5.7. Семейство Brassicaceae

Brassicaceae – Капустовые (Cruciferae – Крестоцветные) является одним из крупнейших семейств Magnoliophyta, которое включает 372 рода и более 4 тысяч видов растений [59], в основном однолетних и многолетних трав, редко кустарников или полукустарничков; по другим данным [283] – около 340 родов и 3 350 видов.

Представители космополитного семейства Brassicaceae распространены главным образом в умеренных и холодных зонах Северного полушария. Наибольшая концентрация родов и видов наблюдается в Средиземноморской и Ирано-Туранской флористических областях Древнесредиземноморского царства [137], а также в западных районах Северной Америки [284].

Семейство Brassicaceae включает ценные пищевые, пряно-ароматические, кормовые, лекарственные, медоносные, красильные и декоративные растения [284, 285].

Некоторые виды, например *Crambe cordifolia*, *Clausia aprica*, *Alyssum lenense*, *Arabis alpina*, *Lunaria rediviva* и другие включены в региональные российские Красные книги и Красную книгу Российской Федерации [143].

Биологические особенности некоторых видов семейства на территории Сибири изучались И.В. Верещагиной [286], Т.И. Фоминой [121], М.А. Мартыновой [287].

В настоящее время некоторые виды семейства Brassicaceae сибирской флоры выращиваются в ботанических садах: ЦСБС СО РАН, СибБС ТГУ, КузБС, ЯБС ИБПК СО РАН, БС СВФУ, ХНБС, АЛТФ ЦСБС СО РАН [159].

Специализированных исследований декоративных многолетников семейства Brassicaceae в условиях интродукции на территории южной тайги Западной Сибири до 90-х гг. прошлого столетия не проводилось.

Объектами интродукционного эксперимента послужили 26 видов семейства Brassicaceae из 12 родов.

Географическое распространение, поясно-зональная приуроченность, экогруппы. Четыре аркто-высокогорных вида из 26 изученных имеют широкий голарктический ареал: *Arabis alpina*, *Draba alpina*, *D. hirta*, *D. fladnizensis* и один вид с восточноевропейско-азиатско-североамериканским (преимущественно азиатским) ареалом: *Alyssum obovatum*. Три вида (*Alyssum lenense*, *Clausia aprica*, *Draba sibirica*) отнесены к восточноевропейско-азиатскому географическому элементу. Значительна доля видов, распространенных в Европе в пределах Циркумбореальной области Бореального подцарства и в Средиземноморской и Ирано-Туранской областях Древнесредиземноморского подцарства: *Aethionema grandiflorum*, *Alyssum argenteum*, *A. montanum*, *Arabis procurrens*, *Aubrieta deltoidea*, *Iberis sempervirens* и др. Из них 5 видов отнесены к европейским, 1 – к южноевропейским, 3 – к средиземноморским, 1 – к балканским, остальные виды распространены в пределах Средиземноморья, Европы, Кавказа и Малой

Азии (см. прил. А). *Crambe cordifolia* является эндемиком центральной части Северного Кавказа, а *Pachyphragma macrophyllum* – представителем кавказско-эвксинской географической группы с узким ареалом.

Таким образом, изученные многолетники распространены в природе в пределах как Бореального подцарства (преимущественно в Циркумбореальной области), так и Древнесредиземноморского (Средиземноморская и Ирано-Туранская области).

Подавляющее большинство исследованных видов (22) приурочено к горным биомам и отнесено к различным поясно-зональным группам: высокогорная: *Draba aizoides*, *D. dedeana*, *Hornungia alpina*; аркто-высокогорная: *Draba alpina*, *D. fladnizensis*; гипоаркто-бореально-горная: *Arabis alpina*, *Draba hirta*; горная общепоясная: *Aethionema grandiflorum*, *A. saxatile*, *Arabis caucasica* и др.; горно-степная: *Alyssum montanum*, *A. lenense*, *A. obovatum* и др.; лесная (преимущественно неморальная) и горно-лесная: *Lunaria rediviva* и *Pachyphragma macrophyllum*; степная: *Crambe cordifolia*, *Aurinia saxatilis*. *Draba sibirica* характеризуется эвритопностью. Преобладают представители горно-степной (7 видов) и горной (5 видов) общепоясной групп.

По отношению к увлажнению субстрата большинство исследованных видов являются ксерофитами, мезоксерофитами, ксеромезофитами, а по отношению к богатству субстрата – олиго- и мезотрофами. Мезофитов среди изученных видов 7: *Lunaria rediviva*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Hornungia alpina* и др.

По отношению к свету большинство исследованных видов (22) отнесены к гелиофитам. 1 вид – *Pachyphragma macrophyllum* – является сциофитом и 3 вида отнесены к гелиосциофитам и сциогелиофитам. *Draba sibirica* отличается экологической пластичностью.

Высока доля представителей скально-каменистых местообитаний как своеобразного компонента природной флоры, что обусловлено связью интродуцентов с горными биомами: 92 % от числа исследованных видов являются облигатными и факультативными петрофитами и псаммо-петрофитами, имеются факультативные или облигатные кальцефилы: виды родов *Aethionema*, *Alyssum*, *Clausia aprica*, *Draba aizoides*, *D. alpina* и др.

Биоморфы. Жизненные формы исследованных видов подразделены по системе Ch. Raunkiaer [64] на 2 основных типа: хамефиты и гемикриптофиты. Хамефиты включают полукустарнички *Iberis sempervivens*, *Aurinia saxatilis*, виды родов *Alyssum*, *Aethionema* и некоторые травянистые многолетники (активные и пассивные хамефиты): *Arabis alpina*, *Arabis caucasica*, *Aubrieta deltoidea*, *Alyssum montanum*, многие виды рода *Draba*. Гемикриптофиты менее многочисленны и включают лугово-лесные растения (*Lunaria rediviva*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Draba sibirica*) и горно-степные и степные виды (*Clausia aprica* и *Crambe cordifolia*).

В основу более детальной классификации положена система жизненных форм И.Г. Серебрякова [67], в соответствии с которой виды подразделены на отделы, типы, классы и группы.

Отдел I. Полудревесные растения. Тип. Полукустарники и полукустарнички. Класс. Полукустарнички. Группа 5.1. Прямостоячие каудексовые весенне-летне-зимнезеленые полукустарнички с одревесневающими базальными участками скелетных осей и многоглавым каудексом: *Iberis sempervivens*, *Aethionema grandiflorum*, *A. saxatile*, большинство видов рода *Alyssum*, *Aurinia saxatilis*.

Отдел II. Травянистые поликарпики. Класс 1. Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Подкласс 1. Стержнекорневые вегетативно неподвижные травянистые поликарпики.

Подгруппа 1.1. Безрозеточные весенне-летне-зимнезеленые травы: *Alyssum montanum*.

Подгруппа 1.2. Розеточные весенне-летне-зимнезеленые плотно- и рыхлодерновинные травы с многоглавым каудексом. Включает виды рода *Draba* (за исключением *Draba sibirica*), *Hornungia alpina*.

Подгруппа 1.3. Розеточные травы с мясистым главным корнем. Включает один вид: *Crambe cordifolia.*

Подкласс 2. Кистекорневые и короткокорневищные травянистые поликарпики.

Группа А. Кистекорневые травянистые поликарпики. Подгруппа А.1. Безрозеточные весенне-летнезеленые травы: *Lunaria rediviva*.

Группа Б. Короткокорневищные травянистые поликарпики. Подгруппа Б.1. Полурозеточные весенне-летне-зимнезеленые травы: *Pachyphragma macrophyllum.*

Подкласс 4. Столонообразующие и ползучие травянистые поликарпики. Группа А. Столонообразующие весенне-летне-зимнезеленые травы: *Draba sibirica*, *Arabis procurrens*, *Arabis ferdinandi-coburgii*. Группа Б. Ползучие травянистые поликарпики: *Arabis alpina*, *A. caucasica*, *Aubrieta deltoidea*.

Подкласс 7. Корнеотпрысковые травянистые поликарпики (малолетники): *Clausia aprica*.

Обращает внимание наличие у ряда исследованных видов особой компактной розеточной жизненной формы, связанной с их адаптацией к экстремальным условиям высокогорий, Арктики, горных биомов. Высокогорные и аркто-высокогорные виды родов *Arabis*, *Draba* в соответствии с классификацией, разработанной И.В. Волковым [288], можно отнести к травянистым «экотопическим розеточным двудольным герпетофитам», плотным «экотопическим герпетофитам» (плотнодерновинные) с низкой биологической продуктивностью и регенерацией фотосинтетического аппарата. Адаптация этих видов к условиям высокогорий обеспечивается в большей степени за счет миниатюризации и геофитизации. Высокогорный миниатюрный вид *Hornungia alpina*, согласно классификации И.В. Волкова [288], следует отнести к морфотипам мезоморфных травянистых розеточных двудольных герпетофитов относительно благоприятных местообитаний высокогорной зоны, обитающим на альпийских лугах и нивальных лужайках.

Рыхлую структуру побеговой системы, снижающую опасность перегрева, можно наблюдать у ксероморфного полукустарничка аридных и семиаридных высокогорий Средиземноморья *Aethionema grandiflorum.*

Сезонный ритм развития. По срокам отрастания изученные виды, за исключением *Lunaria rediviva*, отрастающей в средние сроки, отнесены к ритмологической группе ранних многолетников. По срокам начала цветения виды подразделены на 3 группы (табл. 33):

1. Весенние: ранневесенние (*Arabis alpina*, *A. caucasica*, *Draba aizoides* и др.) и поздневесенние (*Alyssum lenense*, *A. montanum* и др. (зацветали в мае)).

Таблица 33

Даты наступления основных фенофаз некоторых видов семейства Brassicaceae

Название вида	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m Min–Max						
Aethionema grandiflorum	26.04±2 (20.04–6.05)	22.05±3 (10.05–29.05)	9.07±3 (10.06–15.07)	15.07±5 (29.06–30.07)	25±2	48±4	54±4
Alyssum lenense	22.04±3 (10.04– 5.05)	22.05±3 (17.05–3.06)	22.06.15 (9.06–25.06)	16.07±5 (10.07–24.07)	30±2	31±3	55±4
A. montanum	22.04±4 (10.04–4.05)	17.05±2 (10.05–2.07)	18.06±3 (8.06–10.07)	5.07±3 (4.07–25.07)	25±2	32±3	49±3
A. obovatum	21.04±4 (10.04–4.05)	15.05±4 (10.05–21.05)	15.07±6	7.07±6 (30.06–24.07)	24±4	61±5	53±6
Arabis alpina	19.04±2 (5.04–4.05)	7.05±1 (27.04–15.05)	10.06±2 (23.05–22.06)	6.07±3 (23.06–15.07)	18±1	34±3	60±3
A. caucasica	19.04±2 (5.04–4.05)	8.05±1 (3.05–20.05)	9.06±2 (25.05–22.06)	6.07±2 (25.06–20.07)	19±1	32±2	59±2
A. collina	19.04±2 (8.04–26.04)	11.05±3 (5.05–20.05)	2.06±3 (22.05–10.06)	23.07±3 (15.07–28.07)	11±1	22±2	73±4
A. procurrens	22.04±3 (6.04–4.05)	18.05±2 (10.05–30.05)	13.06±3 (23.05–20.06)	Редко плодоносит 17.07±3 (4.07–25.07)	26±3	26±3	60±4
Aubrieta × *cultorum* ‘Rubra’	18.04±2 (6.04–3.05)	12.05±2 (5.05–15.05)	16.06±4 (23.05–18.06)	14.07±3 (2.07–20.07)	24±2	35±3	63±3
Aubrieta deltoidea	20.04±2 (6.04–4.05)	19.05±2 (10.05–30.05)	25.06±3 (23.05–21.07)	15.07±2 (5.07–25.07)	29±1	37±2	57±3

Название вида	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m Min–Max						
Aurinia saxatilis	24.04±3 (14.04–6.05)	24.05±3 (19.05–2.06)	24.06±2 (10.06–30.06)	17.07±4 (10.07–31.07)	30±3	31±3	54±4
Crambe cordifolia	26.04±4 (14.04–6.05)	5.07±2 (29.06–10.07)	28.07±4 (20.07–3.08)	2.09±3 (28.08–10.09)	70±4	23±2	59±4
Draba aizoides	21.04±2 (8.04–31.05)	7.05±2 (2.05–25.05)	22.05±2 (14.05–9.06)	27.06±2 (18–35)	16±2	15±2	51±2
D. alpina	22.04±3 (15.04–28.04)	11.05±5 (2.05–25.05)	1.06±2 (27.05–5.06)	28.06±5 (17.06–6.07)	19±3	21±3	48±4
D. lasiocarpa	24.04±2 (20–26)	6.05±2 (2–8)	24.05±5 (15–33)	22.06±3 (18–28)	12±2	18±2	47±3
D. sibirica	18.04±3 (6.04–28)	12.05±3 (1.05–30.05)	11.06±3 (25.05–30.06)	30.06±4 (20.06–9.07)	24±3	30±3	49±5
D. fladnizensis	20.04±3 (10.04–30.05)	12.05±3 (2.05–25.05)	31.05±4 (15.05–12.06)	27.06±5 (10.06–15.07)	22±3	19±2	46±4
Hornungia alpina	24.04±3 (6–35)	11.05±4 (5–23)	22.06±5 (43–61)	9.07±5 (3–20)	17±3	42±5	59±5
Iberis sempervivens	27.04±3 (25.04–6.05)	29.05±2 (20.05-10.06)	25.06±2 (16.06–30.06)	(14.07–30.07) нерегулярно	32±3	27±2	46–62

2. Раннелетние (зацветали в конце мая – начале июня): *Iberis sempervivens*, *Lunaria rediviva*.

3. Летние (зацветали в конце июня – первой декаде июля): *Alyssum argenteum*, *Crambe cordifolia*.

Большинство исследованных видов (21) по срокам цветения отнесены к группе весенних многолетников. Данный факт можно объяснить приуроченностью интродуцентов к высокогорным и арктическим местообитаниям с коротким вегетационным периодом или произрастанием в природе в относительно аридных условиях с более благоприятными условиями влагообеспеченности в начале вегетации. Раннее цветение обусловлено особенностями морфогенеза видов, у которых в конце вегетационного периода в почках возобновления сформированы генеративные органы. Наиболее продолжительным цветением (в среднем в течение 30–61 дней) характеризовались *Aethionema grandiflorum*, *Arabis alpina*, *Aubrieta deltoidea*, *Draba sibirica*, *Hornungia alpina*, виды рода *Alyssum* и др. (см. табл. 33). Постепенное раскрывание цветков на побегах различных порядков значительно увеличивает декоративность растений.

Изученные виды отнесены к ритмологической группе длительновегетирующих многолетников с 3 феноритмотипами: весенне-летнезимнезеленый (24 вида), весенне-летнезеленый (*Lunaria rediviva*), весенне-летне-осенний (*Crambe cordifolia*). Подавляющее преобладание весенне-летне-зимнезеленого феноритмотипа среди изученных видов связано, вероятно, с происхождением или распространением многих из них в пределах Древнесредиземноморского подцарства и теплых регионах Циркумбореальной флористической области. У высокогорных и аркто-высокогорных видов наличие весенне-летне-зимнезеленого феноритмотипа, возможно, обусловлено адаптацией к условиям короткого вегетационного периода, так как позволяет сразу после схода снега перейти к активной ассимиляции.

Семенное размножение. Антэкология, фертильность пыльцы. Многим видам семейства свойственна пластичность механизмов опыления, имеющая адаптивное значение.

Фертильность пыльцы исследована у 11 видов из 6 родов. Минимальные показатели (68,3–70,5 %) отмечены у *Aethionema grandiflorum*, у остальных видов – от 82,3 до 98,4 %, что в значительной

степени обусловливает высокую семенную продуктивность большинства интродуцентов.

В цветках исследованных видов опылителей привлекают первичные аттрактанты (пыльца и нектар) и вторичные (визуальные и обонятельные). У *Aethionema grandiflorum* на лепестках имеются жилки более яркой окраски по сравнению с основным фоном, указывающие путь к нектару. Функциональные приспособления к энтомофилии: суточный ритм цветения, связанный с активностью опылителей; продолжительный период фенофазы цветения.

Цветки в соцветии распускаются акропетально. У *Arabis caucasica* и некоторых видов рода *Alyssum* на генеративном побеге может происходить закладка одиночных боковых внепазушных цветков. Цветки актиноморфные, у *Iberis sempervirens* – зигоморфные (цветки в нижней части соцветия более крупные, так как выполняют функцию привлечения опылителей). У видов *Alyssum* лепестки у части завядших цветков не опадают, а сохраняются при формирующихся плодах, вероятно, с целью привлечения насекомых.

Продолжительность функционирования отдельных цветков у видов семейства, в зависимости от погодных условий, составляет от (3) 4 до 8 суток, а соцветий – 15–60 суток. Цветки исследованных видов посещали в основном Hymenoptera (*Apis*, *Bombus*), Diptera (*Syrphidae*), реже Lepidoptera. Основными способами опыления, по результатам проведенных визуальных наблюдений, являются меллитофилия и миофилия.

Распускание цветков происходило с утра и до позднего вечера, единичные цветки, по-видимому, могут распускаться ночью. Пики цветения наступали в околополуденное и ранневечернее время (14–18 часов) (*Hornungia alpina*), в период 10–12 и 14 часов (*Arabis caucasica*), в утренние часы (*Draba sibirica*).

Цветкам *Arabis caucasica* войственна дихогамия в форме протогинии. Основным способом опыления вида в условиях интродукции является ксеногамия, но возможна, по-видимому, контактная и гравитационная автогамия (в изоляторах завязывались единичные семена). Цветки изученного образца крупные, энтомофильные, с синдромом «ксеногамии».

В условиях южной тайги Западной Сибири многим исследованным видам семейства Brassicaceae (*Draba sibirica*, *Arabis alpina*,

A. caucasica, *Hornungia alpina*, *Aubrieta* и др.) свойственно позднелетнее вторичное цветение, однако оно отличается слабой интенсивностью и не играет существенной роли в семенном размножении видов.

Средняя масса 1 000 семян варьирует от 0,02 до 1,13 г, достигая максимальных значений у *Crambe cordifolia* – 29 г. Некоторые авторы [289] считают, что мелкие семена у некоторых видов растений можно считать результатом отбора на непоедаемость позвоночными животными.

В Сибирском ботаническом саду была изучена всхожесть семян 18 видов семейства Brassicaceae.

Семена в основном светочувствительные. Динамика прорастания ускоренная (от 2–4 до 10–12 дней) или несколько растянутая (до 20 и более дней) (рис. 36).

Большинство видов характеризовались наличием семян без органического покоя или с неглубоким морфофизиологическим или физиологическим покоем, преодолеваемым в процессе сухого хранения в течение 2–3 месяцев. Свет, вероятно, является также важным фактором нарушения неглубокого покоя семян.

Лабораторная всхожесть семян различных видов при проращивании при температуре 20–22°С, на свету варьировала следующим образом: *Aethionema grandiflorum* – от 48,5 до 88,2 %, виды *Arabis* – от 50,6 до 100 %, виды *Alyssum* – 87–100 %, *Aurinia saxatilis*– 77,2–90,5 %, *Aubrietia* – от 46,3 до 90 %, *Clausia aprica* – 56,5 %, виды *Draba* – от 40 до 98 %, *Hornungia alpina* – 63,3 %, *Iberis sempervivens* – от 69,3 до 96 %. Отличия в показателях всхожести семян *Arabis alpina*, *A. caucasica*, *Aethionema grandiflorum*, *Aubrietia* были обусловлены главным образом различным происхождением интродукционного материала.

Семена *Crambe cordifolia* находились в состоянии органического покоя: всхожесть после холодной стратификации и посеве в грунт осенью составляла в среднем 68,3 и 48,2 % соответственно, что подтверждает имеющиеся литературные данные [290]. Вероятно, органический покой семян *Crambe cordifolia* связан с произрастанием вида в степной зоне, так как к фазе диссеминации для развития проростков формируются неблагоприятные условия (недостаток влаги).

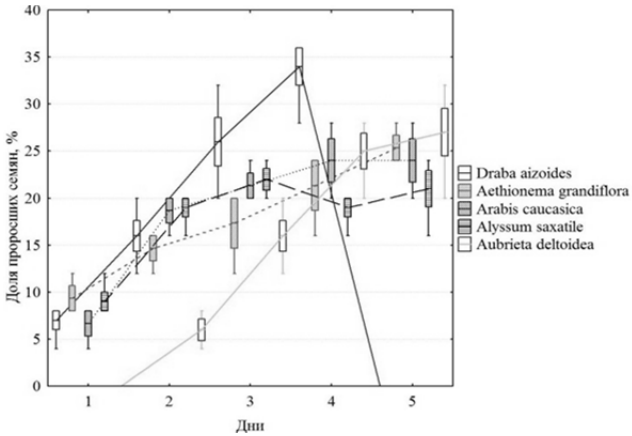


Рис. 36. Динамика прорастания семян некоторых видов семейства Brassicaceae при интродукции в Сибирском ботаническом саду

Семена *Pachyphragma macrophyllum* прорастали после 1,5–2 месячной холодной стратификации при температуре +4 °С (всхожесть 46,2 %), которая может быть заменена намачиванием в растворе 0,1 %-ной гиббереллловой кислоты в течение 24 часов. Полученные результаты позволяют предполагать наличие у данного реликтового вида морфо-физиологического покоя. В условиях интродукции вид образует регулярный самосев.

Семена большинства исследованных видов сохраняли довольно высокую всхожесть (до 50 %) в течение 3–5 лет, т.е. относятся к мезобиотикам. Весенний посев семян может быть рекомендован для большинства исследованных видов, за исключением *Crambe cordifolia* и *Pachyphragma macrophyllum*, для которых предпочтителен подзимний посев.

Семенная продуктивность. При интродукции в Сибирском ботаническом саду большинство исследованных видов характеризовались регулярным и обильным плодоношением.

Нерегулярное и необильное плодоношение с низкими показателями процента плодообразования (33,3–39 %) и $К_{пр}$ (22,9–28,7 %) наблюдалось у образцов *Iberis sempervivens*, термофильного вида, связанного происхождением со средиземноморской флорой. В условиях Новосибирска *Iberis sempervivens* эпизодически образовывал

единичные плоды, в основном с неполноценными семенами [121]. Вероятно, оптимальные условия для культивирования вида находятся в более теплых регионах.

РСП варьировала в группе исследованных видов с регулярным плодоношением от 26,9 до 448,9 семян (*Arabis caucasica*) на побег. Минимальные показатели РСП выявлены у *Aethionema grandiflorum*, *Hornungia alpina*, *Alyssum lenense*, *Pachyphragma macro-phyllum*, однако они вызваны разными причинами. Низкие значения РСП *Aethionema grandiflorum*, *Hornungia alpina* обусловлены минимальными показателями числа семян в плоде, т.е. генотипическими особенностями, а *Pachyphragma macrophyllum* – низким $К_{пр}$, т.е. невысокой реализацией репродуктивного потенциала. РСП *Aubrieta deltoidea* значительно варьировала по годам, что обусловлено различным происхождением интродукционного материала и существенной зависимостью реализации репродуктивного успеха у данного вида от погодных условий.

Реальная семенная продуктивность отдельных особей изученных видов варьирует от 204,6 до 9 763,6 семян на втором году жизни и от 665,6 до 9 263,8 семян на третьем году жизни. Минимальные показатели РСП выявлены у *Hornungia alpina*, максимальные – у *Arabis caucasica*. РСП четырех изученных видов на четвертом году жизни составила 4 823,7–17 802,2 семян на растение (табл. 34).

Таким образом, РСП особей в течение 2–4 лет неуклонно возрастала за счет увеличения количества генеративных побегов, а РСП побега на 3-м и 4-м годах жизни нередко уменьшалась, что обусловлено значительным расходом пластических ресурсов на формирование дополнительных побегов.

Вегетативное размножение. Почвопокровные многолетники *Arabis caucasica*, *A. alpina*, *Aubrieta deltoidea* обладают высокой способностью к побегообразованию (вегетативной подвижностью), образуя куртины диаметром до 60–120 см, в результате чего формируется неявнополицентрический тип биоморфы.

Эффективное искусственное вегетативное размножение (черенкование) установлено у *Arabis caucasica*, *A. alpina*, *Aubrieta deltoidea*, *Iberis sempervivens*, *Hornungia alpina.* Процент укоренения стеблевых черенков высокий – 85–98 %. Максимальные показатели укореняемости черенков (92–98 %) выявлены у *A. caucasica* и *A. alpina*.

Таблица 34

Семенная продуктивность генеративного побега некоторых видов семейства Brassicaceae при интродукции в СибБС

Название вида	Год жизни	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпочек в завязи, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	Кпр, %
			M±m				M			
Aethionema grandiflorum	2-й	1999	24,9±1,7	17,4±1,5	2,0±0,1	1,6±0,1	49,8	27,8	69,9	55,8
	2-й	2003	48,3±4,1	42,0±3,9	1,9±0,1	1,4±0,06	91,8	58,8	87,0	64,1
	5-й	2006	26,3±1,9	22,6±2,3	1,9±0,1	1,3±0,1	50,0	29,4	86,0	58,8
	2-й	2013	19,2±0,5	11,5±0,5	–	1,4±0,2	–	26,9	59,9	–
Alyssum lenense	2-й	2006	28,9±3,0	24,4±2,6	3,8±0,1	1,8±0,2	109,8	43,9	84,4	40,0
Alyssum montanum	2-й	1998	42,5±4,7	37,8±3,8	3,8±0,1	1,8±0,2	161,5	64,3	86,9	39,8
	2-й	2006	96,3±8,1	69,4±5,5	3,7±0,1	2,0±0,2	356,3	138,8	72,1	39,0
	2-й	2012	66,1±5,5	47,1±4,2	3,2±0,2	2,2±0,2	204,9	103,6	71,2	50,6
Arabis alpina	2-й	2005	19,0±2,0	14,0±1,4	22,8±2,1	17,6±2,1	433,2	246,4	73,8	56,9
	3-й	2006	18,9±1,8	14,0±1,3	23,3±2,1	16,7±1,5	440,4	233,8	74,1	53,1
	4-й	2007	17,7±2,2	11,3±1,9	24,3±2,5	18,2±3,2	430,1	205,6	64,5	47,8
	2-й	2012	22,7±1,9	18,4±2,0	18,2±1,8	14,5±1,9	413,1	266,8	74,0	64,6
Arabis caucasica	2-й	2005	22,8±1,4	17,4±2,0	29,0±3,2	25,8±3,4	661,2	448,9	76,3	67,9
	3-й	2006	15,5±2,1	12,8±2,2	25,0±3,1	20,8±3,3	322,4	266,2	82,6	82,6
	2-й	2010	21,5±2,0	17,2±1,9	29,0±3,8	25,8±3,1	623,5	443,8	80,0	71,1
	3-й	2011	19,2±0,7	14,8±0,9	20,5±2,3	17,1±1,9	393,6	253,08	77,1	64,3
	4-й	2012	15,8±0,7	13,0±0,6	21,2±2,1	16,4±1,5	335,0	213,2	82,2	63,6
	2-й	2014	19,1±1,9	16,4±1,8	17,5±1,1	15,9±1,0	334,2	260,8	85,9	78,0
Arabis caucasica	3-й	2016	19,3±2,0	14,0±1,1	24,9±2,5	19,9±1,9	480,6	278,6	72,5	58,0
	4-й	2016	20,2±1,8	13,8±0,8	16,6±0,8	13,0±1,1	335,3	179,4	68,3	53,5

Название вида	Год жизни	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпочек в завязи, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	Кпр, %
			M±m				M			
Arabis collina	2-й	2010	26,2±2,1	22,9±3,0	35,4±3,3	31,1±2,9	927,5	712,2	87,4	76,8
	3-й	2011	28,0±2,9	24,0±3,1	33,5±2,0	28,5±2,2	938,0	684,0	85,7	72,9
	4-й	2012	21,7±2,2	21,0±2,8	34,8±3,0	32,1±2,9	755,2	674,1	96,8	89,3
	3-й	2013	17,0±1,9	16,5±1,8	29,5±2,6	21,8±2,3	501,5	359,7	97,0	71,7
Aubrieta deltoidea	2-й	2000	11,4±2,1	6,1±1,7	22,1±1,5	20,8±4,1	251,9	126,9	53,5	50,4
	2-й	2001	6,4±0,7	4,2±0,6	15,5±1,2	10,8±0,9	99,2	45,4	65,6	45,8
	2-й	2002	6,4±0,2	5,2±0,2	20,8±1,1	18,0±1,2	133,1	93,6	81,2	70,3
	3-й	2003	9,1±0,6	7,1±1,1	24,8±1,9	21,7±2,3	225,7	154,1	78,0	68,3
	2-й	2006	11,4±2,1	6,1±1,7	23,9±2,1	20,8±4,1	272,5	126,9	53,5	46,6
	3-й	2007	12,0±1,0	6,8±0,7	18,1±1,6	15,2±1,8	217,2	103,4	56,7	47,6
	4-й	2009	8,4±0,4	6,8±0,3	14,3±1,1	11,6±0,9	120,1	78,9	80,9	65,7
	5-й	2010	8,6±0,8	7,0±0,7	16,5±2,2	11,4±2,2	141,9	79,8	81,3	56,2
	2-й	2014	7,0±0,7	2,9±0,4	14,1±1,5	9,9±1,5	98,7	28,7	41,4	29,1
	2-й	2015	4,0±0,3	3,2±0,2	20,6±0,9	13,3±0,8	82,4	42,6	80,0	51,7
	4-й	2016	4,9±0,2	3,9±0,2	17,0±1,2	11,0±1,0	83,3	42,9	79,6	51,5
Aubrieta ‘Dr. Mules’	2-й	2011	11,2±0,3	9,2±0,4	21,8±2,2	11,2±0,9	244,2	103,0	82,1	42,2
Aurinia saxatile	2-й	2006	132,7±10,1	62,2±6,0	3,8±0,2	1,6±0,2	504,3	99,4	46,9	19,7
	2-й	2011	128,6±7,7	60,3±4,8	3,5±0,1	2,5±0,1	450,1	150,8	46,9	33,5
Draba aizoides	2-й	1999	17,5±1,1	15,7±1,0	11,7±1,0	9,7±0,9	204,8	152,3	89,7	74,3
	3-й	2000	13,5±0,9	8,3±0,8	12±0,9	9,0±0,7	162,0	74,7	54,1	46,1
	2-й	2001	17,5±1,1	16,3±1,2	–	10,8±1,2	–	176,4	93,1	–
	3-й	2002	16,2±1,0	13,1±1,1	–	11,1±0,9	–	145,4	80,9	–
	5-й	2006	13,8±0,9	12,7±1,1	14±1,0	10,3±0,9	193,2	130,8	92,0	67,7
	2-й	2013	13,5±1,0	8,3±0,8	12,0±1,0	9,5±0,7	162,0	78,9	61,5	48,7

Название вида	Год жизни	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семяпочек в завязи, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	Кпр, %
			M±m				M			
Draba fladnizensis	2-й	2014	9,8±1,3	9,2±1,6	17,1±1,2	14,5±1,2	167,6	133,4	93,9	79,6
	3-й	2015	7,2±1,2	6,8±1,3	15,8±1,1	13,3±1,1	113,8	90,4	94,4	79,4
Draba sibirica	3-й	2012	14,4±1,6	10,0±1,5	19±2,1	11,1±1,6	267,9	111,1	41,5	41,4
Hornungia alpina	2-й	2002	32,7±2,3	21,3±1,9	2,0±0,1	1,6±0,2	65,4	34,1	65,1	52,1
	3-й	2003	35,6±2,5	23,5±1,6	1,9±0,1	1,5±0,2	67,6	32,0	70,6	47,3
	2-й	2006	31,6±1,9	22,3±1,6	2,0±0,1	1,5±0,2	63,2	33,5	70,6	53,0
	2-й	2010	27,7±1,7	22,3±1,5	1,9±0,1	1,4±0,1	52,6	31,2	80,5	59,3
Iberis sempervivens	2-й	1999	38,5±6,5	15,0±2,8	1,9±0,2	1,4±0,3	73,2	21,0	39,0	28,7
	3-й	2000	44,7±5,9	14,9±1,9	1,9±0,1	1,3±0,2	84,9	19,4	33,3	22,9
Pachyphragma macrophyllum	2-й	2011	21,7±2,5	15,9±1,9	4,3±0,26	2,1±0,1	93,3	33,4	73,3	35,8
	3-й	2010	21,2±1,9	17,0±2,2	5,3±0,3	3,9±0,1	112,4	66,3	80,2	59,0

По соотношению семенного и вегетативного размножения исследованные виды подразделены на 4 группы:

1) размножение естественное и искусственное семенное, образуют регулярный самосев: виды родов *Aethionema*, *Alyssum*, *Arabis collina*, *Draba aizoides*, *D. alpina*, *D. lasiocarpa*, *Lunaria rediviva*;

2) размножение искусственное семенное, самосев не образуют: *Draba dedeana*, *D. fladnizensis*, *D. hirta*;

3) размножение естественное и искусственное семенное, возможно, искусственное вегетативное: *Arabis alpina*, *A. caucasica*, *Pachyphragma macrophyllum*;

4) размножение искусственное семенное, возможно, искусственное вегетативное: *Aubrieta deltoidea*, *Hornungia alpina*, *Iberis sempervivens*;

5) размножение естественное и искусственное семенное и специализированное естественное и искусственное вегетативное (столоны, корневые отпрыски): *Clausia aprica*, *Draba sibirica*;

6) размножение преимущественно специализированное вегетативное (естественное и искусственное): *Arabis ferdinandi-coburgii* ‘Variegata’, *A. procurrens*.

Онтогенез. При интродукции в СибБС ТГУ большинство исследованных видов характеризовалось ускоренным онтогенезом и зацветало на втором году жизни.

Прорастание надземное (эпигеальное). Пластинки семядольных листьев овальные и мясистые (*Iberis sempervivens*), эллиптические, голые (*Clausia aprica*), широкоовальные или почти округлые, голые (*Arabis*, *Aubrieta*), наиболее крупные из изученных видов у *Iberis sempervivens*).

В группе травянистых многолетников хамефитов наиболее подробно изучен онтогенез модельного вида *Arabis alpina*.

В процессе индивидуального развития вида в условиях интродукции выделено 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный (выделяется не у всех образцов).

Латентный период представлен темно-коричневыми, плоскими коричневыми семенами, в очертании широкоовальными или почти округлыми, с небольшим пленчатым крылом и складчатой поверхностью 10–15 мм длиной и 8–12,5 мм шириной

Прегенеративный период включает возрастные состояния: проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное. Растения характеризовались быстрыми темпами прохождения возрастных состояний.

Проросток имеет 2 семядоли, почечку, гипокотиль и систему главного корня (боковые корни отсутствуют). Семядоли яркозеленые, овальные, 1–2 мм длиной и (0,8) 1,4–1,5 мм шириной, голые, с коротким черешком 0,2–0,4 мм длиной. 1-й и 2-й листья появлялись через 15–25 дней, 4 листа – через 26–29 дней, 5–6 – через 30–38 дней, 8 листьев – к 40 дню. После образования на главном побеге 6–9 междоузлий семядоли засыхали и наступало ювенильное возрастное состояние (j), которое продолжалось около 15 дней. Через 2–3 месяца от появления всходов растение имело хорошо сформированную розетку из 12–16 листьев. Таким образом, стадия первичного побега (проростки – имматурные) продолжалась от начала прорастания семян растения до начала ветвления. Особи однопобеговые, тип нарастания моноподиальный. Тип биоморфы моноцентрический.

Имматурное возрастное состояние (im) при сохранении основных элементов первичной структуры характеризовалось развитием боковых побегов, усложнением корневой системы, образованием наряду с ювенильными лопатчатыми более крупных черешковых обратноовальных мелкозубчатых листьев, с более заостренной верхушкой и оттянутым основанием. Оно продолжалось до конца августа, когда растение постепенно переходило в виргинильное возрастное состояние (v) с развитой побеговой системой, сформированным каудексом с почками возобновления, многочисленными боковыми и придаточными корнями. При выращивании растений лабораторно-рассадно-грунтовым способом в терминальной части побега в сентябре формировались зачатки соцветий, и растения переходили в скрытогенеративное возрастное состояние (V этап органогенеза).

На 2-м году жизни растение вступало в молодое генеративное состояние (g_1). Осевой основной побег и побеги второго порядка заканчивались соцветиями и 80 % побегов третьего порядка реализовались в генеративные.

На 3–4-м годах жизни растения вступали в средневозрастное генеративное состояние (g_2), которое характеризовалось возрастанием числа генеративных побегов примерно вдвое (до 30–40) и уве-

личением диаметра отдельных особей до 35–50 см вследствие быстрого роста удлиненных плагиотропных побегов. На 4-м году жизни число генеративных побегов возрастало до 70–84 в среднем на одно растение. Главный стержневой корень сохранялся, но на боковых побегах могли формироваться придаточные корни.

На 5–6-м годах жизни растения переходили в стареющее генеративное состояние (g_3), отличающееся снижением числа генеративных побегов и показателей семенной продуктивности, полной или частичной дезинтеграцией особей, разрушением каудекса и в некоторых случаях отмиранием главного корня.

Субсенильное возрастное состояние (ss), которое наступало на 7–8-м году жизни, характеризовалось отмиранием значительной части вегетативных побегов, отсутствием цветения, ухудшением общего жизненного состояния особей. Часть растений полностью отмирала уже на 5–6-м годах жизни. Таким образом, *Arabis alpina* свойственна поливариантность индивидуального развития, связанная с полиморфизмом вида, имеющего обширный плюрирегиональный ареал. Модель побегообразования – полурозеточная.

Сходный тип онтогенеза установлен у *Aubrieta deltoidea*.

У многих видов семейства Brassicaceae в условиях интродукции происходит ускорение онтогенеза, формирование моно- и олигокарпичности. Наибольшей продолжительностью общего жизненного цикла обладают вегетативно подвижные биоморфы, формирующие клоны: *Arabis ferdinandi-coburgii*, *A. procurrens*, *Draba sibirica*.

Устойчивость к абиотическим факторам. Исследованные виды в основном характеризовались высокой зимостойкостью. Обмерзание побегов в холодные зимы отмечено у *Iberis sempervirens*, *Aethionema grandiflorum*, подмерзание части листьев – у *Pachyphragma macrophyllum* в период весенних заморозков. В группе петрофитов от заморозков страдала *Aurinia saxatilis*, а от недостатка влаги в жаркий период – *Arabis alpina*.

Ксерофиты и мезоксерофиты (*Alyssum montanum*, *Arabis* и др.), аркто-альпийские виды рода *Draba* при посадке на пониженных участках, а также в годы с высоким снежным покровом страдали от выпревания, при этом гибель растений могла достигать 20 %. Многие виды (особенно ксерофиты) отличались высокой засухоустойчивостью.

Устойчивость к биотическим факторам. Виды семейства Brassicaceae при интродукции в СибБС ТГУ повреждаются крестоцветной блошкой (*Phyllotreta cruciferae* (Goeze, 1777)), особенно при посадке растений на пониженных участках. В отдельные годы на *Hornungia alpina*, видах родов *Draba*, *Arabis*, *Aubrieta* в незначительном количестве отмечена тля. Выявлено повреждение части семян исследованных видов (*Alyssum*, *Arabis*, *Lunaria*, *Aubrieta*) фитофагами, что снижало РСП растений. *Pachyphragma macrophyllum* и *Lunaria rediviva* в годы с избыточным атмосферным увлажнением подвержены грибным болезням.

Габитус. У высокогорных и аркто-высокогорных растений при интродукции в южной тайге формировались более удлиненные и крупные генеративные побеги, отмечена полимеризация побегов. Термофильный вид *Iberis sempervivens*, напротив, не достигал габитуса, свойственного ему в более благоприятных условиях (Украина, Москва, Минск).

Интродукционная оценка и применение в озеленении. 14 видов отнесены к устойчивым, 11 видов – к среднеустойчивым и один вид местной флоры *Draba sibirica* – к высокоустойчивым при интродукции в южной тайге Западной Сибири (см. прил. А).

Виды могут быть рекомендованы для каменистых садов (альпийские луга, галечники, щебневые сады и др.), подпорных стенок, незакрепленных склонов. Некоторые многолетники могут использоваться в японских садах (*Hornungia alpina*), а также как дополнительный компонент при оформлении рабаток (*Arabis caucasica*), посадке группами на мавританском газоне (*Draba sibirica*), переднем плане миксбордеров (*Iberis sempervirens*). Для использования в качестве солитеров и групп на газоне, а также в составе ландшафтных композиций рекомендован высокий оригинальный «архитектурный многолетник» – *Crambe cordifolia*. В тенистых цветниках в природном стиле могут выращиваться *Lunaria rediviva* и *Pachyphragma macrophyllum*. Соцветия *Crambe cordifolia* и *Lunaria rediviva* перспективны в качестве иммортелей при составлении сухих букетов и оранжировок.

Большинство исследованных видов являются олиго- и мезотрофами и могут культивироваться на любых дренированных садовых почвах с добавлением каменистой фракции и песка. *Crambe cordi-*

folia необходима посадка на открытых солнечных участках с богатыми, плодородными, хорошо дренированными и обогащенными известью почвами.

5.8. Семейство Caryophyllaceae

Семейство Caryophyllaceae (Гвоздичные) является крупнейшим семейством покрытосеменных растений, включающим, согласно The Plant List [59], 91 род и 2 456 видов. По другим данным, семейство представлено 100 родами и 3 000 видами, распространенными главным образом в умеренно теплых областях Северного полушария (особенно в странах Средиземноморья и Юго-Западной Азии), но встречающимися также в Арктике, горных районах тропиков и умеренно теплых районах Южного полушария [291]. В России произрастает свыше 440 родов и 675 видов [292].

Семейство Caryophyllaceae включает ценнейшие декоративные, лекарственные, медоносные, технические (производство мыла), кормовые растения [293].

Многолетние углубленные исследования представителей семейства Caryophyllaceae как источников лекарственного сырья проводятся в лаборатории фитохимии Сибирского ботанического сада ТГУ д-ром хим. наук Л.Н. Зибаревой [294–295].

39 видов травянистых растений природной флоры Сибири семейства Caryophyllaceae культивируется в различных ботанических садах Сибири [159].

Объектами интродукционных исследований в Сибирском ботаническом саду послужило 37 видов семейства Caryopyllaceae.

Географическое происхождение, поясно-зональная приуроченность, экологические группы. Хорологический анализ позволил подразделить исследованные виды на следующие географические элементы: космополитный (*Sagina procumbens*), голарктический (*Silene acaulis*); европейско-североамериканский (*Cerastium alpinum*); евразиатский – 10 видов; европейский – 15 видов; европейско-средиземноморско-малоазиатский и кавказско-малоазиатский – 2 вида; крымский (*Cerastium biebersteinii*); эукавказский

(*Dianthus caucasicus*); ирано-туранский (*Dianthus anatolicus*); восточноазиатский – 3 вида.

Таким образом, изученные виды семейства Caryophyllaceae преимущественно (70 %) относятся к евразийскому и европейскому геоэлементам. Эндемичных видов 3: *Silene zawadskii* (эндемик Карпат), *Cerastium biebersteinii* (эндемик Крыма), *Dianthus caucasicus* (эндемик Большого Кавказа).

Около половины исследованных видов (17) являются представителями горного поясно-зонального комплекса. Степная поясно-зональная группа представлена 8 видами. Лесная поясно-зональная группа включает 9, преимущественно бореальных, видов. 3 вида – представители плюризонального комплекса.

По отношению к увлажнению субстрата 14 видов отнесены к мезофитам, 5 видов – к ксеромезофитам. Довольно многочисленны ксерофиты – 6 видов (*Gypsophila paniculata*, *Petrorhagia saxifraga*, *Cerastium tomentosum*, *Cerastium biebersteinii* и др.) и мезоксерофиты – 12 видов, что связано с их приуроченностью к степной и горно-степной поясно-зональным группам. По отношению к фактору освещенности изученные виды являются в основном гелиофитами (35 видов) и сциогелиофитами (2 вида). По отношению к богатству субстрата большинство видов отнесено к мезотрофам. Более 60 % исследованных видов являются петрофитами и псаммо-петрофитами, а более 30 % – кальцефилами.

Биоморфы. По классификации, разработанной Ch. Raunkiaer [66], 18 видов (48,6%) отнесены к гемикриптофитам. Хамефиты (19 видов) составляют 51,4 %. На основе классификации И.Г. Серебрякова [67] с некоторыми дополнениями автора жизненные формы изученных видов подразделены на 3 отдела, 3 класса, 7 групп и отнесены к отделу наземных травянистых растений.

Отдел Наземные травянистые растения. Тип V. Травянистые поликарпики. Класс 1. Поликарпические травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа. Подкласс 1. Стержнекорневые травянистые многолетники.

Группа 1. Стержнекорневые травы – 7 видов.

Группа 2. Стержнекорневые безрозеточные травянистые поликарпики, образующие специализированную биоморфу «перекати-поле».

Растения приспособлены к распространению семян ветром и переносу надземной массы побегов с места произрастания на большие расстояния. Включает один степной вид *Gypsophila paniculata*.

Группа 3. Подушковидные стержнекорневые безрозеточные травянистые поликарпики – 8 видов.

Подкласс 2. Короткокорневищные и кистекорневые травянистые поликарпики.

Группа 3. Кистекорневые и короткокорневищно-кистекорневые травянистые поликарпики – 3 вида.

Подкласс 3. Дерновинные травянистые поликарпики.

Группа 5. Плотно- и рыхлодерновинные поликарпики – 11 видов.

Группа 6. Длиннокорневищные полурозеточные и безрозеточные травы: *Dianthus superbus*, *Saponaria officinalis*.

Подкласс 4. Наземноползучие травянистые поликарпики

Группа 7. Ползучие вегетативноподвижные стержнекорневые дерновинные травянистые безрозеточные поликарпики – 6 видов.

Основной моделью побегообразования является безрозеточная, которая составляет почти 90 % от общего числа изученных видов.

Сезонный ритм развития. По продолжительности периода вегетации изученные виды отнесены к ритмологической группе длительновегетирующих многолетников, которые подразделены на 3 феноритмотипа (табл. 35):

1) весенне-летнезеленый – 5 видов;

2) есенне-летне-осеннезеленый – 7 видов;

3) весенне-летне-зимнезеленый – 25 видов.

Более 62 % изученных видов составили многолетники с весенне-летне-зимнезеленым феноритмотипом (ВЛЗЗ). Отрастание происходит преимущественно в ранние, реже в средние сроки (табл. 35). Наиболее позднее отрастание наблюдалось у центральноевропейского мезоксерофита *Dianthus knappii.*

По срокам начала цветения виды подразделены на 3 группы (табл. 35):

1) раннелетние – 12 видов:

2) летние – 23 вида:

3) позднелетние – 2 вида: *Dianthus amurensis*, *Gypsophila pacifica*.

Таблица 35

Даты наступления основных фенофаз некоторых видов семейства некоторых видов семейства Caryophyllaceae

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m							
Cerastium alpinum	25.04±2	10.06±2	1.07±3	8.07±2	20.10±5	46±3	21±2	28±2
Cerastium biebersteinii	25.04±3	9.06±2	30.06±4	6.07±3	20.10±5	45±4	21±2	27±2
Cerastium tomentosum	25.04±3	11.06±2	4.07±3	10±3	20.10±5	47±3	23±3	29±2
Dianthus acicularis	26.04±3	15.06±2	8.07±4	18.07±2	20.10±5	50±3	23±3	33±1
Dianthus alpinus	26.04±3	23.06±3	27.07±5	21.07±3	20.10±5	58±5	34±4	28±1
Dianthus anatolicus	26.04±6	29.06±2	2.08±2	2.08±5	20.10±5	64±5	34±2	34±1
Dianthus arenarius	30.04±3	14.06±2	22.07±3	17.07±2	20.10±5	45±2	38±3	33±2
Dianthus × allwoodii hort.	3.05±2	28.06±3	2.08±1	2.08±3	20.10±5	56±2	35±1	35±3
Dianthus carthusianorum	3.05±3	24.06±3	24.07±3	23.07±2	18.10±4	52±2	30±2	29±2
D. chinensis (Dianthus amurensis)	3.05±2	26.07±2	6.09±3	30.08±2	20.10±5	84±3	42±4	35±2
Dianthus chinensis (Dianthus fischeri)	1.05±2	1.07±4	24.08±2	12.08±4	15.10±6	61±2	54±2	42±3
Dianthus deltoides	25.04±2	20.06±1	19.07±1	21.07±1	20.10±2	56±2	29±1	31±1
Dianthus deltoides ‘Brilliant’	28.04±2	19.06±1	20.07±2	22.07±1	20.10±2	52±2	31±2	33±1
Dianthus giganteiformis subsp. *pontederae*	1.05±3	7.06±3	30.06±2	9.07±3	20.10±5	37±3	23±2	32±3
Dianthus gratianopolitanus	26.04±2	21.06±2	24.07±2	22.07±2	20.10±5	56±2	33±2	31±2
Dianthus gratianopolitanus ‘Blue Mills’	30.04±2	20.06±3	25.07±2	24.07±2	20.10±5	51±2	35±3	34±2
Dianthus gratianopolitanus ‘Blangis’	29.04±3	24.06±3	19.07±2	20.07±1	20.10±5	56±4	25±1	26±2

Название вида	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Отрастание – цветение, дни	Период цветения, дни	Цветение – созревание, дни
	M±m							
Dianthus knappii	4.05±1	10.07±3	17.09±4	27.08±2	18.10±3	67±4	69±1	48±2
Dianthus plumarius	26.04±3	23.06±3	24.07±2	23.07±3	20.10±5	58±3	31±1	30±1
Dianthus plumarius subsp. *lumnitzeri*	29.04.13	26.06±3	25.07±2	28.07±3	20.10±5	58±3	29±2	32±2
Dianthus plumarius 'Magic'	29.04±3	21.06±3	19.07±2	21.07±2	20.10±5	53±3	28±1	30±2
Dianthus superbus	29.04±2	17.06±1	18.07±4	17.07±2	12.10±2	49±2	31±4	30±3
Dianthus versicolor	1.05±2	26.06±1	10.08±2	30.07±1	15.10±2	56±2	45±2	34±2
Dianthus 'Eybameer'	28.04±2	19.06±2	16.07±3	22.07±4	20.10±5	52±4	27±1	33±1
Eremogone saxatilis	28.04±2	7.06±1	14.07±2	18.07±2	13.10±2	40±2	37±2	41±2
Gypsophila pacifica	3.05±2	28.07±3	17.09±4	5.09±2	8.10±2	86±3	51±3	39±2
Gypsophila paniculata	2.05±1	12.07±2	10.09±4	12.08±4	9.10±1	71±2	60±5	31±3
Gypsophila repens	1.05±1	18.06±3	21.08±7	11.08±4	20.10±5	48±3	64±2	54±2
Herniaria glabra	30.04±	5.07±2	22.08±3	6.08±2	20.10±5	66±1	48±5	32±2
Lychnis coriacea	2.05±3	22.06±2	23.07±3	24.07±3	20.10±5	51±3	31±2	32±2
Petrorhagia saxifraga	26.04±3	20.06±2	5.09±3	23.07±2	20.10±5	55±5	77±3	33±1
Silene chalcedonica	26.04±2	30.06±1	22.08±3	10.08±2	19.10±1	65±2	53±2	41±2
Sagina subulata	26.04±3	12.06±2	20.08±1	7.07±3	20.10±5	47±3	69±2	25±1
Saponaria ocymoides	29.04±3	8.06±2	20.07±2	11.07±3	20.10±5	40±3	42±4	33±1
Saponaria officinalis	30.04±1	14.07±4	21.08±2	22.08±6	7.10±4	75±3	38±2	39±4
Silene alpestris	26.04±2	25.06±4	30.07±3	23.07±4	20.10±5	60±3	35±3	28±3
Silene schafta	26.04±6	4.07±6	20.09±4	3.08±2	20.10±5	69±1	78±8	30±4
Silene viscaria	26.04±2	10.06±2	2.07±3	12.07±2	20.10±5	45±1	22±4	32±1
Silene uniflora	26.04±4	20.06±2	29.07±8	21.07±3	20.10±5	55±3	39±8	31±1
Silene zawadskii	27.04±4	10.06±2	24.06±4	7.07±4	20.10±5	44±4	14±5	27±3

По срокам цветения исследованные виды отнесены в основном к летним с продолжительным периодом цветения: *Dianthus knappii*, *Gypsophila repens*, *Petrorhagia saxifraga*, *Sagina subulata* и др.

Продолжительность вегетационного периода варьирует от 158 до 181 дня.

Семенное размножение. Антэкология, фертильность пыльцы. Некоторые аспекты антэкологии определены у 3 энтомофильных видов рода: *Dianthus*, *Saponaria ocymoides*, *Silene viscaria.* Цветки изученных видов актиноморфные, 5-членные, протерандричные, функционировали от 2–3 (*Silene viscaria*) до 3–4 (*Saponaria ocymoides*) и 5–8 суток (*Dianthus*). Обильное выделение нектара отмечено у *Silene viscaria*. Цветки *Dianthus deltoides*, *D. gratianopolitanus*, *D. fischeri*, *Silene viscaria* с выраженным ароматом, цветки *Saponaria ocymoides* со слабым запахом.

В качестве основных посетителей цветков *Silene viscaria* отмечены представители Lepidoptera, в частности семейства Pieridae, изредка отмечены некоторые виды рода *Bombus*. В качестве посетителей цветков видов рода *Dianthus*, *Saponaria ocymoides* отмечены представители отряда Lepidoptera (Pieridae), Hymenoptera (*Bombus lucorum*, *B. hypnorum*, *Apis mellifera*, *Apis* sp., *Lasioglossum* sp., земляные осы), Diptera (Syrphoidae).

Исследованным видам свойственна аллогамия в форме энтомофилии. Возможна автогамия, что подтверждает образование незначительного количества семян (от 3 до 8 штук) в изолированных цветках *Dianthus fischeri*, однако она не играет существенной роли в семенном размножении исследованных видов. В изолированных цветках *Cerastium biebersteinii* семян не отмечено. Аллогамии способствует дихогамия в форме протерандрии и частичная геркогамия.

Раскрывание цветков у исследованных видов происходит в течение всего светлого времени суток и определяется главным образом суточным ходом температуры, что позволяет считать их термонастическими. Порядок распускания цветков в соцветии *Silene viscaria* и *Saponaria ocymoides, Dianthus fischeri* базипетальный.

Масса 1 000 семян интродуцированных видов варьирует от 0,02 г у *Sagina subulata* до 1,83 г. Наибольшая масса семян выявлена у видов рода *Saponaria.* Легкие семена, вероятно, свойственны анемохорным видам (*Sagina subulata*, *Gypsophila* и др.).

Всхожесть семян. В зависимости от лабораторной всхожести семян исследованные виды подразделены нами на 2 группы (рис. 37):

1. Семена без выраженного органического периода покоя или с неглубоким покоем, который преодолевается в процессе сухого хранения – 33 вида, один подвид, 2 сорта. Виды данной группы обладают, как правило, высокой лабораторной всхожестью (в среднем более 70 % на свету), быстрым и дружным прорастанием на 2–6-й день, реже на 7–10-й (12) день; период прорастания – от 2 до 21 дня (рис. 37). У *Dianthus amurensis*, *D. anatolicus*, *Gypsophila paniculata* средняя всхожесть семян была наиболее низкой в данной группе – 52,7–69,3 %.

