

ВЛИЯНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ИХ ИНТРОДУКЦИИ

Е.С. Васфилова

ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения РАН», 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, e-mail: euvas@mail.ru

Проанализированы результаты интродукции в природно-климатические условия южной тайги 203 видов травянистых растений. Проведена оценка статистической достоверности влияния географического распространения видов на перспективность их интродукции и составляющие ее показатели. Наилучший результат показали виды с ареалами, охватывающими природную зону, в которой расположен пункт интродукции, но статистически значимыми оказались только различия между субтропическими и тропическими видами, с одной стороны, и остальными группами видов – с другой. Наиболее сильно зависят от специфики широтного и долготного распространения семенное воспроизводство, зимостойкость, длительность существования в новых условиях. Широта ареала, по-видимому, не имеет большого значения в тех случаях, когда он включает природную зону, в которой расположен регион интродукции. Усиление степени континентальности климата на родине изученных видов приводило в условиях интродукции к достоверному снижению интенсивности вегетативного размножения и увеличению размеров растений.

Ключевые слова: интродукция растений, перспективность интродукции, географическое распространение растений.

THE INFLUENCE OF THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF HERBACEOUS PLANTS SPECIES ON THE PROSPECTIVITY OF THEIR INTRODUCTION

E.S. Vasfilova

Institute Botanic Garden, UrB RAS, 620144, Yekaterinburg, 8th Marth str., 202a, e-mail: euvas@mail.ru

The results of the introduction into the climatic conditions of southern taiga of 203 species of herbaceous plants were analyzed. There was made evaluation of the statistical significance of the influence of the geographical distribution of species on prospectivity of their introduction and on its component indicators. The species with areals covering the natural zone, in which point of introduction is located, showed the best result, but only the differences between subtropical and tropical species, on the one hand, and the remaining groups of species, on the other hand, were statistically significant. Seed reproduction, winter hardiness, the duration of existence of the species in the new environment are most highly dependent on the specificity of latitudinal and longitudinal spread. The size of the areal is not of great significance in cases where the areal of the species includes natural zone in which the introduction point is located. The intensification of the degree of continentality of the climate in the homeland of the species studied led to a significant decrease in the intensity of vegetative propagation and the increase in plant size under the conditions of introduction.

Key words: introduction of plants, prospectivity of introduction, geographical distribution of plants.

ВВЕДЕНИЕ

Интродукция растений (перенесение растений в новую среду обитания) представляет собой раздел экспериментальной ботаники; ее практические результаты помогают решать некоторые теоретические вопросы (Карпун, 2004). Одним из таких вопросов является поиск закономерностей, которые определяют возможности переселения растений из одного региона в другой. Эти возможности могут быть связаны как со степенью новизны условий среды в пункте интродукции по сравнению с районами естественного произрастания,

так и с реализацией свойств, заложенных в наследственном потенциале растений (Культиасов, 1963; Кормилицын, 1969; Коровин, Демидов, 1981; и др.). В настоящее время существует большое количество работ, посвященных анализу итогов интродукции различных групп видов в разнообразные природно-климатические регионы. Но лишь в относительно небольшом числе публикаций авторы выявляют общие закономерности интродукционного процесса и факторы, оказывающие влияние на успешность интродукции (Карпиусонова, 1985;

Сидорович, Лунина, 1992; Семенова, 2001; и др.). И только в единичных исследованиях (Головкин, 1973; Андреев, 1975) проводятся статистический анализ материала и оценка достоверности влияния различных факторов на результат интродукции.

В настоящее время в интродукции растений, по мнению П.Е. Булаха (2010), доминирует качественная характеристика интродукционного процесса; однако применение математических методов приводит к повышению общего методического уровня исследований (Зайцев, 1983; Булах, 2010).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализированы итоги интродукции 203 видов растений в природно-климатические условия подзоны южной тайги Среднего Урала (Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН) в период с 1984 по 2016 г. (табл. 1). Подавляющее большинство видов составили травянистые растения, небольшое число (12 видов) представлено полукустарниками и полукустарничками. Большинство видов выращено из семян, полученных из различных ботанических садов мира. Небольшая часть видов перенесена в условия Ботанического сада из природных популяций (семенами либо живыми растениями). Все виды выращивались в открытом грунте без укрытия. Каждый вид изучался в условиях интродукции не менее 10 лет.

Для анализа результатов интродукции в настоящей работе использована модифицированная автором шкала Р.А. Карпионовой (1985). Изучены следующие шесть показателей, каждый из которых оценивали по трехбалльной системе (Васфилова, Воробьева, 2011): особенности семенного воспроизводства (наличие, регулярность, интенсивность плодоношения и самосева); способность к естественному вегетативному размножению в условиях культуры; размеры растений – высота особей, размеры побегов и листьев (оценивались в сравнении с литературными данными для условий естественного ареала вида); повреждаемость вредителями и болезнями; зимостойкость (как наиболее важный показатель устойчивости по отношению к неблагоприятным факторам среды в условиях южной тайги), которая оценивалась по величине выппада; длительность существования вида в условиях интродукции. В эксперимент вовлекались не только многолетние, но и однолетние растения, которым не свойственно вегетативное размножение, а зимостойкость у них не оценивается, поскольку неблагоприятный период они переносят в виде семян. В связи с этим число изучавшихся показателей у однолетников уменьшалось до четырех. Таким образом, для сравнения однолетников и многолетников простую сумму баллов по всем показателям использовать нельзя, ее необходимо нормировать. Поэтому автор использовал

Изучение особенностей переселения растений в новые природно-климатические условия с использованием статистических методов анализа может способствовать выявлению закономерностей интродукционного процесса и оптимизации подбора новых, перспективных для интродукции объектов.

Целью настоящей работы стала статистическая оценка влияния особенностей географического распространения видов травянистых растений на перспективность их интродукции и составляющие ее показатели (в условиях подзоны южной тайги).

средний балл перспективности интродукции видов (СБПИ), который рассчитывали как отношение суммы баллов к числу изучавшихся показателей. Значения СБПИ варьировали от 1.33 до 3.0 (см. табл. 1).

Для оценки особенностей географического распространения видов использовали сводки: Флора СССР (1935–1964), Флора европейской части СССР (1978–1987; 1989; 1994), Флора Восточной Европы (1996, 2001, 2004), Флора Сибири (1988–1997), Сосудистые растения советского Дальнего Востока (1987–1989; 1991–1996), Конспект флоры Сибири (2005), Конспект флоры Восточной Европы (2012), Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР (1980), Атлас лекарственных растений России (2006), Flora Europaea (1972), региональные флоры, электронные ресурсы: Энциклопедия растений Сибири (2007–2016), The Euro+Med PlantBase (2011), The Plant List (2013), eFloras.org (2016), Tropicos.org (2016), Plants Database (2016).

Для выяснения влияния различных факторов на результат перенесения видов в новые условия среды применяли однофакторный дисперсионный анализ с использованием программы STATISTICA for Windows 6.0. В качестве фактора (независимой переменной) рассматривали определенный тип географического распространения видов, в качестве зависимых переменных – средний балл перспективности интродукции видов и составляющие его показатели. Различия между группами видов (апостериорные сравнения) в каждом конкретном анализе оценивали по критерию Unequal N HSD (модифицированный критерий Tukey HSD, применяемый для выборок разного объема). Для оценки влияния факторов использовали также ранговый критерий Краскела–Уоллиса, представляющий непараметрическую альтернативу однофакторного дисперсионного анализа (позволяющий обрабатывать выборки малого объема с неизвестным типом распределения). Влияние каждого фактора признавалось статистически достоверным, если оно подтверждалось и параметрическим, и непараметрическим методами.