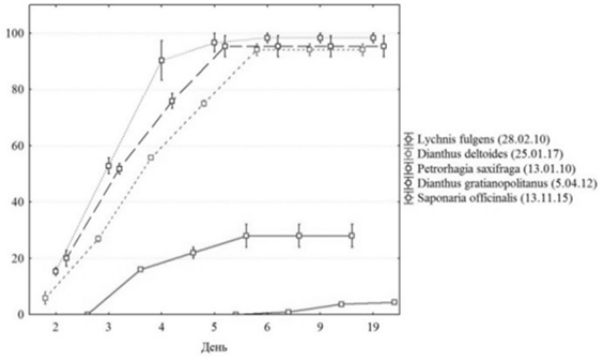


Рис. 37. Динамика прорастания семян некоторых видов семейства Caryophyllaceae

Всхожесть семян, по-видимому, зависит от погодных условий в период плодоношения. Так, жизнеспособность семян *Silene schafta* варьировала в разные годы от 43,4 до 98,2 %, *Cerastium biebersteinii* – от 73,2 до 97,3 % и т.д.

У *Dianthus superbus* выявлен довольно высокий процент загнивших семян (15–35 %), что отмечено Т.И. Фоминой [296] для образца данного вида из Забайкалья (20,7 %).

Лабораторная всхожесть семян *Cerastium biebersteinii* при интродукции в Томске была высокой, что близко к данным, полученным А.П. Огуля, И.В. Князевой [297] в Белгороде и значительно отличается от результатов, приводимых Т.И. Фоминой [296, 298]. Возможно, это связано с наличием у вида различных экотипов.

2. Семена с физиологическим покоем различной глубины ($B_{2–3}$), низкой лабораторной всхожестью (4–28 %) и значительным количеством твердых семян (до 70–80 %): *Saponaria officinalis*, *Lychnis fulgens*, *Silene zawadskii*. Семена начинали прорастать на 4–7-й день, период прорастания составлял от 3 до 35 дней. Всхожесть семян *Saponaria officinalis* после холодной стратификации при 4–5 °С возрастала до 84,3 %, как и всхожесть семян *Silene zawadskii*. Полученные результаты близки к данным, приводимым Т.И. Фоминой [296] для *Saponaria officinalis*, однако всхожесть семян *Lychnis fulgens* в Томске была в 2,8 раза выше, чем в Новосибирске (28 % против 0–10 % соответственно).

Семена большинства исследованных видов семейства Caryophyllaceae сохраняли всхожесть в течение 5–8 лет, за исключением *Lychnis fulgens*, *Saponaria officinalis*, *Silene alpestris*, *S. schafta*, *S. uniflora*, семена которых через 5 лет хранения при температуре 20–22 °С при обычных условиях не прорастали.

Обильный самосев на экспозициях декоративных растений СибБС ТГУ выявлен у *Dianthus deltoides*, *D. versicolor*, видов рода *Cerastium*, *Coronaria*, *Silene calcedonica*, *S. viscaria*.

Семенная продуктивность. Исследованные виды существенно отличались по основным параметрам семенной продуктивности (табл. 36, 37). В зависимости от показателей РСП изученные виды подразделены на 5 групп:

1. Максимальные показатели РСП (2 964,6–4 950,0 семян на побег): *Silene viscaria*, что обусловлено высокими значениями основных элементов семенной продуктивности (число цветков и плодов, семян в плоде).

2. Высокая РСП (более 200 семян на побег в среднем): *Dianthus carthusianorum* (539,7 семян), *Petrorhagia saxifraga* (в среднем 217,3 семян).

Таблица 36

Семенная продуктивность изученных видов семейства Caryophyllaceae (в расчете на генеративный побег)

Название вида	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семя-почек, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m				M			
Cerastium biebersteinii	1998	6,5±0,2	5,5±0,2	30,0±1,6	9,9±1,2	195,0	54,5	84,6	28,0
	1999	4,9±0,2	3,6±0,3	34,1±2,2	10,3±1,1	167,1	37,1	73,5	22,2
	2006	6,5±0,3	5,4±0,2	29,1±2,3	11,5±0,8	188,5	62,1	83,0	44,0
	2018	6,2±0,3	3,9±0,5	36,0±1,5	2,0±0,2	223,2	7,8	62,9	3,5
C. tomentosum	2001	6,1±0,3	4,5±0,3	34,0±2,2	8,8±0,6	207,4	39,6	73,8	35,6
	2002	5,2±0,4	4,6±0,3	–	7,0±0,6	–	32,2	88,5	–
Dianthus acicularis	2015	2,4±0,2	2,2±0,1	56,2±5,2	20,8±2,6	134,9	45,8	91,7	33,9
	2016	3,8±0,3	3,4±0,3	62,6±3,0	25,9±1,8	237,9	88,1	89,5	37,0
D. alpinus hort.	2002	1,4±0,1	1,2±0,1	27,5±2,3	6,8±0,8	38,5	8,2	85,7	21,3
D. anatolicus	2016	1,5±0,1	1,0±0,1	52,7±3,6	32,8±2,1	79,1	32,8	66,7	41,5
D. carthusianorum	2016	12,2±1,0	10,5±0,8	76,2±1,6	51,4±10,3	929,6	539,7	86,1	58,1
	2018	17,0±1,5	13,0±1,2	48±5,0	25±	816,0	325,0	76,0	40,0
D. chinensis (*D. amurensis*)	2015	3,8±0,8	2,0±0,6	–	47,5±4,9	–	95,0	52,6	–
D. chinensis (*D. fischeri*)	2010	6,7±0,5	6,5±0,5	39,4±2,7	14,5±1,9	264,0	94,3	97,0	35,7
	2012	6,1±0,6	4,2±0,5	23,8±1,7	1,8±0,4	145,2	7,8	68,9	5,3
	2013	10,3±0,5	8,8±0,4	40,8±2,5	19,9±2,0	420,2	175,1	85,4	41,7
	2015	5,5±0,72	5,1±0,53	42,3±2,0	15,5±1,6	232,7	79,1	92,7	34,0
D. deltoides	2001	4,7±0,3	4,4±0,3	55,0±3,0	40,0±2,8	258,5	176,0	93,6	68,1
	2003	5,1±0,2	4,0±0,3	60,8±3,1	47,3±1,0	310,1	189,2	80,0	61,0
D. deltoides	2010	2,7±0,3	2,0±0,2	62,7±3,0	44,5±1,2	169,3	89,0	74,1	52,6
	2011	2,2±0,2	1,6±0,2	53,5±3,7	37,8±1,2	117,7	60,5	72,7	51,4
	2015	5,1±0,7	4,8±0,8	60,2±3,0	43,3±3,2	307,0	207,8	94,1	67,7

Название вида	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семя-почек, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m				M			
D. deltoides hort.	2006	7,2±0,9	5,8±0,8	58,2±3,0	35,7±2,0	419,0	207,0	80,6	49,4
D. deltoides 'Brilliant'	1999	5,0±0,2	3,3±0,1	60,2±3,5	45,3±3,3	301,0	149,5	66,0	49,7
	2001	4,8±1,0	4,2±0,6	48,7±3,1	25,0±8,1	233,8	105,0	87,5	44,9
Dianthus giganteiformis subsp. *pontederae*	2016	7,1±0,3	6,2±0,5	40,3±3,0	29,7±2,4	286,1	184,1	87,3	64,4
	2017	5,5±0,4	4,4±0,3	38,5±2,7	26,5±2,2	211,8	116,6	55,1	80,0
Dianthus gratianopolitanus	1999	3,4±0,09	2,3±0,5	66,1±2,91	23,1±2,1	224,7	53,1	67,6	23,6
	2002	4,4±0,6	3,0±0,5	62,2±4,7	27,4±1,2	273,7	82,2	82,2	30,0
	2011	2,5±0,2	2,2±0,2	70,9±5,2	41,4±2,2	177,2	91,1	88,0	51,4
	2015	4,3±0,45	3,8±0,41	64,5±17,6	24,4±5,0	277,4	92,0	88,4	33,2
Dianthus knappii	2015	9,0±0,8	8,3±0,7	–	16,2±1,2	–	134,5	92,2	–
	2016	8,0±0,7	6,6±0,5	–	13,8±1,0	–	91,1	82,5	–
Dianthus plumarius	2003	3,4±0,3	2,8±0,2	64,5±2,0	42,9±2,1	219,3	120,1	82,0	54,8
	2011	3,9±0,2	3,2±0,2	68,4±3,5	56,7±3,0	266,8	181,4	82,1	68,0
	2013	2,5±0,1	1,9±0,1	53,3±2,9	31,4±2,7	133,2	59,7	76,0	44,8
Dianthus plumarius hort.	2008	2,9±0,15	2,3±0,15	59,4±3,2	20,5±2,1	172,3	47,2	79,3	27,4
	2013	4,2±0,3	3,6±0,3	63,2±6,0	17,8±3,6	265,4	64,1	85,7	24,1
Dianthus plumarius subsp. *lumnitzeri*	2012	3,0±0,2	2,4±0,16	40,1±6,4	28,1±5,76	120,3	67,4	80,0	56,0
	2015	2,3±0,2	1,8±0,13	51,5±3,2	35,6±2,5	118,5	64,1	78,3	54,1
Dianthus superbus	2012	3,2±0,2	2,3±0,2	61,0±3,1	48,8±2,4	195,2	112,2	71,9	57,5
Dianthus versicolor	2015	10,4±0,8	7,9±0,8	58,6±3,8	20,9±4,9	609,4	165,1	76,0	27,0
Petrorhagia saxifraga	2011	24,5±2,43	16,0±1,79	–	10,0±1,1	–	160,0	65,3	–
	2013	24,5±2,5	19,9±2,5	–	13,8	–	274,6	81,2	–
Saponaria ocymoides	1999	20,0±1,5	16,3±2,7	7,1±0,8	3,5±0,6	142	57,1	81,5	40,2
	2002	35,8±6,0	31,4±3,9	7,0±0,9	5,2±0,4	250,6	163,3	87,7	65,2

Название вида	Год	Число цветков, шт.	Число плодов, шт.	Число семя-почек, шт.	Число семян в плоде, шт.	ПСП, шт.	РСП, шт.	ПП, %	$К_{пр}$, %
		M±m				M			
Silene alpestris	2013	5,1±0,7	3,7±0,5	44±2,0	20,9±2,5	224,4	77,3	72,5	34,5
	2014	4,5±0,34	3,4±0,23	48,2±3,0	16,0±1,1	216,9	54,4	75,6	25,1
Silene schafta	2012	6,1±0,5	2,5±0,4	–	35,1±2,9	–	87,8	41,0	–
	2015	5,3±0,3	2,0±0,2	–	32,3±3,0	–	64,6	37,7	–
Silene uniflora	2003	2,9±0,2	1,5±0,2	44,0±3,2	22,0±2,3	127,6	33,0	51,7	25,9
	2013	3,0±0,2	2,3±0,2	48,5±4,1	19,7±4,4	145,5	45,3	76,7	31,1
Silene viscaria	2010, 2 год	32,9±2,1	31,5±2,6	211,9±17,4	135,2±±11,3	6971,5	4258,8	95,7	61,0
	2012, 4 год	25,2±2,9	22,7±2,1	230,5±15,2	130,6±10,2	5808,6	2964,6	90,0	51,0
	2013, 5 год	26,6±2,1	22,9±1,8	215,0±12,0	152,0±14,2	5719,0	3480,8	86,1	60,9
	2016	36,0±3,2	27,5±3,5	229,0±14,0	180,0±15,0	8244,0	4950,0	76,4	60,0
Silene zawadskii	2015	6,9±0,4	6,0±0,5	54,1±4,0	20,7±2,3	373,3	124,2	87,0	33,3
	2016	5,0±0,2	4,3±0,3	56,0±3,8	37,0±3,6	280,0	159,1	86,0	56,8

Таблица 37

Изменчивость основных параметров семенной продуктивности изученных видов семейства Caryophyllaceae

Название вида	Число цветков	Число плодов	Число семяпочек в завязи	Число семян в плоде
	Min–Max, шт.			
Cerastium biebersteinii	1–15	0–9	22–50	1–34
C. tomentosum	5–8	0–7	34	2–28

Название вида	Число цветков	Число плодов	Число семяпочек в завязи	Число семян в плоде
	Min–Max, шт.			
Dianthus acicularis	1–6	0–5	19–82	2–65
D. alpinus hort.	1–2	0–2	23–34	5–8
D. amurensis	2–7	0–4	–	30–72
D. anatolicus	1–3	0–3	33–100	5–45
D. carthusianorum	7–19	0–16	65–82	9–74
D. deltoides	1–18	0–17	32–67	2–66
D. deltoides ‘Brilliant’	3–16	1–14	32–85	4–66
D. fischeri	2–14	0–11	15–58	1–25
D. giganteiformis subsp. *pontederae*	4–13	0–11	30–55	19–32
D. gratianopolitanus	1–9	1–7	26–106	2–72
D. knappii	2–19	0–18	–	9–22
D. plumarius	1–9	0–7	40–86	9–63
D. plumarius hort.	1–6	0–6	41–84	3–49
D. plumarius subsp. *lumnitzeri*	1–5	0–4	17–78	5–43
D. superbus	1–6	0–6	45–81	33–62
D. versicolor	4–25	0–20	46–69	4–63
Petrorhagia saxifraga	8–52	0–36	–	3–22
Saponaria ocymoides	10–82	0–67	6–8	1–7
Silene alpestris	2–23	0-16	27–67	7–33
S. uniflora	1–4	0–4	15–72	5–50
S. schafta	2–9	0–6	–	15–55
S. viscaria	13–65	0–50	100–270	23–230
S. zawadskii	5–8	0–8	34–68	13–49
Пределы варьирования	1–82	0–50	6–270	1–230

3. Средняя РСП (более 100, но менее 200 семян на побег в среднем): *Dianthus deltoides*, *D. deltoides* 'Brilliant', *D. giganteiformis* subsp. *pontederae*, *D. knappii*, *D. plumarius*, *D. superbus*, *D. versicolor*, *Saponaria ocymoides*, *Silene zawadskii*.

4. Невысокая РСП (от 50 до 95 семян на побег в среднем): *Dianthus acicularis*, *D. amurensis*, *D. fischeri*, *D. plumarius* L. hort., *D. plumarius* subsp. *lumnitzeri*, *Silena alpestris*.

5. Низкая РСП (менее 50 семян на побег в среднем): *Dianthus anatolicus*, *Cerastium biebersteinii*, *C. tomentosum*, *Silene schafta*, *S. uniflora*.

Минимальные показатели РСП выявлены у *Dianthus alpinus* hort. (8,2 семян), что связано с гибридогенным происхождением интродуцента.

Полученные результаты соответствуют литературным данным, полученным Л.И. Томиловой, Л.К. Мелеховой [299], Н.В. Усмановой [300] для других регионов.

Вегетативное размножение. Большинство исследованных видов семейства Caryophyllaceae являются стержнекорневыми многолетниками, поэтому основным и наиболее эффективным в условиях культуры является семенной способ размножения. Возможно искусственное вегетативное размножение (черенкование) видов с высокой регенерационной способностью: *Dianthus alpinus*, *D. anatolicus*, *D. arenarius*, *D. deltoides*, *D. gratianopolitanus*, *D. plumarius*, *Gypsophila repens*, *Saponaria ocymoides* и другие, которое в первую очередь может быть рекомендовано для сортов и гибридов. Укореняемость черенков составляла от 80 до 92 %. Продуктивность черенкования высокая и может достигать до 50–70 черенков с одной трехлетней или четырехлетней особи.

Рыхло-, плотнокустовые и некоторые кистекорневые многолетники (*Cerastium alpinum*, *C. biebersteinii*, *C. tomentosum*, *Gypsophila repens*, *Sagina procumbens*, *S. subulata* и др.) размножают вегетативно делением куртины, дерновины или куста (*Silene chalcedonica*).

Эффективное вегетативное размножение и значительная вегетативная подвижность свойственны длиннокорневищным видам, например *Saponaria officinalis*, а также некоторым дерновинным многолетникам (виды рода *Cerastium*, *Sagina*), что необходимо

учитывать при их размещении в составе декоративных композиций. У видов рода *Cerastium* и *Sagina* вегетативное размножение преобладает над семенным.

Онтогенез. Изученные виды отличаются по продолжительности онтогенеза в условиях культуры. Нередко он ускоренный, и виды являются малолетниками (*Dianthus deltoides*, *Lychnis coriacea*, *L. fulgens*) или характеризуются более продолжительным онтогенезом от 5 до 10 лет: *Dianthus arenarius*, *D. fischeri*, *D. knappii*, *Gypsophila repens*, *Petrorhagia saxifraga*, *Saponaria ocymoides*, *Silene alpestris*, *S. chalcedonica*, *S. uniflora*, *S. viscaria* и др.

К долгоживущим многолетникам (более 10 лет) можно отнести *Eremogone saxatilis*, *Gypsophila paniculata*, *Saponaria officinalis*, некоторые образцы *Dianthus gratianopolitanus*, *Sagina subulata*, *Silene acaulis* (при соблюдении необходимой агротехники).

Устойчивость к абиотическим факторам. Все изученные виды характеризовались высокой зимостойкостью. Степные, монтанные и высокогорные скально-россыпные стержнекорневые виды подвержены выпреванию и вымоканию, например *Dianthus acicularis*, *D. alpinus*, *D. anatolicus*, *D. arenarius*, *D. gratianopolitanus* и другие, виды родов *Cerastium*, *Gypsophila*, *Sagina*, *Petrorhagia saxifraga*, *Silene acaulis*, *Silene schafta*, *Silene zawadskii* и др. Ксерофиты и мезоксерофиты отличаются засухоустойчивостью.

Устойчивость к биотическим факторам. По литературным данным, некоторые виды рода *Dianthus* подвержены грибным заболеваниям (фузариозное увядание, серая гниль бутонов (*Botrytis cinerea* Pers.), гетероспориоз (*Heterosporium echinulatum* (Berk.) Cke), септориоз (*Septoria dianthi* Desm.), филлостиктоз (*Phyllosticta dianthi* West.), альтернариоз (*Alternaria dianthi* Stev.) и аскохитоз (*Ascochyta dianthi* Berk.) листьев [202].

При интродукции в Сибирском ботаническом саду ТГУ на листьях *Dianthus bicolor*, *D. carthusianorum*, *D. giganteiformis* subsp. *pontederae*, *D. knappii*, *D. superbus, Lychnis fulgens*, *Silene chalcedonica* и некоторых других отмечены грибные заболевания, однако степень их поражения невысокая.

Мыши могут выгрызать листья некоторых видов рода *Dianthus*, особенно *D. gratianopolitanus*, *D. plumarius* и применять их для

утепления жилища или использовать данные виды как место перезимовки. Семена видов рода *Dianthus* в различной степени повреждаются личинками насекомых.

В целом эти виды отличаются устойчивостью к болезням и вредителям

Габитус. В условиях культуры изученные виды, как правило, характеризовались увеличением высоты и числа генеративных побегов, диаметра куртин, отличались обильным цветением ввиду отсутствия конкуренции и проведения агротехнических мероприятий. У *Silene acaulis* при высокой устойчивости в грунте цветение необильное.

Габитус кустовой (*Gypsophila paniculata, Silene chalcedonica*), подушковидный (*Silene uniflora*, *S. alpestris*, *Dianthus arenarius*, *D. alpinus* и др.), нередко формируются куртины и дернины. Значительна доля почвопокровных растений, у которых число побегов на особь может достигать 80–100 штук. Своеобразный и высокодекоративный габитус, свойственный растениям жизненной формы «перекати-поле», формирует *Gypsophila paniculata*.

Интродукционная оценка и применение в озеленении. По итогам интегральной оценки 14 видов отнесены к высокоустойчиавым, 17 – к устойчивым, и 5 видов – к среднеустойчивым для интродукции в южной тайге Западной Сибири (см. прил. А). Привлеченный образец *Lychnis fulgens* оказался малоустойчивым.

Исследованные виды отличаются высокой зимостойкостью, засухоустойчивостью, однако многие интродуценты подвержены выпреванию и вымоканию, требуют наличия дренированных участков, определенного состава субстрата, что ограничивает их применение в озеленении.

Как правило, виды семейства имеют невысокий габитус (от 5 до 30–45 см), нередко формируют подушки, куртины, дернины, поэтому могут быть рекомендованы для каменистых садов, подпорных стенок, озеленения склонов, а также в качестве противоэрозионных и почвопокровных многолетников. К богатству почв они в основном нетребовательны. Для их культивирования необходимы открытые солнечные участки с бедными каменистыми, песчаными, преимущественно нейтральными или щелочными субстратами и хорошим дренажем. Некоторые среднерослые и высокорослые

многолетники, например *Gypsophila paniculata*, *Silene chalcedonica*, *Lychnis coriacea* и другие, рекомендованы для создания групп на газоне, миксбордеров, садов в природном стиле. Виды *Lychnis* могут выращиваться как на солнечных, так и на полутенистых участках с влажными питательными почвами с добавлением песка. *Gypsophila paniculata* широко используется при оранжировке букетов.

5.9. Семейство Polemoniaceae

Род *Phlox* L. по системе А.Л. Тахтаджяна [137] относится к порядку Polemoniales, семейству Polemoniaceae (Синюховые). V. Grant [301] относит род *Phlox* к подсемейству Polemonioideae, трибе Polemonieae.

Род *Phlox* насчитывает от 62 до 65 видов травянистых растений и полукустарничков, распространенных на территории Северной Америки, за исключением *Ph. sibirica* L. Разнообразие видов рода наиболее высокое в восточных областях Северной Америки [302]. По информации базы данных The Plant List [59], род насчитывает 85 видов.

Род включает преимущественно многолетние корневищные травянистые растения, лишь 3 вида являются однолетними [303]. В настоящее время актуальной является система рода *Phlox*, предложенная V. Grant [301] и скорректированная им в 2001 г. [304]. Центром интродукции видов рода *Phlox* в Европе стала Англия, откуда в середине XIX века они распространялись и по другим европейским странам. В России флоксы появились в начале XIX в. [91].

Селекцией флоксов в Европе в конце XIX – начале XX в. занимались Лемуан (Франция), Рюнс (Голландия), Гос и Кэннеман, Дж. Арендс, К. Фостер, В. Пфитцер, А. Шоллгаммер (Германия) и др. [302].

В России селекционная работа с флоксами активизировалась в первой половине XX в. В СССР они становятся чрезвычайно популярными, особенно *Phlox paniculata*. Огромный вклад в создание российских сортов внесли М.П. Нагибина, М.П. Беддингауз, Б.В. Квасников, М.И. Грошикова, Г.Г. Треспе, А.А. Сосковец, Л.Н. Сухоручкина, Б.В. Краснов, Н.С. Краснова, П.Г. Гаганов, М.Ф. Шаронова, З.И. Лучник, М.П. Бурая и др. [305]. Больших успе-

хов в селекции флоксов добились также цветоводы-любители А.Г. Марков, В.Н. Грошиков, Н.Ю. Скрастынь, Ю.А. Репрев и др. [91].

В Сибири зональное испытание сортов флокса в 50–60-е гг. прошлого столетия проводилось в Томске, Новосибирске, Барнауле. З.И. Лучник и А.Ф. Чигаевой были получены новые сорта *Phlox* [14].

Интродукционным испытанием видов и сортов рода *Phlox* на территории Сибири занимаются сотрудники ЦСБС СО РАН [306], НИИ садоводства Сибири [307], НИИ аграрных проблем Хакасии СО Россельхозакадемии [308], Сибирского ботанического сада ТГУ [309, 310] и др.

В настоящее время коллекция флоксов Сибирского ботанического сада насчитывает 11 видов и около 350 сортов. Объектами исследования послужили 8 видов и 150 сортов рода *Phlox* L. В работу не включены *Ph. covillei* E.E. Nelson (фл. Ковилла), *Ph. stolonifera* Sims (фл. столононосный), которые находятся на этапе первичного интродукционного испытания.

Географическое происхождение, экогруппа. Изученные таксоны являются представителями лесного, степного и горного комплексов североамериканской флоры, за исключением одного горностепного вида (*Ph. sibirica* L.), распространенного в Северной Азии. Исследованные виды являются гелиофитами, но отличаются по отношению к увлажнению почвы (мезофиты, ксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты), кислотности субстрата (ацидофилы, нейтрофилы, кальцефилы), что учитывалось при культивировании растений.

Биоморфа. По классификации, разработанной Ch. Raunkiaer [66], *Ph. subulata*, *Ph. divaricata*, *Ph. douglasii*, *Ph. sibirica* var. *borealis* отнесены к пассивным, а *Ph. sibirica* – к активным хамефитам. *Ph.* × *arendsii*, *Ph. amplifolia*, *Ph.* ‘Bill Baker’, *Ph. maculata*, *Ph. paniculata* являются протогемикриптофитами [310].

По классификации И.Г. Серебрякова [67] *Ph. douglasii* и *Ph. subulata* отнесены к полукустарничкам, остальные изученные виды – поликарпические безрозеточные травы. *Ph. maculata*, *Ph. paniculata*, *Ph.* ‘Bill Baker’ по характеру биоморфы отнесены к группе короткокорневищных и кистекорневых поликарпиков. *Ph. sibirica* – многолетнее поликарпическое рыхлодерновинное длиннокорневищное растение, образующее компактные клоны.

Анатомия листовых пластинок. Общими чертами являются дорсовентральные листья, закрытые коллатеральные пучки, 1–3-слойный столбчатый мезофилл, аномоцитный тип устьичного аппарата. Наиболее стабильными характеристиками анатомии листьев являются толщина листа в районе срединной жилки, длина клеток верхнего слоя мезофилла, число эпидермальных клеток, которые, наряду с особенностями строения мезофилла, проводящих пучков и характеристиками устьичного аппарата могут служить дополнительными диагностическими признаками при определении видов. В соответствии с анатомо-морфологическими особенностями листа виды подразделены на 3 морфотипа: преобладают мезофитные характеристики (*Ph. maculata*, *Ph. paniculata*); сочетают мезофитные и ксерофитно-гелиофитные признаки (*Ph. divaricata*); ксерофитно-гелиофитные (*Ph. amoena*, *Ph. sibirica*, *Ph. subulata*) [311, 312].

Особое внимание было уделено изучению анатомических особенностей и морфометрических характеристик *Ph. sibirica*, единственного представителя рода *Phlox*, обитающего в Сибири. Согласно последней информации выделяемый ранее как отдельный вид *Ph. borealis*, произрастающий на открытых участках на территории штата Аляска (США), рассматривают как разновидность *Ph. sibirica* var. *borealis* [59].

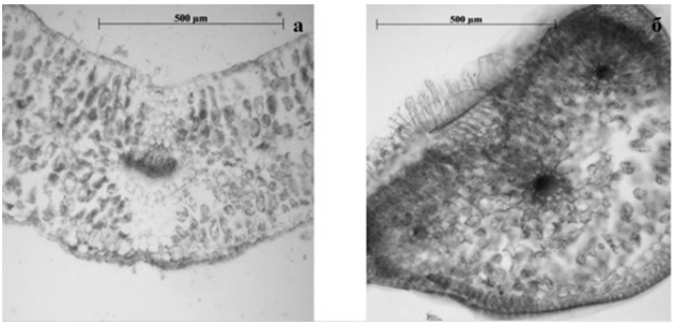
По-видимому, общий предок комплекса близких видов «флокс сибирский», произрастающий на Аляске и адаптированный к условиям холодного климата, проник в кайнозое по Берингийскому перешейку на территорию Чукотки и по горным системам Байкальской Сибири спустился на территорию гор Южной Сибири, откуда впоследствии переместился на Урал и в Предуралье [313].

В условиях интродукции проведено сравнение анатомического строения листьев *Ph. sibirica* и *Ph. sibirica* var. *borealis* (рис. 38, 39).

Выявлены признаки, характерные для ксерофитно-гелиофитных видов, более выраженные у *Ph. sibirica*. Таким образом, анатомия листьев изученных таксонов отражает их адаптацию к условиям с неблагоприятным водным режимом (обеспечивает поддержание нормального водного баланса) и избыточным освещением [314].

Сезонный ритм развития. Изученные виды и сорта отнесены к длительновегетирующим. По характеру феноритмотипа *Ph. amoena*, *Ph. douglasii*, *Ph. sibirica*, *Ph. sibirica* var. *borealis*, *Ph. subulata*,

включая его сорта, являются весенне-летне-зимнезелеными растениями; остальные виды и сорта – весенне-летне-осеннезелеными поликарпиками [310].



А *Б*

Рис. 38. Поперечные срезы листьев *Ph. sibirica* (*А*) и *Ph. sibirica* var. *borealis* (*Б*)

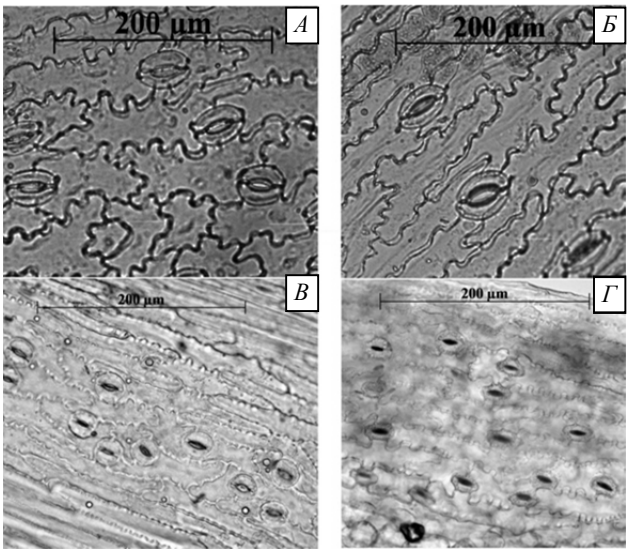


Рис. 39. Верхняя и нижняя эпидерма *Ph. sibirica* (*А, Б*) и *Ph. sibirica* var. *borealis* (*В, Г*)

По срокам отрастания виды и сорта отнесены к ранней (большинство видов, часть сортов *Ph. paniculata* отрастали в третьей декаде апреля при сумме положительных температур 30–100 °С) и средней (*Phlox maculata*, большая часть сортов *Ph. paniculata* отрастали в начале мая) ритмологическим группам растений. Активная вегетация начинается в мае при установлении устойчивых среднесуточных температур > 8–10°С. Сорта раннецветущих флоксов начинали вегетировать через 5–10 дней после схода снега, в среднем 28.04 ± 4, сорта *Ph. maculata* и *Ph. paniculata* в среднем 3.05 ± 5.

По срокам цветения изученные флоксы разделены на 7 подгрупп:

1. Очень ранние – зацветают с мая по начало июня (*Ph. amoena*, *Ph. divaricata*, *Ph. douglasii*, все сорта *Ph. subulata*, *Ph. sibirica*, *Ph. sibirica* var. *borealis*).

2. Среднеранние – зацветают в конце июня (где-то 26.06), в среднем через 44 дня после начала отрастания (*Ph.* 'Bill Baker').

3. Ранние – зацветают в середине июля (*Ph. maculata* 'Schneepyramide', *Ph. paniculata* 'Сиреневый Закат').

4. Средние – зацветают в конце июля – начале августа (*Ph. paniculata* 'Аида', 'Амарантовый Гигант', 'Восток', 'Дружба Народов', 'Nicolas Phlammel', 'Васюганье', 'Розовый Районант', 'Румяный', 'Снежок', 'Утро Бакчара', 'Юность' и др.).

5. Среднепоздние – зацветают в середине августа (*Ph.* × *arendsii*, *Ph. amplifolia* 'David', *Ph. paniculata* 'Анкатор Джус', 'Дымчатый Коралл', 'Невеста', 'Золушка', 'Оленька', 'Panama', 'Sherbet Cocktai' и др.).

6. Поздние – зацветают в начале сентября (*Ph. paniculata* 'Антарктида', 'Арктика', 'И.С. Бах', 'Brigadier', 'Молодость', 'Orange Perfection', 'Станислав Парковый', 'Туман', 'Успех' и др.).

7. Очень поздние – зацветают в середине сентября (*Ph. paniculata* 'Фестивальный', 'Kirmeslandler' и др.).

Сроки и продолжительность цветения сортов варьируют по годам и зависят от погодных условий. Особенно значительные колебания дат цветения (до 20–40 дней) выявлены у сортов раннецветущих флоксов, что обусловлено высокой изменчивостью гидротермического режима в мае. Наиболее раннее цветение отмечено у *Phlox amoena* (через 25±4 дней после отрастания) и *Ph. sibirica* (через 27±3 дней). *Ph. subulata* и *Ph. douglasii* зацветали в среднем че-

рез 30±2 дня от начала вегетации, *Ph. divaricata* – через 32±4 дня. В середине лета, через 44±10 дней от начала вегетации начинал цвести *Phlox* ‘Bill Baker’. Подобная последовательность цветения сохраняется в течение последних 8–10 лет.

Сроки начала цветения сортов *Ph. maculata* и *Ph. paniculata* характеризуются большей стабильностью (смещение до 10–12 дней). Общая продолжительность фенофазы цветения максимальная у сортов *Ph. paniculata* и *Ph.* × *arendsii* (‘Hesperis’), минимальная – у сортов *Ph. douglasii* и *Ph. sibirica* (табл. 38).

Таблица 38

Пределы варьирования продолжительности фенофазы цветения в различных сортогруппах и у видов *Phlox*

Название вида, сортогруппы	Продолжительность цветения	Продолжительность массового цветения
	Min–Max, дни	
Ph. ‘Bill Baker’	29–36	10–14
Ph. × *arendsii*	42–64	20–32
Ph. amoena	26–30	14–18
Ph. amplifolia	40–48	20–24
Ph. divaricata	25–26	10–15
Ph. douglasii	12–24	8–10
Ph. maculata	37	34–40
Ph. paniculata	40–70	19–30
Ph. sibirica	10–14	8–10
Ph. subulata	24–28	12–15

Окончание вегетации происходит с наступлением низких положительных и отрицательных температур, в первой – второй декадах октября.

Семенное размножение. Семенное размножение изучено в связи с перспективами селекционных исследований.

Антэкология, фертильность и жизнеспособность пыльцы. Цветки изученных видов и сортов являются высокоспециализированными к опылению насекомыми. Они обладают необходимым набором первичных (нектар, пыльца) и вторичных аттрактантов (яркая окраска и форма венчика).

В условиях Томска посетителями цветков *Phlox* являлись виды родов *Bombus* (*Hymenoptera*) и отряда Lepidoptera. Приспособлениями к энтомофилии в цветках флокса являются протерандрия и частичная геркогамия: созревшее рыльце выставляется из венчика и раскрывается тремя долями. Рыльце созревает черз 2–3 дня после раскрывания венчика и сохраняет жизнеспособность на протяжении 6–8 дней; пыльники функционируют в течение 1–2 дней [315].

Продолжительность цветения венчика у весенне-раннелетних и средних видов и сортов флокса от 4 до 9 суток, отдельных соцветий – от 6 до 24 суток в зависимости от погодных условий. Максимальная продолжительность цветения отмечена у сортов *Ph. paniculata* – от (3) 4 до 9 суток, в прохладную погоду – до 15 суток, многоцветковых соцветий – до 44 суток. Цветки сортов *Ph. paniculata* группы 'Feelings', образованные видоизмененными лепестками, тычинками и частями пестика, сохраняли декоративность в течение 1,5–2 месяцев.

Фертильность пыльцы сортов раннецветущих флоксов была высокой и варьировала от 77,8 до 97,3 %. Стабильно высокая фертильность пыльцы отмечена у сорта *Ph.* 'Bill Baker' – в среднем 98,2 %. Фертильность пыльцы сортов *Ph. paniculata* варьирует, однако у большинства исследованных культиваров отмечены высокие показатели качества пыльцевых зерен.

Максимальное прорастание пыльцы сортов наблюдалось на питательном растворе с концентрацией сахарозы 20, 25 и 30 %. Минимальная концентрация сахарозы, при которой происходило прорастание пыльцы, составила 10 %, максимальная – 40 %. Жизнеспособность пыльцы была низкой. Наиболее высокие показатели были установлены в 2017 г. у 5 сортов: *Ph. subulata* 'Candy Stripes' (23,7 %), 'Aurora' (18,15 %), 'Red Wings' (16,32 %), 'Stastkova' (14,66 %), 'Atropurpurea' (14,55 %), минимальные – у сорта *Ph. subulata* 'White Delight' (1,7 %). Жизнеспособность пыльцевых зерен *Ph. douglasii* была еще ниже и варьировала от 0,33 до 5,61 %, *Ph. divaricata* – от 0,66 до 6,17 %, т.е. пыльца была практически стерильной.

В 2018 г. проращивание проводили на концентрациях сахарозы 15, 20, 25 и 30 %. Жизнеспособность пыльцевых зерен была выше, чем в 2017 г. Максимальное прорастание пыльцы по большей части отмече-

но на среде с более высоким содержанием сахарозы (25–30 %). Наиболее жизнеспособна пыльца у сортов *Ph. douglasii* ‘Rose Cushion’, *Ph. subulata* ‘Aurora’ и ‘Stastkova’, которые целесообразно использовать в качестве доноров пыльцы при искусственном опылении. Самые низкие показатели жизнеспособности пыльцы оказались у сортов *Ph. douglasii* ‘White Admiral’ и *Ph. subulata* ‘Rosendorfer Schone’.

Максимальное прорастание пыльцы *Ph. paniculata* по большей части отмечено на агар-агаре с самым высоким содержанием сахарозы (30 %). Высокая жизнеспособность пыльцевых зерен установлена также у сортов *Ph. paniculata* ‘Туман’ (98 %), ‘Станислав Парковый’ (74 %) и др. [315].

Семенная продуктивность. Всхожесть семян. В условиях интродукции на юге Томской области регулярно плодоносят *Ph. sibirica* (последние годы), *Ph.* ‘Bill Baker’, некоторые сорта *Ph. subulata*, *Ph. divaricata*, почти все сорта *Ph. paniculata*. Сорта *Ph. maculata* семян не образуют.

Процент плодообразования невысокий (за исключением *Ph. sibirica*), что обусловлено гибридогенным происхождением исследованных растений.

Подсчет сформировавшихся плодов у почвопокровных сортов флокса проводили в 2017–2018 гг. на 25 соцветиях каждого сорта в фенофазу плодоношения (рис. 40). Объектами изучения послужили 19 сортов *Ph. subulata*, 5 сортов *Ph. douglasii*, 4 сорта *Ph. divaricata*, *Phlox* ‘Bill Baker’.

Установлен низкий процент плодообразования при свободном опылении у сортов *Ph. subulata* ‘White Delight’ (2,7 %), ‘Nettleton Variation’ (4,1 %), *Ph. douglasii* ‘Rose Cushion’ (7,3 %) и других и отсутствие завязываемости плодов у сорта *Ph. douglasii* ‘White Admiral’. Отобрано 4 сорта с наиболее эффективной реализацией репродуктивной функции (с плодообразованием 44 % и выше): *Ph. subulata* ‘Purple Beauty’ (55,97 %), ‘Rosendorfer Schone’ (54,88 %), ‘Maischnee’ (44,6 %) и *Ph. divaricata* ‘Betingetton Cross’ (54,90 %), которые представляют практический интерес как источники ценных признаков для селекции. Не выявлено связи завязываемости семян с окраской цветка. У некоторых сортов *Ph. subulata* отмечен слабый самосев.

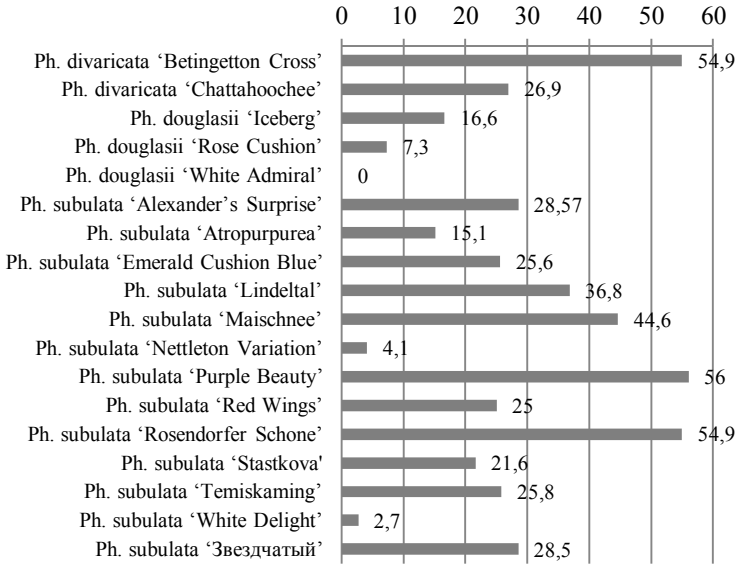


Рис. 40. Процент завязавшихся плодов изученных сортов флокса (2017 г.)

Наиболее высокие показатели семенной продуктивности и процента плодоцветения в группе *Ph. paniculata* зафиксированы у сортов ‘Румяный’, ‘Юность’, ‘Дымчатый Коралл’ и др. Семенная продуктивность сортов значительно варьирует и зависит от погодных условий вегетационного сезона [315].

Семена сортов *Ph. paniculata* отличаются размерами и массой. Связи между массой 1 000 семян и размерами венчика не установлено. Масса семян варьирует от 2 до 12,5 г.

Максимальные показатели массы семян установлены у сорта ‘Peppermint Twist’ (рис. 41).

Семена изученных видов и сортов *Phlox* обладают физиологическим покоем, преодолеваемым холодной стратификацией [175]. В 2017 г. продолжительность холодной стратификации при температуре +5°С, вызывающей прорастание, колебалась от 39 (‘Антарктида’, ‘Sherbet Cocktail’ и др.) до 62 дней у сортов *Ph. paniculata* и была максимальной у *Ph*. ‘Bill Baker’ – 4–6 месяцев.

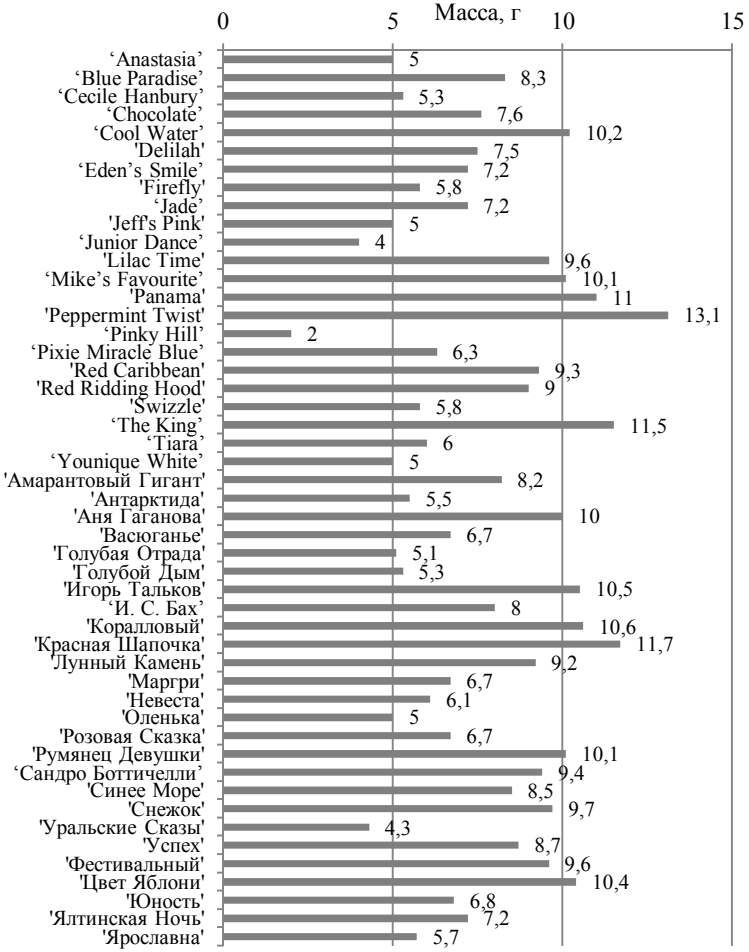


Рис. 41. Масса 1 000 семян изученных сортов рода *Phlox*

Вегетативное размножение. При генеративном размножении материнской особи сортовые признаки не сохраняются, поэтому важной характеристикой, определяющей перспективность практического применения сорта в том или ином регионе, является его способность к вегетативному размножению.

Сорта *Phlox* размножают стеблевыми черенками, отводками, делением куста [91].

В результате проведенного исследования установлены различия по способности к ризогенезу 25 почвопокровных сортов *Phlox* и определена эффективность использования стимулятора корнеобразования «Корневин».

Наиболее высокий процент укореняемости черенков с использованием стимулятора ризогенеза «Корневин» отмечен у сортов *Ph. subulata* ‘Atropurpurea’, ‘Statskova’, ‘Звездчатый’, сортов *Ph. divaricata* ‘Blue Perfume’ и ‘White Perfume’. Процент укореняемости черенков с применением стимулятора ризогенеза «Корневин» в исследованной выборке в среднем повысился на 16 ± 5,7 % и варьировал от 60 до 93 % против 40–93 % в контрольном варианте. Использование стимулятора увеличивало число и длину корней, а также длину вегетативного побега черенков.

Наиболее высокий процент укореняемости черенков в контроле отмечен у сортов *Ph. divaricata* ‘Blue Perfume’ (93 %), ‘White Perfume’ (80 %), *Ph. subulata* ‘Звездчатый’ (88 %) и ‘Stastkova’ (86 %). Максимальные показатели (100 %) укоренения черенков наблюдались при использовании стимулятора ризогенеза «Корневин», который увеличивал как процент укоренившихся черенков, так и число, длину корней по сравнению с контрольными образцами.

Основными способами вегетативного размножения кустовых флоксов являются размножение стеблевыми черенками, деление кустов, а также способ раннего весеннего черенкования побегов с почкой возобновления на корневище («пяткой») [316]. Наиболее надежным способом вегетативного размножения *Ph. paniculata* является размножение ростовыми побегами в начале лета. Влияние фитогормонов на укореняемость черенков изучали с использованием стимулятора корнеобразования «Корневин». В качестве модельного сорта для изучения степени развития корневой системы у флоксов был выбраны сорт ‘Peppermint Twist’. Средний процент укоренения черенков в варианте с использованием препарата «Корневин» составил 98 против 91 % в контроле.

При размножении стеблевыми черенками высокий процент укоренения (80,5–92 %) установлен для сортов ‘Амарантовый гигант’,

‘Panama’, ‘Снежок’, ‘Румяный’ и другие; эффективно использование гетероауксина.

Онтогенез. Онтогенез изучен на примере сортов модельного вида *Ph. paniculata.* Развитие *Ph. paniculata* в условиях интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири при рассадном способе выращивания проходит ускоренными темпами.

В жизненном цикле выделено 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный) и 8 возрастных состояний.

Латентный период представлен семенами. После холодной стратификации при +4°С семена начинали прорастать в основном на 34–40-й день, реже на 50–70-й день от посева. После стратификации проращивание растений проводили в теплице при температуре 15–18 °С, с марта – при температуре 22 °С. Всхожесть семян варьировала от 30 (‘Eden’s Smile’) до 71,5–85 % (‘Антарктида’, ‘Московские Зори’, ‘Mike’s Favourite’ и др.) и зависила главным образом от степени вызревания семян.

Проростки (p). Продолжительность возрастного состояния 12–18 дней. Отношение длины семядолей к ширине семядолей составило в среднем 1,6. Аномалии развития были отмечены у единичных сеянцев сорта ‘Eden’s Smile’ и заключались в формировании 3 семядолей вместо 2. Высота растений в среднем составляла 2,07 ± 0,07 см.

Ювенильное возрастное состояние (j). Семядоли постепенно увеличиваются в размерах. Продолжительность возрастного состояния – 50–75 дней (в среднем 64 дней). Возрастает высота растений, число боковых корней, увеличиваются размеры семядолей, появляются придаточные корни.

Имматурное возрастное состояние (im) наступает при наличии у растений 4 пар настоящих листьев. Семядоли перестают увеличиваться в размерах, отмирают или могут сохраняться до стадии 5–6 листьев, но перестают играть важную роль в питании растений. Происходит утолщение базальной части главного корня. Увеличивается высота растений. Продолжительность возрастного состояния 20–25 дней.

Значительно увеличиваются в размерах 5-е и 6-е пары листьев. В основании первых двух нижних междоузлий трогаются в рост пазушные почки, которые могут дать начало боковым побегам, или почки остаются спящими до следующего года.

Постепенно растения переходят в виргинильное возрастное состояние (v). Продолжительность виргинильного состояния у различных растений варьирует и составляет от 40 до 68 дней. Формируются корневище и система придаточных корней (от 8 до 22 штук на растение). Число почек возобновления – 2–3, редко 1.

На первом году жизни при выращивании рассадно-грунтовым способом зацветает в среднем 70 % сеянцев. Молодые генеративные растения (g_1) представлены первичным ортотропным побегом. В некоторых случаях образуется до 6 вторичных побегов, не уступающих в размере главному. Генеративные побеги различных сеянцев достигают в высоту от 25,2 до 70,5 см, в среднем 42 см. Растения на 2-м году жизни достигали в высоту 80–100 см и формировали от 2 до 4 побегов в кусте (1–2 генеративных побега).

Среднее генеративное онтогенетическое состояние в условиях культуры наступает у *Ph. paniculata* уже на третьем году жизни. Особи в средневозрастном генеративном состоянии характеризуются максимальным количеством генеративных побегов, число которых варьирует от 5–6 до 35 и более.

На 5–6-м году жизни растения переходят в старое генеративное состояние, которое сопровождается уменьшением размеров соцветий, числа генеративных побегов, развитием деструктивных процессов в подземной части (одревеснение и разрушение корневища).

П.Г. Гагановым [317] установлены сортовая специфичность развития растений и зависимость продолжительности генеративной стадии от числа и толщины побегов. Растения, образующие много слабых и тонких побегов, стареют быстрее (на 5–6 году жизни), чем особи, развивающие крепкие и толстые побеги, но в меньшем количестве (стареют на 8–10-м году жизни). Так, раметы сорта *Ph. paniculata* ‘Лунный камень’, характеризующегося высокой побегообразующей спсобностью, нуждаются в делении уже на 3-й год. Раметы других сортов необходимо делить на 5–8-м году жизни.

В отличие от *Ph. paniculata*, у *Ph. subulata* отмечены более медленные темпы прохождения онтогенетических стадий. Семена *Ph. subulata* начинали прорастать через 20–25 дней после посева. Семядоли продолговато-овальные, 0,85 ± 0,04 см длиной, 0,32 ± 0,032 см шириной. Первые настоящие листья 1,2 ± 0,05 см длиной,

0,18 ± 0,01 см шириной появляются через 17–28 дней от даты посева. Продолжительность ювенильного возрастного состояния около 2 месяцев. К концу вегетационного сезона длина побегов достигает 18–25,2 см. Продолжительность прегенеративного периода составляет один-два года. В условиях интродукции *Ph. subulata* образует регулярный необильный самосев.

Устойчивость к абиотическим факторам. Устойчивость сортов к абиотическим факторам в значительной степени зависит от возраста и соблюдения правильной агротехники. Изученные виды и полученные на их основе сорта, за исключением *Ph. sibirica*, связаны своим происхождением с более теплолюбивыми регионами Северной Америки по сравнению с лесной зоной Западной Сибири, однако большинство интродуцентов успешно зимуют и регулярно цветут на юге Томской области.

Изученные виды и сорта *Phlox* различаются по устойчивости в грунте. Так, за период наблюдений (2005–2018 гг.) отмечены регулярные выпады *Ph. amoena*, что, возможно, связано с наличием в интродукционном эксперименте пестролистной, а не типичной формы данного вида. Большая часть сортов *Ph. subulata*, *Ph. sibirica* var. *borealis* характеризовались высокой устойчивостью в грунте и экологической пластичностью. *Ph. douglasii* отличается слабой способностью к разрастанию. Почвопокровные флоксы в годы с высоким снежным покровом страдали от выпревания. Так, в 2017 году, когда высота снежного покрова в Томске составила 96 см, что значительно превышало среднегодовую норму, отмечено частичное выпирание отдельных растений *Ph. subulata* и *Ph. douglasii.* Сорта мезофильных флоксов и *Ph. divaricata* могут подмерзать в годы с поздними датами установления устойчивого снежного покрова и неблагоприятным термическим режимом в зимне-весенний период. Однако *Ph. divaricata* быстро восстанавливался и отнесен в условиях южной тайги, в отличие от А.Ф. Чигаевой [14], к устойчивым многолетникам. Зимостойкие сорта *Ph. paniculata* и *Ph. maculata* включены в рекомендуемый региональный ассортимент (см. прил. Б).

Устойчивость к биотическим факторам. Почвопокровные флоксы отличались высокой устойчивостью к биотическим факторам: болезней и вредителей на них за годы исследований отмечено не было.

Кустовые флоксы, по литературным данным, поражаются вирусными, грибными, микоплазменными болезнями, а также повреждаются вредителями [202]. Из вредителей в литературе на лепестках отмечены крестоцветные блошки, а на листьях капустная совка. Наиболее известные вирусные болезни – курчавость флокса (возбудитель – вирус некроза жилок флоксов), кольцевая пятнистость (вирус черной кольчатости томатов), некротическая пятнистость (вирус огуречной мозаики), морщинистость или курчавость листьев (вирус огуречной мозаики), погремковость (вирус курчавой полосатости табака), пестролепестность (вирус мозаики резухи) [316]. Из грибных заболеваний у флоксов наиболее часто диагностируются септориоз (возбудители – грибы рода *Septoria*), мучнистая роса (*Erysiphe cichoracearum* D.C. *f. flogis* Jazh.), фомоз (*Phoma phlogis* (Roum.) Speg.). В сочетании с неблагоприятными погодными условиями могут быть опасны фузариоз (возбудители – виды *Fusarium*) и вертициллёз (*Verticillium albo-atrum* R. et B.) [202].

Изучение устойчивости сортов флокса к грибным заболеваниям проводили совместно с доцентом кафедры сельскохозяйственной биологии Ю.А. Чикиным [315]. На растениях были отмечены мучнистая роса, белая пятнистость, усыхание нижних листьев. На соцветиях, кроме мучнистой росы и пятнистости, было отмечено появление серой гнили (возбудитель – *Botrytis cinerea* Pers.). Налёт спороношения *B. cinerea* чаще присутствовал на отмерших цветках и бутонах, реже на цветоножках и самых верхних листьях. Кроме того, со стеблей увядающих растений после накопления во влажной камере были выделены грибы рода *Fusarium* (предположительно *Fusarium sporotrichioides* Sherb.). Возбудитель белой пятнистости был определён как *S. phlogis*. Признаки септориоза наблюдались на флоксах с самого начала вегетации. Массовое проявление другой болезни – мучнистой росы, было отмечено в сентябре. Наиболее подвержены данному заболеванию сорта *Ph. maculata*, что отмечено в литературе [91]. Было выявлено следующее:

1) поражаемость сортов септориозом и мучнистой росой, не связана между собой;

2) относительная поражаемость сортов септориозом в 2008 и 2009 гг. варьировала независимо от сорта;

3) отмеченные в 2008 г. сортовые различия в поражаемости мучнистой росой подтвердились и в 2009 г., хотя уровень поражаемости большинства сортов был значительно ниже.

Менее восприимчивыми к поражению мучнистой росой оказались сорта отечественной селекции ‘И.С. Бах’, ‘Станислав Парковый’, ‘Дымчатый Коралл’ и др. [315].

Габитус. Орнаментальные характеристики. К основным декоративным характеристикам орнаментальных растений относятся: высота побегов, размеры соцветия, диаметр цветка, окраска венчика и период цветения.

В группе ранних флоксов максимальный диаметр цветов установлен у сортов *Ph. divaricata* ‘White Perfume’ (3,63 см) и ‘Betingetton Cross’ (3,15 см). Среди сортов *Ph. subulata* наиболее высокие значения определены у ‘Alexander’s Surprise’ (2,80 см), образца репродукции СибБС ‘Звездчатый’ (2,81 см), наиболее низкие – у сорта ‘Maischnee’ (1,47 см).

Минимальные размеры диаметра венчика – у сортов *Ph. douglasii* ‘Rose Cushion’ (1,53 см), ‘White Admiral’ (1,57 см), и ‘Iceberg’ (1,29 см), для которых установленные показатели являются биологической нормой (рис. 42).

Максимальным числом цветков в соцветии характеризовались сорта *Ph. divaricata* ‘White Perfume’ и ‘Betingetton Cross’, *Ph. subulata* ‘Звездчатый’, ‘Alexander’s Surprise’, ‘Purple Beauty’ и ‘Candy Stripes’. Они отнесены к сортам с максимальной продуктивностью цветения побегов (рис. 43).

По итогам проведенных исследований выделено 10 сортов с максимальными показателями обилия и продолжительности цветения: *Ph. divaricata* ‘White Perfume’, ‘Betingetton Cross’, *Ph. subulata* ‘Звездчатый’, ‘Alexander’s Surprise’, ‘Atropurpurea’, ‘Candy Stripes’, ‘Maischnee’, ‘McDaniels Cushion’, ‘Purple Beauty’, ‘Red Wings’.

Среднелетний вид *Ph.* ‘Bill Baker’ в условиях южной тайги отличается низким уровнем варьирования высоты побегов и диаметра венчика и значительным варьированием размеров соцветий (табл. 39), высокой устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам [318].

Рис. 42. Изменчивость диаметра цветка изученных сортов *Phlox*

Рис. 43. Изменчивость количества цветков в соцветии изученных сортов флокса

Таблица 39

Основные декоративные параметры *Ph.* 'Bill Baker' за годы исследований

Высота побега	Длина соцветия	Ширина соцветия	Диаметр венчика
M ± m, см			
50,9 ± 0,7	7,0 ± 0,5	9,9 ± 0,3	2,9 ± 0,5

Наибольшее число изученных сортов относится к *Ph paniculata*. Для характеристики сортовой специфики использовали зимостойкие, наиболее устойчивые к болезням сорта *Phlox paniculata* (24 сорта) и один сорт *Phlox* × *arendsii* ('All in One') с различными сроками цветения.

Изучение орнаментальных характеристик и классификация изученных сортов по данным признакам необходимы для их оптимального использования в ландшафтном дизайне и размещения в композициях. Стабильные по высоте сорта позволяют заранее планировать расположение растений относительно других растений и окружающей архитектуры [319].

Для характеристики сортовой специфики в 2016 г. использовали зимостойкие, наиболее устойчивые к болезням сорта *Phlox paniculata* (24 сорта) и *Phlox* × *arendsii* ('All in One') с различными сроками цветения, новые для интродукции в СибБС ТГУ.

Амплитуда высоты генеративных побегов флоксов в пределах сорта изменялась от 9 ('Лунный Камень') до 42,5 см ('Tequila Sunrise'). Изученные сорта отличались низким и средним уровнем варьирования высоты побегов.

К числу сортов с низким уровнем варьирования побегов отнесено большинство (16): 'Голубая Отрада', 'Лунный Камень', 'Игорь Тальков' и др. В группе сортов со средним уровнем варьирования данного показателя оказались преимущественно сорта зарубежной селекции: 'Tequila Sunrise', 'Twister', 'Junior Dance' и др. Из отечественных сортов наиболее изменчивым по высоте побегов является сорт 'Набат' селекции Е.А. Константиновой.

По высоте растений кустовые виды и сорта были отнесены к 4 группам: низкорослые (35–50 см), среднерослые (51–75 см), высокорослые (76–100 см), очень высокие (более 100 см) (рис. 44).

Низкорослые сорта рекомендованы для переднего плана миксбордера, бордюрных посадок, окантовки групп.

Среднерослые сорта используют для среднего яруса в миксбордерах, формирования групп, в качестве солитерных растений.

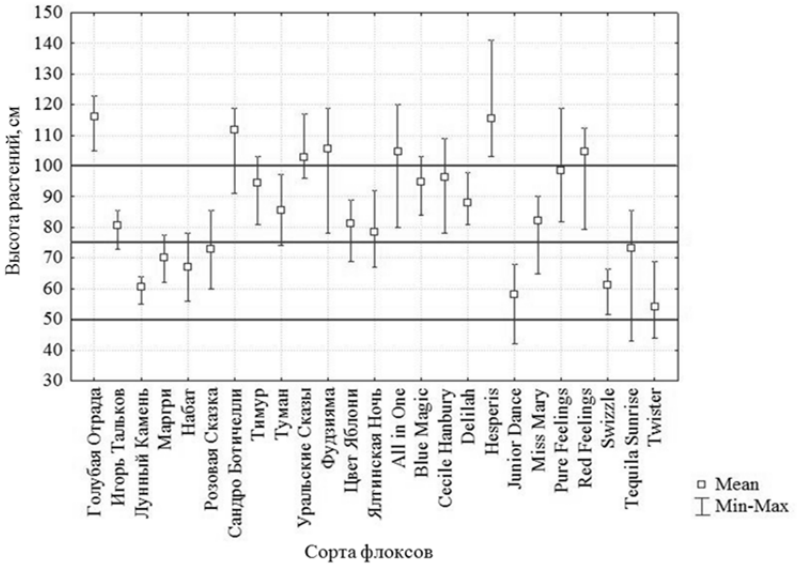


Рис. 44. Высота генеративных побегов сортов *Phlox*

Высокорослые и очень высокие сорта применяют для посадок на задних планах в миксбордерах, формирования массивов при декорировании стен и заборов, выполнения фоновых функций.

Соцветия флоксов отличаются по форме и размерам: от 2,3 (‘Голубая Отрада’) до 34,0 (‘Fujiama’) см в длину и от 4,0 (‘Blue Magic’) до 34,5 см (‘Тимур’) в диаметре. Более стабильным признаком является диаметр соцветия: низким уровнем варьирования отличаются сорта ‘Маргри’ – 4,0 %, и ‘Цвет Яблони’ – 4,5 %. Размеры соцветия изменяются также в зависимости от возраста, погодных условий и функционального состояния особи.

В коллекции Сибирского ботанического сада отмечены сорта с мелкими (до 15 см в диаметре), средними (15–20 см) и крупными (более 20 см) соцветиями (рис. 45).

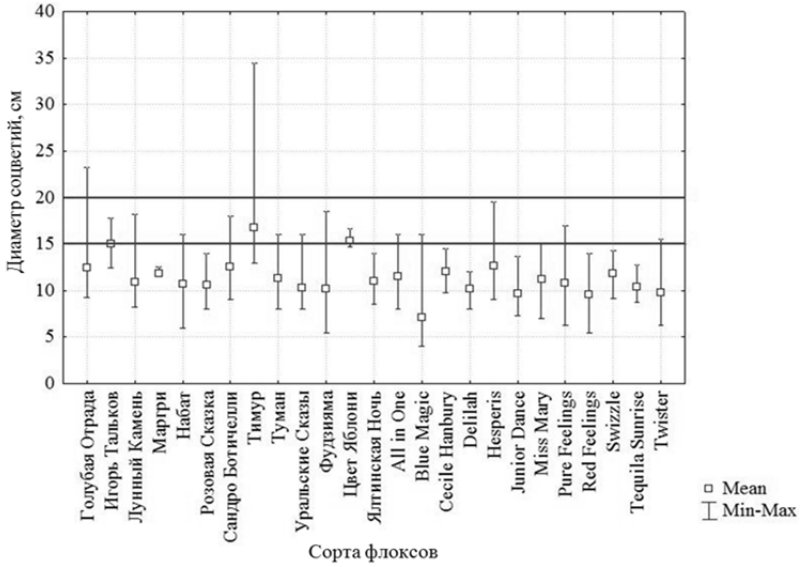


Рис. 45. Диаметр соцветий сортов *Phlox*

Средние показатели диаметра венчика различных сортов варьируют значительно: в диапазоне от 0,9 (‘Pure Feelings’) до 4,4 см (‘Цвет Яблони’). Диаметр цветков отдельных сортов может изменяться в узких пределах – до 0,3 см (‘Голубая Отрада’ и ‘Cecile Hanbury’) и иметь коэффициент вариации до 10 % (21 из 25 изученных сортов), такие сорта называют стабильными, или варьировать в широких пределах. В нашем случае самыми нестабильными размерами венчика обладают сорта ‘Fujiama’, ‘Цвет Яблони’, ‘Pure Feelings’ и ‘Red Feelings’ (амплитуда изменчивости до 6,0 см, коэффициент вариации до 26,5 %).

По размерам венчика можно выделить группы мелкоцветковых (0,5–2,4 см), среднецветковых (2,5–3,9 см) и крупноцветковых (4,0–5,0 см) растений (рис. 46).

Среди изученных сортов крупными цветками обладают ‘Игорь Тальков’, ‘Сандро Ботичелли’ и ‘Цвет Яблони’, они требуют центрального места в экспозиции, привлекая к себе основное внимание.

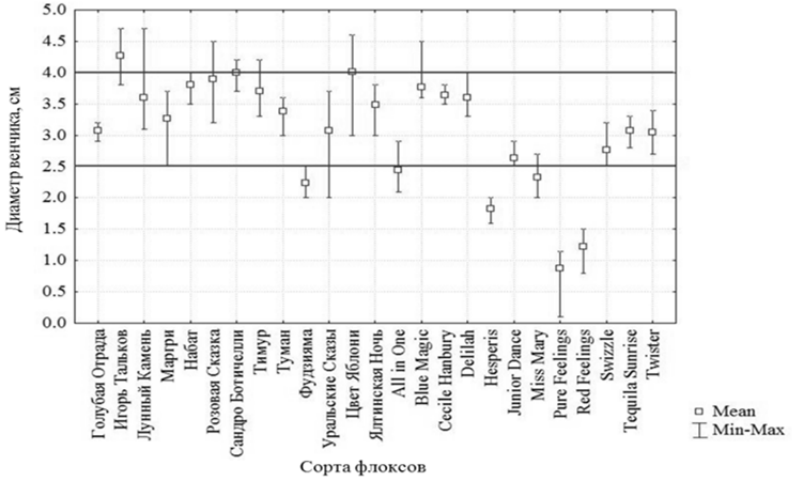


Рис. 46. Диаметр венчика сортов *Phlox*

Наличие в коллекции различных по окраске, высоте, размерам соцветий и срокам цветения сортов *Phlox* позволяет формировать длительно цветущие красочные композиции. Проведенное в 2016–2017 гг. изучение орнаментальных характеристик сортов *Phlox* позволило оценить их декоративный потенциал.

Интродукционная оценка и применение в ландшафтном дизайне. Большинство исследованных видов и полученных на их основе сортов рода *Phlox*. отнесены к устойчивым и высокоустойчивым многолетникам при интродукции в южной тайге Западной Сибири (см. прил. А).

Ph. sibirica требует создания особых микроклиматических условий, так как является ксерофитом. В СибБС ТГУ регулярно цветет и нередко плодоносит, однако значительно уступает природным экземплярам по биометрическим и репродуктивным характеристикам. Возможно, полученные семенные репродукции *Ph. sibirica* окажутся более устойчивыми и продуктивными. Актуальной задачей является привлечение образцов *Ph. sibirica* из различных природных местообитаний и пунктов интродукции. Напротив, *Ph. sibirica* var. *borealis* оказался очень перспективным при интро-

дукции в СибБС ТГУ: регулярно и обильно цветет, хорошо разрастается и отличается высокой жизненностью.

3 сорта *Ph. divaricata*, 18 сортов *Ph. subulata*, 4 сорта *Ph. douglasii* отнесены к устойчивым и высокоустойчивым при интродукции в южной тайге, *Ph. amoena* – к малоустойчивым.

По итогам многолетнего исследования для внедрения в озеленение Томской области рекомендовано 69 сортов кустовых *Phlox* (см. прил. Б). При разработке регионального ассортимента кустовых флоксов учитывали в первую очередь их устойчивость к абиотическим и биотическим факторам, которые являются определяющими критериями при оценке перспективности культивара в зоне южной тайги Западной Сибири. Дополнительными критериями служили обилие и продолжительность цветения.

Низкорослые флоксы (*Ph. amoena*, *Ph. divaricata*, *Ph. subulata*) могут быть рекомендованы для применения в каменистых садах, оформления переднего края цветников (*Ph. divaricata*), рабаток, газона (*Ph. subulata*) при условии хорошего дренирования почв.

Ph. maculata и *Ph. paniculata* в зависимости от высоты, подходят для посадок в миксбордерах на заднем плане, формирования массивов (высокие сорта, более 90 см высотой), оформления среднего яруса в миксбордерах, групп (средние сорта высотой от 60 до 90 см). Низкие сорта (до 60 см) могут использоваться для переднего плана миксбордера, бордюрных посадок, окантовки групп.

Почвопокровные флоксы очень популярны в странах Юго-Восточной Азии, в частности в Китае, Японии и Корее [320], где массивы флоксов привлекают огромное количество туристов в период массового цветения.

5.10. Семейство Asteraceae

Asteraceae – крупнейшее семейство цветковых растений, включающее около 1 400 родов и 24 000–28 000 видов, что составляет 9–13 % от флоры разных регионов [321]. Оно является молодым, высокоорганизованным и находится на вершине филогенетической системы класса Двудольные.

Семейство Asteraceae включает ценные пищевые, лекарственные, эфирно-масличные, кормовые, медоносные, технические растения и представляет значительный интерес для расширения ассортимента декоративных культур. Особенно ценны в озеленении многолетники с вертикальными соцветиями (*Liatris* Gaert. ex Schreb., *Ligularia* Cass.), высокие многолетники, а также поздноцветущие растения.

Объектами интродукционного изучения послужило 83 вида семейства Asteraceae.

Географическое происхождение, экогруппа, биоморфа. Преобладают представители североамериканской флоры (32) и флоры Евразии (13). Остальные виды отнесены к следующим географическим элементам: космополитный – 1, голарктический – 5, европейский – 5, южноевропейский – 2, североамерикано-восточноазиатский – 3, кавказско-малоазиатский – 3, европейско-средиземноморско-кавказско-малоазиатский – 3, кавказский – 2, средиземноморский – 1, общеазиатский – 1, центральноазиатский – 2, восточноазиатский – 8, сибирский эндемичный – 2 (см. прил. А).

Большинство таксонов являются мезофитами (чуть более 50 %) и гелиофитами, мезотрофами, что связано с их приуроченностью, в основном к открытым, умеренно увлажненным местообитаниям. Переходные группы мезоксерофитов и ксеромезофитов составляют $^1/_4$ от общего числа видов. Ксерофитов 8: это представители степного и лесостепного комплекса Северной Америки и Евразии. Гигромезофиты (2), мезогигрофиты (7) и гигрофиты (3) являются восточноазиатскими, бореальными евразиатскими и азиатскими видами.

Значительно доминируют гемикриптофиты. Геофитов (2) и хамефитов (5) немного. По классификации, разработанной И.Г. Серебряковым [67], подавляющее большинство видов отнесено к отделу Наземные травянистые растения, типу Травянистые поликарпики, классу Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа, подклассам стержнекорневые (7), кистекорневые (5) и короткокорневищные (42), дерновинные (группа длиннокорневищные) (21), столонообразующие и ползучие (5), корнеотпрысковые (2). Группа длиннокорневишных растений включает лугово-лесные виды: *Achillea millefolium*, *Anaphalis margaritacea*, *Peta-*

sites japonicus subsp. *giganteus*, *Rudbeckia laciniata*, *Symphyotrichum novae-angliae*, *S. novi-belgii* и др. Наземно-ползучие многолетники представлены 3 видами рода *Antennaria* и *Achillea tomentosa*, столонообразующие – одним (*Aster tataricus*). Один вид (*Artemisia schmidtiana*) является полукустарничком. Следует отметить значительное число (28 видов) вегетативноподвижных многолетников среди изученных представителей семейства Asteraceae.

Сезонный ритм развития. Виды семейства Asteraceae отнесены к многолетникам с длительным вегетационным периодом, за исключением европейско-кавказско-малоазиатского неморального вида *Doronicum orientale*, который является эфемероидом.

В группе длительновегетирующих видов значительно преобладают весенне-летне-осеннезеленые и весенне-летнезеленые феноритмотипы (53 и 32,5 % от общего числа изученных таксонов соответственно). 11 видов являются весенне-летне-зимнезелеными с наиболее продолжительной вегетацией: представители рода *Antennaria* (3), *Achillea tomentosa*, *Aster alpinus* и др.

Большинство исследованных видов характеризовались регулярным цветением и плодоношением, за исключением *Artemisia vulgaris* ‘Aureovariegata’ (вегетирует) и *A. schmidtiana* (бутонизирует, цветение отсутствует). Полученный из Новосибирска (ЦСБС СО РАН) образец *Aster tataricus* представлен клоном, формирующим неполноценные семянки и возобновляющимся вегетативно. Сорта *Symphyotrichum dumosum*, *S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* полноценно цветут только в годы с теплой и продолжительной осенью.

По срокам зацветания растения подразделены на 5 групп: весенние, раннелетние, летние, позднелетние, осенние (*Symphyotrichum*). Средняя продолжительность фенофазы цветения варьирует от 16 до 86 дней, наиболее длительная у представителей североамериканской, восточноазиатской флоры и некоторых евразийских видов: *Anaphalis margaritacea*, *Eupatorium purpureum*, *Gaillardia aristata*, *Helenium autumnale*, *Heliopsis helianthoides* subsp. *scabra* и др. (табл. 40). Минимальная продолжительность фазы цветения выявлена в группах весенних (25 дней), раннелетних (24 дня) и осенних (28 дней) растений, максимальная (49–56 дней) – в группе летних и позднелетних многолетников.

Таблица 40

Даты наступления основных фенофаз некоторых видов семейства Asteraceae

Название вида	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Achillea filipendulina	1.05±1	18.07±3	8.09±3	12.09±3	12.10±4	78±5	56±3	52±1
Achillea millefolium	28.04±3	29.06±3	04.09±2	15.08±2	19.10±3	62±5	47±4	67±4
Achillea tomentosa	27.04±3	11.06±1	18.07±2	23.07±2	19.10±3	45±3	42±4	37±4
Anaphalis margaritacea	04.05±1	20.07±2	20.09±3	8.09±5	15.10±5	77±3	50±4	62±4
Antennaria dioica	24.04±3	01.06±4	17.06±3	23.06±4	19.11±3	38±3	22±2	16±2
Antennaria microphylla	28.04±3	30.05±3	18.06±2	26.06±2	19.11±3	32±4	27±3	19±2
Arnica chamissonis	30.04±3	22.06±4	23.07±2	17.07±3	28.09±4	53±3	25±1	31±2
Artemisia schmidtiana	10.05±4	Нет цветения	Нет цветения	Нет созревания	19.10±3	Нет цветения	Нет созревания	Нет цветения
Artemisia vulgaris 'Aureovariegata'	03.05±3	Нет цветения	Нет цветения	Нет созревания		Нет цветения	Нет созревания	Нет цветения
Aster alpinus	29.04±3	22.06±4	21.07±2	9.08±3	19.10±3	54±3	48±3	29±2
Aster amellus	28.04±2	5.08±3	28.09±2	12.09±4	14.10±3	99±5	38±2	54±3
Aster glehnii	10.05±2	13.08±4	12.10±3	19.10±3	10.10±	95±3	67±4	60±3
Aster tataricus	29.04±3	04.07±2	29.08±3	Нет созревания	27.09±4	66±2	Нет созревания	56±3
Catananche caerulea	4.05±4	15.07±2	30.08±2	14.08±	15.09±4	72±3	30±2	46±2
Centaurea jacea	28.04±3	30.06±4	11.08±3	10.08±4	15.09±3	63±4	41±2	42±3
Centaurea macrocephala	28.04±2	12.07±3	10.08±2	1.09±4	19.10±3	75±4	51±3	29±3
Centaurea scabiosa	26.04±3	12.07±3	27.08±3	30.08±4	15.10±	77±3	49±3	46±2
Chrysanthemum zawadskii	30.04±3	01.08±4	24.09±3	16.09±3	18.11±3	93±4	46±2	54±3
Coreopsis grandiflora	02.05±2	6.07±2	30.09±2	14.08±4	15.10±3	65±4	39±3	86±2

Название вида	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Cota tinctoria	2.05±3	18.06±4	20.08±5	25.07±3	11.10±4	47±2	37±3	63±3
Cyanus montanus	26.04±1	09.06±3	05.07±3	7.08±3	15.10±4	44±2	59±3	26±3
Doellingeria scabra	02.05±2	29.07±1	4.09±3	12.09±4	17.09±4	88±4	45±2	37±3
Doronicum orientale	28.04±3	20.05±3	12.06±3	19.06±2	1.07±3	22±2	30±1	23±2
Echinacea pallida	5.05±2	10.07±2	10.09±3	20.09±3	08.10±2	66±3	72±3	62±2
Echinacea purpurea	3.05±2	20.07±2	18.09±3	25.09±4	10.10±4	78±2	67±4	60±3
Erigeron alpinus	28.04±3	22.06±4	04.08±2	5.08±3	19.10±3	55±3	44±4	43±2
Erigeron compositus	26.04±1	17.05±3	23.06±2	21.06±1	19.10±3	21±1	35±3	37±2
Erigeron grandiflorus	28.04±3	04.07±4	04.08±3	05.09±3	09.11±5	67±3	63±4	31±2
Erigeron speciosus	30.04±4	03.07±3	10.08±4	25.08±	07.11±4	64±2	53±4	38±3
Eupatorium cannabinum	01.05±3	22.07±3	23.09±4	18.09±	30.09±4	82±2	58±2	63±3
Eupatorium purpureum	05.05±3	17.07±2	19.09±4	12.09±4	30.09±4	73±4	57±3	64±1
Gaillardia aristata	05.05±1	08.07±2	25.09±3	15.09±4	10.10±3	64±2	69±3	79±4
Galatella angustissima	28.04±3	19.07±2	22.09±2	10.09±1	03.10±3	82±3	53±2	65±2
Helenium autumnale	30.04±3	28.07±3	05.10±2	18.09±3	15.10±3	89±4	52±3	69±3
Heliopsis helianthoides subsp. *scabra*	10.05±1	17.07±2	05.10±4	15.09±3	14.10±3	68±3	60±4	80±5
Hymenoxys hoopesii	29.04±3	18.06±2	14.07±2	05.08±4	19.10±3	50±3	48±2	26±2
Inula magnifica	6.05±2	11.07±1	23.08±4	08.09±	25.09±2	66±4	59±5	43±3
Kalimeris incisa	1.05±2	27.07±2	30.09±1	20.09±3	08.10±3	87±3	55±2	65±3
Leontopodium nivale subsp. *alpinum*	03.05±3	29.06±3	10.08±2		19.10±3	57±3		42±3
Leucanthemum vulgare	01.05±4	23.06±2	15.08±3	18.08±3	05.10±4	53±3	56±4	53±3
Liatris elegans	03.05±	26.07±2	15.09±2	23.09±3	12.10±3	84±2	59±1	51±3
Liatris pycnostachya	03.05±1	28.07±4	15.09±3	25.09±3	12.10±3	86±4	59±1	49±2

Название вида	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания	Конец вегетации	Отрастание – цветение, дни	Цветение – семена, дни	Период цветения, дни
Liatris spicata	03.05±3	26.07±2	10.09±4	20.09±3	8.10±1	84±2	56±2	46±3
Ligularia dentata	03.05±3	03.08±2	25.09±3	08.10±2	13.10±4	92±2	66±3	53±2
Ligularia przewalskii	01.05±1	05.07±2	14.08±2	14.09±3	15.09±3	65±2	71±2	40±3
Ligularia sibirica subsp. *sibirica*	01.05±1	15.07±2	06.08±2	08.09±4	14.09±2	75±4	55±2	22±2
Ligularia veitchiana	01.05±2	14.07±2	16.08±3	17.09±2	25.09±3	74±2	65±2	33±3
Petasites japonicus subsp. *giganteus*	26.04±3	30.04±1	17.05±2	–	25.09±4	4±3	–	17±2
Psephellus dealbatus	28.04±1	20.06±3	22.07±3	20.08±3	19.10±3	53±2	61±1	32±3
Pyrethrum corymbosum	28.04±4	30.06±3	31.07±3	05.08±1	12.10±3	63±4	99±2	31±3
Rudbeckia laciniata ‘Gold Ball’	02.05±2	30.07±3	30.09±4	Нет созревания	10.10±3	89±2	Нет созревания	62±3
Rudbeckia occidentalis	02.05±2	08.07±3	10.08±2	28.08±3	18.09±3	67±1	51±3	33±2
Rudbeckia speciosa	04.05±1	07.07±4	15.09±4	16.09±3	10.10±4	64±3	70±1	71±2
Symphyotrichum dumosum	2.05±3	17.09±4	15.10±3	Нет созревания	19.10±3	138±5	Нет созревания	28±3
Symphyotrichum laeve	02.05±2	26.07±3	12.09±4	10.09±2	25.09±3	85±2	46±3	48±3
Symphyotrichum novae-angliae	05.05±4	10.09±3	10.10±4	Нет созревания	15.10±3	128±3	Нет созревания	30±2
Symphyotrichum novi-belgii	02.05±3	20.07±4	5.10±4	01.10±	16.10±2	79±3	73±1	77±4
Symphyotrichum novi-belgii hort.	03.05±3	16.09±5	12.10±4	Нет созревания	19.10±3	136±5	Нет созревания	26±3
Tanacetum coccineum	29.04±2	16.06±4	21.07±3	09.08±1	14.09±3	48±3	54±3	35±2
Tanacetum vulgare	28.04±3	16.07±2	20.08±2	14.08±3	19.10±4	79±3	29±2	35±2
Telekia speciosa	05.05±1	2.07±1	12.08±2	05.09±3	24.09±4	58±1	65±2	41±1

Средний период цветения наиболее многочисленных летних видов – 46 дней, при этом более кратковременное цветение установлено у видов сибирской флоры, наиболее адаптированных к короткому вегетационному периоду. Непродолжительное цветение осенних видов обусловлено вынужденным окончанием вегетации в связи с установлением снежного покрова, что характеризует данную группу как наименее перспективную для интродукции в южной тайге Западной Сибири.

Значительно преобладают летние растения, составляющие в целом 72,2 % от общего числа изученных таксонов, на долю позднелетних приходится около 10 %. Данная ритмологическая особенность обусловлена преобладанием среди изученных видов представителей североамериканской флоры, которые у себя на родине цветут намного раньше. Так, по данным, приводимым во «Flora of North America» [133], *Coreopsis grandiflora* цветет в естественных условиях обитания в мае – августе, а *Echinacea purpurea* – поздней весной – летом. В Томске виды зацвели в июле: сначала *Coreopsis grandiflora*, затем *Echinacea purpurea*.

Весенних и раннелетних видов немного (9): *Achillea tomentosa*, *Bellis perennis*, *Centaurea montana*, *Doronicum orientale*, *Erigeron compositus*, *Hymenoxys hoopesii*, *Leibnitzia anandria* и др. Оригинальным ранневесенним интродуцентом восточноазиатской флоры является *Petasites japonicus* subsp. *giganteus*, зеленовато-желтые соцветия которого появляются сразу после схода снега, а крупные розеточные листья развиваются позднее. Еще одним азиатским видом с интересной биологией является *Leibnitzia anandria*, образующая за вегетационный период две генерации листьев и генеративных побегов: весеннюю и осеннюю. Весной у растений развиваются стерильные гетерогамные соцветия с обоеполыми трубчатыми цветками в центре и краевыми пестичными цветками, осенью – гомогамные с обоеполыми плодущими цветками. *Doronicum orientale* является эфемероидом.

С эколого-географическим происхождением растений (Северная Америка, Восточная Азия) также связано преобладание видов семейства Asteraceae (45) со средними сроками отрастания: *Anaphalis margaritacea*, *Echinacea purpurea*, *Eupatorium*, *Liatris* и другие, так как природно-климатические условия южной тайги Западной Сибири не являются для них оптимальными. Ранние сроки отрастания отмечены у 35 видов, поздние – у трех интродуцентов. Период от начала цвете-

ния до начала созревания семян составляет от 22 до 73 дней, наиболее продолжительный – у видов североамериканской флоры.

Семенное размножение. Фертильность пыльцы. Семенная продуктивность. Большинство видов семейства Asteraceae специализированы к энтомофилии; первичными аттрактантами в их цветках являются нектар и пыльца [322].

Фертильность пыльцы исследованных 20 видов семейства Asteraceae варьировала от 72,3 (пониженная) до 97 % (высокая).

Семенную продуктивность определяли у 34 видов. Способность к семенной репродукции и особенности прорастания семян *Echinacea* Moench и *Liatris* видов родов *Echinacea* и *Liatris* будут рассмотрены в соответствующих подразделах.

Всхожесть семян. Всхожесть семянок определяли у 47 видов.

При проращивании в лабораторных условиях через 6–7 месяцев сухого хранения при комнатной температуре семена различных видов прорастали в течение 2–25 дней, начало прорастания установлено на 2–6-й, редко 7–9-й день. Высокая всхожесть (в среднем более 60 %) определена у 17 видов, которые характеризовались ускоренным и дружным (с максимумом в начале прорастания) или более продолжительным и равномерным прорастанием семян: *Achillea filipendulina*, *Achillea nobilis*, *Anaphalis margaritacea*, *Antennaria dioica*, *Coreopsis grandiflora*, *Cota tinctoria*, *Echinops sphaerocephalus*, *Erigeron alpinus*, *Solidago canadensis*, *Telekia speciosa* и др. (рис. 47, 48).

12 видов имели среднюю всхожесть в пределах 48,2–55 %, прорастание семян ускоренное или равномерное: *Aster alpinus*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Cyanus montanus*, *Erigeron speciosus*, *Eriophyllum lanatum*, *Gaillardia aristata*, *Hymenoxys hoopesii*, *Kalimeris incisa*, *Ligularia sibirica* subsp. *sibirica*, *Rudbeckia occidentalis*, *R. speciosa*.

Низкая всхожесть семян (25,5–38,4 %), обусловленная физиологическим покоем различной глубины, а также наличие в соцветиях значительного количества неполноценных семянок выявлены у 8 видов: *Achillea tomentosa*, *Arnica chamissonis*, *Aster amellus*, *Eurybia sibirica*, *Inula ensifolia*, *I. magnifica*, *Psephellus dealbatus*, *Pyrethrum corymbosum*, *Rudbeckia laciniata*. У *Psephellus dealbatus*, *Pyrethrum corymbosum* всхожесть отдельных репродукций была высокой.

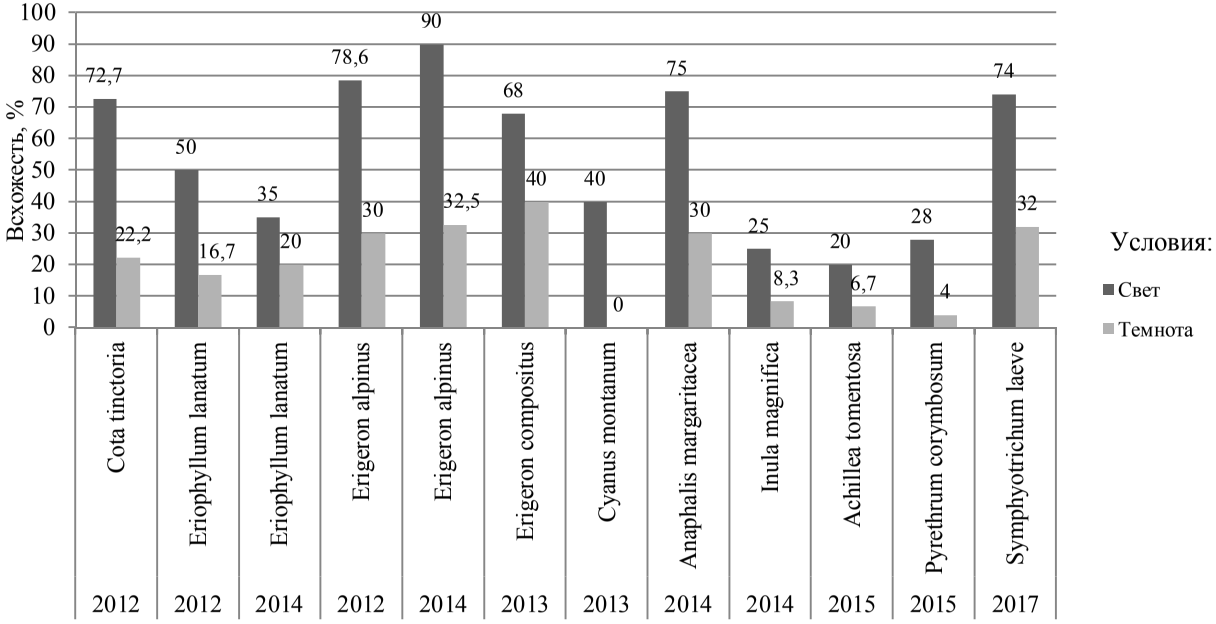


Рис. 47. Всхожесть семян некоторых видов семейства Asteraceae при интродукции в СибБС

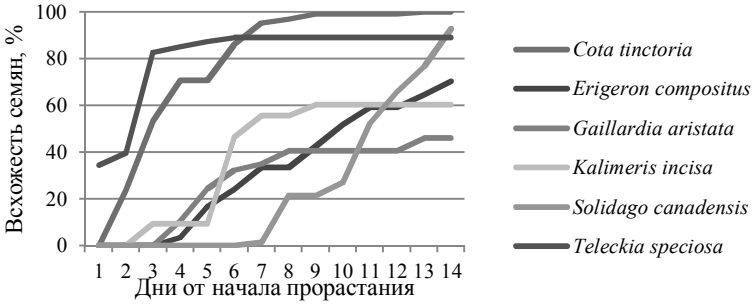


Рис. 48. Динамика прорастания семян некоторых видов семейства Asteraceae (посев февраль–март)

Минимальная всхожесть семян определена у североамериканского вида *Eupatorium purpureum* – от 7,0 до 10,2 %.

Установлена внутривидовая изменчивость качества семянок *Aster alpinus*, *Ligularia dentata*, *L. veitchiana*, *Pyrethrum corymbosum* и других, связанная различными условиями формирования репродукций.

Светочувствительность семянок выявлена у *Achillea tomentosa*, *Anaphalis margaritacea*, *Centaurea scabiosa*, *Cota tinctoria*, *Cyanus montanus*, *Erigeron alpinus*, *E. compositus*, *Eriophyllum lanatum, Inula magnifica*, *Psephellus dealbatus*, *Pyrethrum corymbosum*, *Symphyotrichum leave* (см. рис. 47).

Стратификация при температуре 4 °С в течение 1,5–2 месяцев увеличивала всхожесть семян *Aster amellus*, *Erigeron speciosus*, *Erigeron compositus*, *Helenium autumnale*, *Ligularia dentata*, *Pyrethrum corymbosum*.

Результаты исследований близки к имеющимся литературным данным, полученным в Якутии и Новосибирске [296, 323]. Всхожесть томских образцов *Eurybia sibirica* была ниже, чем в Якутии, а *Gaillardia aristata* – выше, чем в Новосибирске. В отличие от новосибирских, у изученных репродукций томских образцов *Coreopsis grandiflora*, *Grossheimia macrocephala*, *Telekia speciosa* покой семян отсутствовал.

Всхожесть семянок большинства видов после 3–4 лет хранения существенно падает, за исключением *Gailardia aristata* (семена со-

храняли всхожесть до 8 лет). Возможно, это связано с тем, что *Gailardia aristata* является короткоживущим многолетником, размножающимся преимущественно семенным способом.

Семенная продуктивность. Семенную продуктивность определяли у 29 видов семейства. Способность к семенной репродукции видов родов *Echinacea* и *Liatris* будет рассмотрены в соответствующих подразделах.

Средняя реальная семенная продуктивность (РСП) одного соцветия различных видов значительно варьирует: от низкой у *Achillea tomentosa*, *Anaphalis margaritacea*, *Centaurea jacea*, *Eupatorium*, *Galatella angustissima*, *Leontopodium nivale*, *Ligularia dentata* до высокой у *Inula magnifica*, *Rudbeckia speciosa* и очень высокой у *Teleckia speciosa* (700–1 000 семянок в одном соцветии) (рис. 49). Семенная продуктивность, вероятно, детерминирована в значительной степени генотипическими особенностями интродуцентов. Так, низкая семенная продуктивность отмечена у некоторых длиннокорневищных и наземно-ползучих видов (*Achillea tomentosa*, *Anaphalis margaritacea*). Наличие большого числа неполноценных семянок в соцветиях *Centaurea jacea*, *Cyanus montanus* и других, возможно, обусловлено нарушениями формирования генеративной сферы, например неэффективным апомиксисом, однако данный вопрос требует проведения специализированных исследований.

Наиболее высокая реальная семенная продуктивность генеративного побега установлена у *Inula magnifica* и *Teleckia speciosa* (4 664–5 040 семян), а также у *Erigeron speciosus*, *Rudbeckia speciosa* и *Symphyotrichum laeve* (1 100–2 356 семян). Она существенно возрастает у *Ligularia sibirica*, *Pyrethrum corymbosum*, *Symphyotrichum laeve* и других видов, образующих на генеративном побеге значительное число соцветий (корзинок) (рис. 50).

Реальная семенная продуктивность особи варьирует от 490–816 семян (*Centaurea jacea*, *C. macrocephala*) до наиболее высоких значений у *Erigeron speciosus* (90 288 семян), *Symphyotrichum laeve* (54 188), *Teleckia speciosa* (50 400 семян) (рис. 51). Большинство исследованных видов характеризовалось высокими показателями семенного размножения. Репродуктивный потенциал некоторых летних и позднелетних видов семейства (*Helenium autumnale*, *Ligu-*

laria dentata, *Rudbeckia hirta*, *R. speciosa* и др.) реализуется лишь частично, ввиду того что семена продуцируют лишь 30–70 % сформированных соцветий на побеге.

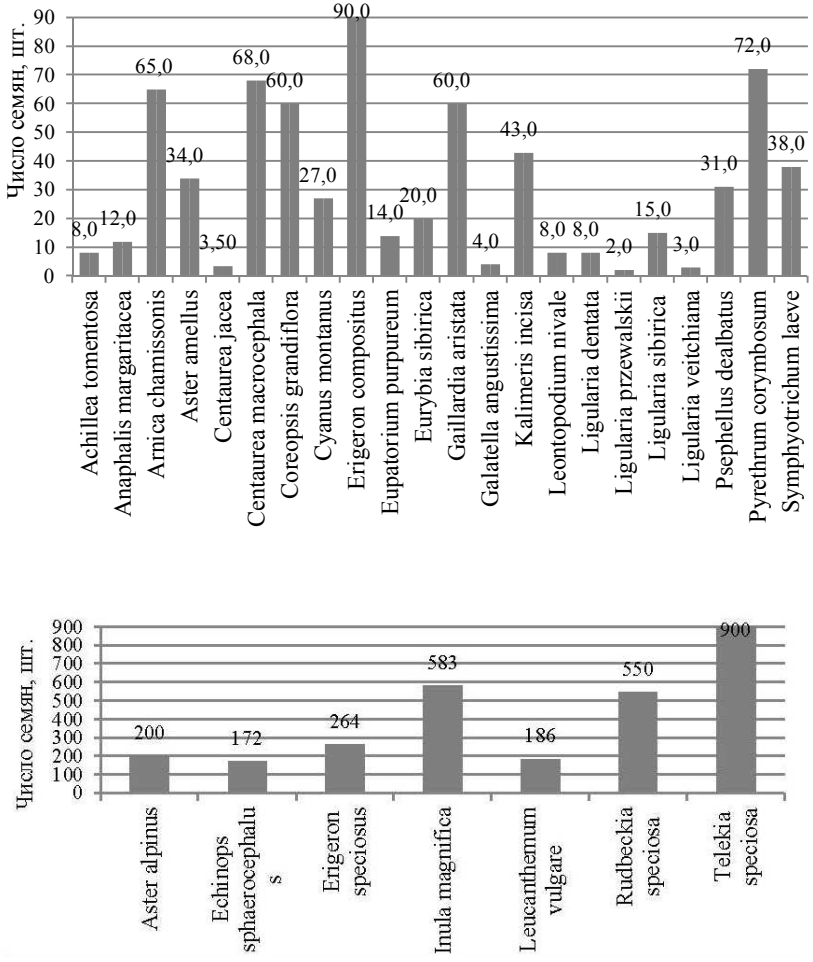


Рис. 49. Изменчивость реальной семенной продуктивности одного соцветия (корзинки) некоторых видов семейства Asteraceae (средние значения за 2014–2018 гг.)

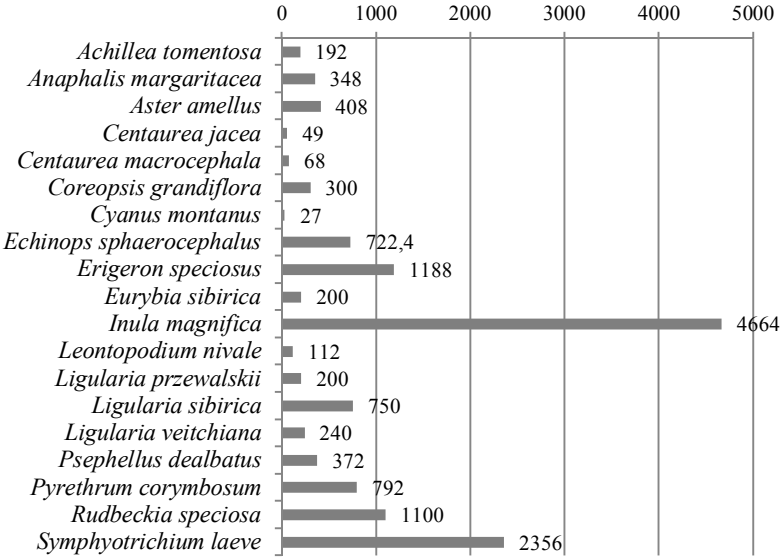


Рис. 50. Реальная семенная продуктивность генеративного побега некоторых видов семейства Asteraceae

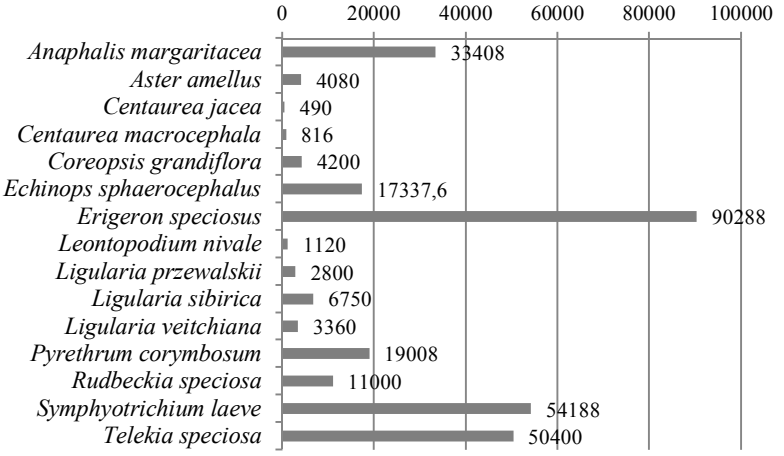


Рис. 51. Средняя реальная семенная продуктивность особи некоторых видов семейства Asteraceae (2010–2018 гг.)

Кроме того, РСП видов нередко снижается ввиду повреждения семянок энтомовредителями, например, у видов *Centaurea*, *Echinops sphaerocephalus* и другх, и образования значительного количества неполноценных семянок в соцветии.

Регулярный самосев установлен у видов родов *Centaurea*, *Kalimeris*, *Ligularia* (включая *L. dentata*), *Rudbeckia*, а также *Achillea millefolium*, *Symphyotrichum leave*, *Teleckia speciosa* и др.

Вегетативное размножение. Семенное размножение предпочтительно использовать для вегетативнонеподвижных стержнекорневых и малолетних короткокорневищных и кистекорневых видов (*Coreopsis*, *Echinops*, *Gallardia*, *Rudbeckia hirta*, *R. speciosa*). Маловегетативноподвижные кистекорневые и короткокорневищные поликарпики в культуре размножают семенами, делением корневища с почками возобновления, некоторые виды – черенкованием (*Aster alpinus*, *Artemisia* ‘Aureovariegata’, *Artemisia stelleriana*, *Erigeron alpinus* и др.). Длиннокорневищные, столонообразующие и ползучие виды родов *Achillea*, *Aster*, *Centaurea*, а также *Anaphalis*, *Antennaria* и других характеризовались значительной вегетативной подвижностью.

Деление особей следует проводить раз в 3–4 года (*Aster alpinus*, *A. amellus*, *Doronicum orientale*, *Helenium*, *Leucanthemum*, *Pyrethrum roseum*), 5–8 лет (*Achillea filipendulina*, *A. tomentosa*, *Anaphalis*, *Centaurea dealbata*, *Echinacea*), 8–10 лет (*Eupatorium*, *Inula magnifica*, *Ligularia*).

Устойчивость к абиотическим факторам. Наблюдения за состоянием растений после перезимовки без укрытия показали, что исследованные виды, за редким исключением, характеризовались высокой зимостойкостью и морозоустойчивостью. Многие виды отличаются засухоустойчивостью, например *Anaphalis*, *Achillea tomentosa*, виды рода *Antennaria* и др. Подмерзание и выпадение отдельных экземпляров (до 30 %) выявлено в отдельные годы у *Gaillardia aristata, Rudbeckia hirta, R. speciosa*, однако последний вид эффективно возобновляется семенным способом и формирует самовозобновляющиеся интродукционные популяции. Некоторые степные, лесостепные и высокогорные виды (*Achillea tomentosa*, *Antennaria*, *Aster alpinus*, *Erigeron compositus, Leibnitzia anandria* и др.) подвержены выпреванию, особенно в многоснежные зимы. К растениям,

малоустойчивым в открытом грунте, отнесен южноевропейский вид *Stokesia laevis*, обычно выпадающий на 2–3-й год выращивания.

Устойчивость к биотическим факторам. По литературным данным, грибные заболевания (фузариоз, септориоз, мучнистая роса, серая гниль и др.) выявлены у видов родов *Aster*, *Doronicum*, *Echinacea*, *Leucanthemum*, *Rudbeckia* и др. [202, 324].

При интродукции в СибБС ТГУ признаки грибных болезней отмечены в конце вегетационного сезона на растениях *Ligularia*, видах родов *Centaurea*, *Echinacea*, *Grossheimia*, *Leucanthemum*, *Rudbeckia*, *Solidago* (при посадке в тени, мучнистая роса) и др.

Изученные многолетники характеризовались высокой устойчивостью к энтомовредителям. Незначительные повреждения листьев насекомыми выявлены у видов с мезофильными листьями: *Echinacea purpurea*, *Ligularia* и др. По мнению Т.С. Русиновой [324], высокая устойчивость к вредителям обусловлена наличием у многих представителей семейства Asteraceae густого опушения (*Anaphalis*, *Antennaria* и др.) и содержанием в надземной части биологически активных веществ, обусловливающих резкий запах растений (*Artemisia*, *Tanacetum* и др.). Некоторые виды используются как инсектициды.

В качестве модельных растений для углубленных исследований антэкологии и репродуктивной биологии были выбраны виды 2 родов североамериканской флоры: *Echinacea* и *Liatris*. У видов *Echinacea* для оценки адаптационного потенциала использовали анатомический метод исследования листовых пластинок.

Род *Echinacea* включает 9 видов [133, 325]; в соответствии с другими источниками [59] – 10 видов. Естественный ареал рода охватывает восточные и центральные области Северной Америки [133]. Центром происхождения *Echinacea* R.L. McGregor [326] считал плато Озарк между реками Миссури и Арканзас.

Echinacea angustifolia DC., *E. pallida*, *E. purpurea* используются для получения различных препаратов и биологически активных добавок противовоспалительного, противовирусного и иммуностимулирующего действия, а также повышения неспецифической устойчивости организма к неблагоприятным воздействиям окружающей среды [327–331]. *E. purpurea* относится к числу ведущих лекарственных культур и культивируется более чем в 15 странах мира [332]. Она яв-

ляется фармакопейным растением в России: качество ее травы регламентируется фармакопейной статьей ФС.2.5.0055.15.

Вид имеет высокую нектарную и пыльцевую продуктивность и может применяться для улучшения кормовой базы пчеловодства [333].

Неуклонно возрастает популярность *E. purpurea* как ценного орнаментального многолетнего растения для пейзажных цветников и садовых композиций.

Объектами изучения послужили наиболее ценные в лекарственном отношении и устойчивые в культуре виды рода *E. pallida* и *E. purpurea*.

Географическое распространение, экогруппа, биоморфа. *Echinacea purpurea* произрастает в природе в восточных и юго-восточных районах Северной Америки в разреженных лесах, прериях, полянах, по берегам рек, водоемов, в зарослях кустарников [133]. Ксеромезофит, гелиофит. Короткокорневищный каудексовый поликарпик.

Echinacea pallida – Э. бледная. Произрастает в каменистых прериях, на высокотравных лугах, открытых залесенных склонах, полянах на высоте 500–1 500 м над ур. м. в Восточном Канзасе, Оклахоме, западном Арканзасе, Миссури и других штатах США [133, 326, 334]. Ксерофит, гелиофит. Короткокорневищный поликарпик.

В.Н. Самородов, С.В. Поспелов [335] отмечают более высокую засухоустойчивость *E. pallida* по сравнению с *E. purpurea*, обусловленную рядом биоморфологических особенностей вида, в частности наличием хорошо развитого вертикального корневища.

Анатомия листовых пластинок. *Echinacea purpurea.* Общие характеристики анатомии листа *E. purpurea* являются типичными для исследованного вида. Эпидерма однослойная, представлена клетками разных размеров с извилистыми стенками, покрыта тонкой кутикулой (рис. 52, 53). Верхняя эпидерма состоит из клеток полигональной (многоугольной) формы, в среднем 24,7–36,3 мкм длиной. Клетки нижней эпидермы в среднем 29,3–31,3 мкм длиной, с более извилистыми антиклинальными стенками по сравнению с верхней. Число эпидермальных клеток на 1 мм^2 поверхности листа составляет в среднем 515,8–604,2 (табл. 41). Защитная функция эпидермы усиливается в результате развития на ней трихом. Простые многоклеточные трихомы характеризуются клетками разной длины, причем апикальная клетка обычно заостренная и значительно длиннее проксимальной.

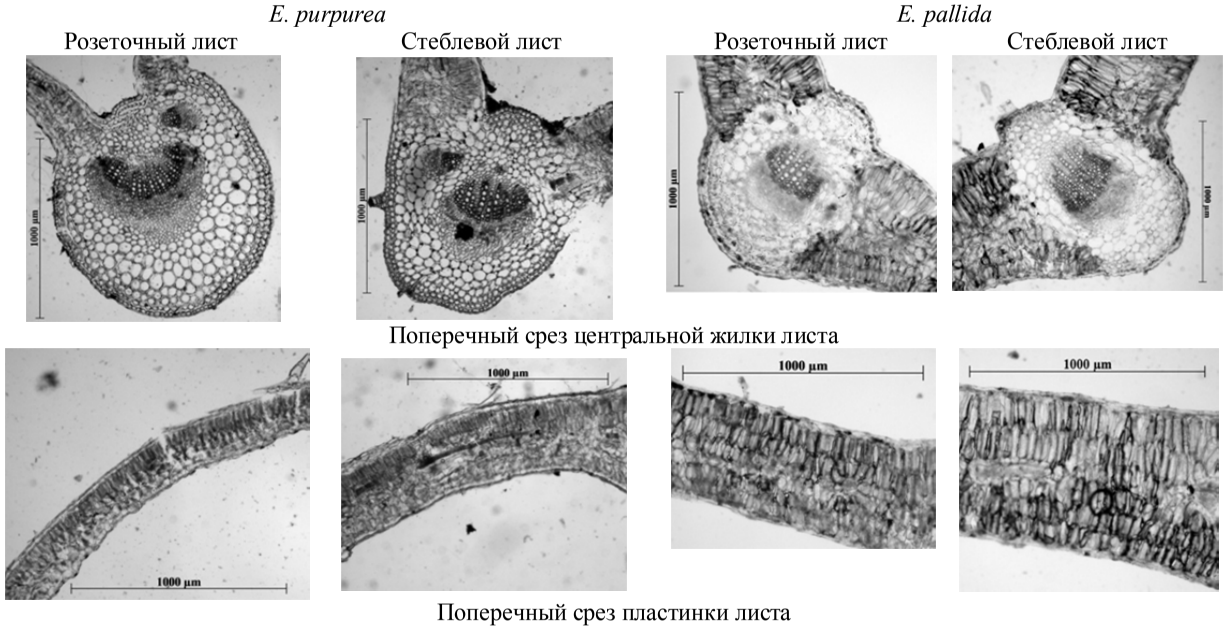


Рис. 52. Поперечные срезы стеблевого и розеточного листьев *E. purpurea* и *E. pallida*

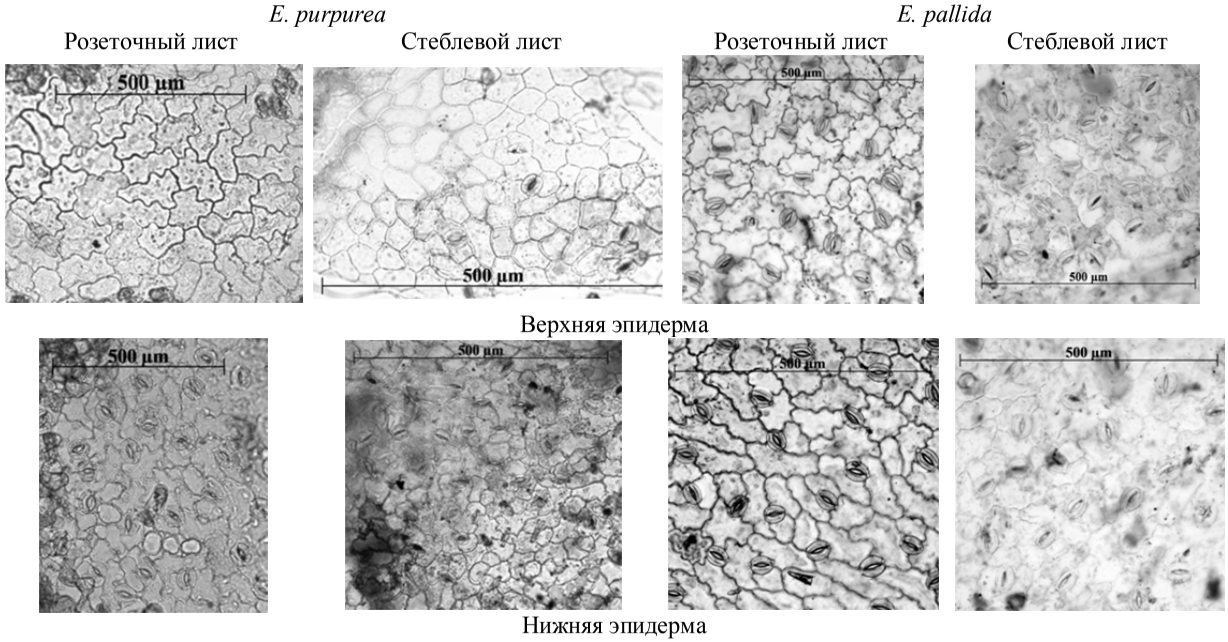


Рис. 53. Верхняя и нижняя эпидерма розеточного и стеблевого листьев *E. purpurea* и *E. pallida*

Таблица 41

Количественные и морфометрические признаки строения листовой пластинки *E. purpurea* и *E. pallida*

Признак	*E. purpurea*		*E. pallida*	
	Розеточный лист	Стеблевой лист	Розеточный лист	Стеблевой лист
	M ± m			
Число клеток верхней эпидермы на 1 мм^2, шт.	515,8 ± 9,6	604,2 ± 10,9	263,7 ± 4,7	251,5 ± 6,6
Число клеток нижней эпидермы на 1 мм^2, шт.	577,9 ± 10,5	574,7 ± 10,0	284,8 ± 7,7	238,1 ± 6,2
Число устьиц верхней эпидермы на 1 мм^2, шт.	–	9,6 ± 3,7	87,0 ± 3,8	92,2 ± 4,0
Число устьиц нижней эпидермы на 1 мм^2, шт.	186,9 ± 5,8	197,8 ± 7,0	114,6 ± 4,6	81,3 ± 3,9
Длина устьиц на верхней эпидерме, мкм	–	35,8 ± 0,7	47,5 ± 0,6	53,0 ± 0,47
Ширина устьиц на верхней эпидерме, мкм	–	28,3 ± 0,4	38,0 ± 0,3	39,9 ± 0,7
Длина устьиц на нижней эпидерме, мкм	32,3 ± 0,7	36,8 ± 0,6	47,5 ± 0,6	54,4 ± 0,5
Ширина устьиц на нижней эпидерме, мкм	30,1 ± 0,4	28,0 ± 0,3	37,5 ± 0,6	41,7 ± 0,8
Устьичный индекс верхней эпидермы, %	–	1,5 ± 0,6	24,8 ± 1,0	26,9 ± 1,1
Устьичный индекс нижней эпидермы, %	24,4 ±0,6	25,5 ± 0,8	28,7 ± 0,9	25,4 ± 1,0
Толщина листа по центральной жилке, мкм	1271,6 ± 7,4	1257,5 ± 7,9	946,2 ± 3,2	1337,5 ± 7,3
Толщина по пластинке листа, мкм	241,1 ± 2,6	374,8 ± 8,4	471,5 ± 7,2	652,4 ± 11,5
Толщина мезофилла листа, мкм	182,9 ± 1,7	311,5 ± 10,3	431,6 ± 7,5	571,1 ± 10,9
Толщина палисадной ткани, мкм	79,3 ± 1,6	138,9 ± 6,7	186,2 ± 2,0	272,1 ± 4,3
Толщина губчатой ткани, мкм	86,1 ± 1,7	183,1 ± 5,6	214,8 ± 3,8	291,0 ± 10,1
Отношение толщины палисадной/губчатой ткани	0,9 ± 0,0	0,8 ± 0,0	0,9 ± 0,0	0,9 ± 0,0
Толщина верхней эпидермы, мкм	24,7 ± 0,6	36,3 ± 0,8	34,3 ± 1,2	32,7 ± 1,2
Толщина нижней эпидермы, мкм	29,3 ± 0,9	31,3 ± 0,8	35,0 ± 0,8	36,5 ± 1,1
Высота клеток верхнего слоя мезофилла, мкм	58,4 ± 1,2	93,2 ± 5,1	106,8 ± 1,9	155,3 ± 3,7
Ширина клеток верхнего слоя мезофилла, мкм	26,1 ± 0,9	32,0 ± 1,4	32,3 ± 1,0	36,4 ± 1,1
Число трихом на верхней стороне на 1 мм^2, шт.	2,6 ± 1,2	1,9 ± 1,4	1,9 ± 1,1	2,6 ± 1,2

Признак	*E. purpurea*		*E. pallida*	
	Розеточный лист	Стеблевой лист	Розеточный лист	Стеблевой лист
	M ± m			
Число трихом на нижней стороне на 1 мм^2, шт.	–	2,6 ± 1,2	1,9 ± 1,1	1,3 ± 0,9
Площадь поперечного сечения ксилемы, мкм^2	102141,7 ± 1838,4	94321,0 ± 984,1	52323,7 ± 687,63	120410,6 ± 1654,8
Площадь поперечного сечения флоэмы, мкм^2	119832,8 ± 1930,9	83620,1 ± 1739,2	33425,3 ± 1046,9	77132,5 ± 2405,4
Площадь поперечного сечения проводящего пучка, мкм^2	226701,0 ± 3209,7	179917,6 ± 2835,7	84579,4 ± 1327,3	195747,2 ± 3520,2
Отношение площадей ксилемы / флоэмы	0,9 ± 0,0	1,1 ± 0,0	1,6 ± 0,1	1,6 ± 0,1

Железистые трихомы состоят из клеток с тонкими стенками примерно равного размера. Клетки у основания волосков образуют розетку, что отмечено в литературе [336]. Трихомы обычны на верхней эпидерме розеточных листьев, на нижней эпидерме – единичные или отсутствуют.