Изученные виды растений и перспективность их интродукции			
Семейство, вид	СВПИ*	1	2
Асорaceae			
<i>Acorus calamus</i> L.	2.17		
Апиaceae			
<i>Ammi majus</i> L.	2.0		
<i>Angelica archangelica</i> L.	2.5		
<i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm.	2.67		
<i>B. rotundifolium</i> L.	2.25		
<i>Carum carvi</i> L.	3.0		
<i>Conium maculatum</i> L.	2.8		
<i>Eryngium planum</i> L.	2.5		
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	1.5		
<i>Levisticum officinale</i> W.D.J. Koch	2.33		
<i>Peucedanum morisonii</i> Besser	2.33		
<i>Phlojodicarpus sibiricus</i> (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol.	2.0		
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	2.5		
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W.D.J. Koch	2.50		
<i>Sphallerocarpus gracilis</i> Bess. ex DC	2.4		
Апocynaceae			
<i>Apocynum cannabinum</i> L.	1.33		
<i>Gomphocarpus fruticosus</i> (L.) W.T. Aiton	1.5		
<i>Vinca minor</i> L.	2.5		
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i> Medik.	2.17		
Аристолоchiaceae			
<i>Asarum europaeum</i> L.	2.67		
Аспараgaceae			
<i>Asparagus officinalis</i> L.	2.67		
<i>Convallaria majalis</i> L.	2.67		
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	2.67		
Астерaceae			
<i>Achillea millefolium</i> L.	3.0		
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	2.33		
<i>Arnica angustifolia</i> Vahl	2.50		
<i>A. chamissonis</i> Less.	2.67		
<i>Artemisia absinthium</i> L.	2.83		
<i>Bidens tripartita</i> L.	2.5		
<i>Calendula arvensis</i> L.	2.25		
<i>Calendula officinalis</i> L.	2.5		
<i>Centaurea cyanus</i> L.	2.25		
<i>Cichorium intybus</i> L.	2.67		
<i>Cnicus benedictus</i> L.	2.25		
<i>Echinacea pallida</i> (Nutt.) Nutt.	2.17		
<i>E. purpurea</i> (L.) Moench	2.33		
<i>Echinops sphaerocephalus</i> L.	2.5		
<i>Gnaphalium pilulare</i> Wahlenb.	2.5		
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	2.5		
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench	2.83		
<i>Inula helenium</i> L.	2.67		
<i>I. orientalis</i> Lam.	2.5		
<i>Leontopodium discolor</i> Beauverd	2.33		
<i>Matricaria chamomilla</i> L.	2.75		
<i>Onopordum acanthium</i> L.	1.8		
<i>Petasites hybridus</i> (L.) Gaertn., B. Mey. et Scherb.	2.67		
<i>Pyrethrum carneum</i> M. Bieb.	2.33		
		<i>P. coccineum</i> (Willd.) Worosch.	2.33
		<i>P. corymbosum</i> (L.) Scop.	2.67
		<i>P. parthenifolium</i> Willd.	2.67
		<i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin	2.5
		<i>Rudbeckia laciniata</i> L.	2.5
		<i>Silybum marianum</i> L.	2.0
		<i>Solidago canadensis</i> L.	2.5
		<i>S. gigantea</i> Aiton	2.67
		<i>Tanacetum pseudachillea</i> C. Winkl.	2.5
		<i>T. vulgare</i> L.	2.67
		<i>Tragopogon dubius</i> Scop.	2.5
		Berberidaceae	
		<i>Sinopodophyllum hexandrum</i> (Royle) T.S. Ying	2.17
		Boraginaceae	
		<i>Anchusa officinalis</i> L.	2.8
		<i>Borago officinalis</i> L.	2.25
		<i>Cynoglossum officinale</i> L.	2.4
		<i>Lithospermum officinale</i> L.	2.33
		<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	2.5
		<i>P. obscura</i> Dumort.	2.33
		<i>Symphytum officinale</i> L.	2.83
		Brassicaceae	
		<i>Armoracia rusticana</i> P.G. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	2.33
		<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	2.25
		<i>Bunias orientalis</i> L.	2.5
		<i>Cochlearia officinalis</i> L.	2.0
		<i>Erysimum canescens</i> Roth.	2.0
		<i>E. cheiranthoides</i> L.	2.75
		<i>Lunaria rediviva</i> L.	2.0
		Campanulaceae	
		<i>Campanula rapunculoides</i> L.	2.83
		<i>Codonopsis clematidea</i> (Schrenk) C.B. Clarke	2.17
		Cannabaceae	
		<i>Humulus lupulus</i> L.	2.5
		Caprifoliaceae	
		<i>Patrinia intermedia</i> (Hornem.) Roem et Schult.	1.83
		<i>Valeriana wolgensis</i> Kazak.	2.67
		Caryophyllaceae	
		<i>Herniaria glabra</i> L.	2.33
		<i>Silene chalcedonica</i> (L.) E.H.L. Krause	2.83
		Colchicaceae	
		<i>Colchicum speciosum</i> Stev.	2.17
		Crassulaceae	
		<i>Rhodiola rosea</i> L.	2.5
		<i>Sedum acre</i> L.	2.67
		<i>S. maximum</i> (L.) Suter	2.83
		<i>S. telephium</i> L.	2.83
		Cucurbitaceae	
		<i>Bryonia alba</i> L.	2.0
		Dioscoreaceae	
		<i>Dioscorea nipponica</i> Makino	2.5
		Ephedraceae	
		<i>Ephedra distachya</i> L.	2.17
		Euphorbiaceae	
		<i>Euphorbia soongarica</i> Boiss.	2.5
		Fabaceae	
		<i>Astragalus dasyanthus</i> Pall.	1.67