Тип устьиц аномоцитный, они овальные, окружены (2) 3–5 (6) околоустьичными клетками. Толщина пластинки розеточных листьев в средней части составляет в среднем 241,1 мкм, у стеблевых листьев – 374,8 мкм.

Трихомы обычны на верхнем эпидермисе розеточных листьев, на нижнем эпидермисе – единичные или отсутствуют. При сравнении полученных показателей оказалось, что стеблевые листья достоверно (при уровне значимости $p < 0,05$) превосходили розеточные по толщине мезофилла, палисадной и губчатой ткани, высоте клеток верхней эпидермы, размерам клеток верхнего слоя мезофилла, плотности опушения нижнего эпидермиса и характеризовались более сильным развитием ксилемы по отношению к флоэме, проявляя комплекс ксероморфных признаков. Согласно закону, установленному В.Р. Заленским [337], существует ярусная изменчивость анатомического строения листа, которая проявляется в том, что чем выше расположен лист на стебле, тем сильнее у него выражены признаки ксеромофности, повышающие засухоустойчивость, что согласуется с результатами проведенного исследования.

Согласно полученным результатам в листовой пластинке *E. purpurea* выявлены признаки как мезоморфной (наличие относительно крупных дорзовентральных листьев, дифференцированных на палисадную и губчатую паренхиму; умеренное развитие покровной, проводящей и механической тканей; развитая ксилема), так и ксероморфно-гелиоморфной структуры (наличие кутикулы, трихом и хорошо развитой столбчатой паренхимы; отсутствие или незначительное количество устьиц на верхней эпидерме; хорошо развитая ксилема; листья более-менее толстые с густой сетью жилок и большим числом устьц на нижней эпидерме (187–198 шт.) [338].

Проведенные исследования позволяют считать *E. purpurea* ксеромезофитом, способным выносить временный дефицит влаги, что благоприятно для культивирования вида в условиях южной тайги Запад-

ной Сибири с умеренным увлажнением. В условиях, когда корневая система вида расположена относительно поверхностно, адаптация к условиям ограничения атмосферной и почвенной влаги идет по пути развития приспособлений, уменьшающих испарение. Важная роль в процессе адаптогенеза э. пурпурной, по-видимому, принадлежит эндогенной изменчивости морфологических и анатомических признаков.

Echinacea pallida. Пластинки розеточных и стеблевых листьев амфистоматные. Клетки верхней и нижней эпидермы неправильной формы с извилистыми стенками. Эпидермальные клетки в среднем 32,7–36,5 мкм высотой с амплитудой изменчивости от 21 до 48,3 мкм.

Устьица овальные, окружены 3–4 клетками, анамоцитного типа. Устьичный индекс верхней и нижней эпидермы розеточных и стеблевых листьев составляет в среднем 24,77–28,68 при амплитуде изменчивости от 14,3 до 37,5. На листьях отмечены трихомы. Пластинка листа толстая (в среднем 471,50–652,40 мкм) с толщиной мезофилла 431,50–571,10 мкм в среднем. Палисадная ткань 186,24–272,10 мкм толщиной, состоит из нескольких слоев клеток. Губчатый мезофилл плотный, в среднем 214,82–291,00 мкм толщиной, межклетники слабо развиты. Было выявлено 10 характеристик, имеющих достоверные отличия средних значений при сравнении листьев *E. purpurea* и *E. pallida*: размеры устьиц нижней эпидермы, толщина мезофилла листа, его слоев и пластинки листа, свободной от проводящих пучков, площадь проводящих пучков и их составляющих (см. табл. 41).

Исследование эпидермальных структур 2 видов показало, что для них характерен аномоцитный тип устьичного аппарата. Тип листа амфистоматический, розеточные листья *E. purpurea* гипостоматические.

При сравнении *E. purpurea* и *E. pallida* выявлены признаки ксероморфности и гелиофитности листа *E. pallida*, повышающие ее засухоустойчивость: более узкие и толстые листья, мезофилл характеризуется плотной упаковкой, сильным развитием палисадной паренхимы, малым объемом межклетников; наличие трихом, которые имеют более сложное строение, большее число устьиц на верхней эпидерме. Площадь ксилемы *E. pallida* в 1,6 раза превосходит площадь флоэмы. Более высокая степень проявления ксеромофных признаков у *E. pallida* по сравнению с *E. purpurea* является, по-видимому, наследственно

закрепленной, т.е. *E. pallida* является ксерофитом, приспособленным к атмосферной и почвенной засухе.

Признаки, по которым обнаружены различия между изученными образцами, относят в экологической анатомии к числу адаптивно значимых. Поэтому такие показатели, как устьичный индекс, количество устьиц, клеток верхней и нижней эпидермы могут рассматриваться как показатели, отражающие адаптационный потенциал вида.

Таким образом, на основе проведенных исследований выявлены признаки мезоморфной и ксероморфно-гелиоморфной структуры листовой пластинки *E. purpurea* и комплекс ксероморфно-гелиофитных признаков листа *E. pallida*, что позволяет считать *E. purpurea* наиболее адаптированной к почвенно-климатическим условиям южной тайги Западной Сибири.

Сезонный ритм развития. Феноритмотип исследованных видов в условиях Томска длительновегетирующий, весенне-летне-осеннезеленый с периодом зимнего покоя. Окончание вегетации вынужденное.

По срокам весеннего отрастания розеточных листьев (первая декада мая) виды отнесены к ритмологической группе средних многолетников. Стрелкование отмечено в конце мая – первой декаде июня, когда основная масса розеточных листьев уже сформирована. Период от начала вегетации до начала цветения составил 67–88 дней. Виды зацветали в июле: сначала *E. pallida* (в первой и во второй декадах, в среднем 10.07), а затем *E. purpurea* (во второй и третьей декадах, в среднем 20.07).

Семена созревали во второй половине сентября – начале октября. Образцы местной репродукции отличались более ранними сроками зацветания и созревания семянок. Продолжительность периода от начала цветения до созревания семянок составляла 60–85 дней, в среднем 67 дней. Средняя продолжительность вегетационного периода – 169 дней. Сроки прохождения фенофаз *Echinacea* в Томске находятся в пределах, характерных для Новосибирской области и Среднего Урала [121, 339].

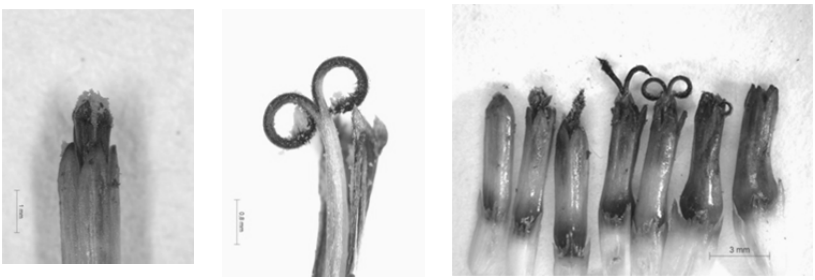
Семенное размножение. Антэкология. Фертильность пыльцы. Консортивные связи. Первичными аттрактантами в цветках изученных видов являются нектар и пыльца. Фертильность пыль-

цевых зерен высокая: у *E. pallida* – 94,4–97,8 %, у *E. purpurea* – 90–97,3 %, минимальная – у сорта *E. purpurea* 'White Swan' – 86,8 %.

Echinacea purpurea является перспективным медоносом, цветущим в конце лета, когда большинство растений местной флоры уже отцвело. Динамику нектарной продуктивности определяли в 2015–2018 гг. [340]. Содержание сахара в нектаре в 2015 г. изменялось от минимальных значений в конце цветения (0,0011–0,0013 мг на цветок) до максимальных (0,0028–0,0046 мг) в фенофазу массового цветения. Наиболее высокие значения содержания сахара в нектаре отмечены у средневозрастных растений образца *E. purpurea* репродукции СибБС. Содержание сахара в 100 цветках в 2018 г. в фенофазу конца цветения составило в среднем 0,11 мг. Результаты соответствуют данным, полученным Т.Д. Соломаха [341] для Украины (0,001–0,0033 мг сахара на цветок).

Особенности антэкологии изучены на примере *E. purpurea.* Распускание соцветий происходило в базипетальном порядке: сначала зацветали терминальные, затем боковые соцветия. В соцветии первыми раскрывались стерильные язычковые цветки, выполняющие функцию привлечения опылителей (визуальный аттрактант), а затем от периферии корзинки к центру (центростремительно) фертильные трубчатые цветки. Продолжительность цветения главных и пазушных побегов составляла 56–65 дней. Трубчатый цветок цветет 3–4 дня, корзинка – в среднем 30 дней, что соответствует литературным данным [342]. Цветкам свойственны дихогамия в форме протерандрии и геркогамия (рис. 54). Продолжительность тычиночной стадии один день, рыльцевой стадии – один–два дня. Цветоложе к концу цветения увеличивается в высоту до 3–6 см. По характеру суточного ритма распускания трубчатых цветков вид относится к типу дневных растений, что отражает его специализацию к энтомофилии.

В качестве посетителей цветков *E. purpurea* зарегистрировано 12 видов из 7 родов насекомых отряда Hymenoptera надсемейства Пчёлы (Apoidea): *Andrena limata* Smith, *A. bicolor* F. (Andrenidae); *Lithurgus fuscipennis* Lep., *Megachile ligniseca* (Kirby) (Megachi-lidae); *Apis mellifera* L., *Bombus lucorum* (L.), *B. semenoviellus* Skor., *B. sichelii* Rad., *B. hypnorum* (L.), *B. veteranus* (F.), *Psithyrus quadricolor* (Lep.), *Nomada* sp., и представителей отряда Lepidoptera.



А *Б* *В*

Рис. 54. Тычиночная (*А*) и пестичная (*Б*) фазы и последовательность цветения трубчатых цветков (*В*) *Echinacea purpurea*

Комплекс перепончатокрылых – посетителей эхинацеи включает представителей общественных видов семейства Apidae (*Apis*, *Bombus*), паразитических пчёл этого же семейства (*Psithyrus*, *Nomada*), а также одиночных пчёл из группы позднелетних видов. Наибольший интерес как опылители представляют рабочие особи общественных пчёл, а также самки андрен и мегахилид. Самцы пчёл, использующие соцветия Asteraceae как посадочную площадку, являются второстепенными опылителями. На исследованных растениях обнаружены самцы таких редких видов, как *Bombus semenoviellus* и *Psithyrus quadricolor*. На одном растении в 2012–2014 гг. наблюдали от 2 до 5 шмелей и пчел, работающих одновременно. Максимальное число шмелей и пчел отмечено в период с 12 до 15 часов, минимальное – в утренние часы.

Семенное размножение. Всхожесть семянок. Средние значения массы 1 000 семянок различных образцов варьировали в пределах от 2,9 до 5,4 г. Максимальные значения массы семянок выявлены у образца репродукции СибБС, выращенного посевом в грунт, – 5,4 г, и образца из Йошкар-Олы – 5,1 г. В лабораторных условиях семянки *E. purpurea* на свету и в темноте при температуре +22°С прорастали на (2) 3–5-й (6) день в течение 4–16 дней. Бóльшая часть семянок прорастала в течение недели. Энергия прорастания составила 30,8–74,0 %, максимальная – у образцов местных и российских репродукций. Всхожесть

семянок на свету колебалась от 63,3 до 96 %. Наименьшей лабораторной всхожестью характеризовались семянки сорта ‘White Swan’, максимальной – местных репродукций, Ижевска, Галле, Варшавы, Йошкар-Олы, Чебоксар (рис. 55). В результате корреляционного анализа установлена слабая положительная связь между массой семянок и их всхожестью (r = 0,2 при уровне значимости p = 0,4 и r = 0,05–0,07 при уровне значимости p = 0,8). По-видимому, данные показатели имеют различные механизмы регуляции.

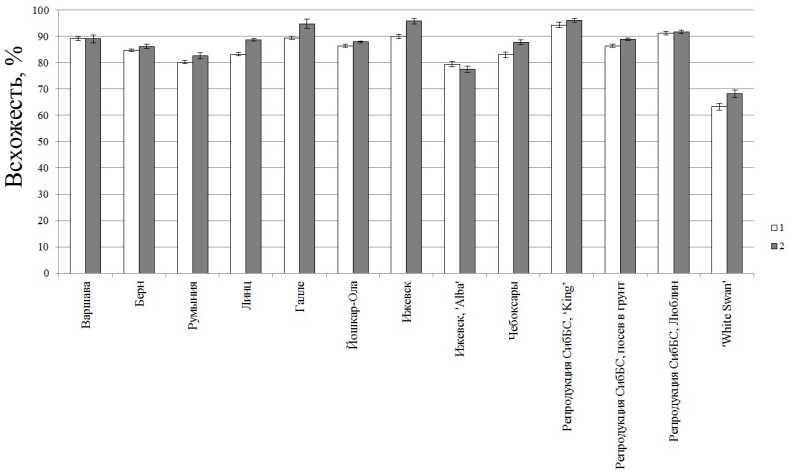


Рис. 55. Всхожесть семянок различных образцов *Echinacea purpurea* на свету: *1* – 2011 г., *2* – 2012 г.

У большинства исследованных образцов всхожесть была несколько выше на свету, у образцов из Йошкар-Олы, Ижевска, ‘Alba’, сорта ‘White Swan’ – в темноте, однако различия не являются достоверными. Согласно ГОСТ Р 51096–97 всхожесть семянок эхинацеи пурпурной определяется проращиванием в темноте. При этом всхожесть должна составлять от 55 до 70 % (репродукционные семена), до 80 % (элитные) и 85 % (оригинальные семена). Изученные образцы (за исключением сорта ‘White Swan’) отнесены к категориям оригинальных и элитных. Оптимальной температурой прорастания семянок эхинацеи пурпурной было +22 °С (рис. 56).

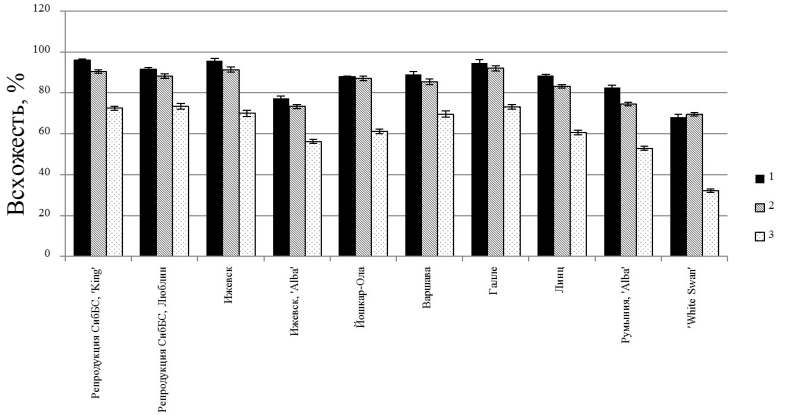


Рис. 56. Всхожесть семянок *E. purpurea* при различных условиях проращивания: *1* – свет, температура +22 °С; *2* – темнота, температура +22 °С; *3* – свет, температура +15 °С

Результаты исследования близки к данным, полученным в других регионах [333, 343–345].

Данные настоящего исследования свидетельствует, что высокая всхожесть семянок при хранении в комнатных условиях сохраняется 2 года, падает на 3-й год хранения на 30–50 % и резко снижается на 4-й год.

Семянки *E. pallida* обладают покоем, всхожесть свежесобранных семянок низкая, после 6 месяцев сухого хранения увеличивается до 45,3–67,3 %.

Семенная продуктивность. Видам *Echinacea* посвящены многочисленные публикации, однако информация о семенной продуктивности видов рода *Echinacea* ограничена.

В условиях юга Томской области *E. purpurea* образует полноценные семянки хорошего качества. Интервал варьирования показателей РСП *E. purpurea* на юге Томской области был достаточно широк – от 460 до 3 331 семянок на особь (табл. 42, 43). Семенная продуктивность терминальных соцветий значительно выше боковых, что связано с лучшим обеспечением ассимилянтами в начале цветения.

Таблица 42

Реальная семенная продуктивность генеративного побега *E. purpurea*

Происхождение образца	2011 г.			2012 г.		
	РСП терминального соцветия	Число побегов на особь	РСП побега	РСП терминального соцветия	Число побегов на особь	РСП побега
	M±m, шт.					
Репродукция СибБС ТГУ, ‘King’	236,8±9,3	8,7±0,5	366,5±18,1	223,1±8,8	9,5±0,5	350,7±16,3
Репродукция СибБС ТГУ, Люблин	204,3±7,4	7,6±0,4	324,3±13,3	185,8±6,8	9,0±0,4	312,8±12,7
Репродукция СибБС ТГУ, Люблин, посев в грунт	209,5±8,9	7,3±0,3	341,2±16,8	189,3±5,2	8,9±0,4	328,9±15,9
Ижевск	229,7±9,5	8,6±0,4	349,7±17,9	210,8±6,8	9,8±0,5	334,3±15,8
Ижевск, ‘Alba’	168,3±7,7	5,8±0,3	248,3±10,5	146,7±6,3	6,0±0,3	256,7±10,9
Йошкар-Ола	201,6±7,8	7,6±0,4	321,6±13,2	188,0±6,8	7,2±0,3	316,4±11,7
Чебоксары	190,4±8,3	6,7±0,4	306,3±14,3	178,4±7,4	7,5±0,4	294,3±9,2
Берн	173,3±7,5	6,2±0,2	213,1±8,8	159,2±6,4	6,6±0,3	210,8±9,1
Варшава	183,2±8,6	6,4±0,3	251,2±11,7	168,3±6,2	6,9±0,3	260,4±12,3
Галле	216,2±8,6	7,0±0,3	253,1±9,8	201,4±7,9	7,5±0,8	268,3±10,2
Линц	200,1±8,8	7,5±0,4	223,2±9,3	188,6±6,3	7,9±0,3	248,6±8,9
Румыния, ‘Alba’	142,2±5,9	4,7±0,2	170,3±6,8	135,0±4,9	5,9±0,3	187,0±8,4
Болгария, ‘White Swan’	112,4±2,9	3,3±0,1	139,4±3,3	99,2±2,6	5,0±0,2	129,9±3,4

Таблица 43

Реальная семенная продуктивность особи *E. purpurea*

Происхождение образца	2011 г.	2012 г.
	M±m	
Репродукция СибБС ТГУ, ‘King’	3188,6±167,5	3331,7±154,8
Репродукция СибБС ТГУ, Люблин	2464,7±101,0	2815,2±127,9
Репродукция СибБС ТГУ, Люблин, посев в грунт	2490,8±123,9	2927,2±144,3
Берн	1321,2±54,9	1391,2±58,3
Болгария, ‘White Swan’	460,0±22,6	649,5±31,3
Варшава	1840,5±90,2	1982,2±87,3
Галле	1771,7±75,3	2012,2±87,6
Ижевск	3007,4±150,2	3276,1±169,4
Ижевск, ‘Alba’	1440,1±68,5	1540,2±62,8
Йошкар-Ола	2444,2±108,6	2278,1±98,6
Линц	1824,0±77,8	2042,9±89,4
Румыния, ‘Alba’	847,4±36,9	1309,5±61,7
Чебоксары	2052,2±94,5	2207,2±113,7

По комплексу показателей наиболее перспективными следует считать образцы местных и российских репродукций. Они могут быть рекомендованы как ценный генетический материал для проведения селекционных программ, связанных с выведением сортов, имеющих высокие репродуктивные характеристики.

Отмечена связь семенной продуктивности с метеорологическими условиями вегетационного периода [346].

Выявлено 5 образцов с высокой семенной продуктивностью.

Выращивание *E. purpurea* в условиях Томска возможно рассадным способом, посевом в грунт весной и осенью, делением взрослых особей 4–5-летнего возраста, от которых в среднем можно получать 8–10 деленок. С 2016 г. отмечен массовый и стабильный самосев *E. purpurea*, которая сформировала самовозобновляющуюся агропопуляцию на экспериментальном участке.

$К_{пр}$ различных образцов варьирует от 60 до 84 %, что позволяет считать исследованный вид адаптированным к условиям южной тайги Западной Сибири. Полученные результаты близки к данным, приводимым для Ростовской области [347].

В изолированных соцветиях *E. purpurea* завязывались единичные семянки (не более 2 %), что дает основание считать основным типом опыления вида ксеногамию. За 20 лет выращивания в Томске вид сформировал самовозобновляющуюся популяцию, образующую регулярный самосев.

Реальная семенная продуктивность терминальных соцветий *E. pallida* ниже, чем у *E. purpurea*, и составляет от 120 до 250 семянок на одно соцветие (в среднем у разных образцов 149,3–162,4 семянок).

Вегетативное размножение. Основным способом размножения исследованных видов рода *Echinacea* является семенной. В культуре возможно искусственное вегетативное размножение делением корневища на партикулы с почками возобновления. Для сортов вегетативный способ размножения является приоритетным.

Онтогенез. Жизненный цикл *Echinacea purpurea* включает 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, сенильный) и 8 онтогенетических состояний (проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное, молодое генеративное, средневозрастное генеративное, старое генеративное, субсенильное) [348].

Латентный период представлен четырехгранными плодами-семянками серовато-бурого, беловатого цвета 4,2–5,9 мм длиной и 1,7–2,9 мм шириной с паппусом в виде коронки на верхушки семянки. При посеве в условиях теплицы всходы появлялись на 6–12-й день, при посеве в грунт – в течение месяца, и отличались растянутым прорастанием. Лимитирующими факторами развития вида на данном этапе являются увлажнение субстрата и температура воздуха.

Прегенеративный период. Проростки (p). Характерно наличие двух широкоовальных голых семядолей от 0,5–0,6 до 0,7–0,9 см длиной и от 0,4–0,5 до 0,56–0,7 см шириной с короткими черешками и округлой, слегка выемчатой верхушкой. Гипокотиль 0,48–0,66 см длиной. Осевой побег с 3–4 листьями. Первый лист появляется через 5–13 дней от начала прорастания, длина его 17,2 ± 1,5 мм, ширина 11,1 ± 0,9 мм; листовая пластинка цельная, округло-яйцевидная, с развитым черешком, опушенная. Второй и третий листья с округло-яйцевидной или яйцевидной пластинкой. Главный корень ветвится до второго–третьего порядка 2,5–5,2 см длиной. Продолжительность возрастного состояния – около месяца.

После отмирания семядолей растения вступают в ювенильное возрастное состояние.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Растения представляют собой укороченный побег с 5–8 (10) простыми округло-яйцевидными розеточными листьями, с притупленной верхушкой. Высота растений увеличивается до 8–15 см. Главный корень – до 10 см длиной с развитой системой боковых корней, появляются придаточные корни.

В августе большинство растений при выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом (посев семянок в теплице в конце марта – апреле, высадка растений в грунт в конце мая) вступали в ***имматурное онтогенетическое состояние (im)***, которое продолжалось около двух месяцев. Данное возрастное состояние отличалось от предыдущих появлением более крупных розеточных листьев переходного типа с продолговато-яйцевидной пластинкой, имеющей вытянутую заостренную верхушку, слабосердцевидное основание, пильчатый или зубчатый край. Число розеточных листьев возрастало до 9–12. Высота растений – до 25 см. Главный корень длиной 8,8–15,0 см, с

системой боковых корней, ветвящихся до 4-го порядка. Формируется развитая система придаточных корней. Число модулей розеток варьировало от одного до двух.

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Растения имели утолщенный развитый каудекс, на котором находились почки возобновления (от 2 до 5) и придаточные корни. На укороченном розеточном побеге образовывалось в среднем от 10 до 18 розеточных листьев 19,0–28,2 см длиной (в среднем 24 см), 8,5–15,2 см (в среднем 11,6 см) шириной, с длиной черешка 18,2–28,1 см (в среднем 21,6 см). Число модулей розеток варьировало от одного до трех. Высота растений достигала в среднем 29 см.

Растения первого года жизни при выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом в основном заканчивали вегетационный период в виргинильном возрастном состоянии, часть особей оставалась в имматурном состоянии, и незначительная часть растений вступала в молодое генеративное возрастное состояние и зацветала, однако цветение прерывалось наступившими заморозками. Перезимовало 90–94,0 % особей.

Генеративный период. Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g_1). Наступало на втором году жизни. В данной возрастной группе высота генеративных полурозеточных побегов колебалась у различных образцов от 34,3 (‘White Swan’) до 98,0 см, среднее число генеративных побегов на особь варьировало от 2 до 4, число стеблевых листьев на побеге от 6 до 10.

На третьем году жизни растения, выращиваемые лабораторно-теплично-грунтовым способом, вступали в **средневозрастное онтогенетическое состояние (g_2)**, которое продолжалось до шестого года жизни. По комплексу значений особи *E. purpurea* достигали максимального развития к 3–5 годам жизни. Трехлетние растения достоверно превышали двухлетние по высоте побега, числу побегов первого порядка и числу листьев, размерам розеточных листьев, диаметру соцветия, а четырехлетние в свою очередь превосходили трехлетние особи по основным характеристикам [349].

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g_3). При выращивании лабораторно-теплично-грунтовым способом наступало, начиная с шестого года: происходило уменьшение числа генератив-

ных побегов на особь, снижались показатели высоты побегов, диаметра соцветия, уменьшались число листьев на побеге и размеры листьев, т.е. количественные и размерные показатели существенно снижались.

Растения, выращиваемые посевом семянок в грунт, полностью вступали в молодое генеративное состояние на третьем году; число перезимовавших растений на первом году жизни составило 44,7 %. Таким образом, выращивание *E. purpurea* в условиях южной тайги возможно лабораторно-теплично-грунтовым способом, посевом семянок в грунт весной и осенью. При выращивании вида лабораторно-теплично-грунтовым способом наблюдается значительное ускорение онтогенетического развития за счет удлинения прегенеративного вегетационного периода; процент перезимовавших растений первого года жизни был значительно выше.

Выявленная возрастная динамика вида в условиях Томска близка к данным, полученным В.С. Васфиловой [350] для Урала. В более теплых регионах (Украина, Прибалтика) старение эхинацеи наблюдалось начиная с четвертого года жизни [351, 352].

Применение удобрений и регулятора роста «Эпин» способствовало повышению урожайности *E. purpurea* за счет увеличения высоты растений и количества побегов и соцветий на особь [353].

Echinacea pallida. В онтогенезе *E. pallida* в условиях южной тайги выделено 3 возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный. Виду свойственна динамическая поливариантность онтогенеза: часть особей развиваются как двулетники, другие цвели и плодоносили в течение 3–6 лет. В целом продолжительность общего жизненного цикла *E. pallida* значительно меньше по сравнению с предыдущим видом, онтогенез неполный, сенильный период отсутствует.

Цитогенетические исследования. Изучено 4 образца и 2 сорта (‘White Swan’, ‘King’) *E. purpurea*, а также один образец и один сорт (‘Красуня прерий’) *E. pallida*. Цитогенетические исследования выполнялись научными сотрудниками Сибирского ботанического сада С.Б. Романовой и Л.А. Малаховой.

E. purpurea является диплоидом с 2n = 22, а *E. pallida* – тетраплоидом с 2n = 44, что согласуется с литературными данными [354].

Кариотип *E. purpurea* включает три типа хромосом: метацентрики – 4 пары, субметацентрики – 4 пары, субакроцентрики – 3 пары.

Абсолютная длина хромосом различных кариотипов колеблется от 3,0 до 6,6 мкм при длине диплоидного набора от 96,5 до 103,5 мкм. В кариотипе *E. pallida* выделяются четыре морфологических типа хромосом: метацентрики, субметацентрики, субакроцентрики и акроцентрики. Общая структура кариотипа является стабильной. Отмечены отдельные случаи хромосомной изменчивости. Выявлены гетероморфизм гомологов по длине и центромерному индексу, анеуплоидия, присутствие В-хромосом, гетероморфизм спутничных хромосом. Вероятно, адаптация видов к новым условиям существования сопровождается хромосомной изменчивостью [349, 355].

Орнаментальные и репродуктивные качества сортов *Echinacea.* Исследовано 6 сортов *E. purpurea* (‘King’, ‘White Swan’, ‘Magnus’, ‘Razzmatazz’, ‘Pink Double Delight’, ‘Milkshake’), 2 сорта *E.* × *hybridum* (‘Hot Papaya’, ‘Hot Summer’).

По высоте сорта подразделены на 3 группы: низкорослые – до 60 см (‘White Swan’, ‘Pink Double Delight’), среднерослые – до 80 см (‘Milkshake’, ‘Hot Papaya’, ‘Hot Summer’, ‘Magnus’), и высокие – до 90–125 см (‘King’, ‘Razzmatazz’).

Сорта отличались по окраске (белая, молочно-белая, насыщенная розовая, фиолетово-розовая, пурпурная, красно-оранжевая) и строению соцветий (простые, «махровые»). Диаметр соцветий варьировал от 7–11 до 12–14 см (‘King’). По числу соцветий на побеге максимальными показателями характеризовался сорт *E. purpurea* ‘White Swan’ (4), минимальными – *E. hybridum* ‘Hot Papaya’ (2). По числу генеративных побегов к наиболее продуктивным отнесены сорта *E. purpurea*, к малопродуктивным (не более 2 у трехлетних рамет) – *E. hybridum* ‘Hot Papaya’.

Наиболее высокие средние показатели реальной семенной продуктивности в терминальных соцветиях при свободном опылении установлены у сортов *E. purpurea* ‘King’, ‘Magnus’ (223,1–268,2 семянок на побег), ‘White Swan’ (от 83,7 до 112,4 семянок). У сортов *E.* ‘Razzmatazz’ и ‘Pink Double Delight’ отмечено образование единичных полноценных семянок только в отдельные годы, т.е. нерегулярно; более высокая РСП у сорта *E. hybridum* ‘Hot Summer’ (2–32 семянок). *E. hybridum* ‘Milkshake’, ‘Hot Papaya’ не плодоносят.

Таким образом, высокие показатели семенной продуктивности имели сорта с типичными для вида краевыми язычковыми и центральными мелкими трубчатыми цветками с «ромашковидной» формой соцветия.

При выращивании из гибридных семян отобрана перспективная низкорослая форма *Echinacea* высотой 46–50 см и диаметром соцветий 9–11 (10) см, с красными язычковыми цветками в количестве 14–17 (16), устойчивая в грунте. В интродукционной популяции выделена низкорослая форма *E. purpurea* с ярко-розовыми соцветиями, перспективная для посадок в бордюрах. От сорта 'Razzmatazz' получены махровые формы, повторяющие материнскую, но уступающую ей по размерам соцветий.





Изученные сорта нуждаются в регулярном делении кустов раз в 4–5 лет.

По итогам интродукционных испытаний в южной тайге Западной Сибири для широкого использования в озеленении рекомендованы сорта *E. purpurea* 'White Swan', 'King', 'Magnus', 'Pink Double Delight', 'Razzmatazz', отличающиеся высокой устойчивостью в открытом грунте.

Высокой декоративностью в условиях Томска отличался сорт *E. pallida* 'Красуня прерий' селекции Полтавской государственной аграрной академии, достигающий в высоту в среднем 87,3 см, с длинными язычковыми цветками.

Исследование химического состава *E. purpurea.* В связи с перспективами культивирования *E. purpurea* в качестве лекарственной культуры изучен ее химический состав. Наибольшее накопление биологически активных веществ отмечено в листьях и соцветиях, минимальное – в стеблях, преимущественно в фенофазы бутонизации и цветения.

Содержание полисахаридов в листьях и соцветиях изученных образцов *E. purpurea* в разные фенофазы в 2006–2008 гг. варьировало от 9,1 до 15,9 %. Содержание общих сахаров у различных образцов *E. purpurea* отличалось незначительно. Максимальное количество полисахаридов накапливалось в стеблевых листьях *E. purpurea* 'White Swan' третьего года жизни в начале цветения, а восстанавливающих сахаров – в соцветиях в фазу конца цветения. Содержание органических кислот составляло в розеточных листьях до 5,4 %, стеблевых листьях – до 3,8 %, соцветиях – до 3,4 %, в стеблях – до 2,3 %, дубильных веществ пирокатехиновой группы – от 2,7 до 16,4 % [348].

Наибольшее количество аскорбиновой кислоты накапливали стеблевые и прикорневые листья. Например, в 2008 г. максимальное содержание аскорбиновой кислоты отмечено в стеблевых листьях различных образцов *E. purpurea* в фазу массового цветения – 96,23–103,53 мг на 100 г свежей массы (табл. 44).

Таблица 44

Содержание аскорбиновой кислоты в стеблевых листьях различных образцов *E. purpurea*(2008 г.), мг на 100 г свежей массы

Образец	Бутонизация	Начало цветения	Массовое цветение
	M±m		
Репродукция СибБС	48,87±2,14	68,24±1,84	103,53±2,40
Венгрия, Сегед	46,62±1,46	72,74±2,47	98,28±5,16
Польша, Люблин	43,18±1,49	60,21±1,73	98,27±2,96
Франция, Страсбург	36,08±0,62	61,78±0,39	89,70±3,31

Качество лекарственного сырья *E. purpurea* регламентируется Временной фармакопейной статьей (ВФС–42-2371–94) и определяется суммой производных оксикоричных кислот (ОКК) в пересчете на цикориевую кислоту с абсолютным значением не менее 2,1 %. Накопление оксикоричных кислот варьирует в зависимости от возраста растений, условий и продолжительности их культивирования, фазы вегетации.

Содержание суммы гидрооксикоричных кислот (ГОКК) в пересчете на цикориевую кислоту в разные фазы вегетации варьировало в листьях и соцветиях различных образцов и сортов *E. purpurea* от 0,8 до 5,8–6,3 % и было минимальным в стеблях – 0,4–2,2 % от массы воздушно сухого сырья [348, 349].

Отмечена тенденция к уменьшению накопления ГОКК в различных органах к концу цветения, а в фазу плодоношения содержание ГОКК вновь увеличивалось. Полученные данные близки к показателям, приводимым в литературе [356, 357].

Таким образом, большинство изученных биологически активных веществ имеют максимум накопления в фазы бутонизации и цветения, что следует учитывать при сборе лекарственного сырья. В высушенном сырье доля стеблей возрастала, а соцветий падала, что необходимо принимать во внимание при разработке технологий уборки надземной части растений.

Содержание флавоноидов в соцветиях различных образцов *E. purpurea* в 2018 г. колебалось от 0,49 до 0,92 %, в стеблевых листьях – от 0,89 до 1,82 %, розеточных листьях – от 1,04 до 2,58 % в пересчете на рутин. Наибольшее количество флавоноидов накапливалось в розеточных листьях молодых растений в фазу бутонизации – начала цветения – 2,58 %. Полученные результаты близки к значениям, приводимым в литературе для Украины и России [358, 359].

Урожайность зеленой массы *E. purpurea* – 30–35 т/га, сухой травы – 10–13 т/га, сухих корней – 2,2 т/га, семян с 2–3-летних плантаций – от 2,5 до 3,0 ц/га. Сырая масса надземной части двулетних растений составляла 147,5–442 г, сухая – от 42 до 126 г.

Для использования в качестве лекарственного сырья перспективны образцы *E. purpurea* с хорошо облиственными и ветвистыми побегами.

В 2012 г. был испытан образец *E. tennesseensis* (Beadle) Smal. с желтыми язычковыми цветками, полученный из ботанического сада Германии. В природе в Северной Америке *E. tennesseensis* произрастает в штате Тенесси на сухих скалистых участках на высоте 100–200 м над ур. м. [133]. При выращивании лабораторно-тепличногрунтовым способом растения перезимовывали и цвели, после чего выпадали, т.е. развивались как монокарпики (двулетники). По-видимому, условия южной тайги являются для вида неблагоприятными по термическому режиму.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам. *E. purpurea* в генеративном состоянии отличается высокой устойчивостью к абиотическим факторам среды. Полив необходим только

при наступлении жаркой и сухой погоды. *E. pallida,* напротив, отличается высокой засухоустойчивостью, но недостаточно зимостойка.

На некоторых растениях *E. purpurea* могут встречаться грибные патогены, однако проявление болезней не носит массового или агрессивного характера. В конце вегетации отмечены незначительные повреждения розеточных листьев энтомовредителями. Возможно, комплекс болезней и вредителей *Echinacea* в южной тайге еще не сформирован.

Интродукционная оценка. В результате многолетних исследований, проведенных в Сибирском ботаническом саду, создан генофонд различных образцов и сортов *E. purpurea* с высоким содержанием биологически активных веществ, высокой продуктивностью, декоративностью, перспективный для селекционных исследований. Отобранные образцы отнесены к высокоустойчивым в изученном регионе. *E. pallida* может культивироваться в южной тайге Западной Сибири в качестве малолетника и отнесена к среднеустойчивым интродуцентам.

***Liatris* Gaertn. ex Schreb.** Виды рода лиатрис (*Liatris*) относятся к числу перспективных малораспространенных оригинальных декоративных растений североамериканской флоры, устойчивых к болезням и вредителям.

В настоящее время род *Liatris* представлен в СибБС ТГУ 3 видами и 4 сортами (‘Kobold’, ‘Alba’, ‘Picador’, ‘Горящая звезда’).

География, экологические группы, биоморфа. Изученные виды распространены в восточных и южных областях США, где произрастают в прериях, лесах, на лугах, по окраинам дорог [133]. Являются мезофитами, гелиофитами, преимущественно мезотрофами. Биоморфа – гемикриптофиты, короткокорневищные поликарпические многолетние полурозеточные растения с клубневидно утолщенным мясистым корневищем.

Семенное размножение. Антэкология. У представителей рода *Liatris* цветок обоеполый, с трубчатым венчиком. Цветки собраны в корзинки диаметром до 1,5–2,0 см, которые, в свою очередь, формируют плотное колосовидное соцветие.

Цветение начинается с распускания верхних соцветий, постепенно переходя на более нижние ярусы, т.е. наблюдается базипетальный тип цветения. В том же порядке идет и формирование, и созревание семянок в корзинках. Соцветия видов и сортов в роде *Liatris* однотипны по строению, различия лишь в количестве цветков в соцветии.

Цветки продуцируют нектар и пыльцу; наиболее активное посещение насекомыми происходило в период с 10 до 16 часов, т.е. наблюдался дневной тип цветения. Основной способ опыления – ксеногамия, самоопыление не выражено. Визуальные наблюдения, проведенные в Сибирском ботаническом саду, указывают на то, что цветки наиболее посещаемы Hymenoptera, Lepidoptera, реже представителями Diptera (сирфиды). Вероятно, это их основные опылители.

Фертильность пыльцевых зерен высокая: в пределах 90,9–94,2 %, у сорта ‘Alba’ 80,8 %, что является одним из факторов высокой результативности опыления. Соцветия видов и сортов в роде *Liatris* однотипны по строению, различия лишь в количестве цветков в соцветии.

Цветкам свойственны геркогамия и дихогамия в форме протерандрии. Имеется частичное временное разделение тычиночной и рыльцевой стадий, а также частичное пространственное разделение женских и мужских репродуктивных органов, что затрудняет самоопыление.

Цветки сохраняют декоративность до 7 суток включительно.

Сезонный ритм развития. Анализ многолетних фенологических данных с 2000 по 2018 г. показал, что начало отрастания отмечено у исследованных видов преимущественно в первой декаде мая, т.е. они отнесены к многолетникам со средними сроками отрастания. Начало стрелкования происходило с 26 мая по 1 июня. Зацветали исследованные виды во второй и третьей декадах июля, реже в августе (сорт ‘Alba’). Массовое цветение видов отмечено с первой декады августа до сентября.

Общая средняя продолжительность цветения исследованных образцов 46–53 суток, что позволяет отнести их к длительноцветущим растениям. Средняя продолжительность периода от начала цветения до начала созревания семянок в сентябре–октябре составляет от 56 до 59 дней.

Семенное размножение. Биометрические характеристики и всхожесть семянок. Созревание семянок происходит в конце сентяб-

ря – начале октября. Осенние холода и образующийся снежный покров вызывают вынужденное окончание вегетации видов рода, однако растения успевают, как правило, пройти полный цикл сезонного развития.

Средняя масса 1 000 штук семянок варьирует от 2,56 до 3,46 г. Местоположение семянок в соцветии обуславливает их неоднородность, что объясняется созреванием в разных погодных условиях. Наиболее крупные семянки располагаются в верхней части соцветия

По литературным данным, всхожесть семянок различных видов *Liatris* составляет от 47 до 96 % с периодом прорастания от 8 до 22 дней; у некоторых видов отмечен покой семян [360–362]. По данным, приводимым C.A. Parks and T.H. Boyle [363], всхожесть семянок *L. spicata* варьировала от 52 до 64 %; стратификация при температуре 4°C в течение 10 недель увеличивала всхожесть до 98 %, как и обработка их бензиладенином. В годы с теплой и продолжительной осенью качество семянок значительно повышалось. После хранения в течение 3 лет всхожесть семянок резко снижалась.

Анализ многолетних данных всхожести семянок видов и сортов *Liatris*, интродуцированных в СибБС ТГУ, показал, что лабораторная всхожесть на свету при температуре 22 °C варьировала в 2002–2017 гг. от 33,3 до 77,5 %, период прорастания – от 7 до 16 дней, начало прорастания отмечено на 2–9-й день.

С целью изучения влияния условий проращивания на всхожесть семянок в 2008 г. были проведены эксперименты. Лабораторную всхожесть определяли в марте 2008 г. при температуре 20–22 °C на свету и в темноте, грунтовую всхожесть – при посеве семянок в теплице в земляную смесь из дерновой земли, торфа и песка (3:2:1) при температуре 20–22 °C.

Период прорастания семянок зависел от видовой и сортовой принадлежности. У *L. spicata* и ее сортов прорастание в лабораторных условиях начиналось на 4–8-й день, а у *L. pycnostachya* – на 10–13-й день; при посеве в теплице – на 17–26-й день. Основная часть проростков, независимо от условий опыта, появлялась в течение 20 дней от начала прорастания. Наибольший процент всхожести имели сорта *L. spicata* ‘Горящая Звезда’ и ‘Kobold’, наименьший – *L. pycnostachya* (рис. 57).

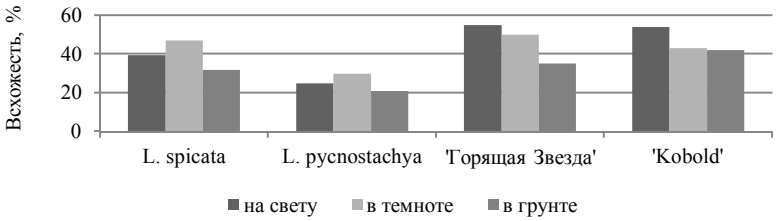


Рис. 57. Прорастание семянок видов и сортов *Liatris* в зависимости от условий эксперимента (2008 г.)

Наибольший процент всхожести имели сорта *L. spicata* ‘Горящая Звезда’ и ‘Kobold’, наименьший – *L. pycnostachya* (см. рис. 57).

Средняя лабораторная всхожесть семянок на свету не превышала в опыте 54,7 %; вероятно, свет не является активным стимулятором прорастания семянок. Грунтовая всхожесть видов и сортов *Liatris* ниже, чем лабораторная, – не более 42 % (рис. 58).

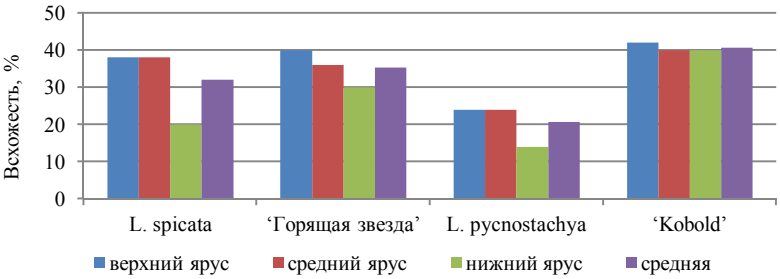


Рис. 58. Грунтовая всхожесть семянок видов и сортов *Liatris* из разных ярусов соцветия (условия опыта: 17–18°С, теплица)

Для определения грунтовой всхожести семянок исследуемых видов и сортов *Liatris* 10 марта 2009 г. был произведен повторный опыт посредством их посева в ящики в теплице в земляную смесь из дерновой земли, торфа и песка (3 : 2 : 1). Прорастание наблюдали в течение месяца с начала появления первых всходов при температуре 17–18°С. Семена всходили на 14–26-й день после посева. *Liatris spicata* и его сорта ‘Kobold’ и ‘Горящая Звезда’ имели более высокую всхожесть семянок, чем *L. pycnostachya*. Наиболее высокую

всхожесть имели в основном семянки верхних и средних ярусов соцветия (см. рис. 58).

Таким образом, местоположение семянок в соцветии обусловливает их неоднородность, что объясняется созреванием семянок в разных погодных условиях в течение вегетационного периода. Семянки нижних ярусов имеют меньшие размеры и, соответственно, массу, они же, за некоторым исключением, отличаются более низкой всхожестью.

Семенная продуктивность видов *Liatris* на территории Сибири практически не изучена. Публикации по данному вопросу отсутствуют.

В условиях интродукции в южной тайге Западной Сибири исследованные растения регулярно плодоносят. Реальная семенная продуктивность молодых генеративных растений варьирует от 649 до 733 семянок на побег и от 2 466,2 до 3 298,5 семянок на особь (табл. 45). Наиболее высокие показатели РСП установлены у *L. pycnostachya*, что обусловлено наибольшим числом генеративных побегов и наибольшим числом корзинок в соцветии. С возрастом РСП видов рода *Liatris* значительно возрастает в связи с увеличением числа побегов на особь.

Таблица 45

Реальная семенная продуктивность молодых генеративных особей видов и сортов *Liatris*, интродуцированных в СибБС ТГУ

Вид, сорт	Число побегов на особь, шт.	Число корзинок на побег, шт.	Число семянок на побег, шт.	Число семянок на особь, шт.
	M ± m CV, %			
L. pycnostachya	4,5 ± 2,6 57,8	72,0 ± 5,9 15,4	733,0 ± 55,0 22,6	3298,5 ± 298,0 57,5
L. spicata	3,5 ± 1,1 39,3	54,6 ± 11,4 25,6	709,8 ± 39,3 27,8	2484,3 ± 183,0 37,4
L. spicata ‘Горящая Звезда’	3,8 ± 1,9 50,0	59,0 ± 9,9 16,8	649,0 ± 30,6 19,6	2466,2 ± 203,0 57,1

Цитогенетические исследования. Образцы *L. spicata* и *L. pycnostachya*, как показали исследования, проведенные в Сибирском ботаническом саду в 2006 г. Л.А. Малаховой, являются диплоидами

(2n = 20), что согласуется с литературными данными [354]. Хромосомы исследованных видов мелкие, их размеры в пределах кариотипа колеблются от 1,8 до 3,2 мкм.

Онтогенез. В онтогенезе изучаемых видов рода *Liatris* выделены следующие возрастные периоды: латентный; прегенеративный с 4 онтогенетическими состояниями (проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные); генеративный. Сенильный период не выражен в связи со своевременным делением генеративных стареющих растений. На втором году жизни растения, выращиваемые лабораторно-теплично-грунтовым способом, переходят в молодое генеративное состояние (g_1). В генеративном возрастном состоянии вид представляет собой полурозеточный травянистый поликарпик. Все особи цветут и плодоносят. У них образуется от 1 до 9 генеративных побегов высотой от 50 см до 70 см, в среднем от 2 до 3 побегов. В одном соцветии у разных видов формируется от 23 до 160 (180) корзинок – это один из наиболее вариабельных признаков у исследованных образцов. На третьем году жизни растения вступали в средневозрастное генеративное состояние (g_2), которое характеризовалось увеличением основных биометрических показателей, особенно числа побегов (от 4 до 17 на особь).

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g_3) наступало на 6–8-м году жизни и отличалось значительным уменьшением продуктивности, особенно числа генеративных побегов – до 1–2 на особь, развитием деструктивных процессов в подземной части растений.

Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам. Выпадов взрослых генеративных растений не отмечено. Изученные виды следует отнести к устойчивым в грунте при соблюдении правил агротехники. На семянках *L. spicata* доцентом кафедры сельскохозяйственной биологии Томского государственного университета Ю.А. Чикиным диагностирован альтернариоз.

Интродукционная оценка. Исследованные виды рода *Liatris* отнесены к устойчивым и оригинальным многолетникам при интродукции в Сибирском ботаническом саду. Они могут быть использованы в цветочном оформлении миксбордеров, бордюров, в качестве срезочных культур.

Интродукционная оценка и применение в озеленении декоративных растений семейства Asteraceae. 73 вида отнесены к устойчивым и высокоустойчивым многолетникам при интродукции в Сибирском ботаническом саду (см. прил. А). *Artemisia schmidtiana*, *Catananche caerulea*, *Chrysanthemum zawadskii*, *Doronicum orientale*, *Echinacea pallida*, *Gaillardia aristata*, *Leibnitzia anandria* и др. являются среднеустойчивыми интродуцентами, нуждающимися в создании специальных микроклиматических условий для выращивания и регулярном (за исключением *Artemisia schmidtiana*) искусственном возобновлении.

Южносибирский вид *Stokesia laevis* характеризовался слабой устойчивостью в открытом грунте и отнесен к малоперспективным растениям. Р.А. Карписонова [243] не рекомендует виды родов *Stokesia* и *Catananche* для внедрения в озеленение средней полосы России. Однако, по нашим данным, испытанный образец *Catananche caerulea* оказался неплохо адаптированным к условиям лесной зоны Западной Сибири и может использоваться как малолетняя культура в качестве иммортелей и растений для каменистых садов. В то же время испытанный образец восточносевероамериканского вида *Boltonia asteroides* L. (Польша, Люблин), рекомендуемый для средней полосы России [243], в южной тайге Западной Сибири оказался неперспективным. Он слишком поздно зацветал (конец августа – начало сентября) и не смог адаптироваться к условиям Томска. Для окончательных выводов необходимо проведение дополнительных исследований образцов из различных ботанических садов европейской части России.

Большинство исследованных видов являются среднерослыми с высотой генеративных побегов от 45 до 70 см (*Centaurea scabiosa*, *Tanacetum coccineum* и др.). Они могут быть успешно использованы при создании групп, миксбордеров, массивов, в качестве срезочных растений при создании цветников в летний и позднелетний период. Высокорослые (от 75 до 120–130 см) (*Centaurea macrocephala*, *Ligularia dentata* и др.) и очень высокие (до 180 см и выше) (*Kalimeris incisa*, *Ligularia sibirica* и др.) многолетники рекомендованы для цветочного оформления переходных зон от газонов к древесно-кустарниковому ярусу, созданию массивов и групп по окраинам цветников. Для посадки в каменистых садах могут быть использова-

ны низкорослые виды: различные сорта *Aster alpinus*, *Erigeron compositus*, виды рода *Antennaria* и др. Для осенних композиций – раннецветущие сорта *Symphyotrichum novae-angliae*, *S. novi-belgii*, *S. dumosus*, формирующие декоративный габитус.

Окраска соцветий перимущественно желтая, оранжевая, белая, реже красная (*Tanacetum coccineum*), лилово-фиолетовая (*Liatris*), розовая (*Echinacea*, *Eupatorium* и др.), голубая (*Catananche caerulea*, *Cyanus montanus*, *Galatella angustissima*, *Symphyotrichum laeve* и др.).

Из видов сибирской флоры, мало используемых в региональном озеленении, перспективны *Aster tataricus*, *Eurybia sibirica*, *Galatella angustifolia*, а также *Kalimeris incisa* и *Ligularia sibirica*, отличающиеся стабильным цветением.

К перспективным орнаментальным многолетникам для применения в городском или приусадебном озеленении отнесены также виды североамериканской флоры: *Echinacea purpurea*, *Eupatorium maculatum*, *E. purpureum*, *Liatris*, *Symphyotrichum laeve*, представитель восточноазиатской флоры – *Ligularia dentata*, кавказский вид *Inula magnifica*, а также *Achillea filipendulina*, *Anaphalis margaritacea*, *Aster amellus*, *A. glehnii*, *Coreopsis grandiflora*, *C. verticillata*, *Cyanus montanus* и др. Наиболее перспективны сорта *S. novi-belgii* ‘Marie Ballard’, ‘Karmin Kippel’, ‘Schneekuppe’, *Aster dumosus* ‘Lady in Blue’, ‘Jenny’, ‘Silberblaukissen’, ‘Blue Lagune’ и др.

Таким образом, на основе проведенных исследований накоплен значительный материал для анализа интродукционной устойчивости видов из различных флористических областей земного шара, выявления путей адаптации растений разнообразных жизненных форм к условиям интродукции в южной тайге Западной Сибири.

Глава 6. ИНТРОДУКЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ, ВОПРОСЫ ОХРАНЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ПРАКТИЧЕСКОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Заключительным этапом интродукционных исследований является проведение комплексной интродукционной оценки биологической устойчивости исследованных видов, а также разработка рекомендаций по их охране и практическому использованию.

6.1. Оценка интродукционной устойчивости изученных видов

Таксономический анализ. Наибольшим видовым разнообразием в эксперименте представлены семейства Asteraceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae, Saxifragaceae, Campanulaceae, Brassicaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae. Большинство исследованных интродуцентов отнесено к высокоустойчивым (41,1 %) и устойчивым (41,6 %) многолетникам при интродукции в лесной зоне Западной Сибири (рис. 59).

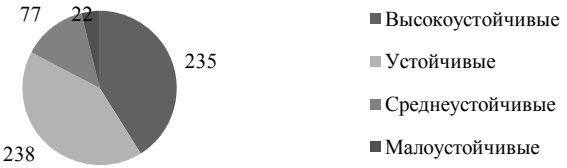


Рис. 59. Интродукционная устойчивость изученных видов и гибридов в подзоне южной тайги Западной Сибири

Среднеустойчивых интродуцентов – около 13,5 %: группа малоустойчивых многолетников включает 22 вида из 15 семейств, что со-

ставляет всего 3,8 % от общего числа исследованных таксонов (см. прил. А).

Хорологический анализ. В зависимости от географической приуроченности, интродуцированные в Сибирском ботаническом саду ТГУ виды были подразделены на 23 группы: космополитная, голарктическая (циркумбореальная), евроазиатская (включая евросибирскую), общеазиатская, североазиатская, центральноазиатская, восточноазиатская, сибирская, европейская, южноевропейская, балканская, европейско-североамериканская, кавказская, европейско-кавказско-малоазиатская, средиземноморская, европейско-средиземноморско-кавказско-малоазиатская, азиатско-североамериканская, североамериканская, западно-североамериканская, восточно-североамериканская, новозеландская, австралийско-новозеландская, южно-американская.

Среди высокоустойчивых и устойчивых видов преобладают интродуценты с широким ареалом, европейские (Восточная, Средняя и Западная Европа), азиатские, восточноазиатские (особенно манчжурские, сахалино-хоккайдские), североамериканские виды (рис. 60). В группе малоустойчивых и среднеустойчивых видов доминируют интродуценты из Средиземноморской области, Балканской провинции Бореального подцарства, южноевропейские виды, а также многолетники, распространенные в пределах Средиземноморья, Кавказа, Малой Азии. Группа включает некоторые теплолюбивые восточноазиатские и североамериканские виды, а также отдельные холодостойкие голарктические, евразийские, европейские, азиатские, североазиатские, сибирские виды, недостаточная или слабая устойчивость которых при интродукции в южной тайге Западной Сибири обусловлена особенностями их экологии (петрофит, ксерофит, кальцефил), биологии (полупаразит) и поясно-зональной приуроченности (горные биомы).

Эндемичные виды представляют значительный научный и практический интерес как объекты сохранения генетического биоразнообразия. В этой связи особенно следует отметить 20 эндемичных, гемиэндемичных и реликтовых видов сибирской флоры, которые являются ценными декоративными, лекарственными, медоносными растениями: *Adonis sibirica*, *Bergenia crassifolia*, *Brunnera sibirica* Steven, *Gym-*

nospermium altaicum, *Mertensia pallasii*, *M. sibirica*, *Waldsteinia ternata* и др. Большинство из них являются устойчивыми и высокоустойчивыми при интродукции в южной тайге Западной Сибири.

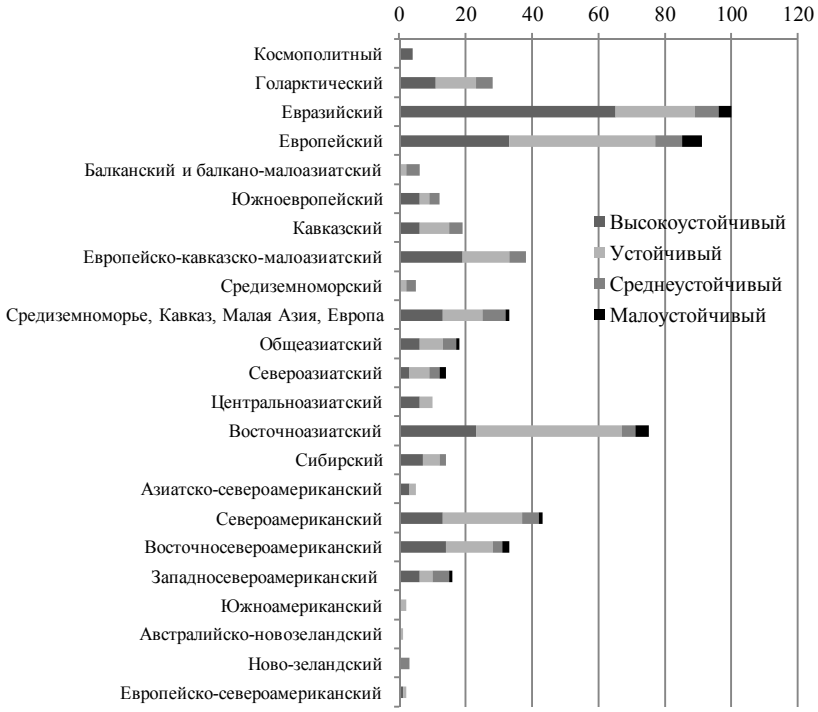


Рис. 60. Интродукционная устойчивость изученных видов в зависимости от принадлежности к географическому элементу

Остальные эндемичные виды, представленные в интродукционном эксперименте, распределены следующим образом: Кавказ (и Закавказье) – 19 таксонов, включая субэндемики, Балканы – 5 видов, Новая Зеландия – 3 вида, Пиренеи – 1 вид (*Leucanthemum maximum*), Альпы – 1 вид (*Wulfenia carinthiaca*), Карпаты – 1 вид (*Silene zawadskii*), Крым – 1 вид (*Cerastium biebersteinii*), Жигулевская возвышенность – 1 вид (*Thymus zheguliensis*), Дальний Восток – 2 вида (*Bergenia pacifica*, *Saxifraga purpurescens*), Северный и Северо-

Западный Китай – 1 вид (*Primula bulleyana*), Япония – 3 вида, Корея – 1 вид (*Aruncus aethusifolius*). Эндемичные несибирские виды отнесены в основном к среднеустойчивым (11) и устойчивым (15) многолетникам. 9 эндемичных видов флор Кавказа, Крыма, Дальнего Востока и Кореи являются высокоустойчивыми. *Primula bulleyana* и *Wulfenia carinthiaca* отнесены к малоустойчивыми.

Таким образом, географическое происхождение оказывает значительное влияние на устойчивость интродуцента.

Эндемики являются преимущественно видами горных систем Южной Сибири и Кавказа, что подтверждает значение данных регионов как центров флористического разнообразия и видообразования, перспективных для интродукции.

Поясно-зональная приуроченность. Изученные виды отнесены к 9 поясно-зональным группам и 4 комплексам (лесной, степной, горный, плюризональный) (рис. 61). Доминируют представители горного (277 видов) и лесного (188 видов) комплексов. Наиболее высокий процент устойчивых и высокоустойчивых видов установлен в лесной (93,6 % от общего числа исследованных видов данной группы), лесостепной (85,4 %) и горно-лесной (84,6 %) группах (рис. 61). Представители плюризонального комплекса крайне малочисленны и включают устойчивые и высокоустойчивые многолетники. Высокоустойчивые интродуценты отмечены как среди бореальных, так и неморальных видов, мало- и среднеустойчивые лесные виды являются преимущественно неморальными.

Процент средне- и малоустойчивых многолетников составляет в степной, горно-степной, горной общей поясно-зональных группах 29,2; 28,6; 26,4 % соответственно. Многие горные петрофиты-ксерофиты и степные ксерофиты подвержены в условиях южной тайги выпреванию и вымоканию в послезимний период.

В группах высокогорных и арктo-высокогорных видов определяющее значение имеет экологическая пластичность интродуцента, позволяющая ему успешно адаптироваться к иным, нежели в высокогорьях, условиям обитания с высокими температурами почвы и воздуха, периодами недостатка гидротермических ресурсов в летний период. Здесь, по-видимому, определяющую роль играет привлечение образцов из природы и культуры с более высокими адап-

тационными возможностями; нередко более эффективна интродукция «окультуренных» образцов из европейской части России и Сибири. Среди высокогорных видов доля малоустойчивых и среднеустойчивых интродуцентов достигала 22,7 %.

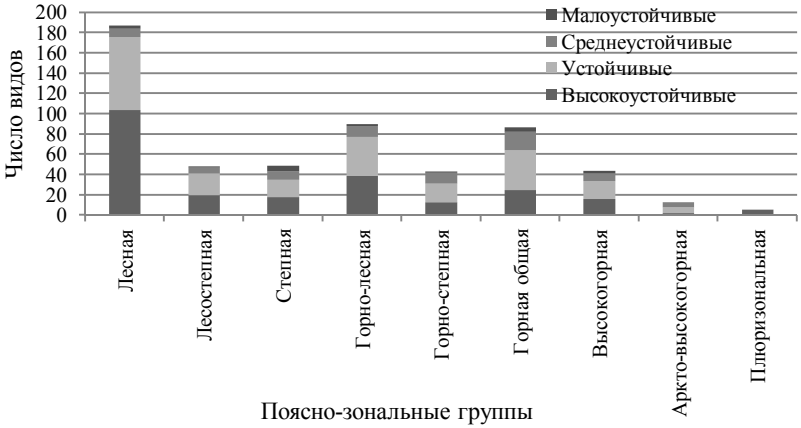


Рис. 61. Взаимосвязь интродукционной устойчивости и поясно-зональной приуроченности исследованных видов

Экологические группы. Интродукционные возможности видов в значительной степени определяет экологическая пластичность. Тенденция к экологической специализации нередко является отрицательным прогностическим признаком при оценке интродукционных возможностей вида. Препятствием для практического использования может стать сложная агротехника узкоспециализированных видов растений, требующих создания специальных почвенных условий (галофиты, псаммофиты, петрофиты).

Изученные виды были распределены по отношению к основным экологическим факторам следующим образом.

По отношению к увлажнению субстрата с учетом атмосферной влажности воздуха самой многочисленной группой являются мезофиты (54 % от общего числа видов и гибридов), наиболее адаптированные к почвенно-климатическим условиям южной тайги с высоким снежным покровом и достаточным, а в отдельные годы из-

быточным увлажнением (рис. 62). На долю ксеромезофитов и мезоксерофитов приходится соответственно 14,7 и 10,5 %. Незначительна доля гигрофитов – 0,9 %, и гидрофитов – 0,5 %, более многочисленны группы гигромезофитов и мезогигрофитов, составляющих в целом 9,3 % от общего числа исследованных таксонов. Представители последних групп неустойчивы к водному дефициту и нуждаются в регулярном увлажнении в засушливые периоды вегетации. Наоборот, высокой засухоустойчивостью отличается группа ксерофитов (58 видов, 10,1 %), представители которой, однако, в большей степени подвержены выпреванию и вымоканию по сравнению с остальными экогруппами; вероятно, поэтому доля среднеустойчивых и малоустойчивых многолетников здесь наиболее высокая – 29,3 % от их общего числа против 14,9 % у мезофитов, 16,7 % – у мезоксерофитов и ксеромезофитов и 24,2 % – у мезогигрофитов (рис. 62). Значительная часть среднеустойчивых и малоустойчивых видов в группе мезофитов является психрофитами, связанными с обитанием в особых температурных условиях высокогорий, что объясняет их недостаточную устойчивость при интродукции в условиях южной тайги Западной Сибири.

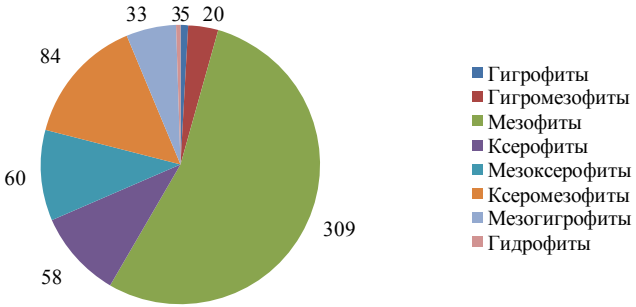


Рис. 62. Спектр изученных интродуцентов по отношению к увлажнению

Соответственно, процент высокоустойчивых и устойчивых многолетников в пределах экогрупп наиболее высокий у мезофитов – 85,1 % и гигромезофитов – 94,7 % (группа малочисленна), а у ксеромезофитов и ксеромезофитов составляет 83,3 %, мезогигрофитов – 77,1 %, ксерофитов –71,1 %. В группе ксерофитов высокой

устойчивостью отличаются суккуленты, а многие средне- и малоустойчивые виды связаны происхождением со Средиземноморьем, Южной Европой, Малой Азией.

В целом можно считать, что комплекс почвенно-климатических условий подтайги наиболее благоприятен для интродукции мезофитов, ксеромезофитов, мезоксерофитов, гигромезофитов.

По отношению к свету подавляющее большинство исследованных таксонов отнесены к гелиофитам (66,1 %) и сциогелиофитам (26,6 %). Сциофиты, отличающиеся стенотопностью, что ограничивает их возможности для культивирования, и гелиосциофиты, являющиеся составной частью лесного комплекса, достигают соответственно 3,1 и 4,2 %.

Наиболее высокий процент среднеустойчивых и малоустойчивых видов установлен среди гелиофитов, где он составляет 22,2 % от общего числа видов экогруппы. Значительно меньше он в экогруппе сциогелиофитов – 6,6 %, виды которой отличаются большей пластичностью по отношению к фактору освещенности. Соответственно, доля высокоустойчивых многолетников выше у сциогелиофитов – 48,7 % против 38,9 % в группе гелиофитов. Группы сциофитов и гелиосциофитов непрезентативны для анализа.

По отношению к богатству почв большинство исследованных видов и гибридов являются мезотрофами (около 60 %), мезоэвтрофами (21,5 %), мезоолиготрофами (12,4 %), что обусловлено приуроченностью большинства видов к лесному и луговому фитоценотическим комплексам. Крайне малочисленны олиготрофы (13 видов) и эвтрофы (17 видов).

Группа облигатных и факультативных петрофитов включает 134 вида, псаммопетрофитов – 79 видов, псаммофитов – 17 видов. Среди них преобладают устойчивые и высокоустойчивые интродуценты, которые составляют 47,8 и 27,8 % от общего числа видов группы, среднеустойчивые и малоустойчивые многолетники соответственно 18,3 и 6,1 %. Однако доля петрофитов и псаммофитов среди малоустойчивых видов в целом составляет около 64 %, а в группе среднеустойчивых видов достигает 54,5 %.

Биоморфы. Большинство изученных интродуцентов (72,6 %), являются гемикриптофитами, наиболее распространенными в уме-

ренной зоне Северного полушария. Хамефиты составляют 17,1 %, геофиты – 10,3 % от общего числа видов и гибридов (рис. 63).

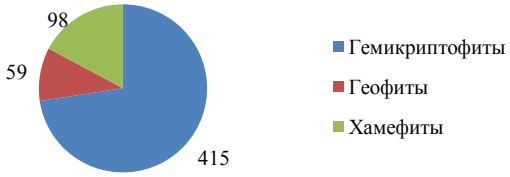


Рис. 63. Спектр жизненных форм изученных видов в зависимости от расположения почек возобновления

Существует связь между характером биоморфы и интродукционной устойчивостью, зимостойкостью вида, хотя и не всегда однозначная. По нашим исследованиям, процент устойчивых и высокоустойчивых видов более высокий в группе геофитов (89,8 %) и гемикриптофитов (83,1 %), среди хамефитов он составляет 76,5 % (рис. 64). Среди геофитов преобладают высокоустойчивые виды (49,1 % от общего числа видов группы), а устойчивые и среднеустойчивые многолетники составляют соответственно 40,7 и 10,2 %, малоустойчивые отсутствуют. Некоторые геофиты, интродуцированные в Сибирском ботаническом саду, являются представителями термофильной кавказской (Колхида) и восточноазиатской (Северный Китай, Япония, Корея) флор: *Paeonia macrophylla*, *P. wittmanniana*, *Diphylleia grayi* F. Scmidt, *Rodgersia* A. Gray и др. Нахождение почек возобновления в неблагоприятный холодный период в почве на некоторой глубине позволяет им неплохо адаптироваться к условиям подзоны южной тайги Западной Сибири, однако значительное несоответствие температурных и световых условий не дает возможности реализовывать в полной мере их репродуктивные и продукционные способности.

У гемикриптофитов процент высокоустойчивых многолетников существенно выше, чем у хамефитов (43,6 против 28,6 %), а доля средне- и малоустойчивых интродуцентов ниже (16,9 % у гемикриптофитов против 23,5 % у хамефитов).

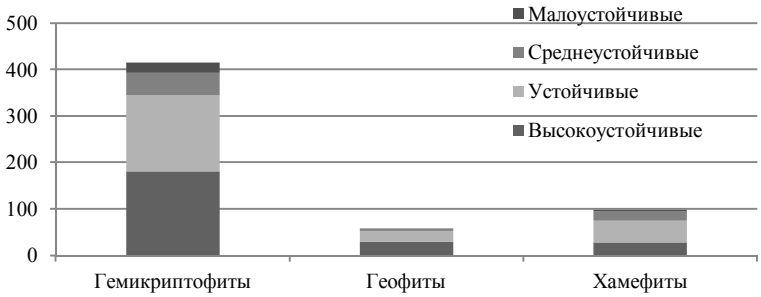


Рис. 64. Интродукционная устойчивость видов и гибридов различных жизненных форм

В целом для интродукции в южной тайге Западной Сибири более перспективны геофиты и гемикриптофиты. Можно согласиться с Б.Н. Головкиным [107], объяснявшим меньшую устойчивость хамефитов морфологической и филогенетической гетерогенностью данной группы.

В соответствии с эколого-морфологической классификацией жизненных форм среди исследованных видов при интродукции в южной тайге Западной Сибири выделено 10 групп (рис. 65).

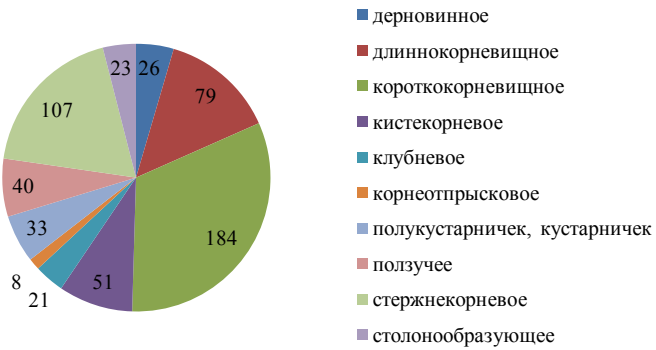


Рис. 65. Спектр жизненных форм изученных видов

Доля полукустарничков и кустарничков невелика – 5,8 % от общего числа исследованных видов: это представители семейств Lamiaceae (9), Rosaceae (7), Brassicaceae (6), Crassulaceae (2), Hyperi-

caceae (2), Polemoniaceae (2) и другие, связанные происхождением преимущественно с термофильной средиземноморской и европейской флорой, а также некоторые восточноазиатские, североамериканские, евросибирские (*Dryas*), ново-зеландские, австралийско-новозеландские, южноамериканские виды, приуроченные, как правило, к хорошо дренированным местообитаниям. Виды данной группы отличаются разной вегетативной подвижностью.

Травянистые поликарпики составляют более 94 % от общего числа исследованных видов, из них наиболее многочисленной биоморфологической группой являются короткокорневищные растения, на долю которых приходится более 32 %. Стержнекорневые многолетники составляют около 19 %, длиннокорневищные – 13,8 %, кистекорневые – около 9 %, ползучие – 6,6 %.

Остальные биоморфы немногочисленны: клубнеобразующие (клубневые и корнеклубневые) (3,6 %), плотно- и рыхлодерновинные (4,5 %), корнеотпрысковые (1,4 %), столонообразующие (4 %).

При сравнении интродукционной устойчивости различных биоморфологических групп наибольшее число малоустойчивых и среднеустойчивых многолетников выявлено среди полукустарничков, дерновинных и стержнекорневых растений: 39,4, 42,3 и 24,2 % от общего числа видов группы. Малоустойчивые виды отсутствуют в группах столонообразующих, клубневых, корнеотпрысковых растений, которые, однако, представлены небольшим числом таксонов.

Высокоустойчивые многолетники в пределах биоморфологических групп преобладают среди столонообразующих растений (70,8 %), корнеотпрысковых (85,7 %, группа нерепрезентативна) и длиннокорневищных многолетников (53,2 %), составляют 44,6–45 % среди короткокорневищных, кистекорневых интродуцентов, только 24,2–28 % среди полукустарничков и стержнекорневых многолетников и 19,2 % в малочисленной группе дерновинных растений. Меньшая устойчивость стержнекорневых, дерновинных многолетников и полукустарничков, скорее всего, связана с их недостаточной устойчивостью к выпиранию и вымоканию.

В целом процент устойчивых и высокоустойчивых интродуцентов максимальный в составе столонообразующих (94,7 %), ползучих

(92,5 %), длиннокорневищных (91,7 %), кистекорневых (88,2 %) растений и достигает 82,6 % у короткокорневищных многолетников.

Сезонный ритм развития. По срокам отрастания виды подразделены на 3 группы: ранние, средние и поздние. Подавляющее большинство составляют ранние (354) и средние (203) виды. Среднеотрастающие виды преобладают среди восточноазиатских, восточносевероамериканских и североамериканских видов, а также играют значительную роль среди геоэлементов, распространенных в пределах Средиземноморской области, Европы, Кавказа, Малой Азии. 16 видов с поздними сроками отрастания являются представителями вочсточноазиатской, североамериканской флоры, а также Средиземноморья и Малой Азии.

При сравнении интродукционной устойчивости в ритмологических группах с различными сроками отрастания установлено, что максимальный процент высокоустойчивых видов определено среди ранноотрастающих многолетников: около 49 (от общего числа видов группы) против 30 % в группе средних и 12,5 % в группе поздних интродуцентов.

Таким образом, как и следовало ожидать, прослеживается связь между сроками отрастания и эколого-географическим происхождением видов и их интродукционной устойчивостью.

В зависимости от сроков цветения исследованные виды подразделены на 5 ритмологических групп, и у 3 видов цветение отсутствует (рис. 66). Наиболее многочисленной и разнообразной, как и следовало ожидать, является группа летних видов (271).

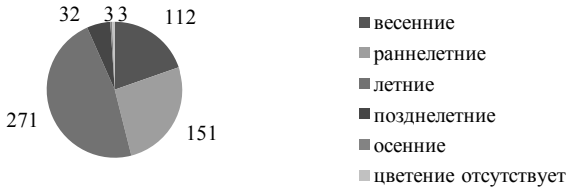


Рис. 66. Распределение изученных таксонов по срокам цветения

Большинство видов инорайонных флор, попадая в северные регионы Западной Сибири, находятся в условиях, менее благоприят-

ных по комплексу природно-климатических факторов по сравнению с естественными местообитаниями. Поэтому решающее значение для успешной интродукции видов растений является их адаптивный потенциал, характеризующийся специфичной для каждого вида взаимосвязью адаптивных реакций в процессе индивидуального и исторического развития.

Одной из форм адаптации растений к климатическим условиям северных регионов является ускорение темпов развития растений в условиях короткого лета, в том числе раннее цветение.

В интродукционном эксперименте представлено 112 весенних и 151 раннелетний вид, у которых раннее цветение обусловлено тем, что в почках возобновления растений с осени сформирован генеративный побег. Особое явление, обеспечивающее эффект «флорального опережения в развитии» [364], представляют собой гистерантные растения: *Darmera peltata*, *Gymnospermium altaicum*, *Hepatica asiatica*, *Petasites japonicus* subsp. *giganteus*, *Pulsatilla flavescens*, а также виды рода *Adonis* L. Вероятно, гистерантные растения являются адаптацией к более благоприятному световому (лесные ценозы) или водному (степи) режиму, которая способствует развитию и опылению видов в более комфортных условиях.

Наиболее многочисленной и разнообразной по систематическому составу и географическому происхождению, как и следовало ожидать, является группа летних многолетников, включающая 271 вид. Остальные группы немногочисленны: позднелетние – 32 вида, осенние – 3 вида, и у 3 видов цветение отсутствовало, что не является критичным, так как они представлены декоративно-лиственными растениями.

Среди исследованных видов и гибридов установлены 2 ритмологические группы и 5 фенортмотипов:

– коротковегетирующая – эфемероид, гемиэфемероид;

– длительновегетирующая – весенне-летнезеленый, весенне-летне-осеннезеленый и весенне-летне-зимнезеленый (рис. 67).

Коротковегетирующая группа включает 14 видов растений: *Anemone altaica*, *A. caerulea*, *A. nemorosa*, *Eranthis hyemalis, Isopyrum thalictroides*, 3 вида рода *Corydalis*, *Doronicum orientale*, *Gymnospermium altaicum*, *Physochlaina physaloides* и др. Для них

характерно ускоренное прохождение основных фенофаз развития: ранние сроки отрастания, раннее цветение, быстрое созревание семян. Все коротковегетирующие виды отличаются высокой декоративностью. Они отнесены к устойчивым и высокоустойчивым многолетникам в условиях интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири. Единственный «недостаток» видов данной группы – короткое цветение.

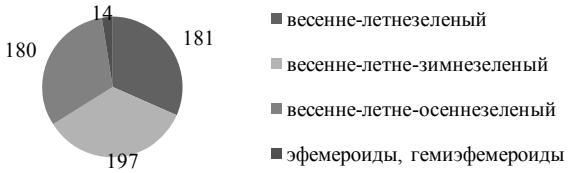


Рис. 67. Спектр феноритмотипов изученных видов

Весенне-летнезеленый (ВЛЗ) феноритмотип включает 181 вид. Фотосинтез растений этого феноритмотипа летом находится на низком уровне, осенний фотосинтез незначительный или отсутствует [365]. ВЛЗ феноритмотип включает сибирские, евро-сибирские, азиатские, европейские и другие виды с естественно ограниченными сроками вегетации: *Trollius*, *Aruncus*, *Actaea*, *Paeonia anomala*, *P. hybrida*, *Campanula latifolia* и другие, а также некоторые умеренно теплолюбивые многолетники восточноазиатской и североамериканской флоры (*Astilboides*, *Rodgersia*, *Cimicifuga racemosa* и др.) с вынужденным окончанием вегетации (ввиду наступления осенних заморозков). ВЛЗ феноритмотип с естественными сроками окончания вегетации является наиболее адаптированным к условиям северных регионов.

ВЛОЗ феноритмотип включает 180 видов. Длительная вегетация связана с развитием у представителей данного феноритмотипа летне-осенней генерации розеточных побегов, а также поздним цветением, которое обусловлено как средними или поздними сроками отрастания (редко отрастание раннее), так и значительным префлоральным периодом (*Physostegia virginiana*, *Aster glechnii* и др.). ВЛОЗ феноритмотип включает более 61 % видов ритмологической группы позднелетних интродуцентов, что объясняется наличием в нем значительного числа североамериканских видов.

Весенне-летне-зимнезеленый (ВЛЗЗ) феноритмотип включает 197 видов. Доля весенних (27,9 % от общего числа видов группы)и раннелетних (36,5 %) многолетников здесь значительно выше, чем у представителей ВЛЗ и ВЛЗО феноритмотипов.

Н.С. Данилова [366] рассматривает зимнезеленость (с которой тесно связана розеточная форма роста) некоторых видов растений северной бореальной флоры как прогрессивное и молодое явление, развившееся вторично как адаптация к условиям региона с коротким вегетационным периодом. Зимнезеленость видов данной группы связана с развитием летне-осенней генерации листьев, которые перезимовывают и продолжают фотосинтезировать в весенний период.

Зимнезеленость некоторых европейских, кавказских, средиземноморских, восточноазиатских видов обусловлена историческим формированием растений в условиях более мягкой зимы, т.е. вечнозеленым характером древней флоры [365–368]: виды родов *Asarum*, *Epimedium*, *Vinca* и др. Виды последней группы, более древней, являются вечнозелеными растениями, листья которых сохраняют жизнедеятельность более одного года.

При сравнении распределения биоморф по феноритмотипам оказалось, что хамефиты в основном относятся к растениям с ВЛЗЗ феноритмотипом, где они составляют около 44 % от общего числа видов группы, а геофиты – к многолетникам с ВЛЗ феноритмотипом. Наибольший процент высокоустойчивых видов в пределах группы установлен среди эфемероидов и гемиэфемероидов (50 %), а также у многолетников с ВЛЗ (41,4 %) и ВЛОЗ (45,8 %) феноритмотипами, наименьший – в группе растений с ВЛЗЗ (36,9 %) феноритмотипом (рис. 68).

Минимальный процент средне- и малоустойчивых интродуцентов выявлен у растений с ВЛЗ феноритмотипом: 12,7 против 16,8 % в группе многолетников с ВЛОЗ и 22,2 % у растений с ВЛЗЗ феноритмотипами (рис. 69). Как и следовало ожидать, раннее окончание вегетации благоприятно для зимовки в условиях короткого вегетационного периода.

Изменение феноритма в большинстве случаев носит адаптивный характер и связано с перестройкой сезонного ритма развития в соответствии с новыми климатическими условиями.

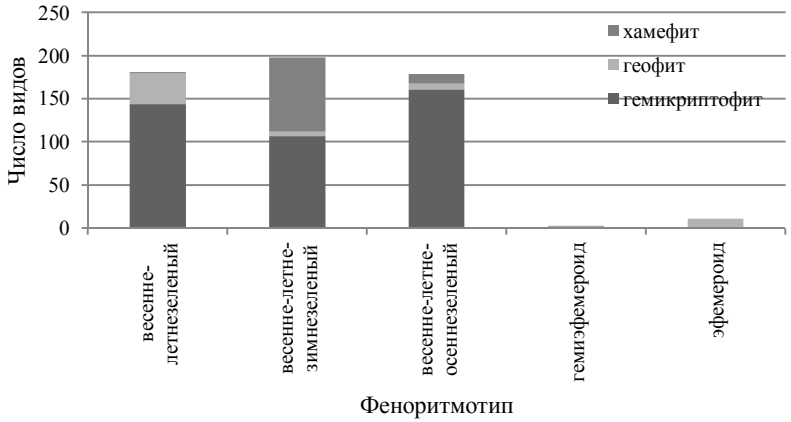


Рис. 68. Распределение биоморф изученных видов по феноритмотипам

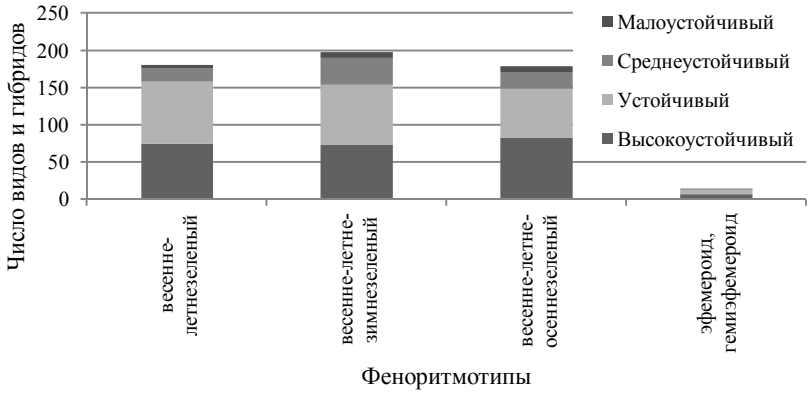


Рис. 69. Взаимосвязь интродукционной устойчивости
и феноритмотипа изученных видов

Устойчивость к абиотическим факторам. В условиях подзоны южной тайги Западной Сибири определяющим лимитирующим фактором культивирования растений являются низкие температуры воздуха и почвы в зимний и осенне-весенний периоды.

Большинство исследованных видов не обнаруживали признаков существенных температурных повреждений, их перезимовка в условиях подзоны южной тайги Западной Сибири в целом прохо-

дит благополучно, так как они являются, в основном, микротермами и гекистотермами (высокогорные и аркто-высокогорные виды), иногда мезотермами. Высокоустойчивы к низким температурам эфемероиды и гемиэфемероиды; психрофиты, криофиты, монтанные виды; сибирские, многие азиатские, восточноевропейские, североамериканские виды. Некоторые многолетники накапливают в период весеннего отрастания антоцианы, повышающие устойчивость к воздействию низких температур (виды рода *Paeonia*, *Aruncus*, *Geranium* и др.). Существует прямая зависимость между количеством зимующих почек и зимостойкостью растений.

Повреждения растений после холодных зим отмечены у некоторых неморальных европейских, кавказских, восточноазиатских, зимнезеленых средиземноморских видов.

Весенние и осенние заморозки существенно влияют на ритм развития некоторых интродуцированных видов растений восточноазиатской, европейской, кавказской и североамериканской флоры.

Генеративные органы более чувствительные к воздействию неблагоприятных температур, чем вегетативные, поэтому весенние заморозки наносят наибольшие повреждения цветущим и бутонизирующим растениям.

Осенние заморозки ограничивают вегетацию некоторых восточноазиатских и североамериканских видов растений.

В целом более 95 % исследованных нами интродуцентов отнесены к морозостойким.

Другую опасность для успешной перезимовки и нормального функционирования растений представляют такие явления, как выпревание, вымокание и выпирание. Наиболее подвержены этим явлениям некоторые стержнекорневые, наземно-ползучие, весенне-летнезимнезеленые и весенне-летне-осеннезеленые подушковидные поликарпики и розеточные гемикриптофиты, зимнезеленые стержнекорневые полукустарнички. Особенно подвержены выпреванию и вымоканию ксерофиты, ксеромезофиты и мезоксерофиты, петрофиты и псаммопетрофиты. Для видов данной группы особенно важны формирование благоприятных микроклиматических условий (моделирование эколого-фитоценотических группировок), выполнение необходимых агротехнических мероприятий.

Огромное значение для успешной перезимовки многолетников имеет возраст растений. Стареющие особи *Primula veris*, *Horminium pyrenaicum*, *Dianthus knappii* и др. могут вымерзать (выпревать) полностью, в связи с этим необходимо проводить регулярное омоложение растений с помощью вегетативного размножения. Периодичность деления определяется биологическими особенностями видов.

К числу засухоустойчивых видов (37 % от общего числа интродуцентов) отнесены суккуленты, ксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты. Жаростойкие растения характерны прежде всего для аридных (сухих и жарких) областей земного шара. В то же время многие холодостойкие растения арктических и умеренных широт обладают определенной жаростойкостью [369].

Гигрофиты, мезогигрофиты, гигромезофиты (*Astilbe*, *Aruncus*, *Eupatorium purpureum*, *Ligularia* и др.) неустойчивы к такому стрессору, как недостаток влаги, и в засушливую жаркую погоду нуждаются в регулярном увлажнении.

В целом наличие устойчивого снежного покрова высотой в среднем 60 см создает благоприятные условия для перезимовки многолетников из различных флористических провинций. Изученные виды в условиях южной тайги Западной Сибири при оценке по 3-балльной системе являются в основном высоко- (61 %) и среднеустойчивыми (около 37%) многолетниками по отношению к абиотическим факторам.

Устойчивость к биотическим факторам. Большинство исследованных интродуцентов характеризовались высокой (66 %) и средней (33 %) устойчивостью к энтомовредителям, грибным болезням, бактериальным и микоплазменным инфекциям. Регулярное поражение грибными болезнями (септориоз, мучнистая роса, ржавчина, серая гниль и др.) установлено у многих видов семейств Paeoniaceae, Ranunculaceae (*Delphinium*, *Aconitum*, *Hepatica* и др.), Polemoniaceae, Boraginaceae (особенно *Pulmonaria mollis*), некоторых представителей семейств Rosaceae (*Filipendula*, *Sanguisorba*), Asteraceae и др. Часть перечисленных многолетников, особенно садовые культивары *Symphyotrichum novae-angliae*, *S. novi-belgii*, *Phlox paniculata*, *Ph. maculata*, нуждаются в проведении регулярных защитных мероприятий, что снижает их ценность как перспективных декоративных растений для использования в ландшафтном дизайне.

Виды семейства Brassicaceae традиционно неустойчивы к вредителям (листоблошки), особенно при посадке на пониженных участках. Повреждения энтомовредителями выявлены у некоторых видов семейств Primulaceae, Caryophyllaceae (семена), Ranunculaceae (семена: *Aquilegia*, *Trollius* и др.), Asteraceae и др.

В зимний и весенний период от мышей могут страдать *Platycodon grandiflorum*, подушковидные виды рода *Dianthus*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Coreopsis grandiflora*, *Phlox paniculata*, виды рода *Campanula*. В последние годы в связи с проведением регулярных механизированных обработок интродукционных участков гибели растений от мышей почти не наблюдалось.

Габитус. Большинство исследованных видов растений в условиях интродукции сохраняло присущий растениям природный габитус (около 48 % от общего числа видов и гибридов) или увеличивало линейные и объемные размеры (высоту побегов, число побегов в кусте, число цветков, размеры соцветий; более 47 %: *Trollius asiaticus*, *T. ledebourii*, виды рода *Campanula*, *Paeonia anomala* и др.). Увеличивали биометрические параметры в основном, представители экологических групп мезофитов (50 видов), мезоксерофитов и ксеромезофитов (23 вида), редко ксерофиты (2), мезогигрофиты и гигромезофиты (5 видов).

Некоторые умеренно теплолюбивые виды восточноазиатской, кавказской, средиземноморской, североамериканской флоры, многие интродуценты из Южного полушария не достигают параметров, характерных для естественных местообитаний (*Lavandula angustifolia*, *Helleborus orientalis*, *Peltoboykinia tellimoides*, *Sanguisorba hakusanensis*, *Primula bulleyana*, *Tolmiea menziesii*, *Asarum caudatum*, *Acaena* и др.). Среди видов с «эффектом миниатюризации» в условиях интродукции имеются единичные степные европейско-западносибирские (*Adonis vernalis*), сибирские (*Pulsatilla dahurica*) виды. В целом интродуценты, уменьшавшие биометрические параметры, составили чуть более 5 % от общего числа видов и гибридов.

В условиях интродукции у некоторых видов (отдельные виды рода *Alyssum*, *Aethionema* и др.) установлено апикальное доминирование, которое заключалось в подавлении или торможении терминальной почки роста и интенсивном развитии боковых побегов.

Б.Н. Головкин [107] считал, что апикальное доминирование обеспечивает растению наиболее экономную морфологическую структуру, а также вызревание семян в короткие сроки, так как все пластические вещества идут на формирование минимального числа побегов.

Семенное и вегетативное размножение. Одним из основных критериев успешности интродукции является способность растения проходить полный цикл сезонного развития. В зависимости от способности к семенному размножению изученные виды подразделены на 3 группы:

1) плодоношение отсутствует, либо семенная продуктивность низкая;

2) созревание семян регулярное, семенная продуктивность средняя;

3) созревание семян регулярное, семенная продуктивность высокая;

Большинство изученных видов (более 97 %) в условиях южной тайги Западной Сибири характеризовалось регулярным плодоношением и созреванием семян. Семенное размножение отсутствовало у 14 видов и некоторых гибридов по разным причинам (генетические, позднее цветение, клоновое потомство, недостаток термических ресурсов и др.).

Регулярный самосев образуют 268 видов, однако степень реализации всходов во взрослые генеративные растения значительно варьирует от невысокой: *Heuchera sanguinea*, *Astilbe chinensis* и др., до регулярной: *Digitalis grandiflora*, *Sedum*, *Campanula latifolia, C. persicifolia*, *Rudbeckia speciosa*, *Lychnis chalcedonica*, *Linum perenne*, *Geranium phaeum* и др.

По длительности сохранения жизнеспособности семена большинства исследованных видов отнесены к мезобиотикам, некоторые виды (*Dianthus deltoides*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Coreopsis grandiflora* и др.) – к макробиотикам.

Вегетативное размножение. Способность вида к вегетативному размножению определяется характером биоморфы растений, способностью к побегообразованию и укоренению побегов возобновления.

Изученные виды в зависимости от способности к вегетативному размножению были подразделены на 3 группы:

1) растения, не способные к вегетативному размножению (*Crambe cordifolia*, *Eryngium planum* и др.);

2) многолетники, способные к искусственному вегетативному размножению;

3) виды с естественным вегетативным размножением.

Большинство исследованных видов в условиях культуры эффективно размножается вегетативно: укоренением и делением розеток, плагиотропных побегов (*Armeria juniperifolia, Thymus jenisseensis, Thymus komarovii, Waldsteinia ternata* и др.), делением корневища с почками возобновления (*Hydrophyllum virginianum, Paeonia anomala* и др.), черенкованием.

К вегетативноподвижным растениям относят длиннокорневищные, наземно-ползучие, столонообразующие, корнеотпрысковые растения, которые нередко выступают в роли доминантов фитоценозов. Автономность побеговых систем дает возможность при частичных утратах, часто связанных с экстремальными условиям существования растений, сохранить растению жизнь, а наличие спящих почек позволяет компенсировать потери [370].

Анализ соотношения семенного и вегетативного размножения у изученных нами видов отражает их эколого-биологические особенности. Семенное размножение преобладает у стержнекорневых и короткокорневищных видов. Длиннокорневищные травянистые поликарпики, в условиях культуры, нередко сочетают семенное и вегетативное размножение (*Mertensia sibirica*, *Astilboides tabularis*, *Anemone nemorosa*, *Hylomecon vernalis* и др.). В группе столонообразующих и ползучих растений выявлены виды с регулярным семенным размножением (*Veronica officinalis*, *Saponaria ocymoides*, *Asarum europaeum* и др.) и значительным преобладанием вегетативного размножения над семенным (*Lysimachia punctata*, *L. nummularia*, *Veronica filiformis* и др.). Нередко значительная вегетативная подвижность растений сочетается с полиплоидией, являющейся вероятной причиной ослабленного семенного размножения. Так, хромосомный анализ, проведенный в 2004 г. научным сотрудником СибБС ТГУ Л.А. Малаховой, показал, что *Lysimachia nummularia* и *Cerastium biebersteinii* являются полиплоидами с 2n = 48 и 2n = 72. У некоторых видов слабое семенное размножение, возможно, обусловлено низкой жизнеспособностью пыльцевых зерен. Так, по результатам исследований, проведенных в 2017–2018 гг., установлено, что максимальная жизнеспособность пыльцы *Veronica filiformis* не превы-

шала 13 % при проращивании на среде с концентрацией сахарозы 15 %. У *Lysimachia nummularia* максимальный процент жизнеспособной пыльцы выявлен на 10 %-ном растворе сахарозы – 44 %.

Продолжительность онтогенеза и способность видов к самовозобновлению. В условиях интродукции способны к самовозобновлению семенным способом или вегетативно в разной степени более 80 % изученных видов.

В зависимости от продолжительности онтогенеза исследованные виды подразделены на 3 группы:

1) продолжительность онтогенеза не более 5 лет: включает многие виды рода *Aquilegia*, *Echinacea pallida*, *Rudbeckia speciosa*, *Achillea ptarmica*, *Catananche caerulea* и др. Большинство видов данной группы являются малолетниками, у некоторых интродуцентов малая продолжительность онтогенеза обусловлена несовпадением условий интродукции биологическим потребностям растений либо ускорением онтогенеза в условиях культуры;

2) продолжительность онтогенеза при отсутствии «омолаживающего» деления составляет от 5 до 10 лет (*Echinacea purpurea*, *Astilbe*, *Primula pallasii*, *P. macrocalyx* и др.);

3) продолжительность онтогенеза более 10 лет (виды рода *Aruncus*, *Filipendula*, *Rodgersia*, *Rudbeckia laciniata* 'Gold Ball', *Astilboides tabularis*, *Waldsteinia ternata* и др.).

Виды последней группы представляют особый интерес для применения в ландшафтном дизайне. В зависимости от эколого-фитоценотической стратегии интродуцированные виды могут быть подразделены на 3 группы, используя терминологию, предложенную Л.Г. Раменским [199] (виоленты, эксплеренты и патиенты).

К видам с эксплерентной стратегией отнесены растения с коротким жизненным циклом, образующие массовый самосев: *Aquilegia vulgaris*, *A. oxysepala*, *Rudbeckia speciosa*, *Achillea ptarmica*, *Eryngium planum* и др.

Видами с преобладанием патиетной стратегии являются многолетники с семенным и искусственным либо умеренным естественным вегетативным размножением, самосев умеренный или отсутствует: *Geranium dalmaticum*, *Stachys lanata*, *Aruncus dioicus*, *Eupatorium purpureum* и др.

Таким образом, на основе проведенных исследований отобраны устойчивые и высокоустойчивые виды с различными эколого-фитоценотическими стратегиями, перспективные для использования в озеленении подзоны южной тайги Западной Сибири.

Проблема сохранения биоразнообразия (редкие и исчезающие виды растений). Сохранение видов растений как источника биологического разнообразия и генетических ресурсов является важнейшей частью «Глобальной стратегии по охране растений», принятой в 2002 г. на VI Международной конференции стран-участниц Конвенции по биологическому разнообразию [371]. В настоящее время ботанические сады России включены в крупнейшую в мире сеть по сохранению биоразнообразия растительного мира BGCI (Botanic Gardens Conservation International) [372] и приобретают все большее значение в области охраны растений ex situ [1].

Разработка основ культивирования хозяйственно ценных редких и исчезающих видов растений дает возможность значительно снизить антропогенное воздействие на природные популяции.

Из исследованных нами видов в Красную книгу России [143] занесено 16 таксонов: *Erigeron compositus*, *Globularia punctata*, *Pulsatilla vulgaris*, *Paeonia lactiflora*, *P. anomala*, *P. hybrida* и др., относящихся к 9 семействам. 102 вида из числа исследованных занесены в региональные Красные Книги на территории Сибири, 32 вида – в Красные книги Дальнего Востока (*Paeonia obovata*, *P. lactiflora*, *Aquilegia viridiflora, Diphylleia grayi* и др.) и 172 вида – в Красные книги европейской части России.

Материалы по исследованию редких видов были использованы при подготовке справочника «Генофонд растений Красной книги Российской Федерации…» [373], «Красной книги Томской области» [374, 375], а также монографий «Редкие растения природной флоры Сибири в Сибирском ботаническом саду» [376], «Интродукция растений природной флоры Сибири» [159].

Проблема биобезопасности (инвазивные виды растений). Инвазия агрессивных чужеродных видов в настоящее время становится важным компонентом глобальных природных изменений. К экономическим угрозам, связанным с расселением чужеродных видов, следует отнести снижение продуктивности экосистем, что является прямым

ущербом предприятиям сельского и лесного хозяйства, к экологическим угрозам – уменьшение их биоразнообразия. Некоторые инвазивные виды способны вызывать тяжелые аллергические реакции, являются ядовитыми растениями и представляют опасность для здоровья человека [377]. Существует вероятность гибридизации инвазионных видов с представителями аборигенной флоры и появления более агрессивных и устойчивых в местном климате гибридов [378].

В «Черной Книге флоры Сибири» [378] приводится 58 инвазионных видов, представляющих наибольшую экологическую и экономическую опасность, из них 6 таксонов являются объектами настоящего исследования: *Centaurea jacea*, *Fragaria* × *ananassa*, *Lotus corniculatus* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Saponaria officinalis*, *Solidago canadensis* L. Кроме того, отмечены факты инвазивной активности в отдельных регионах Сибири *Viscaria vulgaris*, *Hepatica nobilis*, *Aquilegia vulgaris* [378, 379].

В целом среди исследованных видов выявлено 14 потенциально инвазивных декоративных видов, которые являются интродуцентами из Северной Америки и Европы, в меньшей степени – Средиземноморья, Кавказа и Малой Азии. Таксономический состав включает представителей семейств Asreraceae, Rosaceae, Fabaceae, Apiaceae, Apocynaceae. Потенциально инвазионные виды являются эргазиофитами, неофитами, по способу распространения диаспор отмечены анемохоры, баллистохоры, автохоры. Первоочередного внимания заслуживают виды с наиболее высоким инвазионным статусом: *Solidago canadensis* и *Lupinus polyphyllus*. В качестве превентивных мер можно рекомендовать осуществление регулярного мониторинга за состоянием интродуцентов в коллекциях, изучение их биологии, ограничение количества выращиваемых экземпляров, обрезку соцветий для предотвращения семенного размножения. Важную роль в предотвращении потенциальных инвазий играет популяризация знаний о чужеродных видах среди садоводов, озеленителей, ландшафтных дизайнеров.

6.2. Применение изученных видов в ландшафтном дизайне

Проблема повышения эффективности озеленения стоит перед всеми современными городами. В последние годы прослеживается

явный интерес к возрождению роли городских садов и скверов как мест для встреч, отдыха и даже работы.

Однолетники есть и будут основой городских цветников, но недостатками данной группы растений являются экологическое однообразие (однолетники в основном светолюбивы, не холодостойки, нуждаются в поливе, богатых почвах), а также ограниченный период декоративности [380].

Многолетники позволяют украсить цветники на протяжении всего вегетационного сезона и подобрать ассортимент для различных, в том числе неблагоприятных или даже экстремальных условий (например, отсутствие или продолжительные периоды без полива, бедные, засоленные почвы, плохая освещенность, ветровая, рекреационая и дождевая нагрузка и др.). Модным садовым трендом является создание устойчивых и экологичных в эстетике и содержании композиций. Преимуществами цветников из многолетников являются их многофункциональность, многообразие (выбор видов, различных по высоте, структуре, цвету, огромен), долговечность, динамичность (в течение сезона мы можем наблюдать смену различных видов по срокам цветения, окраске цветков и листьев), экономичность [380]. Правильное использование малоуходных многолетников значительно удешевляет работы по озеленению.

Существует три основополагающих критерия создания современных цветников: экологичность, экономичность, эстетичность [380]. С новой эстетикой цветников пришел и новый региональный ассортимент декоративных травянистых многолетников, включающий преимущественно природные виды местной флоры и виды инорайонной флоры, отличающиеся высокой устойчивостью, а не сорта и формы. Устойчивость и неприхотливость новых видов стала альтернативой традиционному ассортименту со сложной агротехникой.

Современным перспективным направлением ландшафтного дизайна является создание садов природной стилистической направленности, основанных на моделировании природных растительных сообществ с учетом эколого-фитоценотической стратегии видов. Растения подбираются со сходными экологическими требованиями (прежде всего по отношение к свету и влажности почвы) в соответствии с условиями участка. Источником вдохновения выступают

различные природные сообщества: луг, степь, прерия, лес. В последние годы некоторые многолетники широко используются и для создания цветников в регулярном стиле (рабатки, клумбы и др.).

Базовыми при отборе растений наряду с экологическими критериями являются биологические: учет габитуса растения (размеров, прежде всего высоты, структуры, включая форму и окраску листьев, форму соцветий и др.), особенностей семенного и вегетативного (способность к разрастанию) размножения и возобновления, длительность большого жизненного цикла. Так, сотрудники ГБС РАН [380] предлагают использовать в озеленении настоящие многолетники, способные расти на одном месте без пересадки и деления не менее 5 лет, желательно до 8–10 лет.

Основу цветника должны составлять устойчивые к биотическим и абиотическим факторам многолетники с длительной декоративностью. Не рекомендуется использовать, особенно при посадке на придомовых территориях, ядовитые растения, например виды рода *Actaea* L. с декоративными плодами, *Phytolacca americana* и другие, а также растения, вызывающие аллергические реакции.

Учитываются и эстетические критерии. Е.А. Константинова [381] сравнивает цветник со спектаклем, в котором каждое растение играет определенную роль: есть главные или архитектурные, долго сохраняющие декоративность, а есть статисты: неструктурные заполняющие, которые дополняют основные культуры. При этом главным акцентом является структура, габитус растений. Следующий этап включает создание блоков сезонного цветения из подобранных по цвету в соответствии с колористическим (цветовым) решением и габитусу многолетников. При этом цветники могут быть как полихромные, так и монохромные (гармоничные, контрастные). Основу цветника из многолетников должны составлять виды с длительной декоративностью (декоративно-стабильные) с включением красивоцветущих декоративно-лабильных многолетников.

Таким образом, выбор растений для городских цветников предполагает, прежде всего, учет их эколого-биологических особенностей, а также эстетических критериев. Сотрудники ГБС РАН [380] предлагают обязательно учитывать антропогенный фактор, в том числе подбирать растения с учетом их вандалоустойчивости, не

используя в городском озеленении эффектные, малораспространенные виды и сорта растений, новинки селекции. Они разработали следующие рекомендации для сокращения трудозатрат при озеленении цветников: мульчирование посадок древесной щепой, использование различных вариантов контейнерного озеленения, ограниченное применение почвопокровных многолетников, требующих регулярных прополок, отказ от посадок культур, требующих ежегодного выкапывания.

Для посадки растений следует использовать специально подготовленные почвенные смеси с оптимальным составом и уровнем кислотности.

Выбор участка для посадки растений необходимо проводить с учетом оптимальных вариантов по световым и температурным параметрам: светолюбивые и засухоустойчивые с отсутствием полива; светолюбивые с умеренным поливом; теневыносливые с умеренным увлажнением; светолюбивые, теневыносливые влаголюбивые; тенелюбивые с умеренным увлажнением; тенелюбивые влаголюбивые [382].

Основной ассортимент травянистых многолетников для городского озеленения Томска и Томской области сформирован, в целом с учетом подходов, разработанных сотрудниками ГБС РАН [380], и включает высокоустойчивые и некоторые устойчивые виды растений (см. прил. Б).

Мы считаем возможным включить в него некоторые сорта *Phlox paniculata* (‘Успех’, ‘Румяный’, ‘Белки Алтая’ и др.), *Paeonia lactiflora* hort., устойчивые к болезням, а также сорта *Rudbeckia*, способные длительное время при минимальном уходе произрастать на одном месте за счет активного самовозобновления.

Ассортимент для приусадебного и придомового озеленения при условии регулярного ухода и полива может быть значительно расширен за счет включения в него некоторых высокоустойчивых (не вошедших в основной ассортимент) и большей части устойчивых многолетников: *Astilboides tabularis*, *Darmera peltata*, *Dodecatheon media*, *Cimicifuga racemosa*, *Cortusa mattioli*, *Geranium* × *cantabrigense, Gillenia trifoliata*, *Mertensia sibirica*, *Plagoiregma dubium*, *Sanquisorba hakusensis*, *Sanguinaria canadensis*, видов родов *Dicentra*, *Rodgersia* и др.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 1998–2018 гг. в условиях южной тайги в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета проведено интродукционное испытание 567 видов из 44 семейств и 475 сортов, гибридов и форм декоративных двудольных растений. В результате изучения их биологических особенностей, оценки устойчивости и адаптивного потенциала были сделаны следующие выводы:

1. Большинство исследованных видов отнесено к высокоустойчивым (41,1 % от общего числа исследованных таксонов) и устойчивым (41,6 %) многолетникам при интродукции в лесной зоне Западной Сибири. Среднеустойчивых интродуцентов – 13,5 %, малоустойчивых – 3,8 %.

2. В зависимости от географического происхождения среди высокоустойчивых и устойчивых видов преобладают интродуценты с широким ареалом, а также европейские, азиатские, восточноазиатские (особенно манчжурские, сахалино-хоккайдские), североамериканские виды. Группы мало- и среднеустойчивых видов включают преимущественно интродуцентов из Средиземноморской области, Балкан, Южной Европы, а также некоторые термофильные восточноазиатские и североамериканские виды. Слабая или средняя устойчивость некоторых холодостойких видов при интродукции в южной тайге Западной Сибири обусловлена особенностями их экологии (петрофит, ксерофит, кальцефил) и поясно-зональной приуроченности (высокогорные и горные биомы). Эндемики горных систем Южной Сибири и Кавказа являются преимущественно высокоустойчивыми и устойчивыми при интродукции в южной тайге Западной Сибири, что подтверждает значение данных регионов как центров флористического разнообразия и видообразования, перспективных для отбора интродуцентов.

3. Наиболее перспективные виды для интродукции в южной тайге отмечены в группах лесного и горного комплексов. При интродукции высокогорных и аркто-высокогорных видов определя-

ющее значение имеет экологическая пластичность, позволяющая психрофитам и криофитам адаптироваться к иным, по сравнению с высокогорьями, почвенно-климатическим и ритмологическим условиям обитания. Представители скально-россыпного комплекса менее перспективны для интродукции в южной тайге, так как нуждаются в создании специальных микроклиматических условий. Комплекс почвенно-климатических условий южной тайги наиболее благоприятен для интродукции мезофитов, составляющих более 53 % от общего числа исследованных видов, гигромезофитов (при условии дополнительного полива в сухой период), ксеромезофитов, мезоксерофитов.

4. Большинство изученных видов (72,6 %) являются гемикриптофитами, хамефиты составляют 17,1 %, геофиты – 10,3 %. Меньшая устойчивость хамефитов обусловлена морфологической и филогенетической гетерогенностью данной группы, включающей средиземноморские виды, слабоустойчивые в условиях северных регионов, а также стержнекорневые, высокогорные и аркто-высокогорные виды, требующие создания в культуре особых микроклиматических условий. Доля полукустарничков и кустарничков, отличающихся различной вегетативной подвижностью, невелика – 5,8 %. Травянистые поликарпики, составляющие более 94 % от общего числа исследованных видов, подразделены на 9 основных биоморфологических групп. Высокоустойчивые многолетники преобладали в группах столонообразующих (69,6 %), длиннокорневищных растений (53,8 %) и сотавили 43,1–43,7 % у короткокорневищных и кистекорневых многолетников. Наибольшее число мало- и среднеустойчивых видов выявлено у растений стержнекорневой и дерновинной биоморфы, кустарничков и полукустарничков.

5. Исследованные виды характеризовались комплексом морфологических (визуальные и обонятельные аттрактанты, геркогамия, гетеростилия, диморфизм пыльцы и др.), динамических (протогиния, гомогамия, протерандрия), цитогенетических (высокая фертильность и жизнеспособность пыльцевых зерен), ритмологических (разнообразие феноритмотипов и сроков цветения) приспособлений к энтомофилии. Некоторые виды семейств Rosaceae, Saxifragaceae и других сочетают энтомофилию с анемофилией. Среди боль-

шинства изученных видов 9 семейств класса двудольные основным способом опыления является ксеногамия. Автогамия играет существенную роль у представителей рода *Aquilegia*.

6. Фертильность пыльцы исследованных видов высокая, за исключением некоторых интродуцентов, не образующих полноценных семян. Высокой семенной продуктивности в условиях культуры способствует полимеризация побегов, связанная со снижением апикального доминирования или улучшением обеспеченности растений элементами питания, длительный период цветения и диссеминации. Не установлено достоверных различий семенной продуктивности 3 гетеростильных видов рода *Primula* в зависимости от биоморфы цветка.

7. Среди исследованных интродуцентов установлено 5 феноритмотипов. Прослеживается связь между сроками отрастания, эколого-географическим происхождением видов и их интродукционной устойчивостью. Максимальный процент высокоустойчивых видов установлен среди раноотрастающих многолетников: около 49 (от общего числа видов группы) против 30 % в группе средних и 12,5 % в группе поздних интродуцентов. Геофиты наиболее полно представлены среди растений с ВЛЗ феноритмотипом. Хамефиты в основном относятся к растениям с ВЛЗЗ феноритмотипом, где они составляют 44 % от общего числа видов группы.

8. Адаптации к умеренному сезонному климату связаны с сокращением вегетационного периода, весенним и ранним летним цветением, обусловленным закладкой в почках возобновления в предзимний период сформированных генеративных органов, у некоторых видов альтернативным вариантом является развитие вторичной зимнезеленности, позволяющей в весенний период быстро переходить к активному фотосинтезу.

9. По датам начала цветения исследованные виды подразделены нами на 5 основных групп: весенние (ранневесенние, весенние, поздновесенние), раннелетние, летние, позднелетние, осенние. Одной из форм адаптации растений к климатическим условиям северных регионов является ускорение темпов развития растений в условиях короткого лета, в том числе короткий префлоральный период.

10. На основе исследований 13 видов и гибридов (*Astilboides*, *Primula*, *Phlox*) обоснована возможность использования анатомического метода для интродукционного прогнозирования и разработки основ агротехники интродуцентов.

11. Устойчивость растений к абиотическим факторам зависит от их биологических особенностей, определяется географическим происхождением, особенностями экологии, кроме того, существует возрастная и индивидуальная специфичность. В условиях подзоны южной тайги Западной Сибири определяющим лимитирующим фактором культивирования растений являются низкие температуры воздуха и почвы в зимний и осенне-весенний периоды.

12. Большинство исследованных интродуцентов сохраняло присущий растениям природный габитус или увеличивало линейные и объемные размеры, а также характеризовалось высокой (66 %) и средней (33 %) устойчивостью к энтомовредителям, грибным болезням, бактериальным и микоплазменным инфекциям.

13. Для использования в городском и приусадебном озеленении южной тайги Западной Сибири рекомендовано 450 видов и более 320 сортов декоративных растений. Выявлены редкие и исчезающие виды России – 30, европейской части России – 172, Сибири – 102, Дальнего Востока – 32. Установлено 14 потенциально инвазивных декоративных видов, из них 2 с наиболее высоким инвазивным статусом: *Lupinus polyphyllus*, *Solidago canadensis*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую благодарность д-ру биол. наук, профессору А.С. Ревушкину за неоценимую помощь в осмыслении материала и написании работы. За содействие и поддержку в проведении настоящих исследований выражаем искреннюю признательность сотрудникам Сибирского ботанического сада Э.Н. Хаулиной, Г.А. Шмаковой, Е.Ю. Мачкинис, канд. биол. наук О.Н. Черновой, Т.Н. Катаевой, профессору кафедры метеорологии и климатологии ТГУ, д-ру геогр. наук В.В. Севастьянову, доценту кафедры сельскохозяйственных растений ТГУ Ю.А. Чикину, зав. лаборатории структурного и молекулярного анализа растений НИИ ББ А.А. Кузнецову, старшему лаборанту Гербария имени П.Н. Крылова Н.В. Курбатской. За профессиональные консультации и ценные замечания выражаю благодарность сотрудникам СибБС ТГУ д-ру биол. наук, профессору Т.П. Астафуровой, канд. биол. наук А.С. Прокопьеву, д-ру биол. наук Л.Н. Зибаревой; за помощь в определении насекомых – старшему преподавателю кафедры зоологии беспозвоночных О.Л. Конусовой, проведении фитохимических анализов – канд. биол. наук Р.И. Лещук, В.И. Ереминой, сотруднику лаборатории фитохимии СибБС ТГУ Е.С. Филоненко, привлечении видов растений из природных местообитаний – сотрудникам кафедры ботаники ТГУ, д-ру биол. наук, профессору А.И. Пяку и д-ру биол. наук, профессору А.Л. Эбелю.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Стратегия* ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений / отв. ред. Л.Н. Андреев. М. : 2003. 32 с.

2. *Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н., Томошевич М.А.* Современные проблемы интродукции древесных растений в Сибири. Новосибирск : Гео, 2013. 91 с.

3. *Астафурова Т.П., Прокопьев А.С., Беляева Т.Н.* Сибирский ботанический сад Томского государственного университета: современные направления деятельности // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы V Междунар. науч. конф., посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета. Томск, 2015. С. 12–14.

4. *Малышева Р.М.* Пионы в Томской области. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1975. 118 с.

5. *Иоганзен Б.Г., Бейкина А.Д.* Сибирский ботанический сад (К 60-летию со дня открытия) // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1947. № 1. С. 3–10.

6. *Отчет о состоянии Императорского Томского Университета за 1889 год* [Электронный ресурс]. Томск : Типо-Литография В.В. Михайлова и П.И. Макушина, 1890. С. 26–27. URL: http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000155710

7. *Отчет о состоянии Императорского Томского университета за 1914 год* [Электронный ресурс]. Томск, 1915. URL: http://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000247607

8. *Малышева Р.М.* Морфогенез пионов первого года жизни // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1980. Вып. 12. С. 15–34.

9. *Березовская Т.П.* Культура лекарственных растений в Томске // Труды Томского государственного университета имени В.В. Куйбышева. Сер. Биология. Томск, 1951. Т. 116. С. 125–128.

10. *Морякина В.А., Малышева Р.М.* Сибирский ботанический сад (к 100-летию Томского университета) // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1980. Вып. 12. С. 3–14.

11. *Чигаева А.Ф.* Опыт выращивания многолетних декоративных растений в условиях г. Томска // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1958. Вып. 5. С. 69–72.

12. *Березовская Т.П., Чигаева А.Ф.* Новые декоративные растения дикорастущей флоры // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1954. Вып. 4. С. 91–96.

13. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.* Флоксы в Сибирском ботаническом саду // Цветоводство. 2013. Т. 5, № 5. С. 34–37.

14. *Чигаева А.Ф., Верещагина И.В., Рубцова В.В.* Флоксы в Сибири. Новосибирск : Наука, 1969. 99 с.

15. *Гудошников С.В.* Использование для озеленения дикорастущей флоры окрестностей Томска // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. Новосибирск : Наука, 1965. С. 370–377.

16. *Малышева Р.М.* Опыт культуры некоторых дикорастущих многолетников в Томске // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1971. Вып. 8. С. 21–28.

17. *Аврорин Н.А.* Переселение растений на Полярный Север: эколого-географический анализ. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1956. 286 с.

18. *Малышева Р.М.* Интродукция некоторых многолетников в Сибирском ботаническом саду // Интродукция и акклиматизация растений. 1973. Вып. 9. С. 15–22.

19. *Беляева Т.Н.* Итоги интродукции декоративных травянистых многолетников открытого грунта в Сибирском ботаническом саду // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V Междунар. науч. конф., посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета. Томск, 20–22 окт. 2015 г. Томск : Издательский Дом ТГУ, 2015. С. 260–263.

20. *Амельченко В.П.* Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2010. 238 с.

21. *Катаева Т.Н., Прокопьев А.С.* Биологические особенности представителей рода *Gentiana* (Gentianaceae) в условиях интродукции на юге Томской области // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биология. 2017. № 38. С. 45–67.

22. *Цитленок С.И.* К биологии цветения баптизии южной *Baptisia australis* (L.) R. Br. // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1970. Вып. 7. С. 25–32.

23. *Рыбакова С.Н.* Опыт культуры баптизии южной // Интродукция и акклиматизация растений. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1973. Вып. 9. С. 37–42.

24. *Ревина Т.А.* Интродукция лекарственных видов очитков *Sedum* L. в Сибирском ботаническом саду // Бюллютень Сибирского ботанического сада. 1980. Вып. 12. С. 30–34.

25. *Свиридова Т.П.* Интродукция некоторых видов рода *Rhodiola* L. в лесную зону Западной Сибири : дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 1982. 168 с.

26. *Свиридова Т.П.* Интродукционные исследования в решении вопросов охраны и воспроизводства лекарственных растений // Труды Томского государственного университета. Сер. Биологическая. 2010. Т. 274. С. 335–337.

27. *Морякина В.А., Свиридова Т.П., Беляева Т.Н. и др.* Сохранение биоразнообразия растений мировой флоры в Сибирском ботаническом саду Томского госуниверситета // Информационный вестник Вавиловского общества генетиков и селекционеров. 2008. Т. 12, № 4. С. 555–563.

28. *Свиридова Т.П., Кузнецова Н.П.* Выращивание лекарственных растений в Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2012. 70 с.

29. *Геоморфология Западно-Сибирской равнины*: (Объяснительная записка к Геоморфологической карте Западно-Сибирской равнины) / гл. ред. И.П. Варламов. Новосибирск : Зап.-Сиб. изд-во, 1972. 113 с.

30. *Колосков П.И.* Климатический фактор сельского хозяйства и агроклиматическое районирование. Л. : Гидрометеоиздат, 1971. 328 с.

31. *Дюкарев А.Г.* Ландшафтно-динамические аспекты таежного почвообразования в Западной Сибири : автореф. дис. … д-ра геогр. наук. Томск, 2003. 38 с.

32. *Лойко С.В., Герасько Л.И., Кулижский С.П.* Природные условия западного макросклона Томь-Яйского междуречья // Современные проблемы и методы лесной экологии : материалы к полевой части Первой Всерос. школы-конф. по лесной экологии. Томск, 25–30 авг. 2013 г. Томск : Издательский Дом Томского государственного университета, 2013. 56 с.

33. *Евсеева Н.С., Земцов А.А.* Рельефообразование в лесоболотной зоне Западно-Сибирской равнины. Томск : Изд-во ТГУ, 1992. 242 с.

34. *Климат Томска* / под ред. С.Д. Кашинского. Л. : Гидрометеоиздат, 1982. 176 с.

35. *Косова Л.С.* Природа города Томска : учеб. пособие. Томск : Том. гос. ун-т, 1999. 115 с.

36. *Научно-прикладной справочник по климату СССР* / Западно-Сибирское территориальное управление по гидрометеорологии. СПб., 1993. Вып. 20, ч. 1–6.

37. *Барашкова Н.К., Кужевская И.В., Носырева О.В.* Переход температуры воздуха через 0 и 5°С на юге Западной Сибири: режим, статистические характеристики и сопутствующие циркуляционные условия // Вестник Томского государственного университета. 2009. № 325. С. 191–195.

38. *Таранюк М.И., Алехина Н.М.* Изменение в ходе температуры и осадков в текущем столетии // Гидрологические исследования в Сибири. Томск, 1997. С. 84–85.

39. *Барашкова Н.К., Волкова М.А., Кужевская И.В.* Оценка термического режима воздуха и тенденций процессов антициклогенеза на юге Западной Сибири в прикладных целях // Вестник Томского государственного университета. 2014. № 387. С. 225–232.

40. *Справочник по климату СССР*: Томская, Новосибирская, Кемеровская области и Алтайский край. М. : Гидрометеоиздат, Московское отделение, 1965. Вып. 20. 396 с.

41. *Носырева О.В., Соян Д.А.* Оценка агроклиматической ресурсообеспеченности территории Томской области за период активной вегетации // Современные проблемы географии и геологии : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. с элементами школы-семинара для студентов, аспирантов и молодых ученых. Томск, 11–12 нояб. 2014 г. Томск, 2014. С. 575–579.

42. *Невидимова О.Г., Янкович Е.П.* Климатические условия формирования быстропротекающих геоморфологических процессов на территории юга Западной Сибири // Успехи современного естествознания. Науки о Земле. 2016. № 12. С. 433–438.

43. *Носырева О.В., Жохова Д.А.* Режим осадков в теплый период года на территории юга Западной Сибири // Климатология и гляциология Сибири : междунар. науч. конф. Томск, 20–23 октября 2015 г. Томск, 2015. С. 307–309.

44. *Евсеева Н.С., Петров А.И., Каширо М.А. и др.* Влияние рельефа и растительности на распределение снежного покрова в бассейнах малых рек // Геосферные исследования. 2017. № 4. С. 64–74.

45. *Петров А.И., Евсеева Н.С., Каширо М.А.* Динамика характеристик снежного покрова в ландшафтах Томь-Яйского междуречья //

Вестник Томского государственного университета. 2013. № 371. С. 183–188.

46. *Осинцева Н.В.* Оценка эрозионной опасности рельефа территории г. Томска // Вопросы географии Сибири. Томск, 2003. Вып. 25. С. 56–66.

47. *Рутковская Н.В.* Климатическая характеристика сезонов года Томской области. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1979. 117 с.

48. *Рутковская Н.В.* География Томской области (Сезонно-агроклиматические ресурсы). Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 157 с.

49. *Добровольский Г.В., Урусевская И.С., Алябина И.О.* Карта почвенно-географического районирования России масштаба 1:15 000 000 // Доклады по экологическому почвоведению. 2008. Вып. 8, № 2. С. 1–18.

50. *Дюкарев А.Г., Пологова Н.Н., Дюкарев Е.А.* Температурный режим глубокооподзоленных почв Томь-Яйского междуречья // Современные проблемы генезиса, географии и картографии почв. Томск, 2011. С. 35–38.

51. *Погода в Томске* // Расписание погоды, 2004–2019. URL: https://rp5.ru/%D0%9F%D0%BE%D0%B3%D0%BE%D0%B4%D0%B0_%D0%B2_%D0%A2%D0%BE%D0%BC%D1%81%D0%BA%D0%B5 (дата обращения: 03.03.2018).

52. *Поляков Д.В.* Современные изменения агроклиматических ресурсов на территории юго-востока Западной Сибири : автореф. дис. … канд. геогр. наук. Томск, 2015. 24 с.

53. *Мировой агроклиматический справочник* / ред. Г.Т. Селянинов. Ленинград; Москва : Гидрометеоиздат, 1937. 428 с.

54. *Справочник по климату СССР*: Тюменская и Омская области. Ч. 1–6. СПб. : Гидрометеоиздат, 1998. Вып. 17. 703 с.

55. *Русанов Ф.Н.* Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 1971. Вып. 81. С. 15–20.

56. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.

57. *Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / отв. ред. Г.И. Галазий. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1974. 156 с.

58. *Былов В.Н., Карписонова Р.А.* Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных декоративных многолетников // Бюллетень Главного ботанического сада. 1978. Вып. 107. С. 77–82.

59. *The Plant List* [Электронный ресурс]: Published on the Internet. 2015. URL: http://www.theplantlist.org/ (accessed 7st September).

60. *Конспект* флоры Азиатской России: сосудистые растения / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.

61. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.

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

63. *Положий А.В.* Эколого-географический анализ семейства бобовых во флоре Средней Сибири // Ученые записки. Томский государственный университет. 1965. № 51. С. 39–48.

64. *Ревушкин А.С.* Высокогорная флора Алтая. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1988. 320 с.

65. *Положий А.В., Гуреева И.И., Курбатский В.И.* Флора островных приенисейских степей. Сосудистые растения. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2002. 156 с.

66. *Raunkiaer Ch.* Plant life forms / transl. from Danish by H. Gilbert-Carter. Oxford : Clarendon Press, 1937. 104 p.

67. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., Л. : Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

68. *Воронцова Л.И., Гатцук Л.Е., Егорова В.Н. и др.* Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. : Наука, 1976. 217 с.

69. *Безделев А.Б., Безделева Т.А.* Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 2006. 296 с.

70. *Жмылев П.Ю. и др.* Биоморфология растений: иллюстрированный словарь : учеб. пособие. М. : Гриф и Ко, 2002. 240 с.

71. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 3. 1950. Вып. 6. С. 7−204.

72. *Богданова А.Г. и др.* Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М., 1977. 183 с.

73. *Онтогенетический атлас лекарственных растений*. Т. 1 : учеб. пособие / отв. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола : Марийск. гос. ун-т, 1997. 240 с.

74. *Онтогенетический атлас лекарственных растений*. Т. 2 : учеб. пособие / гл. ред. Л.А. Жукова. Йошкар-Ола : Марийск. гос. ун-т, 2000. 268 с.

75. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений: морфологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений : учеб. пособие для биол. специальностей университетов. М. : Высшая школа, 1973. 256 с.

76. *Борисова И.В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. 1972. Т. 4. С. 5–94.

77. *Карписонова Р.А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М. : Наука, 1985. 205 с.

78. *Фегри К., Пейл Л.* Основы экологии опыления. М. : Мир, 1982. 379 с.

79. *Пономарев А.Н.* Изучение цветения и опыления // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.

80. *Пономарев А.Н.* Предмет и некоторые аспекты антэкологии // Вопросы антэкологии. Л., 1969. С. 43–45.

81. *Демьянова Е.И.* Антэкология : учеб. пособие по спецкурсу. Пермь, 2010. 116 с.

82. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблемы. М. : Наука, 1981. 96 с.

83. *Николаева М.Г., Лязгунова И.В., Поздова Л.М.* Биология семян. СПб. : Изд-во НИИ химии СПб. гос. ун-та, 1999. 232 с.

84. *Батыгина Т.Б.* Размножение растений. СПб. : Изд-во СПбГУ, 2002. 232 с.

85. *Вайнагий И.В.* Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287–296.

86. *Методические указания по семеноведению интродуцентов* / под ред. акад. Н.В. Цицина. М. : Наука, 1980. 64 с.

87. *Пухальский В.А., Соловьев А.А., Бадаева Е.Д.* Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М. : КолосС, 2013. 198 с.

88. *Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.* Большой практикум по ботанике (экологическая анатомия цветковых растений). М. : Товарищество науч. изданий КМК, 2005. 77 с.

89. *Brewbaker J.L., Kwack B.H.* The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, is. 9. P. 859–865.

90. *Robinsohn I.* Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der

Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Vol. 133. P. 181–211.

91. *Константинова Е.А.* Флоксы. М. : Фитон+, 2002. 192 с.

92. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р.* Практикум по анатомии и морфологии высших растений. М. : Изд-во МГУ, 1980. 196 с.

93. *Эзау К.* Анатомия семенных растений : в 2 кн. : пер. с англ. / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М. : Мир, 1980. Книга 1. 224 с.

94. *Паутов А.А.* Морфология и анатомия вегетативных органов растений : учеб. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2012. 336 с.

95. *Kästner A.* Blattepidermis-Strukturen bei Carlina // Flora. 1972. Vol. 161, is. 3. P. 225–255.

96. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. : Наука, 1991. 215 с.

97. *Барашкова Э.А., Виноградова В.В.* Оценка зимо- и морозостойкости полевых культур // Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям (методическое руководство). Л. : ВИР, 1988. С. 174–177.

98. *Государственная фармакопея РФ*. XIV издание. М., 2018. Т. 1. 1814 с.

99. *Бурмистров А.Н., Никитина В.А.* Медоносные растения и их пыльца. М. : Росагропромиздат, 1990. 192 с.

100. *Зайцев Г.Н.* Математика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1990. 296 с.

101. *Некрасов В.И.* Понятия, термины, методы и оценка результатов работы по интродукции растений. М. : Совет ботанических садов СССР, 1971. 11 с.

102. *Лапин П.И.* О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 1972. Вып. 83. С. 10–18.

103. *Головкин Б.Н.* Культигенный ареал растений. М. : Наука, 1988. 184 с.

104. *Булах П.Е.* Интродукционный прогноз и его количественная оценка // Бюллетень Главного ботанического сада. 2000. Вып. 180. С. 15–18.

105. *Базилевская Н.А.* Теории и методы интродукции растений. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1964. 130 с.

106. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М. : Наука, 1980. 279 с.

107. *Головкин Б.Н.* Переселение травянистых многолетников на Полярный Север: Эколого-морфологический анализ. Л., 1973. 268 с.

108. *Тюрина Е.В.* Изменение ритма роста и развития *Peucedanum baicalense* (Redow.) C. Koch. в зависимости от экологических условий и при интродукции // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 66–77.

109. *Тюрина Е.В.* Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск : Наука, 1983. 240 с.

110. *Культиасов М.В.* Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 1953. Вып. 15. С. 24–39.

111. *Соболевская К.А.* Материалы к флорогенезу при интродукции растений природной флоры // Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, 1973. С. 3–18.

112. *Соболевская К.А.* Пути и методы интродукции растений природной флоры Сибири // Интродукция растений в Сибири. Новосибирск : Наука, Сибирское отделение, 1977. С. 3–28.

113. *Флоря В.Н.* Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминоносные, медоносные). Кишинев, 1987. 296 с.

114. *Аврорин Н.А.* Эколого-статистические методы в интродукции // Успехи интродукции растений. М. : Наука, 1973. С. 102–113.

115. *Андреев Г.Н.* Об уровнях жизненности интродуцентов. Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты : Изд-во КФ АН СССР, 1974. С. 61–70.

116. *Шулькина Т.В.* Прогнозирование успешности интродукции по данным фенологии // Бюллетень ГБС. 1971. Вып. 79. С. 14–19.

117. *Лапин П.И., Сиднева С.В.* Определение перспективности растений для интродукции по данным фенологии // Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 1968. Вып. 69. С. 14–21.

118. *Баканова В.В.* Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. Киев : Наукова думка, 1984. 155 с.

119. *Данилова Н.С.* Интродукция многолетних травянистых растений Якутии. Якутск : Изд-во ЯНЦ СО РАН, 1993. 164 с.

120. *Данилова Н.С., Романова А.Ю., Рогожина Т.Ю.* Методические аспекты подбора интродуцентов для Центральной Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова. 2006. № 4. С. 14–21.

121. *Фомина Т.И.* Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск, 2012. 179 с.

122. *Васфилова Е.С.* Интродукционная перспективность видов лекарственных растений в связи с накоплением биологически активных соединений // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2016. № 4. С. 42–48.

123. *Куприянов А.Н.* Основы интродукции растений : учеб. пособие. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 1999. 80 с.

124. *Елисафенко Т.В.* Род *Viola* L. в Сибири (биология, сохранение видового разнообразия) : дис. … д-ра биол. наук. Новосибирск, 2018. 683 с.

125. *Flora* Europaea : in 5 vol. / ed. by T.G. Tutin et al. Cambridge : University Press, 2001–2006. Vol. 1–4.

126. *Флора* Восточной Европы : в 11 т. / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб. : Мир и семья, 1996–2004. Т. IX–XI.

127. *Флора* европейской части России. Л. : Наука, 1978–1994. Т. III–VIII.

128. *Flora* of China : in 25 vol. / ed. by Z. Wu, P.H. Raven, D. Hong. Beijing : Science Press; St. Louis : Missouri Botanical Garden Press, 1995–2015. Vol. 4–21.

129. *Iwatsuki K., Boufford D.E., Ohba H.* Flora of Japan. Angiospermae-Dicotyledoneae: Archichlamydeae. Hardback, 2001. Vol II. 321 p.

130. *Конспект* флоры Кавказа : в 3 т. / отв. ред. А.Л. Тахтаджян. СПб., 2003–2008. Т. 1–3.

131. *Флора* Сибири : в 14 т. / под ред. Л.И. Малышева. Новосибирск: Наука, 1988–2003. Т. 5–14.

132. *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока: Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные, Покрытосеменные (Цветковые) : в 8 т. / отв. ред. С.С. Харкевич. Л. ; СПб. : Наука, 1985–1996. Т. 1–8.

133. *Flora* of North America / ed. by R.W. Kiger. New York ; Oxford, 2003–2014. Vol. 4–28.

134. *Окишева Л.Н., Филандышева Л.Б.* Временная динамика и функционирование ландшафтов Западной Сибири. Томск : Издательский Дом ТГУ, 2015. 328 с.

135. *Рутковская Н.В.* Климатическая характеристика сезонов года Томской области. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 1979. 117 с.

136. *Рутковская Н.В.* География Томской области (Сезонно-агроклиматические ресурсы). Томск : Изд-во Том. ун-та, 1984. 157 с.

137. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л. : Наука, 1987. 439 с.

138. *Зарипова А.А.* Биотехнология размножения пиона уклоняющегося *Paeonia anomala* L. Уфа : Информреклама, 2014. 176 с.

139. *Halda J.J.* The genus *Paeonia*. Portland : Timber Press / Heartland Peony Society. 2004. 227 p.

140. *Успенская М.С., Мурашев В.В., Криницына А.А.* Древовидные пионы в ботаническом саду МГУ. М. : Лесная страна, 2016. 104 с.

141. *Sang T., Pan J., Zhang D. et al.* Origins of polyploids an example from peonies (*Paeonia*) and a model for angiosperms // Botanical Journal of the Linnean Society. 2004. Vol. 82, is. 4. P. 561–571.

142. *Пунина Е.О., Мачс Э.М., Мордак Е.В. и др.* Род *Paeonia* (Paeoniaceae) в России и на сопредельных территориях: ревизия с использованием методов кариосистематики и молекулярной систематики // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. Петрозаводск, 22–27 сент. 2008 г. Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2008. Ч. 3. С. 68–71.

143. *Красная книга Российской Федерации* (растения и грибы) / ред. Р.В. Камелин. М. : КМК, 2008. 854 с.

144. *Фризен Н.В. Paeonia* L. – пион // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1993. Т. 6. С. 98.

145. *Эбель А.Л., Пяк А.И., Ревушкин А.С. и др.* Определитель растений Томской области. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2014. 464 с.

146. *Zhao D.-D. et al.* Chemical components and pharmacological activities of terpene natural products from the genus *Paeonia* // Molecules. 2016. Vol. 21 (10). P. 1362.

147. *Губаненко Г.А., Морозова Е.В.* Исследование антиоксидантных свойств пиона уклоняющегося в производстве отделочных полуфабрикатов // Ползуновский вестник. 2012. № 2 (2). С. 224–227.

148. *Ельчининова О.А., Бодрошева С.В., Горемыкина Н.А.* Семенная продуктивность пиона уклоняющегося (*Paeonia anomala* L.) в местах естественного обитания в условиях Горного Алтая // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. Биология. Экология. 2018. Т. 50, № 3. С. 38–45.

149. *Горобец В.Ф.* Пионы (биология, селекция, сорта). Киев : Велес, 2015. 160 с.

150. *Wister J.C.* The Peonies. Washington : American Peony Society, 1995. 220 p.

151. *Былов В.Н., Тимохин В.И.* Интродукция гибридных пионов // Цветоводство. 1973. № 6. С. 8.

152. *Павлова Л.А.* Пионы. М. : Фитон+, 2010. 208 с.

153. *Миронова Л.Н., Реут А.А.* Пионы. Достижения отечественных селекционеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 2. С. 349–358.

154. *Лучник З.И.* Гибриды сибирских пионов // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск, 1972. С. 256–264.

155. *Назарова Т.М.* Пионы в Новосибирской области // Научно-практическая конференция по декоративному садоводству и озеленению населенных пунктов области : тезисы докл. Новосибирск, 1972. С. 15–17.

156. *Верещагина И.В.* Дикорастущие пионы Алтая. Барнаул : Изд-во Алтайск. ун-та, 2003. 230 с.

157. *Разумова Г.А.* Агроэкологические основы культивирования сортов травянистых пионов в лесостепи Приобья. Новосибирск : РАХСН, Сибирское отделение, 2006. 184 с.

158. *Комина О.В.* Биологические особенности некоторых видов рода *Paeonia* L. при интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири : автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2014. 19 с.

159. *Интродукция растений природной флоры Сибири* / науч. ред. А.Н. Куприянов, Е.В Банаев. Новосибирск : Гео, 2017. 495 с.

160. *Кемулария-Натадзе Л.М.* Кавказские представители рода *Paeonia* L. // Труды Тбилисского ботанического института. Тбилиси, 1961. Т. 21. С. 3–51.

161. *Верещагина И.В.* Пион степной – *Paeonia hybrida* Pall. // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. С. 131–158.

162. *Реут А.А., Миронова Л.Н.* Пионы. Биология и размножение. Saarbrucken : LAMBER Acad.Publ., 2012. 190 с.

163. *Македонская Н.В.* Биологические особенности дальневосточных пионов в природе и в культуре : автореф. дис. … канд. биол. наук. Владивосток, 1978. 24 с.

164. *Луконина А.В.* Растительный покров Волгоградской области как источник растений для интродукции : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 301 с.

165. *Яковлев М.С., Нектарова Н.А., Гусева Л.И.* Пион уклоняющийся, марьин корень, чегна, шегня // Биологические особенности

растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1986. С. 148–178.

166. *Карташова Н.Н.* К вопросу о природе нектарников цветка *Paeonia* // Труды Ботанического института Академии наук СССР им. В.Л. Комарова. Сер. Морфология и анатомия растений. Л. : 1962. Вып. 3. С. 77–85.

167. *Ефимов С.В.* Род *Paeonia* L. Современные направления интродукции и методы оценки декоративных признаков : автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2008. 24 с.

168. *Немирович-Данченко Е.Н.* Цветение и опыление пионов при интродукции в условиях Ленинграда // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 8. С. 1139–1146.

169. *Немирович-Данченко Е.Н.* Порядок пионовые (Paeoniales) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5, ч. 2: Цветковые растения. С. 16–18.

170. *Реут А.А.* Семенная продуктивность пионов при культивировании в Башкирском Предуралье и способы ее повышения // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. 2011. № 2. С. 79–81.

171. *Зарубин А.М., Быкова Т.И.* Пион молочноцветковый // Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1988. С. 133–148.

172. *Приходько Л.А., Сорокопудова О.А.* Морфологические особенности и изменчивость компонентов семенной продуктивности *Paeonia lactiflora* Pallas // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2016. № 9. С. 9–16.

173. *Nanjidsuren O., Narantsetseg A.* Seed productivity of two species of *Paeonia* (Paeoniaceae) in Mongolia // Agricultural Science Research Journal. 2016. Vol. 6 (1). P. 1–5.

174. *Ткаченко К.Г.* Интродукция некоторых видов рода *Paeonia* L. флоры Кавказа в Ботаническом саду Петра Великого // Известия Горского государственного аграрного университета. 2015. Т. 52, № 1. С. 267–273.

175. *Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 346 с.

176. *Соболевская К.А.* Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск : Наука, 1984. 220 с.

177. *Буглова Л.В., Кузнецова О.В., Некрашевич Я.Г.* Биологические особенности семян некоторых видов *Trollius* L. и *Paeonia* L. // Ученые

записки Забайкальского ГГПУ имени Н.Г. Чернышевского. Сер. Естественные науки. 2011. Т. 1 (36). С. 151–157.

178. *Тавлинова Г.К., Гладкий В.Н.* Пионы. М. : Эксмо; СПб. : Терция, 2003. 64 с.

179. *Македонская Н.В.* Пионы. Минск : Полымя, 1988. 192 с.

180. *Миловидова Л.С., Соколовская Т.В., Коровина Н.В.* Некоторые болезни цветочных растений в Томске // Бюллетень Сибирского ботанического сада. 1976. Вып. 10. С. 75–78.

181. *Беляева Т.Н., Прокопьев А.С.* Изучение родовых комплексов – основа интродукции декоративных растений // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике : регион. науч.-практ. конф. Томск, 2005. С. 188–192.

182. *Дьякова Г.М.* Культура пиона в ГБС АН СССР и перспектива ее развития // Интродукционное изучение и основы селекции декоративных растений. М., 1988. С. 86–91.

183. *Tamura M.* Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. Systematic Part. II // Natürlichen Pflanzenfamilien. 1995. Vol. 17 (IV). P. 223–519.

184. *Белых О.А.* Биопотенциал и адаптогенез лютиковых (Ranunculaceae Juss.) Южной Сибири : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2013. 39 с.

185. *Буглова Л.В.* Структура семенной кожуры у азиатских видов *Trollius* L. (Ranunculaceae) // Ботанический журнал. 2013. № 3. С. 315–321.

186. *Буглова Л.В.* Фертильность, жизнеспособность и оптимальные сроки хранения пыльцы представителей рода *Trollius* L. (Ranunculaceae) // Ботанический журнал. 2015. Т. 100, № 3. С. 270–277.

187. *Гусар А.С., Буглова Л.В.* Оценка активности специализированных мух-опылителей видов рода *Trollius* L., интродуцированных в Западную Сибирь // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI Междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Антонины Васильевны Положий. Томск, 24–26 окт. 2017 г. Томск, 2017. С. 269–270.

188. *Семенова Г.П.* Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 408 с.

189. *Камелин Р.В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. : Наука, 1973. 356 с.

190. *Nold R.* Columbines: *Aquilegia*, *Paraquilegia* and *Semiaquilegia*. Portland : Timber Press, 2003. 192 p.

191. *Эрст А.С., Ваулин О.В.* Филогенетические отношения некоторых видов рода *Aquilegia* Северной Азии по различным ДНК-маркерам // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 3. С. 477–485.

192. *Фризен Н.В. Aquilegia* L. – водосбор // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1993. Т. 6. С. 112–116.

193. *Kramer E.M. Aquilegia*: a new model for plant development, ecology, and evolution // Annual Review of Plant Biology. 2009. Vol. 60. P. 261–277.

194. *Teylor R.J.* Interspecific hybridization and its evolutionary significance in the genus *Aquilegia* // Brittonia. 1967. Vol. 19, № 4. P. 374–390.

195. *Приходько Л.А., Сорокопудова О.А.* Особенности индивидуального развития редкого вида *Aquilegia viridiflora* Pall. в культуре в Центральный Якутии // Наука и образование. 2012. № 2. С. 82–86.

196. *Вронская О.О., Роднова Т.В.* Интродукция *Aquilegia sibirica* Lam. на юге Сибири // Бюллетень Главного ботанического сада. М. : Наука, 2017. С. 44–47.

197. *Беляева Т.Н.* Виды *Aquilegia* L. для озеленения в Западной Сибири // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ. М. : ФГБНУ ВСТИСП, 2016. Т. XXXXVI. С. 34–37.

198. *Крохмаль И.И.* Репродуктивные особенности видов рода *Aquilegia* L. в условиях степной зоны Украины // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Сер. Биология, химия. 2013. Т. 26 (65), № 2. С. 82–94.

199. *Раменский Л.Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. : Наука, 1971. 334 с.

200. *Иванова Л.М.* О биологии цветения и плодоношения *Aquilegia glandulosa* Fisch. // Бюллетень Главного ботанического сада. 1968. Вып. 71. С. 80–84.

201. *Eckert C.G., Schaefer A.* Effects of floral morphology and display on outcrossing in Blue Columbine, *Aquilegia caerulea* (Ranunculaceae) // Functional Ecology. 1998. Vol. 12, is. 4. P. 596–606.

202. *Трейвас Л.Ю.* Болезни и вредители декоративных садовых растений. М. : Фитон+, 2011. 192 с.

203. *Головкин Б.Н.* Аквилегии. М. : Армада-пресс, 2001. 32 с.

204. *Зиман С.Н.* Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев : Наукова думка, 1985. 248 с.

205. *Фризен Н.В. Trollius* L. – купальница // Флора Сибири. Новосибирск : Наука, 1993. Т. 6. С. 103–108.

206. *Растительные ресурсы СССР*: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейство Ranunculaceae / под ред. П.Д. Соколова. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1985. С. 82–98.

207. *Повыдыш М.Н., Петрова Н.В., Медведева Л.И. и др.* Семейство Ranunculaceae // Растительные ресурсы России. Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. СПб.; М., 2008. С. 24–67.

208. *Wang S., Tian Q., An F.* Growth inhibition and apoptotic effects of total flavonoids from *Trollius chinensis* on human breast cancer MCF-7 cells // Oncology Letters. 2016. Vol. 12, № 3. P. 1705–1710.

209. *Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П.* Соцветия. Морфологическая классификация. СПб. : Изд-во Химико-фармакологич. ин-та, 1992. 125 с.

210. *Беляева Т.Н., Минуллина Т.И.* Семенная продуктивность видов и сортов *Aquilegia* L. в Сибирском ботаническом саду // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы : труды Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию кафедры ботаники. Томск, 12–15 нояб. 2013 г. Томск : Том. ун-ое изд-во, 2013. С. 9–10.

211. *Полынцева Н.А., Утемова Л.Д.* Купальница азиатская – *Trollius asiaticus* L. // Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск : Наука, 1988. С. 74–82.

212. *Барыкина Р.П., Чубатова Н.В.* Онтогенез пиона уклоняющегося (*Paeonia anomala* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2007. Т. 5. С. 191–196.

213. *Акшенцев Е.В.* Пространственно-временная организация ценопопуляций купальницы европейской (*Trollius europaeus* L.) : автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 18 с.

214. *Richards J. Primula*. Portland : New edition, 2003. 348 p.

215. *Ковтонюк Н.К.* Секция *Primula* рода *Primula* (Primulaceae) во флоре России // Растительный мир Азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 61–73.

216. *Ковтонюк Н.К., Гончаров А.А.* Филогенетические отношения в роде *Primula* L. (Primulaceae) на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ITS-региона ядерной рДНК // Генетика. 2009. Т. 45, № 6. С. 758–765.

217. *Государственный отраслевой стандарт 3166-76.* Листья первоцвета весеннего. Технические требования на продукцию, поставляемую на экспорт. Взамен ГОСТ 3166-46; введ. 01.07.1977. М., 1977. С. 51–53.

218. *Латыпова Г.М., Давлетшина Р.Я., Иванова Д.Ф.* Оптимизация получения современной лекарственной формы первоцвета весеннего на основании фитохимических и технологических исследований // Известия Самарского научнго центра Российской академии наук. 2012. Т. 15, № 3 (5). С. 1653–1656.

219. *Латыпова Г.М.* Экспериментально-теоретическое обоснование рационального использования растений рода *Primula* L. и рода *Humulus* L. : автореф. дис. … д-ра фарм. наук. Самара, 2015. 47 с.

220. *Косенкова Ю.С.* Экстрактивные вещества *Primula macrocalyx* BGE. Химические трансформации риккардина С : автореф. дис. … канд. хим. наук. Новосибирск, 2009. 22 с.

221. *Başbülbül G., Özmen A., Biyik H.H. et al.* Antimitotic and antibacterial effects of the *Primula veris* L. flower extracts // Caryologia. 2008. Vol. 61, is. 1. P. 88–91.

222. *Tokalov S.V., Kind B., Wollenweber E. et al.* Biological effects of epicuticular flavonoids from *Primula denticulata* on human leukemia cells // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2004. Vol. 52. P. 239–245.

223. *Karlsson M.G. Primula* culture and Production // HorTechnology. 2001. Vol. 11 (4). P. 627–635.

224. *Китаева Л.А.* Семеноводство цветочных культур. М. : Россельхозиздат, 1983. 190 с.

225. *Гонтарь Э.М.* Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macrocalyx* Bunge (Primulaceae) в условиях Хакасии и Горного Алтая // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 7. С. 55–64.

226. *Курочкина Н.Ю.* Онтогенез *Primula macrocalyx* Bunge в агропопуляциях в Центральном Сибирском ботаническом саду // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2014. № 7 (117). С. 96–99.

227. *Долганова З.В.* Биология и интродукция цветочно-декоративных корневищных многолетников в Западной Сибири. Новосибирск, 2002. 232 с.

228. *Долганова З.В.* Биологические аспекты повышения продуктивности и декоративности корневищных многолетников в лесостепной зоне Западной Сибири : дис. ... д-ра с.-х. наук. Барнаул, 2003. 390 с.

229. *Серебряная Ф.К.* Сравнительное морфолого-анатомическое исследование надземных органов северокавказских видов рода *Primula* L. // Медицинский альманах. 2010. № 3 (12). С. 209–211.

230. *Belaeva T.N., Butenkova A.N.* The leaf anatomy of valuable species of genus *Primula* // Ukrainian Journal of Ecology. 2019. Vol. 9, is. 3. P. 21–27.

231. *Sinichenko A.V., Marchyshyn S.M., Sira L.M.* Macro- and microscopic investigation of leavesand flowers cultivated species genus *Primula* L. – drumstick primrose // Український біофармацевтичний журнал. 2017. Is. 1 (48). P. 46–52.

232. *Aslam K., Nawchoo I.A., Ganai B.A.* Altitudinal variation in some phytochemical constituents and stomatal traits of *Primula denticulata* // International Journal of Advances in Scientific Research. 2015. Vol. 1 (2). P. 93–101.

233. *Попова О.А.* Анатомическое строение листьев некоторых ранневесеннецветущих растений Восточного Забайкалья // Ученые записки Забайкальского государственного педагогического университета имени Н.Г. Чернышевского. Сер. Естественные науки. 2013. № 1 (48). С. 37–45.

234. *Иванова Л.А.* Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.

235. *Morozowska M.* Some factors affecting viability, dormancy, and germination of *Primula veris* (L.) seeds // Folia Horticulturae. 2002. Vol. 14, is. 1. P. 243–253.

236. *Беляева Т.Н.* Семенная продуктивность видов и гибридов *Primula* при интродукции в Западной Сибири // Плодоводство и ягодоводство России. М. : ФГБНУ ВСТИСП, 2015. Т. XXXXII. С. 308–311.

237. *Гонтарь Э.М.* Сравнительный анализ ценопопуляций *Primula macrocalyx* Хакассии для интродукции растений Сибири. Новосибирск : Наука, Сиб. отд-е, 1989. С. 125–135.

238. *Гонтарь Э.М.* Примула Палласа *Primula pallasii* Lehm. // Биологические основы охраны редких и исчезающих растений Сибири. Новосибирск : Наука, 1990. С. 159–179.

239. *Егорова Т.В.* Семейство первоцветные (Primulaceae) // Жизнь растений : в 6 т. / ред. А.Л. Тахтаджян. М. : Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 110–115.

240. *Хрынова А.Н., Хрынова Т.Р.* Первоцветы (*Primula* L.) Южной Сибири в ботаническом саду Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы XI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 28–31 авг. 2012 г. Барнаул : АРТИКА, 2012. С. 210–216.

241. *Белоусова Н.Л.* Опыт интродукции видов и сортов *Cyclamen* и *Dodecatheon* в ЦБС НАН Белоруси // Бюллетень Главного ботанического сада. 2017. № 3, вып. 203. С. 29–33.

242. *Leoschke M.J.* Fire and the life history of shooting star, *Dodecatheon meadia*, in Iowa tallgrass prairie. Iowa : State University Capstones, 1986. 67 p.

243. *Карписонова Р.А.* Цветоводство. М. : Кладезь-Букс, 2007. 256 с.

244. *Петрук Т.В., Баландин С.А.* Кортуза Маттиоли // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М. : Изд-во Моск. ун-та; Аргус, 1995. С. 192–197.

245. *Hao G., Yuan Y.-M., Hu Ch.-M. et al.* Molecular phylogeny of *Lysimachia* (Myrsinaceae) based on chloroplast trnL-F and nuclear ribosomal ITS sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 31. P. 323–339.

246. *Wells E.F., Elvander P.E.* Saxifragaceae Jussieu // Flora of North America. New-York; Oxford, 2009. Vol. 8. P. 43–45.

247. *Кудряшова Г.Л.* Семейство камнеломковые (Saxifragaceae) // Жизнь растений. М. : Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 159–162.

248. *Lu J., Fu X., Liu T. et al.* Phenolic composition, antioxidant, antibacterial and anti-inflammatory activities of leaf and stem extracts from *Cryptotaenia japonica* Hassk // Industrial Crops and Products. 2018. Vol. 122. P. 522–532.

249. *Беляева Т.Н., Лещук Р.И.* Фертильность пыльцы и особенности прорастания семянок декоративных и лекарственных растений семейства Asteraceae Dumort. при интродукции в Сибирском ботаническом саду // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2011. № 3 (98), вып. 14/1. С. 187–192.

250. *Soltis D.E.* Saxifragaceae // The Families and Genera of Vascular Plants. 2007. Vol. IX. Flowering Plants. Eudicots. P. 425.

251. *Jin Y.-r., Yu Y.-x., Zhang L.-l. et al.* Chemical Constituents of *Astilboides tabularis* (Hemsl.) Engler // Journal of Jilin University. 2011. Vol. 02. URL: en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-JLDX201102042.htm (дата обращения: 15.09.2015).

252. *Belyaeva T.N., Butenkova A.N.* Seed productivity and leaf anatomy of *Astilboides tabularis* (Hemsl.) Engl. // International Journal of Pharma and Bio Sciences. 2016. Vol. 7, is. 2. P. 511–516.

253. *Flora of China*: Saxifragaceae / ed. by Z. Wu, P.H. Raven, D. Hong. St. Louis : Missouri Botanical Garden Press, 2001. Vol. 8. P. 272.

254. *Иевиня С.О., Лусиня М.А.* Астильба. Рига : Зинатне, 1975. 120 с.

255. *Kim S.Y., Kim S.H., Shin H.Ch. et al.* Molecular phylogeny of *Astilbe*: Implications for phylogeography and morphological evolution // Korean Jounal of Plant Taxonomy. 2009. Vol. 39. P. 35–41.

256. *Han S.-H., Oh B.-U.* A morphological study of Korean *Astilbe* (Saxifragaceae) // Journal of Asia-Pacific Biodiversity. 2019. Vol. 12, is. 2. P. 302–310.

257. *Ворошилов В.Н.* Флора советского Дальнего Востока. М. : Наука, 1966. 478 с.

258. *Pan J.T.* A study on the genus *Astilbe* Buch.-Ham. ex D. Don from China // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1985. Vol. 23. P. 439–443.

259. *Кабанов А.В.* Астильбы – яркие краски тенистого сада // Цветоводство. 2014. № 4. С. 48–52.

260. *Карписонова Р.А., Бочкова И.Ю., Васильева И.В. и др.* Культурная флора травянистых декоративных многолетников средней полосы России: Атлас. М. : Фитон, 2011. 432 с.

261. *Кабанов А.В.* Современные принципы формирования коллекционного фонда астильбы в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН // Биоразнообразие и рациональное использование природных ресурсов : материалы докладов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Махачкала, 21 июня 2014 г. Махачкала, 2014. С. 41–43.

262. *Пятицкая Л.И.* Рекомендуем астильбу // Цветоводство. 1987. № 4. С. 14.

263. *Пятицкая Л.И.* Биологические особенности астильбы при интродукции в Западную Сибирь // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики : матер. междунар. науч. конф. Краснодар, 1993. Ч. 2. С. 559–562.

264. *Васильева О.Ю.* Астильбы в цветниках Западной Сибири // Цветоводство. 2011. № 4. С. 34–35.

265. *Куранда Ю.В., Долганова З.В.* Интродукция видов и сортов *Astilbe* Buch.-Ham. в условиях лесостепи Алтайского края // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета. Томск, 20–22 окт. 2015 г. Томск, 2015. С. 310–314.

266. *Долганова З.В., Куранда Ю.В.* Первичная оценка сортов *Astilbe* Buch-Ham. в условиях лесостепи Алтайского края // Вестник Алтай-

ского государственного аграрного университета. 2017. № 7 (153). С. 104–109.

267. *Беляева Т.Н., Стрельцова И.В.* Астильба – перспективная культура для ландшафтного озеленения г. Томска // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов : материалы I Междунар. конф. Кемерово, 12–14 апр. 2006 г. Кемерово, 2006. С. 17–21.

268. *Культура астильбы на Алтае:* Рекомендации / РАСХН. Сиб. отд-е. НИИСС им. М.А. Лисавенко. Новосибирск, 2001. 32 с.

269. *Рубинина А.Е.* Гейхеры. М. : Кладезь-Букс, 2006. 64 с.

270. *Андрух Н.А.* Інтродукція *Heuchera* L. в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України // Сохранение биоразнообразия и интродукции растений : материалы Междунар. науч. конф. Харьков, 2014. С. 195–200.

271. *Флора Восточной Европы*. Семейство Rosaceae / ред. Р.В. Камелин. СПб. : Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. С. 306–611.

272. *Растительные ресурсы России*: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Семейство Rosaceae / отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М. : Товарищество научных изданий КМК, 2009. Т. 2. С. 184–247.

273. *Oak M.-K., Song J.-H., Hong S.-P.* Sexual dimorphism in a gynodioecious species *Aruncus aethusifolius* (Rosaceae) // Plant Systematics and Evolution. 2018. Vol. 304 (4). P. 473–484.

274. *Леонова Т.В., Водолазова С.В., Черемушкина В.А.* Влияние пожаров на онтогенетическую структуру ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (Rosaceae) в Хакасии // Вестник Новосибирского государственного университета. Сер. Биология, клиническая медицина. 2009. Т. 7, вып. 4. С. 62–64.

275. *Фирсов Г.А., Ладыгина Г.А., Цейтин Н.Г.* Древесные растения на альпийских горках ботанического сада Петра Великого БИН РАН // Ботаника в современном мире : труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конф. 2018. Т. II. С. 335.

276. *Соколов С.Я., Связева О.А.* География древесных растений СССР. М.; Л. : Наука, 1965. 265 с.

277. *Соколенко О.А.* Биология цветения и плодоношения кустарниковых видов рода *Potentilla* L., интродуцированных на Северо-Западном Кавказе : дис. … канд. биол. наук. Майкоп, 2004. 165 с.

278. *Леонова Т.В.* Биоморфология и онтогенетическая структура популяций ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (Rosaceae) : автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2011. 16 с.

279. *Бурченко Т.В., Лазарев А.В.* Качество семян видов рода гравилат // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2010. № 12. С. 41–48.

280. *Денисова С.Г., Реут А.А.* Изучение биологии некоторых представителей рода *Potentilla* L. в условиях Башкирского Предуралья // Сборник научных трудов ГНБС. 2018. Т. 146. С. 32–38.

281. *Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В. и др.* Род манжетка // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 83–133.

282. *Грант В.* Видообразование у растений. М. : Мир, 1984. 528 с.

283. *Karaismailoglu M.C.* Addition to characters of endemic *Aubrieta canescens* subsp. *canescens* from Turkey // Bangladesh journal of botany. 2016. Vol. 45 (3). P. 509–515.

284. *Дорофеев В.И.* Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // Turczaninowia. 2004. Т. 7 (3). С. 76–87.

285. *Эбель А.Л.* Семейство крестоцветные Brassicaceae Burnett во флоре Горного Алтая : автореф. дис. … канд. биол. наук. Томск, 1999. 23 с.

286. *Верещагина И.В.* Перезимовка декоративных многолетников в Алтайском крае. Новосибирск : РАСХН. Сибирское отделение. НИИСС имени М.А. Лисавенко, 1996. 170 с.

287. *Мартынова М.А.* Биологические особенности *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr. при интродукции в условиях степной зоны Хакасии : автореф. дис. … канд. биол. наук. Новосибирск, 2006. 20 с.

288. *Волков И.В.* Биоморфологические адаптации высокогорных растений : автореф. дис. … д-ра биол. наук. Новосибирск, 2008. 32 с.

289. *Онипченко В.Г.* Функциональная фитоценология: Синэкология растений. М., 2013. 576 с.

290. *Коломиец И.А., Парфенова Т.М., Теплицкая Е.В.* Физиологические особенности покоя и прорастания семян катрана сердцелистного // Физиология растений. 1968. Т. 15, № 6. С. 979–987.

291. *Цвелев Н.Н.* Род *Silene* L. // Флора Восточной Европы. М., СПб. : Тов-во научн. изданий КМК, 2004. Т. XI. С. 229–256.

292. *Быкова В.И.* Цветочно-декоративные травянистые растения // Краткие итоги интродукции. М. : Наука, 1983. 273 с.

293. *Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е.* Дикорастущие полезные растения России. СПб.: СПХФА, 2001. 663 с.

294. *Зибарева Л.Н.* Фитоэкдистероиды растений семейства Caryophyllaceae : автореф. дис. … д-ра хим. наук. Новосибирск, 2003. 31 с.

295. *Еделев Д.А., Кузнецова Т.А., Иванушко Л.А. и др.* Иммуностимулирующая активность тритерпеновых гликозоидов корней *Saponaria officinalis* L. // Традиционная медицина. 2012. № 2. С. 44–47.

296. *Фомина Т.И.* Особенности прорастания семян декоративных видов семейства гвоздичных (Caryophyllaceae Juss.) [Электронный ресурс] // Вестник АГАУ. 2016. № 8 (142). URL: https://cyberleninka.ru/article/n/osobennosti-prorastaniya-semyan-dekorativnyh-vidov- semeystva-gvozdichnyh-caryophyllaceae-juss (дата обращения: 24.08.2020).

297. *Огуля А.П., Князева И.В.* Влияние стратификации на прорастание семян некоторых представителей семейства Caryophyllaceae Juss. // Журнал научных публикаций аспирантов и докторантов. 2012. № 5 (71). С. 89–90.

298. *Фомина Т.И.* Эколого-географические закономерности сезонного развития декоративных видов природной флоры в лесостепной зоне Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 330. С. 188–192.

299. *Томилова Л.И., Мелехова Л.К.* Семенная продуктивность некоторых скально-горностепных эндемиков Урала // Материалы по экологии и физиологии растений уральской флоры. Свердловск : УрГУ, 1976. С. 3–13.

300. *Усманова Н.В.* Итоги интродукции *Dianthus deltoids* L. на юго-востоке Украины // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2013. Вып. 10. С. 19–26.

301. *Grant V.* Primary classification and phylogeny of Polemoniaceae, with comments on molecular cladistics // American Journal of Botany. 1998. Vol. 85. P. 741–752.

302. *Locklear J.H. Phlox*: a natural history and gardener’s guide. Portland : Timber Press, Inc., 2011. 304 p.

303. *Schlichting C.D., Levin D.A.* Effects of inbreeding on phenotypic plasticity in cultivated *Phlox* // Theoretical and Applied Genetics. 1986. Vol. 72. P. 114–119.

304. *Grant V.* Nomenclature of the main subdivisions of *Phlox* (Polemoniaceae) // Lundellia. 2001. Is. 4. P. 25–29.

305. *Гаганов П.Г.* Флоксы многолетние. М. : ОГИЗ; Сельхозгиз, 1963. 192 с.

306. *Васильева О.Ю., Сизов А.Н.* Рост и развитие флокса метельчатого (Phlox paniculata L.) в различных микроэкологических условиях урбанизированной среды юга Сибири // Phlox–2014 : материалы Всерос. науч.-практ. совещ. по флоксам. Москва, 21–24 июля 2014 г. / отв. ред. В.С. Новиков. М. : Издание Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова, 2014. С. 43–46.

307. *Долганова З.В., Клементьева Л.А.* Изменчивость ритмов роста и развития видов и сортов рода *Phlox* L. в условиях лесостепи Алтайского Приобья // Phlox–2014 : материалы Всерос. науч.-практ. совещ. по флоксам. Москва, 21–24 июл. 2014 г. / отв. ред. В.С. Новиков. М. : Издание Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова, 2014. С. 54–59.

308. *Мартынова М.А.* Особенности вегетативного способа размножения флокса сибирского (*Phlox sibirica* L.) в Хакасии // Phlox–2014 : материалы Всерос. науч.-практ. совещ. по флоксам. Москва, 21–24 июля 2014 г. / отв. ред. В.С. Новиков. М. : Издание Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова, 2014. С. 83–87.

309. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.* Итоги интродукции флокса (*Phlox* L.) в Сибирском ботаническом саду // Phlox–2014 : материалы Всерос. науч.-практ. совещ. по флоксам. Москва, 21–24 июля 2014 года / ответственный ред. В.С. Новиков. М. : Издание Ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова, 2014. С. 35–38.

310. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.* Интродукция видов и сортов флокса (*Phlox* L.) в Сибирском ботаническом саду // Вестник ИрГСХА. 2011. № 44. С. 27–34.

311. *Бутенкова А.Н., Беляева Т.Н.* Структура листовых пластинок видов рода *Phlox* L. (Polemoniaceae) интродуцированных в Сибирском ботаническом саду // Фундаментальные исследования. 2014. № 5 (1). С. 730–734.

312. *Бутенкова А.Н.* Биологические особенности видов и сортов рода флокс (*Phlox* L., Polemoniaceae), в подзоне южной тайги Западной Сибири : дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2014. 185 с.

313. *Belyaeva T.N., Butenkova A.N., Astafurova T.P. Phlox sibirica* L. in South Siberia // Biosciences, Biotechnology Research Asia. 2014. Vol. 11. P. 371–376.

314. *Butenkova A.N., Belaeva T.N.* Comparative analysis of the leaf anatomy of *Phlox sibirica* L. and *Phlox sibirica* var. *borealis* (Wherry) B. Boivin // Acta Biologica Sibirica. 2019. Т. 5, № 3. С. 40–45.

315. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н., Чикин Ю.А. и др.* Сравнительная оценка сортов флокса (*Phlox* L.) при интродукции на юге Томской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2012. № 4 (20). С. 68–76.

316. *Матвеев И.В.* Флоксы метельчатые / под общ. ред. В.С. Новикова. М. : Фитон XXI, 2014. 152 с.

317. *Гаганов П.Г.* Многолетние флоксы. М. : Сельхозгиз, 1955. 202 с.

318. *Бутенкова А.Н., Беляева Т.Н.* Особенности репродуктивной биологии *Phlox* ‘Bill Baker’ при интродукции в подзоне южной тайги Западной Сибири [Электронный ресурс] // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 6. URL: http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=16911 (дата обращения: 02.12.2020).

319. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.* Коллекционные фонды *Phlox* L. Сибирского ботанического сада (Томск) как основа научной и образовательной деятельности // Цветоводство: история, теория, практика = Floriculture: history, theory, practice : материалы VII Междунар. науч. конф. Минск, 24–26 мая 2016 г. Минск : Конфидо, 2016. С. 51–53.

320. *Zerbe S., Choi I.-K., Kowarik I.* Characteristics and habitats of non-native plant species in the city of Chonju, southern Korea // Ecological Research. 2004. Vol. 19. P. 91–98.

321. *Камелин Р.В.* Сложноцветные (краткий обзор системы) : учеб. пособие для магистратуры. Санкт-Петербург; Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2000. 60 с.

322. *Кирпичников М.Э.* Семейство сложноцветные, или астровые (Asteraceae, или Compositae) / под ред. А.Л. Тахтаджяна // Жизнь растений : в 6 т. Ч. 2: Цветковые растения. М. : Просвещение, 1981. Т. 5. С. 462–476.

323. *Андросова Д.Н., Данилова Н.С.* Биология прорастания семян некоторых видов сем. Asteraceae Dumort. // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 2(1). С. 104–109.

324. *Русинова Т.С.* Астровые. М. : Кладезь-Букс, 2008. 96 с.

325. *Kindscher K. Echinacea*: Herbal Medicine with a Wild History. Switzerland : Springer International Publishing, 2016. 235 p.

326. *McGregor R.L.* The taxonomy of the genus *Echinacea* (Compositae) // University of Kansas Science Bulletin. 1968. Vol. 48 (4). P. 113–142.

327. *Dorn M.*, *Knick E., Lewith G.* Placebo-controlled, double-blind study of Echinacea pallidae radix in upper respiratory tract infections // Complementary Therapies Medicine. 1997. Vol. 5. P. 40–42.

328. *Boon H., Smith M.* The Botanical Pharmacy: The Pharmacology of 47 Common Herbs. Kingston, Ont. : Quarry Press Inc., 1999. 320 p.

329. *Колхир В.К., Сокольская Т.А., Сакович Г.С. и др.* Отечественные лекарственные средства на основе эхинацеи пурпурной // Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. СПб., 2003. С. 540–544.

330. *Государственный* реестр лекарственных средств [Электронный ресурс] // Министерство здравоохранения Российской Федерации. URL: http://grls.rosminzdrav.ru/ (дата обращения: 20.08.2013).

331. *Сидельников Н.И., Пушкина Г.П., Бушковская Л.М.* Эхинацея пурпурная (*Echinacea purpurea* (L.) Moench): Роль экзогенных факторов биорегуляции в технологии возделывания. М. : Изд-во ИП Скороходов В.А., 2014. 136 с.

332. *Echinacea* : the genus *Echinacea* / ed. by S.C. Miller. New York : CRC Press, 2004. 296 p.

333. *Самородов В.Н., Поспелов С.В.* Виды рода Эхинацея (*Echinacea* Moench) в агрофитоценозах лесостепи Украины: десятилетние итоги интродукции, изучения биологии и возделывания // Вісник Полтавського державного сільськогосподарського інституту. 2001. № 4. С. 48–58.

334. *Keller H.W.* The genus Echinacea (Asteraceae): floral, stem, and petiole morphology // Jounal of the Botanical Research Institute of Texas. 2014. Vol. 8 (1). P. 87–126.

335. *Самородов В.Н., Поспелов С.В.* Эхинацея в Украине: полувековой опыт интродукции и возделывания. Полтава : Верстка, 1999. 52 с.

336. *Государственная фармакопея Российской Федерации.* XIII издание. М., 2015. Т. 1. 1470 с.

337. *Агаев М.Г.* Новое о законе Заленского // Труды II Международной конференции по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 12.

338. *Belaeva T.N., Butenkova A.N.* Comparative analysis of the leaf anatomy of *Echinacea purpurea* and *E. pallida* // Biosyst. Divers. 2018. Т. 26, № 2. С. 77–84.

339. *Васфилова Е.С.* Семенная продуктивность и качество семян эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) в условиях южной тайги // Вісник Полтавськоі аграрноі академіі. 2006. № 1. С. 26–29.

340. *Методы* проведения научно-исследовательских работ в пчеловодстве / под ред. Я.Л. Шагуна. Рыбное : НИИП, 2006. 154 с.

341. *Соломаха Т.Д.* Использование эхинацеи пурпурной в медоносной базе Украины // С эхинацеей в третье тысячелетие : материалы Междунар. науч. конф. Полтава, 7–11 июля 2003 г. Полтава, 2003. С. 96–98.

342. *Порада А.А., Рабинович А.М.* Биология цветения эхинацеи пурпурной в условиях Полтавской области // Бюллетень Главного Ботанического сада АН СССР. 1991. № 160. С. 7−10.

343. *Порада А.А.* Опыт выращивания эхинацеи пурпурной в лесостепи Украины // Материалы Международ. конф. Полтава, 21–24 сент. 1998. Полтава, 1998. С. 86–87.

344. *Анищенко Л.В., Шишлова Ж.Н., Федяева В.В.* Опыт выращивания эхинацеи пурпурной на Нижнем Дону // С эхинацеей в третье тысячелетие : материалы Международной научной конференции. Полтава, 7–11 июля 2003 г. Полтава, 2003. С. 5–8.

345. *Васфилова Е.С., Воробьева Т.А.* Лекарственные и пряноароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале. Екатеринбург : Уро РАН, 2011. 246 с.

346. *Беляева Т.Н., Конусова О.Л.* Продуктивность и жизнеспособность семянок *Echinacea purpurea* (Asteraceae) на юге Томской области // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, № 1. С. 39–52.

347. *Анищенко Л.В., Шишлова Ж.Н.* Интродукция эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) в ботаническом саду ЮФУ // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: Химия. Биология. Фармация. 2009. № 2. С. 89–94.

348. *Беляева Т.Н.* Особенности онтогенеза *Echinacea purpurea* (Asteraceae) при интродукции в Сибирском ботаническом саду // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы : материалы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада. Новосибирск, 1–8 авг. 2016 г. Новосибирск : ЦСБС СО РАН, 2016. С. 39–41.

349. *Беляева Т.Н., Лещук Р.И., Малахова Л.А.* Интродукция *Echinacea purpurea* (L.) Moench в Сибирском ботаническом саду // С эхинацеей в третье тысячелетие : материалы Междунар. науч. конф. Полтава, 7–11 июл. 2003 г. Полтава, 2003. С. 13–18.

350. *Васфилова Е.С.* Рост и развитие эхинацеи пурпурной при интродукции в подзоне южной тайги // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. 2011. № 2. С. 15–16.

351. *Деревинская Т.И.* Итоги изучения и перспективы выращивания эхинацеи пурпурной в засушливых условиях без полива // Вісник Полтавського сільськогосподарського інституту. 2001. № 1. С. 62–65.

352. *Рагажинскене О.А.* Онтогенез эхинацеи пурпурной // Вивчення онтогенезу рослин природних і культурних флор у ботанічних закладах і дендропарках Євразії : матеріали XII міжнарод. наук. конф. Полтава, 2000. С. 275–276.

353. *Беляева Т.Н.* Влияние удобрений и регулятора роста на продуктивность эхинацеи пурпурной на юге Томской области // Кормопроизводство. 2013. № 12. С. 31–32.

354. *Самородов В.М., Ільїна М.Г., Письмак І.Г. и др.* Морфолого-анатомические и физиологические особенности плодов разных видов эхинацеи // Изучение и использование эхинацеи : материалы Междунар. конф. Полтава, 21–24 сент. 1998 г. Полтава, 1998. С. 38–41.

355. *Беляева Т.Н., Романова С.Б., Куулар М.М.* Анализ кариотипа и некоторые аспекты репродуктивной биологии различных образцов и сортов *Echinacea purpurea* (L.) Moench, *E. pallida* (Nutt) Nutt в условиях интродукции на юге Томской области // Вестник Воронежского государственного университета. Сер. География. Геоэкология. 2011. № 2. С. 119–121.

356. *Кирцова М.В., Коротких И.Н.* Селекционная ценность коллекционных образцов эхинацеи // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений. М., 2004. С. 156–159.

357. *Заманова Н.А.* Особенности биологии и технологии выращивания эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) в южной лесостепи Республики Башкортостан : афтореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2009. 22 с.

358. *Головко Э.А., Машковская С.П., Щербакова Т.А.* Флавоноиды интродуцированных видов рода Echinacea Moench // С эхинацеей в третье тысячелетие : материалы Междунар. научн. конф. Полтава, 7–11 июля 2003 г. Полтава, 2003. С. 120–123.

359. *Фарниева К.Х.* Эффективность интродукции и перспективы использования эхинацеи пурпурной (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) в условиях РСО-Алания : дис. … канд. биол. наук. Владикавказ, 2015. 118 с.

360. *Saiac S.S., Jensen P.N., Dickerson J.A. et al.* Wildflowers for Nebraska Landscapes // Nebraska Agricultural Experiment Station. 1978. Is. 35. 27 p.

361. *Sorensen J.T., Holden D.J.* Germination of native prairie forb seed // Journal of Range Man. 1974. Vol. 27. P. 123–126.

362. Baskin C.C., Baskin J.M. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego : Academic Press, 1998. 666 p.

363. *Parks C.A., Boyle T.H.* Germination of *Liatris spicata* (L.) willd seed is enhanced by stratification, benzyladenine, or thiourea but not gibberellic acid // Horticultural Science. 2002. Vol. 37. P. 202–205.

364. *Серебряков И.Г.* Структура и ритм в жизни цветочных растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1949. Т. 54, вып. 1. С. 47–62.

365. *Горышина Т.К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1965. 127 с.

366. *Данилова Н.С.* Адаптации травянистых растений Центральной Якутии // Вестник Северо-Восточного федерального университета имени М.К. Аммосова. 2012. Т. 9, № 2. С. 31–36.

367. *Ворошилов В.Н.* Ритм развития у растений. М. : АН СССР, 1960. 135 с.

368. *Голубев В.Н.* Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М. : Колос, 1965. 287 с.

369. *Прокопьев Е.П.* Введение в экологию растений : учеб. пособие. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2004. 164 с.

370. *Мазуренко М.Т.* Биоморфологическая оценка возможностей интродукции растений // Ботанические сады как центры биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. М., 2005. С. 317–320.

371. *Convention on Biological Diversity.* Global Strategy for Plant Conservation: 2011–2020 // CBD Technical Series. Richmond, 2012. No. 81. 58 p.

372. *Горбунов Ю.Н., Демидов А.С.* Особо охраняемые природные территории Российской Федерации. Ботанические сады и дендрологические парки. М., 2012. 358 с.

373. *Генофонд растений Красной книги Российской Федерации*, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендриариев / отв. ред. А.С. Демидов. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 220 с.

374. *Красная книга Томской области* / отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2002. 402 с.

375. *Красная книга Томской области* / отв. ред. А.М. Адам. Томск : Печатная мануфактура, 2013. 504 с.

376. *Редкие растения природной флоры Сибири в Сибирском ботаническом саду* / под ред. Т.П. Астафуровой. Томск : Издательский Дом ТГУ, 2015. 202 с.

377. *Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В.* Черная книга флоры Средней России (чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М. : Геос, 2010. 494 с.

378. *Черная Книга флоры Сибири* / ред. Ю.К. Виноградова, А.Н. Куприянов. Новосибирск : Гео, 2016. 439 с.

379. *Зыкова Е.Ю., Эрст А.С.* Находки некоторых редких и адвентивных видов растений в Сибири // Turczaninowia. 2012. Т. 15, № 4. С. 34–40.

380. *Карписонова Р.А., Бондорина И.А., Кабанов А.В. и др.* Экологическое обоснование отбора декоративных многолетников для городского озеленения // Hortus botanicus. 2017. № 12. С. 356–361.

381. *Константинова Е.А.* Цветники и садовые композиции. Идеи, принципы, примеры. М. : Фитон+, 2010. 240 с.

382. *Беляева Т.Н., Бутенкова А.Н.* Малораспространенные декоративные многолетники природной флоры в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета // Бюллетень Главного ботанического сада. 2017. № 3. С. 158–161.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

Характеристика и оценка интродукционной устойчивости исследованных видов

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Apiaceae										
Aegopodium podagraria L.	еа	л (б)	гсц	м	гф	дк	влоз	р	л	ВУ
Astrantia biebersteinii Fisch. et C.A. Mey	к (э)	гл	сцг	м	гкф	кст	влз	с	л	У
Astrantia colchica Albov	к (э)	в	г	м	гкф	кст	влз	с	л	У
Astrantia major L.	е	гл	сцг	м	гкф	кст	влз	с	л	ВУ
Cryptotaenia japonica Hassk.	ва	гл (н)	гсц	г	гкф	кк	влз	с	л	У
Eryngium planum L.	еа	с (лс, с)	г	к	гкф	ст	влоз	р	л	У
Apocynaceae										
Vinca herbacea Waldst. et Kit.	скме	с (лс)	сцг	мк	гкф	нп	влз	с	рл	У
Vinca minor L.	скме	л (н)	гсц	м	хф	нп пкч	влзз	с	в	У
Aristolochiaceae										
Asarum caudatum Lindl.	зсам	л (б)	сц	м	гкф	кк	влзз	с	пв	У
Asarum europaeum L.	еа	л (н)	сц	м	гкф	полз	влзз	с	в	У
Asclepiadaceae										
Asclepias incarnata L.	сам	л	г	м	гкф	дк	влз	п	л	СУ
Asclepias syriaca L.	сам	л	г	м	гкф	дк, ко	влз	с	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Asteraceae										
Achillea filipendulina Lam.	оа	гл	г	к	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Achillea millefolium L.	г	л (б)	г	мк	гкф	дк	влоз	р	л	ВУ
Achillea nobilis L.	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	кк	влоз	р	л	У
Achillea ptarmica L.	е	л (б)	г	м	гкф	кк	влз	р	л	У
Achillea tomentosa L.	юе	гс	г	к	хф	нп	влзз	р	рл	У
Anaphalis margaritacea (L.) A. Gray	асам	л (б)	г	к	гкф	дк	влоз	с	л	ВУ
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	г	п	сцг	мк	хф	нп	влзз	р	рл	У
Antennaria microphylla Rydb.	сам	л (б)	сцг	мк	хф	нп	влзз	р	рл	У
Antennaria plantaginea R. Br.	сам	л (б)	сцг	мк	хф	нп	влзз	р	рл	У
Arnica chamissonis L.	сам	гл	г	м	гкф	кк	влз	р	л	У
Artemisia schmidtiana Maxim.	ва	л	г	к	хф	пкч	влоз	п	–	СУ
Artemisia stelleriana Bess.	асам	гл	г	м	гкф	ко	влзз	с	пл	ВУ
Artemisia vulgaris L. ‘Aureovariegata’	г	л (б)	г	м	гкф	ко	влоз	с	–	У
Aster alpinus L.	г	гс	г	мк	гкф	кк	влзз	р	л	У
Aster amellus L.	е	с (лс)	г	мк	гкф	кк	влоз	с	пл	У
Aster glechnii F. Schmidt.	ва	л (н)	сцг	м	гкф	дк	влоз	п	пл	У
Aster tataricus L.	ва	с (лс)	г	м	гкф	стн	влз	р	л	У
Bellis perennis L.	кос	п	г	м	гкф	кк	влзз	р	в	ВУ
Catananche caerulea L.	сз	с	г	к	гкф	кк	влз	с	л	СУ
Centaurea jacea L.	еа	л (б)	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Centaurea macrocephala Muss. Puschk. ex Willd.	екма	в	г	м	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Centaurea ruthenica L.	еа	с (лс)	г	к	гкф	ст	влз	р	л	У
Centaurea scabiosa L.	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Chrysanthemum zawadskii Herbich	еа	гс	г	к	гкф	дк	влоз	р	пл	СУ
Coreopsis grandiflora Hogg. ex Sweet	сам	с (лс, с)	г	км	гкф	кст	влоз	с	л	У
Coreopsis verticillata L.	всам	с (лс)	г	км	гкф	кст	влоз	с	л	У
Cota tinctoria (L.) J.Gay	еа	л	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	ВУ
Cyanus montanus L.	е	го	г	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Doellingeria scabra (Thunb.) Nees	ва	л	г	км	гкф	дк	влз	с	л	У
Doellingeria umbellata (Mill.) Nees	сам	л	г	м	гкф	дк	влз	с	л	У
Doronicum orientale Hoffm.	екма	гл (н)	г	м	гф	дк	э	р	пв	СУ
Echinacea pallida (Nutt.) Nutt.	сам	с (лс, с)	г	к	гкф	кк	влоз	с	л	СУ
Echinacea purpurea (L.) Moench	всам	л, лс	г	км	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Echinops sphaerocephalus L.	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	ст	влз	р	л	ВУ
Erigeron alpinus L.	е	в	г	м	гкф	кк	влзз	р	л	У
Erigeron compositus Pursh.	асам	ав	г	м	гкф	кк	влзз	р	пв	У
Erigeron grandiflorum Hook.	зсам	гл	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	У
Erigeron speciosus (Lindl.) DC.	зсам	с (лс, с)	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Eriophyllum lanatum (Pursh) J.Forbes	зсам	с (лс, с)	г	к	гкф	кк	влзз	с	л	ВУ
Eupatorium cannabinum L.	скме	с (лс)	сцг	г	гкф	дк	влз	с	л	У
Eupatorium maculatum L.	всам	л	сцг	г	гкф	дк	влз	с	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Eupatorium purpureum L.	всам	л	г	г	гкф	дк	влз	с	л	ВУ
Eurybia macrophylla (L.) Cass	сам	л	сцг	м	гкф	дк	влоз	с	пл	У
Eurybia sibirica (L.) G.L. Nesom	еа	гл	г	м	гкф	дк	влоз	р	рл	ВУ
Gaillardia aristata Pursch	сам	гс	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	СУ
Galatella angustissima (Tausch) Novopokr.	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	ст	влз	р	л	ВУ
Helenium autumnale L.	сам	л	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	У
Heliopsis helianthoides subsp. *scabra* (Dunal) T.R. Fisher	сам	с (лс, с)	г	мк	гкф	кст	влоз	п	л	У
Hymenoxys hoopesii (A.Gray) Bierner	зсам	го	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	СУ
Inula britannica L.	еа	с (лс, с)	г	м	гкф	кст	влоз	р	л	ВУ
Inula ensifolia L.	е	с (лс, с)	г	мк	гкф	дк	влоз	с	л	ВУ
Inula magnifica Lipsky	к (э)	гл	г	м	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Kalimeris incisa (Fisch.) DC.	ва	с (лс)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Leibnitzia anandria (L.) Turcz.	с (э)	гс	г	мк	гкф	кк	влоз	р	в, пл	СУ
Leontopodium nivale subsp. *alpinum* (Cass.) Greuter	скме	в	г	мк	гкф	кк	влоз	с	л	У
Leucanthemum maximum (Ramond) DC.	юе (э)	гл	г	км	гкф	кк	влз	с	л	У
Leucanthemum vulgare (Vaill.) Lam.	еа	л (б)	г	км	гкф	кк	влз	с	л	У
Liatris elegans (Walter) Michx.	всам	л	г	м	гкф	кк	влз	с	л	У
Liatris pycnostachya Michx.	всам	л	г	м	гкф	кк	влз	с	л	У
Liatris spicata (L.) Willd.	всам	л	г	м	гкф	кк	влз	с	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Ligularia dentata (A. Gray) Hara	ва	гл	сцг	мг	гкф	кк	влоз	с	пл	У
Ligularia przewalskii (Maxim.) Diels.	ца	гл	сцг	мг	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Ligularia sibirica subsp. *sibirica* (L.) Cass.	с (э)	л (б)	сцг	мг	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Ligularia stenocephala (Maxim.) Matsum. et Koidz.	ва	гл	сцг	мг	гкф	кк	влз	с	л	У
Ligularia veitchiana (Hemse.) Greenman	ца	гл	сцг	мг	гкф	кк	влз	с	л	У
Parasenecio hastatus (L.) H. Koyama	еа	л (б)	сцг	мг	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Petasites japonicus subsp. *giganteus* F. Scmidt ex Kitam.	ва	гл	г	мг	гф	дк	влз	р	рв	ВУ
Psephellus dealbatus Willd.	к (э)	в	г	км	гкф	дк	влоз	р	л	ВУ
Pyrethrum corymbosum (L.) Willd.	еа	с (лс)	г	мк	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Rudbeckia hirta L.	сам	л	г	км	гкф	кк	влоз	с	л	У
Rudbeckia laciniata L.	сам	л	сцг	гм	гкф	дк	влоз	с	л	ВУ
Rudbeckia nitida Nutt.	всам	л	сцг	м	гкф	дк	влоз	с	л	ВУ
Rudbeckia occidentalis Nutt.	зсам	гл	сцг	км	гкф	кк	влз	с	л	СУ
Rudbeckia speciosa Schrad.	всам	л	сцг	м	гкф	кк	влоз	с	л	У
Solidago canadensis L.	всам	л (б)	г	м	гкф	кст	влоз	р	пл	ВУ
Stokesia laevis (Hill) Greene	всам	л (н)	г	м	гкф	кк	влзз	с	л	МУ
Symphyotrichum dumosum (L.) G.L. Nesom	сам	л	г	гм	гкф	дк	влоз	с	ос	У
Symphyotrichum laevis (L.) Á. Löve et D. Löve	сам	л	г	км	гкф	кк	влз	с	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Symphyotrichum novae-angliae (L.) G.L. Nesom	сам	л	г	м	гкф	дк	влоз	с	ос	У
Symphyotrichum novi-belgii (L.) G.L. Nesom	сам	л	г	м	гкф	дк	влоз	с	пл	ВУ
Tanacetum coccineum (Willd.) Grierson.	екма	го	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	У
Tanacetum vulgare L.	г	л (б)	г	мк	гкф	дк	влоз	р	л	ВУ
Telekia speciosa (Schreb) Baumg.	скме	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Berberidaceae										
Diphylleia grayi Fr. Schmidt.	ва	гл (н)	сц	м	гф	дк	влз	п	рл	У
Epimedium colchicum (Boiss.) Trautv.	к (э)	гл (н)	сц	м	гкф	дк	влзз	с	рл	У
Epimedium grandiflorum C. Morren	ва	гл (н)	сц	м	гкф	дк	влзз	с	рл	У
Epimedium × *rubrum* E. Morren	гибрид		сц	м	гкф	дк	влзз	с	рл	У
Epimedium × *versicolor* var. *sulphureum*	гибрид		сц	м	гкф	дк	влзз	с	рл	У
Gymnospermium altaicum (Pall.) Spach	са (э)		гс	г	м	гф	кл	э	р	рв
Plagiorhegma dubium Maxim.	ва		л (н)	гсц	м	гкф	кк	влз	р	в
Podophyllum emodii Wall	ва		гл	гсц	м	гкф	кк	влз	п	пв
Boraginaceae										
Brunnera macrophylla (Adams) I.M. Johnst.	к (э)		гл (н)	гсц	м	гкф	кк	влоз	р	в
Brunnera sibirica Steven	с (э)		гл (н)	гсц	м	гкф	дк	влз	р	рв
Hydrophyllum canadense L.	сам		л (н)	сцг	м	гкф	дк	влоз	р	л
Hydrophyllum virginianum L.	сам		л (н)	сцг	м	гкф	дк	влоз	р	рл
Lythospermum officinale F. W.Schmidt.	еа		с (лс, с)	г	км	гкф	ст	влз	р	л
Mertensia pallasii (Ledeb.) G. Don	са (э)		в	сцг	гм	гкф	дк	влз	р	пв

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Mertensia sibirica (L.) G. Don	с (э)	гл	гсц	гм	гкф	дк	влз	р	пв	ВУ
Myosotis scorpioides L.	г	л	гсц	г	гкф	дк	влоз	р	в	У
Omphalodes verna Moench	е	гл	сц	мг	гкф	нп	влзз	р	в	ВУ
Pulmonaria longifolia (Bastard) Boreau	е	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	в	У
Pulmonaria mollis Wulfen ex Hornem.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	в	У
Pulmonaria saccharata Mill.	юе	гл (н)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	в	ВУ
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.	е	гл (н)	гсц	м	гкф	кк	влз	р	пв	ВУ
Brassicaceae										
Aethionema grandiflorum Boiss. et Hohen.	сз	го	г	к	хф	пкч	влзз	р	пв	СУ
Aethionema saxatile (L.) R. Br.	скме	го	г	к	хф	пкч	влзз	р	пв	СУ
Alyssum argenteum All.	е	гс	г	к	хф	пкч	влзз	р	рл	У
Alyssum lenense Adams.	еа	гс	г	к	хф	пкч	влзз	р	пв	У
Alyssum montanum L.	скме	гс	г	к	хф	ст	влзз	р	пв	У
Alyssum obovatum (C.A. Mey.) Turcz.	г	гс	г	к	хф	ст	влзз	р	рв	У
Arabis alpina L.	г	гаг	г	км	хф	нп	влзз	р	рв	У
Arabis caucasica Schlecht.	скме	го	г	км	хф	нп	влзз	р	рв	У
Arabis collina Ten.	сз	го	г	км	хф	нп	влзз	р	рв	У
Arabis ferdinandi-coburgii Kellerer et Sund	б (э)	го	г	км	хф	стн	влзз	р	пв	У
Arabis procurrens Waldst. et Kit.	е	го	г	км	хф	стн	влзз	р	пв	У
Aubrieta deltoidea (L.) DC.	скме	го	г	к	хф	нп	влзз	р	в	СУ
Aurinia saxatilis (L.) Desv.	е (р)	с	г	км	хф	пкч	влзз	р	пв	СУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Clausia aprica (Stephan) Korn.-Trotzky	еа (р)	гс	г	к	гкф	ст, ко	влзз	р	в	СУ
Crambe cordifolia Steven	к (э)	с	г	к	гкф	ст	влоз	р	л	У
Draba aizoides L.	скме	в	г	к	хф	ст, пд	влзз	р	рв	У
Draba alpina L.	г	ав	г	км	хф	ст, пд	влзз	р	рв	СУ
Draba dedeana Boiss.	сз	в	г	м	хф	ст, пд	влзз	р	рв	СУ
Draba fladnizensis Wulf.	г	ав	г	м	хф	ст, пд	влзз	р	рв	У
Draba hirta L.	г	гаг	г	м	хф	ст, пд	влзз	р	в	СУ
Draba lasiocarpa Rochel ex DC.	е	го	г	км	хф	ст, пд	влзз	р	рв	У
Draba sibirica (Pall.) Thell.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	стн	влзз	р	рв	ВУ
Hornungia alpina (L.) O. Appel.	скме	в	сцг	м	хф	нп	влзз	р	рв	СУ
Iberis sempervirens L.	юе	го	г	к	хф	пкч	влзз	р	рл	СУ
Lunaria rediviva L.	е (р)	л (н)	гсц	м	гкф	кст	влз	с	рл	У
Pachyphragma macrophyllum (Hoffm.) N. Busch	к (гэ)	гл (н)	сц	м	гкф	кк	влзз	р	пв	СУ
Buxaceae										
Pachysandra terminalis Sieb. et Zucc.	ва	гл (н)	сц	м	хф	пкч	влзз	р	рв	У
Campanulaceae										
Adenophora liliifolia (L.) A. DC.	еа	л	гсц	м	гкф	ст	влз	с	л	У
Adenophora triphylla (Thunb.) A. DC.	ва	гл	сцг	м	гкф	ст	влз	с	л	У
Asyneuma canescens (Waldst. et Kit.) Griseb. et Schenk	е	с (лс)	г	км	гкф	кк	влз	с	л	СУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Campanula alliariifolia Willd.	екма	гл	г	км	гкф	ст	влоз	с	л	ВУ
Campanula altaica Ledeb.	еа	с (лс)	г	м	гкф	дк	влоз	р	рл	ВУ
Campanula bononiensis L.	еа	с (лс)	г	км	гф	ст	влз	с	л	У
Campanula carpatica Jacq.	е	гл	сцг	м	гкф	кст	влоз	с	л	У
Campanula cochleariifolia Lam.	е	го	г	м	гкф	рд	влоз	с	л	МУ
Campanula garganica Ten.	е	го	г	м	гкф	рд	влзз	с	л	МУ
Campanula glomerata L.	еа	с (лс)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Campanula lactiflora M.Bieb.	екма	в	г	м	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Campanula latifolia L.	еа	гл (б)	г	м	гф	кк	влз	с	л	ВУ
Campanula persicifolia L.	е	л (н)	г	м	гкф	кст	влзз	р	л	ВУ
Campanula portenschlagiana Schult.	б (э)	го	г	м	гкф	рд	влзз	с	л	СУ
Campanula poscharskyana Degen	б (э)	го	г	м	гкф	рд	влзз	с	л	СУ
Campanula punctata Lam.	ва	л (б)	сцг	м	гф	стн	влоз	с	л	ВУ
Campanula rotundifolia L.	г	л (б)	г	м	гкф	рд	влзз	р	л	ВУ
Campanula sarmatica Ker Gawl.	екма	гл	г	м	гкф	ст	влоз	с	л	У
Campanula trachelium L.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Codonopsis clematidea (Schrenk) C.B. Clarke	ва	го	г	м	гкф	ст	влоз	с	л	У
Jasione laevis Lam.	е	гл	г	м	гкф	ст	влз	с	л	СУ
Phyteuma nigrum F.W. Schmidt	е	л	сцг	м	гкф	ст	влз	р	рл	У
Phyteuma orbiculare L.	е	го	г	м	гкф	ст	влз	р	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Phyteuma scheuchzeri All.	юе	го	г	м	гкф	ст	влз	р	л	У
Phyteuma spicatum L.	е	л	сцг	м	гкф	ст	влз	р	рл	ВУ
Platycodon grandiflorus (Jacq.) A.DC.	ва	гс	г	км	гф	ст	влз	с	пл	У
Caryophyllaceae										
Cerastium alpinum L.	есам	гаг	г	м	хф	рд	влзз	р	рл	ВУ
Cerastium biebersteinii DC.	Крым (э)	гс	г	к	хф	рд	влзз	р	рл	ВУ
Cerastium tomentosum L.	юе	гс	г	к	хф	дерн	влзз	р	рл	ВУ
Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb.	еа	гс	г	мк	хф	ст	влзз	р	рл	У
Dianthus alpinus L.	е	в	г	км	хф	ст	влзз	р	л	У
Dianthus amurensis Jacq.	ва	л	г	м	гкф	дерн	влоз	с	пл	У
Dianthus anatolicus Boiss.	ца	го	г	мк	хф	ст	влзз	р	л	У
Dianthus arenarius L.	е	л (б)	г	к	хф	ст	влзз	р	рл	У
Dianthus caucasicus Sims	к (э)	го	г	мк	хф	дерн	влзз	р	л	СУ
Dianthus carthusianorum L.	е	с (лс)	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	У
Dianthus deltoides L.	еа	л (б)	г	км	хф	нп	влзз	р	л	ВУ
Dianthus fischeri Spreng	еа (э)	с (лс)	сцг	м	гкф	дерн	влоз	с	л	У
Dianthus gratianopolitanus Vill.	е	в	г	мк	хф	ст	влзз	р	л	У
Dianthus knappii (Pant.) Asch. et Kanitz ex Borbas	е	с (лс)	г	мк	гкф	дерн	влоз	с	л	У
Dianthus plumarius L.	е	го	г	мк	хф	ст	влзз	р	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Dianthus giganteiformis subsp. *pontederae* (A. Kern.) Soó.	е	с (с, лс)	г	мк	гкф	ст	влоз	с	рл	У
Dianthus superbus L.	еа	л (б)	г	м	гкф	дк	влоз	с	л	ВУ
Dianthus versicolor Fischer ex Link.	еа	гс	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	ВУ
Eremogone saxatilis (L.) Ikonn.	еа	с (лс)	г	к	хф	дерн	влзз	р	рл	ВУ
Gypsophila pacifica Kom.	ва	л	г	м	гкф	ст	влз	с	пл	СУ
Gypsophila paniculata L.	еа	с (лс, с)	г	к	гкф	ст	влз	с	л	ВУ
Gypsophila repens L.	е	го	г	мк	хф	нп	влзз	с	л	У
Herniaria glabra L.	еа	п	г	мк	хф	нп	влзз	р	л	ВУ
Lychnis coriacea Moench	еа	с (лс)	г	мк	гкф	кст	влзз	р	л	СУ
Lychnis fulgens Fisch.	ва	л	г	м	гкф	кст	влз	р	л	МУ
Lychnis chalcedonica L.	еа	л (б)	г	м	гкф	кст	влз	р	л	ВУ
Petrorhagia saxifraga (L.) Link	скме	с	г	к	хф	пд	влзз	р	л	У
Sagina subulata (Sw.) C.Presl	е	п	г	м	гкф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Sagina procumbens L.	кос	п	сцг	км	гкф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Saponaria ocymoides L.	е	го	г	км	хф	нп	влзз	р	рл	У
Saponaria officinalis L.	е	л	г	м	гкф	дк	влз	р	л	ВУ
Silene acaulis (L.) Jacq.	г	ав	г	м	хф	ст	влзз	р	л	СУ
Silene alpestris Jacq.	е	в	г	м	хф	ст	влзз	р	л	У
Silene schafta S.G. Gmel. ex Hohen.	екма	в	г	м	гкф	рд	влоз	р	л	СУ
Silene uniflora Roth	е	гл	г	м	хф	дерн	влзз	р	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Silene viscaria (L.) Jess.	еа	л (б)	г	км	гкф	ст	влзз	р	рл	ВУ
Silene zawadskii Herbich.	е (э)	гл	г	м	гкф	ст	влзз	р	рл	У
Cistaceae										
Helianthemum nummularium (L.) Mill.	скме	гс	г	км	хф	пкч	влзз	р	л	ВУ
Crassulaceae										
Hylotelephium erythrostictum (Miq.) H. Ohba	ва	л	г	м	гф	кл	влоз	с	пл	У
Phedimus middendorffianus (Maxim.)'t Hart	ва	гл	г	мк	хф	пкч	влоз	р	л	ВУ
Rhodiola rosea L.	еа	в	г	м	гф	кк	влзз	р	пв	У
Sedum acre L.	еа	л (б)	г	к	хф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Sedum aizoon L.	оа	с (лс)	г	мк	гф	кк	влз	р	рл	ВУ
Sedum album L.	екма	го	г	к	хф	нп	влзз	р	л	ВУ
Sedum ewersii Ledeb.	оа	го	г	мк	хф	пкч	влоз	р	л	У
Sedum hybridum L.	оа	гс	г	к	хф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Sedum maximum (L.) Suter	е	л	г	мк	гф	кл	влоз	с	пл	У
Sedum kamtschaticum Fisch.	ва	го	г	к	хф	кк	влоз	р	л	ВУ
Sedum rupestre L. (S. reflexum)	е	гс	г	к	хф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Sedum sexangulare L.	е	с	г	к	хф	нп	влзз	р	л	У
Sedum spectabile Boreau	ва	л (н)	г	м	гф	кл	влоз	с	ос	У
Sedum spurium M. Bieb.	екма	го	г	мк	хф	нп	влзз	с	л	ВУ
Sedum stoloniferum S.G. Gmel.	скме	го	сцг	мк	хф	нп	влзз	р	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Sedum telephium L.	еа	с (лс)	сцг	км	гф	кл	влоз	с	л	ВУ
Sempervivum arachnoideum L.	е	го	г	к	гкф	стн	влзз	с	л	ВУ
Sempervivum caucasicum Rupr. ex Boiss.	к (э)	в	г	к	гкф	стн	влзз	с	л	ВУ
Sempervivum tectorum L.	е	в	г	к	гкф	стн	влзз	с	л	У
Dipsacaceae										
Cephalaria alpina (L.) Schrad. ex Roem et Schult.	е	в	г	км	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Cephalaria gigantea (Ledeb.) Bobrov	к	го	г	км	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Knautia macedonica Griseb.	б (э)	гл	г	км	гкф	ст	влоз	с	л	СУ
Scabiosa ochroleuca L.	еа	с	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	МУ
Euphorbiaceae										
Euphorbia amygdaloides L.	е	л	сцг	м	гкф	ко	влзз	с	рл	ВУ
Euphorbia cyparissias L.	е	л (б)	г	к	гф	ко	влз	с	пв	ВУ
Euphorbia epithymoides L.	екма	го	г	мк	гкф	кк	влоз	р	пв	У
Fabaceae										
Anthyllis vulneraria L.	е	л (б)	г	км	гкф	ст	влоз	с	л	СУ
Astragalus cicer L.	скме	с (лс, с)	г	км	гкф	ст, пс	влоз	р	л	ВУ
Baptisia australis (L.) R. Br.	всам	л	г	м	гф	ст	влз	с	л	У
Lotus corniculatus L.	еа	л	г	м	гкф	нп	влоз	р	л	ВУ
Lupinus polyphyllus Lindl.	сам	л	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	ВУ
Securigera varia (L.) Lassen	екма	с (лс, с)	г	мк	гкф	ст, ко	влоз	с	пл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Trifolium pannonicum Jacq.	е	гл	г	км	гкф	ст	влз	р	л	У
Fumariaceae										
Corydalis bracteata (Steph. ex Willd.) Pers.	с	го	сцг	м	гф	кл	э	р	рв	ВУ
Corydalis nobilis (L.) Pers.	оа	гл	сцг	м	гф	кл	э	р	рв	У
Corydalis solida (L.) Clairv.	еа	л (н)	сцг	м	гф	кл	э	р	рв	ВУ
Dicentra formosa (Haw.) Walp.	сам	гл	сцг	м	гкф	полз	влз	р	в	У
Dicentra eximia (Ker Gawl.) Torr.	всам	гл	сцг	м	гкф	полз	влз	р	в	У
Lamprocapnos spectabilis (L.) Fukuhara	ва	гл	сцг	м	гкф	кст	влз	с	пв	У
Gentianaceae										
Gentiana asclepiadea L.	екма	го	сцг	м	гкф	кст	влз	р	пл	ВУ
Gentiana cruciata L.	екма	с (лс)	г	км	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Gentiana lutea L.	е	в	г	м	гкф	ст	влоз	с	л	У
Gentiana macrophylla Pall.	са	с (лс)	сцг	м	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Gentiana pneumonantha	екма	л	г	м	гкф	кст	влоз	р	пл	ВУ
Gentiana septemfida Pallas	екма	го	г	м	гкф	кст	влоз	р	л	ВУ
Gentiana tianschanica Rupr.	ца	в	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Gentiana tibetica King. ex Hook. fil.	ва	го	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Geraniaceae										
Geranium × *cantabrigense* Yeo	гибрид		г	км	хф	дк	влзз	с	л	У
Geranium cinereum Cav. hort	юе	в	г	км	гкф	ст	влоз	с	рл	СУ
Geranium dalmaticum (Beck) Rech f.	б (э)	го	г	км	хф	дк	влзз	с	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Geranium endressii J. Gay	е	го	г	км	гкф	дк	влзз	с	рл	ВУ
Geranium platyanthum Duthie	ва	л	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	рл	У
Geranium himalayense Klotzsch hort.	ца	в	г	км	гкф	кк	влоз	р	рл	У
Geranium ibericum Cav.	екма	в	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	У
Geranium macrorrhizum L.	е	в	г	км	гф	дк	влзз	р	л	ВУ
Geranium phaeum L.	е	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Geranium platypetallum Fisch. et Mey	екма	в	г	км	гкф	кк	влоз	с	л	У
Geranium pratense L.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Geranium psilostemon Ledeb.	екма	го	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	У
Geranium sanguineum L.	е	л	г	км	гф	дк	влзз	с	л	ВУ
Geranium wlassoviana Fisch. ex Link.	ва	с (лс)	г	мг	гкф	дк	влоз	с	л	У
Globulariaceae										
Globularia punctata Lapeyr.	е	с	г	км	гкф	ст	влзз	с	рл	МУ
Hypericaceae										
Hypericum anbrosaemum L.	скме	гл (н)	сц	м	хф	пк	влз	п	л	МУ
Hypericum ascyron L.	асам	л (б)	г	мк	гкф	ст	влз	с	л	У
Hypericum olympicum L.	екма	гс	г	к	хф	пкч	влзз	с	л	СУ
Hypericum orientale L.	кма	го	г	к	гкф	пд	влзз	с	л	У
Hypericum perforatum L.	г	л (б)	г	мк	гкф	ст	влз	р	л	ВУ
Lamiaceae										
Acinos alpinus Moench.	юе	го	г	м	гкф	нп	влзз	р	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Agastache rugosa (Fisch. ex Meyer) Kuntze	ва	гл	г	м	гкф	кк	влз	с	л	СУ
Ajuga genevensis L.	скме	гл	сцг	км	гкф	стн	влоз	с	рл	ВУ
Ajuga pyramidalis L.	е	го	г	м	гкф	кк	влзз	с	рл	СУ
Ajuga reptans L.	еа	л (н)	г	м	гкф	стн	влзз	с	рл	ВУ
Dracocephalum grandiflorum L.	оа	в	г	м	гкф	кк	влзз	р	рл	СУ
Dracocephalum nutans L.	оа	с (лс)	гсц	м	гкф	кк	влзз	р	рл	У
Dracocephalum ruyschiana L.	еа	с (лс)	гсц	км	гкф	кк	влз	р	рл	ВУ
Glechoma hederaceae L.	еа	л (б)	гсц	м	хф	нп	влзз	р	рл	ВУ
Horminium pyrenaicum L.	е	го	г	мк	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Hyssopus officinalis L.	екма	гс	г	к	хф	пкч	влоз	с	л	ВУ
Lamium galeobdolon (L.) L.	екма	л (н)	гсц	м	гкф	стн	влоз	р	рл	ВУ
Lamium maculatum (L.) L.	скме	л	гсц	м	гкф	нп	влзз	р	рл	У
Lavandula angustifolia Mill.	скме	с	г	к	хф	пкч	влоз	с	л	СУ
Meehania urticifolia (Miq.) Makino	ва	л (н)	сц	м	гкф	полз	влз	р	л	ВУ
Melissa officinalis L.	скме	гс	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	СУ
Mentha longifolia (L.) L.	еа	л (б)	г	мг	гф	дк	влз	с	л	ВУ
Monarda citriodora Cerv. ex Lag.	зсам	с (лс)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	СУ
Monarda didyma L.	всам	л (н)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	У
Monarda fistulosa L.	сам	л (н)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	СУ
Nepeta × *faasenii* Bergmans ex Stern	скме	с	г	км	хф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Nepeta nervosa Royle ex Benth.	е	гс	г	км	гкф	кк	влзз	с	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Nepeta sibirica L.	оа	гс	г	км	гф	дк	влз	с	л	ВУ
Nepeta grandiflora M. Bieb.	к (э)	го	г	м	гкф	дк	влоз	с	пл	СУ
Origanum vulgare L.	еа	л	сцг	мк	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Physostegia virginiana (L.) Benth.	сам	л (н)	г	м	гкф	стн	влоз	с	пл	ВУ
Prunella grandiflora (L.) Scholler	е	го	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	ВУ
Prunella laciniata (L.) L.	екма	го	г	км	гкф	кк	влоз	с	пл	У
Prunella vulgaris L.	г	л (б)	сцг	м	гкф	дк	влоз	р	л	ВУ
Salvia glutinosa L.	скме	л (н)	сцг	м	гкф	ст	влоз	с	л	У
Salvia nemorosa L.	е	с	г	м	гкф	ст	влз	с	л	У
Salvia pratensis L.	е	с (лс, с)	г	мк	гкф	ст	влз	с	л	У
Salvia stepposa Des.-Shost	еа	с (лс, с)	г	км	гкф	ст	влз	р	л	У
Scutellaria alpina L.	е	гс	г	км	гкф	ст	влзз	с	л	У
Scutellaria baicalensis Georgi	ва	гс	г	мк	гкф	ст	влоз	с	л	У
Stachys byzantina K. Koch	скме	гс	г	к	хф	дк	влзз	р	л	ВУ
Stachys macrantha (K. Koch) Stearn.	екма	в	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	У
Stachys officinalis (L.) Trevis	еа	л	г	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Thymus × *citriodorus* (Pers.) Schreb	е	с	г	к	хф	пкч	влзз	с	л	ВУ
Thymus altaicus Klokov et Shost.	са	го	г	м	хф	пкч	влзз	р	рл	ВУ
Thymus jenisseensis Iljin	с	гс	г	к	хф	пкч	влзз	р	рл	ВУ
Thymus marschallianus Willd.	еа	гс	г	к	хф	пкч	влоз	с	л	У
Thymus mongolicus (Ronniger) Ronniger	са	гс	г	к	хф	пкч	влзз	с	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Thymus praecox Opiz	е	гс	г	к	хф	пкч	влзз	с	рл	У
Thymus zheguliensis Kleokor	е	с	г	к	хф	пкч	влзз	с	л	СУ
Linaceae										
Linum flavum L.	е	с (лс, с)	г	мк	хф	ст	влзз	с	л	У
Linum perenne L.	еа	с	г	мк	хф	ст	влзз	р	рл	ВУ
Limoniaceae										
Goniolimon speciosum (L.) Boiss.	еа	с	г	к	гкф	ст	влзз	с	рл	МУ
Lobeliaceae										
Lobelia siphilitica L.	сам	л	г	мг	гкф	кк	влз	с	пл	МУ
Lythraceae										
Lythrum salicaria L.	кос	с (лс)	сцг	гд	гкф	кк	влз	п	л	ВУ
Lythrum virgatum L.	еа	с (лс)	г	гд	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Malvaceae										
Alcea rugosa Alef.	е	с (лс)	г	км	гкф	ст	влз	с	л	СУ
Althaea cannabina L.	екма	с (лс)	г	км	гкф	ст	влоз	п	пл	У
Althaea officinalis L.	еа	с (лс, с)	г	мг	гкф	ст	влз	с	л	СУ
Lavatera thuringiaca L.	еа	с (лс)	г	мк	гкф	ст	влз	р	л	ВУ
Malva moschata L.	екма	с (лс)	г	м	гкф	ст	влоз	р	л	У
Sidalcea malviflora (DC.) A. Gray	зсам	с (лс, с)	г	км	гкф	ст	влз	с	л	МУ
Onagraceae										
Oenothera tetragona Roth	сам	л (н)	г	м	гкф	стн	влоз	р	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Paeoniaceae										
Paeonia anomala L.	еа	л (б)	г	м	гф	кк, кл	влз	р	рл	ВУ
Paeonia hybrida Pallas	оа	гс	г	к	гф	кк, кл	влз	р	пв	ВУ
Paeonia lactiflora Pallas	ва	с (лс)	г	км	гф	кк, кл	влз	р	л	ВУ
Paeonia macrophylla (Albov) Lomak.	к (э)	гл	г	м	гф	кк, кл	влз	р	рл	У
Paeonia obovata Maxim	ва	л (н)	сцг	м	гф	кк, кл	влз	р	рл	ВУ
Paeonia officinale L.	е	л	г	м	гф	кк, кл	влз	р	рл	ВУ
Paeonia peregrina Miller	сз	л (н)	г	м	гф	кк, кл	влз	р	л	У
Paeonia tenuifolia L.	е	с	г	км	гф	кк, кл	влз	р	рл	У
Paeonia wittmanniana Hatrw. ex Lindle	к (э)	гл (н)	сцг	м	гф	кк, кл	влоз	р	рл	У
Papaveraceae										
Hylomecon vernalis Maxim.	ва	л (н)	гсц	м	гкф	дк	гэ	р	рв	У
Macleaya cordata (Willd.) R. Br.	ва	л (н)	сцг	м	гкф	дк	влз	с	л	У
Papaver cambricum L.	е	гл	сцг	гм	гкф	ст	влз	р	рл	СУ
Papaver orientale L.	екма	го	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	ВУ
Sanguinaria canadensis L.	всам	л (н)	сцг	м	гф	дк	гэ	р	рв	У
Phytolaccaceae										
Phytolacca americana L.										
Plumbaginaceae										
Armeria juniperifolia (Vahl) Hoffmanns. ex Link	юе	в	г	мк	хф	дерн	влзз	р	пв	СУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Armeria maritima (Mill.) Willd.	г	го	г	км	гкф	ст	влзз	р	рл	У
Armeria pseudoarmeria (Murray) Mansf.	е	гс	г	км	гкф	ст	влзз	р	рл	У
Armeria scabra Willd.	г	ав	г	км	гкф	ст	влзз	р	рл	У
Limonium platyphyllum Lincz.	екма	с	г	к	гкф	ст	влзз	с	пл	СУ
Polemoniaceae										
Phlox amoena Sims var. *variegata*	всам	с	г	мк	хф	нп	влзз	р	пв	МУ
Phlox amplifolia Britton	сам	гл	г	м	гкф	кк	влоз	р	пл	У
Phlox × *arendsii* Arends	Гибрид		г	м	гкф	кк	влоз	р	пл	У
Phlox ‘Bill Baker’	сам	л	г	м	гкф	кк	влоз	р	л	ВУ
Phlox borealis Wherry	сам	гл	г	мк	хф	нп	влзз	р	рл	У
Phlox divaricata L.	всам	л (н)	г	км	хф	нп	влоз	р	рл	У
Phlox douglasii Hook.	всам	гл	г	к	хф	пкч	влзз	р	рл	СУ
Phlox maculata L.	всам	л (н)	г	м	гкф	кк	влоз	с	л	У
Phlox paniculata L.	всам	л (н)	г	м	гкф	кк	влоз	с	пл	ВУ
Phlox sibirica L.	са	гс	г	к	хф	дк	влоз	р	рл	СУ
Phlox subulata L.	сам	гл	г	к	хф	пкч	влзз	р	рл	ВУ
Polemonium caeruleum L.	еа	л	сцг	мг	гкф	кк, кст	влоз	р	рл	У
Polemonium caucasicum N. Busch	оа	го	г	мг	гкф	кк, кст	влоз	р	рл	СУ
Polemonium chinense (Branol) Branol	ва	л	сцг	мг	гкф	кк, кст	влоз	р	рл	СУ
Polemonium reptans L.	сам	л	сцг	мг	гкф	кст	влоз	р	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Polygonaceae										
Persicaria bistorta (L.) Samp.	еа	гл	сцг	мг	гкф	кк	влз	р	рл	ВУ
Polygonum carneum C. Koch.	к (гэ)	в	г	м	гф	кк	влоз	с	л	СУ
Rheum altaicum Losinsk.	с	го	г	м	гкф	ст	влз	р	л	СУ
Primulaceae										
Cortusa altaica Losinsk.	еа	го	сцг	мг	гкф	кк, кст	влз	р	пв	У
Cortusa matthioli L.	еа	л	сцг	мг	гкф	кк, кст	влз	р	пв	У
Dodecatheon meadia L.	всам	л (б)	сцг	м	гкф	кк, кст	ГЭ	р	рл	У
Lysimachia ciliata L.	сам	л	г	м	гф	дк, стн	влз	с	л	У
Lysimachia clethroides Duby.	ва	гл	г	м	гф	дк, стн	влз	п	л	ВУ
Lysimachia nummularia L.	г	л (б)	сцг	мг	хф	нп	влзз	р	л	ВУ
Lysimachia punctata L.	екма	л	г	м	гф	дк, стн	влз	р	рл	ВУ
Lysimachia verticillata (Greene) Hand.-Mazz.	екма	л	сцг	м	гф	дк	влз	р	л	ВУ
Primula auricula L.	е	в	г	м	гкф	кк, кст	влзз	р	в	ВУ
Primula bulleyana Forr.	ва	гл	сцг	мг	гкф	кк, кст	влоз	с	л	МУ
Primula cortusoides L.	еа	с (лс, с)	сцг	мг	гкф	кк, кст	влоз	р	пв	ВУ
Primula denticulata Sm.	ва	в	сцг	м	гкф	кк, кст	влоз	р	рв	ВУ
Primula elatior (L.) Hill.	е	л	сцг	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	ВУ
Primula farinosa L.	г	ав	г	км	гкф	кк, кст	влзз	р	в	У
Primula japonica A. Gray	ва (э)	л	сцг	мг	гкф	кк, кст	влоз	р	рл	У
Primula juliae Kusn.	к (э)	го	г	м	гкф	кк, кст	влзз	р	в	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Primula macrocalyx Bunge	еа	л (б)	г	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	ВУ
Primula pallasii Lehm.	еа	го	сцг	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	ВУ
Primula vulgaris subsp. *sibthorpii* (Hoffmanns.) W.W. Sm. et Forrest.	екма	гл	г	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	ВУ
Primula sieboldii E. Morr.	ва	л	сцг	мг	гкф	кк, кст	влз	с	рл	У
Primula veris L.	е	л	сцг	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	ВУ
Primula vulgaris L.	екма	гл	сцг	м	гкф	кк, кст	влзз	р	рв	У
Ranunculaceae										
Aconitum kuznezoffii Rchb.	ва	л (б)	г	м	гф	кл	влз	рс	пл	У
Aconitum lasiostomum Rchb. ex Besser	е	л (б)	сцг	м	гкф	ст	влз	р	л	У
Aconitum napellus L.	е	л (б)	сцг	м	гф	кл	влз	р	л	У
Aconitum septentrionale L.	еа	гл	сцг	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Actaea erythrocarpa Fisch.	г	л (н)	гсц	м	гкф	кк	влз	р	рл	ВУ
Actaea pachypoda Elliot	всам	л (н)	гсц	м	гкф	кк	влз	р	рл	ВУ
Actaea spicata L.	еа	л (н)	гсц	м	гкф	кк	влз	р	рл	ВУ
Adonis sibirica Patrin ex Ledeb.	еа	с (лс)	г	км	гкф	кк	влз	р	рв	У
Adonis vernalis L.	еа	с (лс)	г	мк	гкф	кк	влз э	р	рв	СУ
Anemone altaica Fischer ex C.A. Meyer	еа	гл	сцг	м	гф	дк	э	р	рв	ВУ
Anemone caerulea DC.	с	л (б)	сцг	м	гф	дк	э	р	рв	ВУ
Anemone canadensis L.	сам	л	сцг	м	гф	ко	влз	ср	рл	ВУ
Anemone dichotoma L.	еа	л	сцг	гм	гф	ко	влз	р	пв	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Anemone fasciculata L.	к (гэ)	в	г	м	гкф	кк	влз	р	пв	ВУ
Anemone multifida Poir.	сам	го	г	м	гкф	кк	влз	р	л	У
Anemone narcissiflora L.	г	го	г	м	гкф	кк	влз	р	рл	У
Anemone nemorosa L.	е	л (н)	сцг	м	гф	дк	э	р	рв	ВУ
Anemone scabiosa H. Lev. et Vaniot	ва	гл	г	м	гкф	дк	влз	с	пл	ВУ
Anemone sylvestris L.	еа	с (лс)	г	км	гф	кк	влз	с	рл	ВУ
Aquilegia atrata W.D.J. Koch	е	л	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	ВУ
Aquilegia canadensis L.	всам	го	г	м	гкф	ст	влз	р	рл	СУ
Aquilegia chrysantha A. Grey	сам	гл	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	У
Aquilegia ecalcarata Maxim.	оа	гл	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	У
Aquilegia flabellata Siebold et Zucc.	ва	го	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	У
Aquilegia formosa Fisch. ex DC.	зсам	го	г	м	гкф	ст	влз	р	рл	СУ
Aquilegia glandulosa Fisch. ex Link	оа	в	г	м	гкф	кк	влз	р	рл	У
Aquilegia microphylla (Korsh.) Ikonn.	ва	го	г	м	гкф	ст	влз	р	рл	МУ
Aquilegia oxysepala Trautv. et C.A. Mey.	ва	с (лс)	г	м	гкф	ст	влз	р	рл	У
Aquilegia sibirica Lam.	са	го	г	м	гкф	кк	влз	р	рл	СУ
Aquilegia viridifolia Pallas	ва	гс	г	км	гкф	ст	влоз	р	рл	ВУ
Aquilegia vulgaris L.	е	л	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	ВУ
Caltha palustris L.	г	л (б)	сцг	гд	гкф	кст	влоз	р	рв	ВУ
Cimicifuga racemosa (L.) Nutt.	всам	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влз	с	пл	У
Delphinium cuneatum Steven ex DC.	е	с (с, лс)	г	м	гкф	ст	влз	р	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Delphinium dictyocarpum DC.	еа	с (лс)	г	км	гкф	кк	влз	р	л	У
Delphinium elatum L.	еа	гл (б)	сцг	м	гкф	кст	влз	р	л	У
Delphinium grandiflorum L.	са	с	г	мк	гкф	ст	влз	р	л	СУ
Eranthis hyemalis (L.) Salisb.	юе	л	сцг	м	гф	кл	э	р	рв	ВУ
Glaucidium palmatum Siebold et Zucc.	ва	гл	сцг	мг	гкф	кк	влз	с	пв	У
Helleborus caucasicus A. Braun.	скме	гл (н)	гсц	м	гф	кк	влзз	р	рв	СУ
Helleborus orientalis Lam.	скме	гл (н)	гсц	м	гф	кк	влзз	р	рв	СУ
Hepatica asiatica Nakai	ва	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влз	р	рв	У
Hepatica nobilis Mill.	еа	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	рв	ВУ
Isopyrum thalictroides L.	е	гл (н)	сцг	м	гф	дк	э	р	в	ВУ
Pulsatilla dahurica (Fisch. ex DC.) Spreng.	ва	с (лс, с)	г	м	гкф	ст	влоз	р	в	МУ
Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz.	с (э)	с (лс)	г	км	гкф	ст	влз	р	в	У
Pulsatilla pratensis (L.) Mill.	е	с (лс)	г	км	гкф	ст	влоз	р	в	ВУ
Pulsatilla turczaninovii Krylov et Serg.	са	с (лс, с)	г	км	гкф	ст	влоз	р	в	МУ
Pulsatilla vulgaris Mill.	е	с (лс, с)	г	км	гкф	ст	влоз	р	в	ВУ
Ranunculus aconitifolius L.	е	л	г	м	гкф	кст	влоз	р	рл	ВУ
Ranunculus acris L. ‘Multiplex’	кос	л (б)	г	гм	гкф	ко	влоз	р	рл	ВУ
Thalictrum aquilegifolium L.	е	л (н)	г	м	гкф	кк	влз	с	рл	ВУ
Thalictrum contortum L.	ва	л	сцг	мг	гкф	кк	влз	р	рл	У
Thalictrum delavayi Franch.	ва	гл	сцг	м	гкф	кк	влз	с	пл	У
Thalictrum lucidum L.	е	л	г	мг	гкф	кк	влз	р	л	ВУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Thalictrum minus L.	еа	л	г	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Trollius acaulis Ludl.	ца	в	г	м	гкф	стн	влз	с	рл	У
Trollius asiaticus L.	са	гл	г	м	гкф	кст	влз	с	рл	ВУ
Trollius chinensis Bunge subsp. *macropetalus* (Regel) Luferov	ва	л	г	м	гкф	кст	влз	с	л	ВУ
Trollius europaeus L.	еа	л	г	м	гкф	кст	влз	с	рл	ВУ
Trollius ledebourii Reich.	ва	л	г	м	гкф	кст	влз	с	л	ВУ
Trollius pumilus D. Don	ва	в	г	м	гкф	кст	влз	с	рл	У
Rosaceae										
Acaena buchanii Hook. f.	нз (э)	го	г	км	хф	пкч	влзз	с	л	СУ
Acaena caesiglauca Bergmans	нз (э)	го	г	км	хф	пкч	влзз	с	л	СУ
Acaena microphylla Hook. f.	нз (э)	гл	г	м	хф	пкч	влзз	с	л	СУ
Acaena novae-zelandiae Kirk	анз	го	г	м	хф	пкч	влоз	с	л	У
Acaena ovalifolia Ruiz. et Pav.	юам	го	г	м	хф	пкч	влзз	с	л	У
Alchemilla alpina L.	е	ав	г	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Alchemilla erythropoda Juz.	юе	в	г	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Alchemilla mollis (Buser) Rothm.	скме	гл	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Aruncus aethusifolius (H. Lév.) Nakai	ва (э)	гл	сцг	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Aruncus asiaticus Pojark	асам	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Aruncus dioicus (Walt.)Fern.	г	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Coluria geoides (Pall.) Ledeb.	са (гэ)	го	г	км	гкф	кк	влзз	р	рл	СУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Dryas oxyodonta Juz.	са	ав	г	м	хф	пкч	влзз	р	пв	У
Drymocallis rupestris (L.) Soják	еа	гл	г	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Ducheshea indica (Andr.) Focke	ва	гл	сцг	м	хф	стн	влзз	с	рл	У
Filipendula camtschatica (Pall.) Maxim.	ва	л (н)	г	гм	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Filipendula rubra (Hill) B.L. Rob.	всам	л	г	гм	гкф	дк	влз	с	л	ВУ
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	еа	л (б)	сцг	гм	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Filipendula vulgaris Moench	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	кст	влзз	р	л	ВУ
Fragaria moschata (Duchesne) Duchesne	еа	л (н)	сцг	м	гкф	стн	влзз	р	рл	ВУ
Fragaria × ‘Pink Panda’	Гибрид		г	м	гкф	стн	влзз	р	рл	СУ
Geum chiloense Balb.	юам	гл	г	м	гкф	кк	влзз	р	л	У
Geum coccineum Sibth. ex Sm.	юе	в	г	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Gillenia trifoliate (L.) Moench.	всам	л	сцг	м	гкф	кк	влз	с	л	У
Potentilla acaulis L.	оа	гс	г	к	гкф	ст	влоз	р	л	МУ
Potentilla alba L.	скме	с (лс)	сцг	м	гкф	дк	влзз	р	рв	У
Potentilla argentea L.	еа	п	г	мк	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Potentilla argyrophylla Wall. ex Lehm.	ца	го	г	м	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Potentilla atrosanguinea G. Lodd. ex D. Don	ца	в	г	м	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Potentilla aurea L.	е	в	г	м	гкф	ст	влоз	р	рл	У
Potentilla chrysantha (Zoll. et Moritzi) Trevir.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Potentilla crantzii (Crantz) Beck ex Fritsch	г	ав	г	м	гкф	ст	влзз	р	рл	ВУ
Potentilla erecta (L.) Raeusch.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Potentilla megalantha Takeda	ва	го	г	км	гкф	ст	влоз	р	рл	У
Potentilla nepalensis Hook.	ца	гл	г	м	гкф	ст	влоз	р	л	ВУ
Potentilla nivea L.	г	ав	г	км	гкф	ст	влзз	р	рв	СУ
Potentilla recta L.	еа	с (лс, с)	г	мк	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Sanguisorba alpina Bunge	оа	го	г	гм	гкф	дк	влз	р	л	ВУ
Sanguisorba hakusanensis Makino	ва	л	сцг	гм	гкф	дк	влз	р	л	У
Sanguisorba minor Scop.	еа	с (лс)	г	м	гкф	кк	влоз	р	рл	ВУ
Sanguisorba obtusa Maxim.	ва (э)	в	г	м	гкф	дк	влз	р	л	У
Sanguisorba officinalis L.	г	л (б)	г	м	гкф	кк	влз	р	л	ВУ
Sanguisorba tenuifolia Fisch. ex Link	ва	л (н)	сцг	гм	гкф	кк	влз	р	пл	ВУ
Sibbaldia procumbens L.	г	ав	г	м	гкф	дк	влзз	р	рв	СУ
Sibbaldiopsis tridentata (Sol.) Rydb.	сам	гаг	г	к	хф	пкч	влзз	р	л	У
Waldsteinia geoides Willd.	е	л (н)	сц	м	гкф	кк	влзз	р	пв	ВУ
Waldsteinia ternata (Steph.) Fritsch.	еа	гл (н)	сц	м	гкф	стн	влзз	р	пв	ВУ
Rubiaceae										
Asperula taurina L.	екма	гл (н)	сцг	м	гкф	дк	влоз	с	рл	ВУ
Galium odoratum (L.) Scop.	еа	л (н)	сц	м	гкф	дк	влз	р	рл	У
Galium verum L.	еа	с (лс, с)	сцг	мк	гкф	дк	влз	р	л	ВУ
Phuopsis stylosa (Trin.) Hook. fil. ex B.D. Jacks.	екма	гс	г	мк	гкф	кк	влзз	с	л	СУ
Rutaceae										
Dictamnus albus L.	еа	гс	г	км	гф	кк	влз	с	рл	СУ

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Saxifragaceae										
Astilbe chinensis (Maxim.) Franch. et Sav.	ва	гл	сцг	гм	гкф	дк	влз	с	л	ВУ
Astilbe davidii (Franch.) Henry	ва	л	сцг	гм	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Astilbe koreana (Kom.) Narai.	ва (э)	гл	сцг	гм	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Astilboides tabularis (Hemsl.) Engl.	ва	л (н)	сц	гм	гф	дк	влз	п	л	У
Bergenia crassifolia (L.) Frisch	с (э)	го	сцг	м	гкф	дк	влзз	р	рв	ВУ
Bergenia pacifica Kom.	ва (э)	го	сцг	м	гкф	дк	влзз	р	рв	ВУ
Bergenia stracheyi (Hook. fil. et Thoms.) Engl.	ца	го	сцг	м	гкф	дк	влзз	с	л	ВУ
Darmera peltata (Torr. ex Benth.) Voss	зсам	гл	сцг	гм	гф	дк	лз	п	рл	У
Heuchera americana L.	всам	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Heuchera chlorantha Piper	зсам	гл	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Heuchera grossulariifolia Rydb.	зсам	гл	г	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Heuchera pulchella Wooton. et Standley	зсам	го	г	м	гкф	кк	влзз	с	л	У
Heuchera sanguinea Engelm.	зсам	го	г	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Heuchera villosa Michx.	всам	л	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Mitella diphylla L.	всам	л	сцг	мг	гкф	дк	влзз	р	рл	ВУ
Peltoboykinia tellimoides (Maxim.) H. Hara.	ва	л (н)	сц	гм	гкф	кк	влз	п	л	У
Rodgersia aesculifolia Batalin	ва	го	сцг	м	гф	дк	влз	п	л	У
Rodgersia pinnata Franch.	ва	го	сцг	м	гф	дк	влз	п	л	У
Rodgersia podophylla A. Gray	ва	гл (н)	сцг	м	гф	дк	влз	п	л	У
Saxifraga caespitosa L.	г	ав	г	м	хф	нп	влзз	р	рл	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Saxifraga hirculus L.	еа	л	г	мг	гкф	дерн.	влоз	р	пл	МУ
Saxifraga hypnoides L.	е	гл	сцг	м	гкф	нп	влзз	р	рл	У
Saxifraga manchuriensis Kom.	ва	л (н)	сцг	м	гкф	кк	влз	р	пл	У
Saxifraga paniculata L.	есам	в	г	м	гкф	кст	влзз	р	рл	У
Saxifraga purpurascens Kom.	ва (э)	го	сцг	мг	гкф	кст	влз	с	л	У
Saxifraga rotundifolia L.	е	гл	сцг	м	гкф	кст	влзз	р	рл	У
Saxifraga sibirica L.	оа	ав	сцг	мг	гкф	кк	влз	р	рл	СУ
Saxifraga umbrosa L.	юе	гл	сцг	мг	хф	стн	влзз	р	рл	ВУ
Tellima grandiflora (Pursh) Dougl. ex Lindl.	зсам	гл	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	рл	ВУ
Tiarella cordifolia L.	всам	л (н)	сц	гм	гкф	дк	влзз	р	рл	ВУ
Tolmiea menziesii (Pursh) Torr. et A. Gray	зсам	гаг	сцг	м	гкф	кк	влзз	с	о	СУ
Scrophulariaceae										
Chelone obliqua Rafinesque	всам	л	сцг	мг	гкф	кк	влоз	с	пл	СУ
Digitalis ciliata Trautv.	к (э)	го	г	м	гкф	кк	влзз	р	л	У
Digitalis grandiflora Mill.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Erinus alpinus L.	е	го	г	м	гкф	кк	влзз	с	рл	МУ
Pedicularis amoena Adams ex Steven	еа	в	г	м	гкф	кст	влоз	р	в	МУ
Penstemon campanulatus (Cav.) Willd.	сам	с (лс)	г	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Penstemon cyaneus Pennel	сам	с (лс)	г	м	гкф	кк	влзз	с	л	СУ
Penstemon digitalis Nutt. ex Sims	всам	с (лс)	г	м	гкф	кк	влзз	с	л	ВУ
Penstemon hirsutus (L.) Willd.	сам	с (лс)	г	м	гкф	кк	влзз	с	л	У

Продолжение таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Penstemon procerus Douglas ex Graham	сам	с (лс)	г	км	хф	пкч	влзз	р	рл	ВУ
Veronica filiformis Sm.	екма	гл	сцг	м	хф	нп	влоз	р	в	ВУ
Veronica gentianoides Vahl.	екма	го	г	м	гкф	дк	влоз	р	л	ВУ
Veronica incana L.	еа	гс	г	к	гкф	кк	влзз	с	л	У
Veronica longifolia L.	еа	л (б)	г	м	гкф	дк	влз	р	л	ВУ
Veronica officinalis L.	екма	л (б)	сцг	м	хф	нп	влзз	р	л	ВУ
Veronica porphyriana Pavlov	с	го	г	мк	гкф	кк	влзз	р	рл	У
Veronica prostrata L.	еа	с	г	км	гкф	рд	влзз	р	рл	У
Veronica spicata L.	еа	л (б)	сцг	км	хф	кк	влзз	с	л	У
Veronica teucrium L.	еа	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	л	ВУ
Veronicastrum sibiricum (L.) Pennell	ва	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влз	с	л	ВУ
Veronicastrum virginicum (L.) Farw.	сам	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влз	с	л	У
Wulfenia carinthiaca Jacq.	е (э)	го	г	м	гкф	кк	влзз	с	пв	МУ
Solanaceae										
Physochlaina physaloides (L.) G. Don	оа	гс	г	к	гкф	кл	э	р	рв	У
Valerianaceae										
Valeriana tiliifolia Troitzk.	к (э)	го	сцг	м	гф	кк	влз	с	рл	У
Violaceae										
Viola altaica Ker Gawl.	са	в	г	м	гкф	дк	влзз	р	рв	МУ
Viola cucullata Aiton	всам	л (б)	сцг	м	гкф	кк	влоз	с	рл	ВУ
Viola dactyloides Schult.	са (р)	л (б)	сцг	м	гкф	кст	влоз	р	рв	СУ

Окончание таблицы

Название таксона	Ареал	Поясно-зональная группа	Экологические группы по отношению к		Жизненные формы по		Феноритмотип	Отрастание	Цветение	Интродукционная оценка
			свету	увлажнению субстрата	Раункиеру	Серебрякову				
Viola dissecta Ledeb.	са	с (лс)	сцг	км	гкф	кк	влз	р	рв	У
Viola hirta L.	еа	л	сцг	км	гкф	кст	влзз	с	рв	СУ
Viola irinae N. Zolot.	с (э, р)	гл	сцг	км	гкф	кст	влоз	р	рв	У
Viola labradorica Schrank	сам	габ	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	рл	У
Viola odorata L.	еа	л (н)	сцг	м	гкф	стн	влзз	р	в	ВУ
Viola taynensis T. Elisafenko	с (э)	л	сцг	м	гкф	кк	влзз	р	в	У
Viola uniflora L.	са	гл	сцг	м	гкф	кк	влоз	р	в	У

Примечания. Ареал: анз – австралийско-новозеландский, асам – азиатско-североамериканский, б – балканский и балкано-малоазиатский, ва – восточноазиатский, всам – восточносевероамериканский, г – голарктический, е – европейский, еа – евразийский, екма, кма – европейско-кавказско-малоазиатский и кавказско-малоазиатский, есам – европейско-североамериканский, зсам – западносевероамериканский, к – кавказский, кос – космополитный, нз – новозеландский, оа – общеазиатский, с – сибирский, са – североазиатский, сам – североамериканский, скме – Средиземноморье, Кавказ, Малая Азия, Европа, сз – средиземноморский, ца – центральноазиатский, юам – южноамериканский, юе – южноевропейский; гэ – гемиэндемик, э – эндемик. Поясно-зональная группа: л – лесная, с – степная, лс – лесостепная, гл – горно-лесная, гс – горно-степная, го – горная общепоясная, ав – аркто-высокогорная, в – высокогорная, б – бореальная, н – неморальная, гаг – гипоаркто-горная, п – плюризональная. Экологические группы по отношению к свету: г – гелиофит, гсц – гелиосциофит, сц – сциофит, сцг – сциогелиофит; к увлажнению: г – гигрофит, гд – гидрофит; гм – гигромезофит, к – ксерофит, км – ксеромезофит, м – мезофит, мг – мезогигрофит, мк – мезоксерофит. Жизненные формы по Раункиеру: гкф – гемикриптофит, гф – геофит, хф – хамефит; по Серебрякову: дерн – дерновое, дк – длиннокорневищное, кк – короткокорневищное, кст – кистекорневое, кл – клубневое, ко – корнеотпрысковое, кч – кустарничек, нп – наземно-ползучее, пк – полукустарник, пкч – полукустарничек, пд – плотнодерновое, , рд – рыхлодерновое, полз – ползучее, ст – стержнекорневое, стн – столонообразующее. Феноритмотип: гэ – гемиэфемероид, влз – весеннее-летнезеленый, влзз – весеннее-летне-зимнезеленый, влоз – весеннее-летне-осеннезеленый, э – эфемероид. Отрастание: р – раннее, с – среднее, п – позднее. Цветение: в – весеннее, в, пл – весеннее, позднелетнее, л – летнее, о – цветение отсутствует, ос – осеннее, пв – поздневесеннее, пл – позднелетнее, рв – ранневесеннее, рл – раннелетнее. Интродукционная оценка: ВУ – высокоустойчивый, МУ – малоустойчивый, СУ – среднеустойчивый, У – устойчивый.

Приложение Б

Ассортимент многолетних растений для использования в городском озеленении

Светолюбивые и засухоустойчивые растения для участков с отсутствием регулярного полива и хорошо дренированными почвами

Высокие:
*Althaea cannabina****
*Cephalaria gigantea****
*Echinops sphaerocephalus****
Heliopsis helianthoides subsp. *scabra*
Среднерослые:
Achillea filipendulina
A. millefolium hort.***
*A. ptarmica****
Anaphalis margaritacea
Armeria maritima
A. pseudoarmeria
Artemisia stelleriana
A. vulgaris 'Variegata'
*Dianthus knappii****
*D. superbus****
*D. versicolor****
*Dracocephalum ruyschiana****
Eremogone saxatilis
Eriophyllum lanatum
*Eryngium planum****
*Euphorbia amygdaloides****
E. epithymoides L.
*Filipendula vulgaris****
Geranium macrorrhizum
Gypsophila paniculata
Hylotelephium erythrostictum
Hyssopus officinalis
Lavatera thuringiaca
*Lychnis chalcedonica****
*L. viscaria****
Nepeta × faasenii
N. nervosa
Oenothera tetragona
Origanum vulgare
*Potentilla argentea****
Pyrethrum corymbosum
Salvia nemorosa
S. stepposa
Sedum maximum
S. telephium
S. spectabile
Stachys byzantina
*Symphyotrichum leave****
*Tanacetum vulgare****
Низкие:
*Dianthus alpinus**
*D. deltoides***
*D. gratianopolitanus***
*D. plumarius***
*Geranium × cantabrigense**
*G. dalmaticum**
*Helianthemum nummularium***
*Petrorhagia saxifraga**
Phedimus middendorffianus
Prunella grandiflora
*P. vulgaris****
Sagina subulata (дорожки)
Saxifraga
(светолюбивые виды)*
Sedum hybridum
*Sedum acre**
*Sedum album**
*Sedum ewersii**
*Sedum kamtschaticum**
Sedum rupestre (*S. reflexum*)*
*Sedum spurium**
*Sempervivum**

*Thymus altaicus**
*Thymus × citriodorus**
*Thymus praecox**
*Thymus jenisseensis**

Растения для открытых участков с умеренным увлажнением

Высокие:
Cimicifuga racemosa
Macleaya cordata
Phlox amplifolia
Ph. × arendsii
Ph. paniculata (только устойчивые к болезням высокие сорта)
Phytolacca americana
Rudbeckia laciniata 'Gold Quelle'
Thalictrum aquilegifolium
T. delavayi
*T. lucidum****
Veronicastrum sibiricum

Среднерослые:
*Aquilegia chrysantha****
*A. flabellata****
*A. oxysepala****
*A. viridifolia****
Alchemilla mollis
Anemone scabiosa
Aster amellus
A. dumosus hort. (ранние сорта)
A. tataricus
Bergenia crassifolia
Campanula alliariifolia
C. glomerata
C. lactiflora
C. sarmatica
Centaurea macrocephala
Cyanus montanus
Delphinium elatum
Doellingeria scabra
Drymocallis rupestris
Erigeron grandiflorum
E. speciosus
Geranium endressii
G. macrorrhisum
G. platypetallum
*G. pratense****
Geum coccineum
Helenium autumnale
*Heuchera chlorantha****
*H. grossulariifolia****
H. sanguinea
H. villosa
Inula britannica
*I. magnifica****
Kalimeris incisa
Liatris
*Mentha longifolia****
Monarda didyma
Paeonia anomala
P. hybrida
P. lactiflora
P. obovata
P. officinale
P. peregrina
P. tenuifolia
Penstemon campanulatus
P. digitalis
P. procerus
Phlox 'Bill Baker'
Ph. paniculata (только устойчивые к болезням сорта)
Phyteuma spicatum
P. nigrum
Platycodon grandiflorus (устойчивые формы)
Polygonum bistorta
Potentilla argyrophylla
P. atrosanguinea
*P. erecta****
*P. recta****
Psephellus dealbatus
Rudbeckia speciosa

Saponaria officinalis 'Plena'***
Stachys macrantha
S. officinalis
Symphyotrichum novi-belgii hort.
Tanacetum coccineum
*Thalictrum minus****
Veronica gentianoides
*V. longifolia****
V. prostrata
V. spicata
V. teucrium
Низкие:
*Alchemilla alpina***
*Arabis alpina***
*A. caucasica***
*A. procurrens**
*Campanula carpatica***
*C. rotundifolia***
Inula ensifolia
*Phlox borealis***
*Ph. divaricata***
*Ph. subulata***
*Potentilla alba***
Pulsatilla vulgaris
P. pratensis
*Silene alpestris**
*S. maritima**
Veronica officinalis

Светолюбивые растения для влажных почв

Высокие:
Aster glechnii
Sanguisorba tenuifolia
Среднерослые:
Physostegia virginiana
*Sanguisorba alpina****
S. obtusa
*S. officinalis****
Низкие:
Caltha palustris 'Multiplex'

Теневыносливые растения для участков с умеренным увлажнением

Высокие:
*Telekia speciosa****
Среднерослые:
Adenophora liliifolia
A. triphylla
Asperula taurina
Astrantia biebersteinii
A. major
Bergenia crassifolia
Brunnera macrophylla
*B. sibirica****
*Campanula bononiensis****
C. latifolia
C. punctata
*C. trachelium****
C. persicifolia
Epimedium × rubrum
E. × versicolor var. *sulphureum*,
*Geranium phaeum****
Lysimachia punctata
L. verticillata
Pulmonaria saccharata
Ranunculus aconitifolius
Tellima grandiflora
Saxifraga rotundifolia
Низкие:
Ajuga reptans
Corydalis bracteata (парки природного типа)
Draba sibirica
Vinca herbacea
*V. minor***

Теневыносливые растения для участков с регулярным увлажнением

Высокие:
Aruncus dioicus
Filipendula camtschatica
F. rubra
F. ulmaria
Ligularia przewalskii
L. sibirica
L. stenocephala
L. veitchiana

Среднерослые:
Aruncus aethusifolius
A. asiaticus
Astilbe chinensis
A. davidii
A. hort.
Eupatorium cannabinum
E. maculatum
E. purpureum
*Fragaria moschata****
Gentiana asclepiadea
G. cruciata
G. septemfida
G. tibetica
Hydrophyllum virginianum
Lamium maculatum
Ligularia dentata
Lysimachia ciliata
L. clethroides
*L. nummularia****
Lythrum salicaria
L. virgatum L.***
*Parasenecio hastatus****
Primula auricula
P. denticulata
P. elatior
*P. macrocalyx****
*P. pallasii****
P. vulgaris subsp. *sibthorpii*
P. vulgaris (природные устойчивые формы)
Trollius asiaticus
T. chinensis subsp. *macropetalus*
T. europaeus
T. ledebourii

Низкие:
Ajuga genevensis
*A. reptans***
*Glechoma hederaceae***
*Lamium maculatum***
Waldsteinia geoides
*W. ternata***

Тенелюбивые растения, участок с регулярным увлажнением

Среднерослые:
Anemone fasciculata
A. narcissiflora
Petasites japonicus subsp. *giganteus****

Низкие:
Anemone altaica
A. nemorosa
Isopirum thalictroides
*Lamium galeobdolon***
Pachysandra terminalis
Saxifraga umbrosa
Tiarella cordifolia
Viola cucullata
V. labradorica
V. odorata
V. taynensis

* – каменистые горки;
** – контейнерное озеленение, каменистые горки;
*** – озеленение цветников в природном стиле, парков.

Ассортимент перспективных сортов и декоративных форм орнаментальных растений для выращивания в условиях южной тайги Западной Сибири

Achillea filipendulina
'Parker's Variety'
'Gold Plate'
***Achillea millefolium* hort.**
Achillea ptarmica
'The Pearl'
Ajuga pyramidalis
'Metallica Crispa'
Ajuga reptans
'Atropurpurea'
'Burgundy Glow'
'Multicolor'
'Chocolate Chip'
Arabis alpina
'Snowcap'
Arabis caucasica
'Rosea'
Arabis procurrens
'Variegata'
Armeria maritime
'Splendens'
Artemisia vulgaris
'Aureovariegata'
Aster alpines
'Alba',
'Dunkle Schone'
'Happy End'
Astrantia major
'Ruby Cloud'
'Moulin Rouge'
Aquilegia caerulea
'Crimson Star'
Aquilegia vulgaris
'Tower Light Pink'
'Winky'
Aubrieta × cultorum
'Cascade Purple'
'Cascade Red'
'Blue Emperor'
'Dr. Mules'
'Red Carpet'
Aurinia saxatilis
'Citrinum',
'Compactum'
Bergenia
'Mongenrote'
Brunnera macrophylla
'Aureum'
'Jack Frost'
'Looning Glass'
Caltha palustris
'Multiplex'
Campanula carpatica
'Alba'
'Blue Clips'
'Bellissimo White'
Campanula glomerata
'Acaulis'
Campanula latifolia
'Macrantha'
Campanula persicifolia
'Alba'
Campanula lactiflora
'Alba'
'Caerulea'
Cimicifuga racemosa
'Atropurpurea'
Coreopsis grandiflora
'Sonnen King'
Delphinium × cultorum
'Марфинские гибриды'
'Голубое кружево'
'Дочь Зимы' и др.
'Тихоокеанские гибриды'
'Astolat'
'King Arthur'

‘Blue Bird’
‘Galahad’
Dianthus deltoides*
‘Alba’
‘Arctic Fire’
‘Brilliant’
‘Samos’
‘White and Red’
Dianthus gratianopolitanus
‘Alba’,
‘Blangis’
‘Jana’
‘Pink Jewel’
‘Мулен Руж’
Dianthus plumarius
‘Rosa’
Dianthus hybrid
‘Eybameer’,
‘Радуга любви’
Dianthus x allwoodii hort.
Dicentra spectabilis
‘Alba’
‘Rubra’
Echinacea purpurea
‘Alba’
‘Hot Papaya’,
‘King’
‘Magnus’
‘Milkshake’
‘Pink Double Delight’
‘Razzmatazz’
‘White Swan’
Erigeron ×hybridus
‘Rosa Jewel’
‘Wuppertal’
Epimedium × rubrum
Eupatorium maculatum
‘Phantom’
Euphorbia amygdaloides
‘Rubra’
Filipendula rubra
‘Venusta’
Filipendula ulmaria
‘Plena’
‘Variegata’
Hepatica nobilis
‘Plena’
Galeobdolon luteum
‘Variegatum’
Geranium × cantabrigiense
‘Cambridge’
Geranium cinereum
‘Балерина’
Geranium phaeum
‘Samobor’
Geranium pretense
‘Splish-Splash’
Geum chiloense
‘Blazing Sunset’
‘Feuerball’
‘Mrs. Bradshaw’
‘Lady Stratheden’
Geum coccineum
‘Borisii’
Gypsophilla repens
‘Rosea’
Gypsophilla paniculata
‘Plena’
Iberis sempervirens
‘Snowflake’
Helenium autumnale
‘Altgoldrise’
‘Katharina’
Lamium maculatum
‘Aurea’
‘Beacon Silver’
Leucanthemum maximum
‘Alaska’
‘Little Princess’
Leucanthemum vulgare
‘May Queen’
Liatris spicata
‘Alba’
‘Kobold’

‘Picador’
‘Горящая звезда’
Lysimachia ciliata
‘Firecracker’
Lysimachia nummularia
‘Aurea’
Ligularia dentate
‘Britt Marie Crowford’
‘Desdemona’
‘Othello’
Ligularia hybrid
‘Osiris Pistache’
Lythrum salicaria
‘Ричард’
Monarda didyma
‘Cambridge Scarlet’,
‘Violacea’
Nepeta* × *faassenii
Origanum vulgare* f. *aureum
Pachysandra terminalis
‘Variegata’
Penstemon hirsutus
‘Pygmaeus’
***Physostegia* virginiana**
‘Bouquet Rose’
‘Summer Snow’
Platycodon grandiflorum
‘Albus’
‘Mariesii
Polemonium caeruleum f. *variegata*
Potentilla atrosanguinea
‘Gibson Scarlet’
‘Master Floris’
Potentilla* × *cultorum
‘Arc-en-Cill’
‘Emilie’
‘Gibson Scarlet’
‘Monarch’s Velvet’
‘White Beauty’
‘William Rollinson’
Potentilla nepalensis
‘Miss Willmott’
‘Roxana’
Prunella grandiflora
‘Alba’
‘Loveliness’
***Pulmonaria saccharata* hort.**
Pulsatilla vulgaris
‘Papagene’
Rodgersia pinnata
‘Purpurea’
Rudbeckia laciniata
‘Golden-Glow’
Rudbeckia occidentalis
‘Green Wizard’
Rudbeckia speciosa
‘Gloriosa Deisy’
Sagina subulata
‘Aurea’ (оформление дорожек)
Saxifraga × *arendsii*
‘Purpurteppich’
‘Schneeteppich’
Saxifraga urbium
‘Variegata’
Sedum acre
‘Aurea’
Sedum album
‘Coral Carpet’
‘Minor’
Sedum ewersii* var. *homophyllum
‘Rose Carpet’
Sedum kamtschaticum f. *variegatum*
Sedum reflexum
‘Cristatum’
Sedum spectabile
‘Carmen’
‘Бриллиант’
‘Радость осени’
Sedum spurium
‘Rubrum’
‘Tricolor’
Sedum telephium
‘Matrona’
Sedum

‘Purple Imperor’
Sempervivum hybridum
‘Alpha’
‘Beta’
‘Braunii’
‘Otello’
‘Rubra’
Silene calcedonica
‘Rosea’
Silene viscaria
‘Plena’
Symphyotrichum dumosum
‘Jenny’
‘Lady in Blue’
Symphyotrichum novi-belgii
‘Karminkuppel’
‘Marie Ballard’
Tellima grandiflora
‘Purpurteppich’
Thymus*× *citriodorus
‘Aureus’
‘Doone Valley’
Tiarella cordifolia
‘Iron Butterfly’
‘Ninja’
‘Spring Symphony’
Tolmiea menziesii
‘Taff’s Gold’
Trollius × *cultorum*
‘Cheddar’
Tunica saxifrage
‘Rosetta’
Veronica spicata f. *rosea*
Veronica teucrium
‘Royal Blue’
Viola cucullata
‘Freckles’

Жирным шрифтом выделены сорта многолетников, рекомендованные для городского озеленения.

Ассортимент сортов *Astilbe*

Astilbe × *arendsii*
‘Amethyst’
‘Anita Pfeifer’
‘Bergkristall’
‘Brautschleier’
‘Brunhilda’
‘Bumalda’
‘Burgundy Red’
‘Cattleya’
‘Diamant’
‘Erica’
‘Fanal’
‘Feuer’
‘Frieda Klapp’
‘Gertrud Brix’
‘Gloria’
‘Glut’
‘Granat’
‘Hyacinth’
‘Kriemhilde’
‘Lachskönigin’
‘Opal’
‘Radius’
‘Siegfried’
‘Sister Therese’
‘Spinel’
‘Walküre’
‘Weiβe Gloria’
‘Weiβe Perle’
A. × *chinensis*
‘Hip Hop’
‘Milk and Honey’
‘Pumila’
‘Purpurkerze’
‘Superba’

‘Vision in Pink’
‘Vision in Red’
A. × *crispa*
‘Lilliput’
A. davidii
A. × *hybrida*
‘America’
‘Betsy Cuperus’
‘Cappuccino’
‘Drum and Bass’
‘Jump and Jive’
‘Koning Albert’
‘Kvele’
‘Love and Pride’
‘Magenta’
‘Nemo’
‘Rhytm and Bluze’
‘Rock and Roll’
‘Salland’
‘Tamarix’
‘Thunder and Lightning’
‘Vesuvius’
A. × *japonica*
‘Bonn’
‘Bremen’
‘Bronzelaub’
‘Dusseldorf’
‘Europa’
‘Irrlicht’
‘Koblenz’
‘Köln’
‘Lollypop’
‘Mainz’
‘Montgomery’
‘Red Sentinel’
‘Reinland’
‘Washington’
‘Younique Lilac’
‘Younique Salmon’
‘Younique White’
A. × *lemoinei*
‘Mont Blanc’
A. × *rosea*
‘Peach Blossom’
A. × *simplicifolia*
‘Aphrodite’
‘Hennie Graafland’
A. × *thunbergii*
‘Color Flash’
‘Color Flash Lime’
‘Prof. van der Wielen’
‘Straussenfeder’

Жирным шрифтом выделены наиболее перспективные сорта.

Ассортимент сортов *Heuchera* и *Heucherella*

Heuchera
‘Blackberry Jam’**
‘Brownies’**
‘Can-can’**
‘Cappuccino’**
‘Chocolate Ruffles’**
‘Hollywood’**
‘Lemon Lime’**
‘Marbl Petite Burgundy’*
‘Marmalade’*
‘Mocha ’**
‘Obsidian’*
‘Palace Purple’**
‘Pluie de Feu’**
‘Prince’*
‘Purple Petticoats’**
‘Rachel’**
‘Rakete’**
‘Regina’**
‘Saturn’**
‘Silver Indiana’**
‘Silver Scrolls’**
‘Velvet Night’**
‘Venus’**
H. × *brizoides***
Heucherella
‘Brass Lantern’*
‘Burnished Bronze’*

‘Chocolate Lace’*
‘Solar Power’*
‘Sweet Tea’*
‘Tapestry’*
‘Viking Ship’*

* – перспективный сорт; ** – очень перспективный сорт.

Ассортимент сортов *Phlox*

Phlox* × *arendsii
‘All in One’
‘Cool Water’
‘Hesperis’
Ph. amplifolia
‘David’
‘David’s Lavender’
Ph. maculata
‘Schneepyramide’*
‘Соната’*
Ph. paniculata
‘Aida’
‘Anastasia’
‘Aureole’
‘Blue Paradise’
‘Brigadier’
‘Cecile Hanbury’
‘Chocolate’
‘Delilah’
‘Eden’s Smile’
‘Firefly’
‘Franz Schubert’
‘Fujiama’
‘Gereford’
‘Graf Zeppelin’
‘Jade’
‘Jeff’s Pink’
‘Juliglut’
‘Junior Dance’
‘Katja’
‘Kirmeslandler’
‘Laura’
‘Lilac Time’
‘Lizzy’
‘Mike’s Favourite’
‘Miss Ellie’
‘Miss Mary’
‘Miss Pepper’
‘Nathalie’
‘Nicolas Phlammel’
‘Nora Leigh’
‘Orange Perfection’
‘Panama’
‘Peppermint Twist’
‘Ping Pong’
‘Pinky Hill’
‘Pixie Miracle Blue’
‘Pure Feelings’
‘Red Caribbean’
‘Red Feelings’
‘Red Riding Hood’
‘Sherbet Cocktail’
‘Starfire’
‘Stars and Stripes’
‘Swizzle’
‘Tatjana’
‘Tequila Sunrise’
‘The King’
‘Tiara’
‘Violetta Gloriosa’
‘Амарантовый Гигант’
‘Антарктида’
‘Аня Гаганова’
‘Арктика’
‘Белки Алтая’
‘Васюганье’
‘Восток’
‘Голубая Отрада’
‘Дарья’
‘Джелла’
‘Дракон’
‘Дружба Народов’

‘Дымчатый Коралл’
‘Золушка’
‘И.С. Бах’
‘Игорь Тальков’
‘Коралловый’
‘Лунный Камень’
‘Маргри’
‘Московские Зори’
‘Набат’
‘Невеста’
‘Новинка’
‘Огонек’
‘Оленька’
‘Розовая Сказка’
‘Розовый Районант’
‘Румянец Девушки’
‘Румяный’
‘Сандро Ботичелли’
‘Синее Море’
‘Сиреневое Чудо’
‘Снежок’
‘Станислав Парковый’
‘Старина’
‘Тимур’
‘Туман’
‘Уральские Сказы’
‘Успех’
‘Утро Бакчара’
‘Цвет Яблони’
‘Юность’
‘Ялтинская Ночь’
‘Ярославна’

Жирным шрифтом выделены устойчивые сорта; * – сорта не устойчивы к мучнистой росе.

Ассортимент сортов *Paeonia*

Herbaceous Hybrid Gp. (Группа Hybrid Peonies).
Травянистые гибриды.
Paeonia officinalis f. *rubra plena*
Немахровые и полумахровые
‘Coral Charm’
‘Legion of Honor’
‘Pink Hawaiian Coral’
‘Sable’
‘Новость Алтая’*
Махровые
‘Dandy Dan’*
‘Red Charm’
‘Neon’*
‘Nippon Parade’*
‘West Elcton’*
‘White Cap’*
‘Жемчужная Россыпь’
Махровые

Группа *P. lactiflora* hort (chinensis hort)
Немахровые (простые) и полумахровые
‘Auguste Dessert’*
‘Lady Alexandra Duff’
‘Miss America’*
‘Виргилиус’*
‘Парковый Розовый’*
Японские
‘Bu-Te’*
‘Cora Stubbs’*
‘Doreen’*,
‘Moon of Nippon’*
‘Adolphe Rousseaue’*
‘Amabilis Superbissima’*
‘Baron James de Rotschild’*
‘Coronne D’or’
‘Duchesse de Nemours’
‘Duchesse of Sutherland’

‘Edulus Superba’
‘Emile Lemoine’
‘Etta’
‘Festiva Maxima’*
‘Florence Nicholls’
‘Francois Ortegat’
‘General Bertrand’*
‘Henry A. Sass’
‘Jeannot’
‘Laura Dessert’*
‘Marechal MacMahon’*
‘Margerite Gerard’*
‘Marie Lemoine’
‘M-lle Leonie Calot’
‘M-me Calot’
‘M-me Louise Mere’
‘Mons. Martin Kahuzak’
‘Nigricans’
‘Philomele’*
‘Primevere’
‘Rosea Elegans’
‘Sarah Bernhardt’
‘Shirley Temple’
‘Snow Cloud’
‘Sorbet’*
‘The Mighty Mo’
‘Top Brass’*
‘Wrinkles Crinkles’
‘Адмирал’
‘Аркадий Гайдар’*
‘Белый Новосибирский’
‘Восток’*
‘Крейсер Аврора’*
‘Москвич’
‘Памяти Гагарина’
‘Полонез’

* – сорта, рекомендованные для использования в городском озеленении. Для махровых сортов необходима установка опор на период цветения.



Adonis sibirica
(фото Беляевой Т.Н.)



Anaphalis margaritacea
(фото Беляевой Т.Н.)



Aquilegia glandulosa (фото Беляевой Т.Н.)



Alyssum obovatum (фото Беляевой Т.Н.)



Arabis alpina (фото Беляевой Т.Н.)



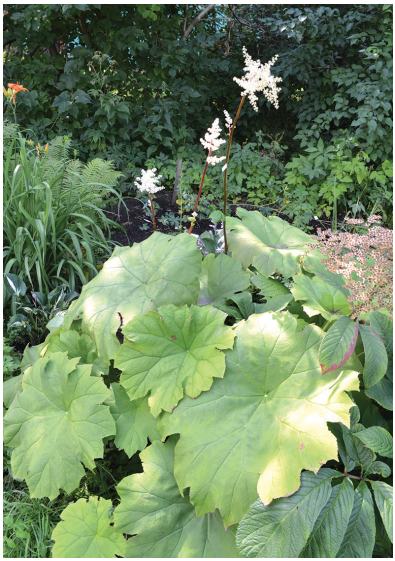
Aruncus dioicus (фото Беляевой Т.Н.)



Aster alpinus (фото Беляевой Т.Н.)



Aster tataricus (фото Беляевой Т.Н.)



Astilboides tabularis
(фото Бутенковой А.Н.)



Aubrieta deltoidea
(фото Беляевой Т.Н.)



Astilbe × *hybrida* ‘Rock And Roll’
(фото Беляевой Т.Н.)



Astilbe × *chinensis* ‘Milk and Honey’
(фото Беляевой Т.Н.)



Astilbe × *chinensis* ‘Visions in Red’
(фото Беляевой Т.Н.)



Campanula carpatica
(фото Беляевой Т.Н.)



Bellis perennis (фото Бутенковой А.Н.)



Campanula lactiflora (фото Беляевой Т.Н.)



Campanula persicifolia
(фото Беляевой Т.Н.)



Campanula punctata
(фото Беляевой Т.Н.)



Cerastium biebersteinii (фото Беляевой Т.Н.)



Clausia aprica (фото Эбеля А.Л.)



Darmera peltata (фото Беляевой Т.Н.)



Cota tinctoria (фото Беляевой Т.Н.)



Dianthus deltoides (фото Беляевой Т.Н.)



Dianthus superbus (фото Катаевой Т.Н.)



Draba sibirica (фото Беляевой Т.Н.)



Echinacea purpurea ‘Hot Papaya’ (фото Беляевой Т.Н.)



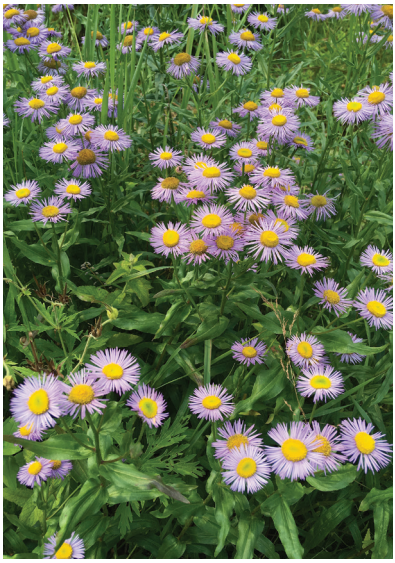
Echinacea purpurea ‘Milkshake’ (фото Беляевой Т.Н.)



Echinacea purpurea (фото Беляевой Т.Н.)



Eranthis hyemalis
(фото Беляевой Т.Н.)



Erigeron speciosus
(фото Беляевой Т.Н.)



Filipendula rubra
(фото Беляевой Т.Н.)



Geranium phaeum
(фото Беляевой Т.Н.)



Euphorbia amygdaloides ‘Rubra’ (фото Беляевой Т.Н.)



Gillenia trifoliata (фото Беляевой Т.Н.)



Gymnospermum altaicum
(фото Эбеля А.Л.)



Hepatica nobilis
(фото Беляевой Т.Н.)



Heuchera pulchella (фото Беляевой Т.Н.)



Lamprocapnos spectabilis (фото Беляевой Т.Н.)



Leontopodium nivale subsp. alpinum (фото Беляевой Т.Н.)



Liatris spicata
(фото Беляевой Т.Н.)



Ligularia dentata
(фото Беляевой Т.Н.)



Ligularia sibirica subsp. sibirica
(фото Беляевой Т.Н.)



Lysimachia ciliata
(фото Беляевой Т.Н.)



Lysimachia punctata (фото Беляевой Т.Н.)



Mertensia sibirica (фото Беляевой Т.Н.)



Monarda didyma (фото Беляевой Т.Н.)



Oenothera tetragona (фото Бутенковой А.Н.)



Paeonia anomala
(фото Катаевой Т.Н.)



Paeonia tenuifolia
(фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘Auguste Dessert’ (фото Беляевой Т.Н.)



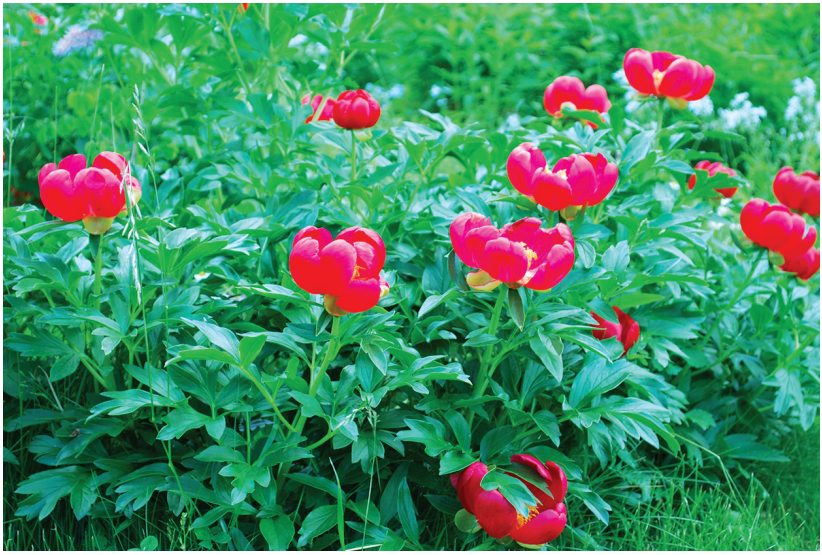
Paeonia ‘Festiva Maxima’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘Moon of Nippon’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia hybrida (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia peregrina (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘Sarah Bernhardt’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘West Elcton’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘White Cap’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘Жемчужная Россыпь’ (фото Беляевой Т.Н.)



Paeonia ‘Полонез’ (фото Беляевой Т.Н.)



Phlox ‘Bill Baker’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox divaricata (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox douglasii ‘Rose Cushion’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox maculata ‘Schneepyramide’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox maculata ‘Соната’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Miss Pepper’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Swizzle’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Violetta Gloriosa’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Белки Алтая’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Голубая Отрада’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Игорь Тальков’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Невеста’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Оленька’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Уральские Сказы’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Успех’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Цвет Яблони’
(фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Утро Бакчара’ (фото Бутенковой А.Н.)



Phlox paniculata ‘Ялтинская Ночь’
(фото Бутенковой А.Н.)



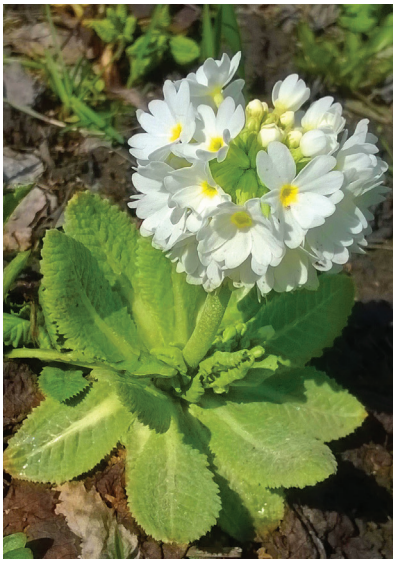
Podophyllum emodii
(фото Беляевой Т.Н.)



Plagiorhegma dubium (фото Бутенковой А.Н.)



Potentilla megalantha
(фото Беляевой Т.Н.)



Primula denticulata ‘Alba’
(фото Бутенковой А.Н.)



Potentilla rupestris (фото Беляевой Т.Н.)



Primula japonica (фото Беляевой Т.Н.)



Primula macrocalyx (фото Катаевой Т.Н.)



Primula pallasii (фото Катаевой Т.Н.)



Primula pubescens (фото Беляевой Т.Н.)



Prunella grandiflora (фото Беляевой Т.Н.)



Pulsatilla flavescens
(фото Беляевой Т.Н.)



Pulsatilla vulgaris
(фото Бутенковой А.Н.)



Rodgersia podophylla
(фото Беляевой Т.Н.)



Sanguinaria canadensis форма махровая (фото Бутенковой А.Н.)



Silene viscaria
(фото Бутенковой А.Н.)



Tiarella cordifolia
(фото Бутенковой А.Н.)



Stachys macrantha (фото Беляевой Т.Н.)



Thalictrum aquilegiifolium (фото Беляевой Т.Н.)



Trollius europaeus (фото Беляевой Т.Н.)



Veronica filiformis
(фото Беляевой Т.Н.)



Vinca herbacea
(фото Беляевой Т.Н.)



Vinca minor (фото Бутенковой А.Н.)



Waldsteinia ternata (фото Беляевой Т.Н.)



Композиция сортов *Astilbe* (фото Беляевой Т.Н.)



Экспозиция почвопокровных флоксов (фото Бутенковой А.Н.)



Экспозиция теневыносливых и тенелюбивых многолетников
(фото Бутенковой А.Н.)



Экспозиция метельчатых флоксов (фото Бутенковой А.Н.)

Научное издание

БЕЛЯЕВА Татьяна Николаевна
БУТЕНКОВА Алина Николаевна

ИНТРОДУКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Редактор Н.А. Афанасьева
Оригинал-макет А.И. Лелоюр
Дизайн обложки Л.Д. Кривцовой

Подписано к печати 20.12.2020 г. Формат $60\times84^{1}/_{16}$.
Бумага для офисной техники. Гарнитура Times.
Печ. л. 26,3. Усл. печ. л. 24,5.
Тираж 500 экз. Заказ № 4521

Отпечатано на оборудовании
Издательства Томского государственного университета
634050, г. Томск, пр. Ленина, 36
Тел. 8+(382-2)–52-98-49
Сайт: http://publish.tsu.ru
E-mail: rio.tsu@mail.ru

ISBN 978-5-94621-958-7