1	2
<i>A. falcatus</i> Lam.	2.33
<i>A. glycyphyllos</i> L.	2.33
<i>A. onobrychis</i> L.	1.67
<i>Desmodium canadense</i> (L.) DC.	2.5
<i>Galega officinalis</i> L.	1.67
<i>G. orientalis</i> Lam.	2.83
<i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	2.33
<i>G. korshinskyi</i> Grig.	2.67
<i>G. pallidiflora</i> Maxim.	2.33
<i>G. uralensis</i> Fisch.	2.5
<i>Hedysarum alpinum</i> L.	2.67
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall.	2.8
<i>Ononis spinosa</i> subsp. <i>hircina</i> (Jacq.) Gams	2.5
<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	2.5
<i>Trigonella foenum-graecum</i> L.	2.0
Gentianaceae	
<i>Centaurium erythraea</i> Rafn.	2.0
<i>Gentiana lutea</i> L.	2.17
Hypericaceae	
<i>Hypericum maculatum</i> Crantz	2.83
<i>H. perforatum</i> L.	2.67
Iridaceae	
<i>Iris pseudacorus</i> L.	2.67
Lamiaceae	
<i>Ajuga reptans</i> L.	2.17
<i>Glechoma hederacea</i> L.	2.67
<i>Hyssopus officinalis</i> L.	2.50
<i>Lagochilus inebrians</i> Bunge	1.33
<i>Lamium album</i> L.	2.67
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	2.50
<i>Melissa officinalis</i> L.	1.33
<i>Mentha arvensis</i> L.	2.83
<i>Origanum vulgare</i> L.	2.67
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	2.33
<i>Prunella vulgaris</i> L.	2.67
<i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi	2.17
<i>Stachys affinis</i> Bunge	2.50
<i>S. betoniciflora</i> Rupr.	2.50
<i>S. germanica</i> L.	2.33
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	2.5
<i>Th. pulegioides</i> L.	2.83
<i>Th. talijevii</i> Klokov et Des.-Shost.	2.17
<i>Th. uralensis</i> Klokov	2.0
<i>Th. vulgaris</i> L.	1.5
<i>Ziziphora tenuior</i> L.	2.0
Lythraceae	
<i>Lythrum salicaria</i> L.	2.67
Malvaceae	
<i>Althaea officinalis</i> L.	2.5
<i>A. taurinensis</i> DC.	2.33
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	2.5
<i>Malva alcea</i> L.	2.83
Melanthiaceae	
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.	2.17
<i>V. nigrum</i> L.	2.33
Menispermaceae	
<i>Menispermum dauricum</i> DC.	2.67

1	2
Onagraceae	
<i>Epilobium angustifolium</i> L.	2.67
Paeoniaceae	
<i>Paeonia anomala</i> L.	2.33
Papaveraceae	
<i>Chelidonium majus</i> L.	2.5
<i>Fumaria officinalis</i> L.	3.0
<i>Glaucium flavum</i> Crantz	2.0
<i>Macleaya microcarpa</i> (Maxim.) Fedde	2.5
<i>Papaver bracteatum</i> Lindl.	2.17
<i>P. rhoeas</i> L.	2.25
<i>P. somniferum</i> L.	2.25
Phytolaccaceae	
<i>Phytolacca americana</i> L.	1.5
Plantaginaceae	
<i>Digitalis ciliata</i> Trautv.	2.67
<i>D. grandiflora</i> Mill.	2.5
<i>D. ferruginea</i> L.	1.33
<i>D. lanata</i> Ehrh.	1.83
<i>D. purpurea</i> L.	2.0
<i>Gratiola officinalis</i> L.	2.33
<i>Plantago squalida</i> Salisb.	2.0
<i>Veronica longifolia</i> L.	2.67
<i>V. officinalis</i> L.	2.67
Polemoniaceae	
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	2.67
Polygalaceae	
<i>Polygala comosa</i> Schkuhr	2.0
Polygonaceae	
<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre (<i>Persicaria bistorta</i> (L.) Samp.)	2.67
<i>P. maculosa</i> S.F. Gray	2.0
<i>Rheum rhubarbarum</i> L.	2.67
<i>Rumex confertus</i> Willd.	2.17
Primulaceae	
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	2.67
<i>Primula macrocalyx</i> Bunge	2.17
Ranunculaceae	
<i>Aconitum napellus</i> L.	2.17
<i>Adonis vernalis</i> L.	2.33
<i>Delphinium elatum</i> L.	2.5
<i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit.	2.17
<i>Nigella damascena</i> L.	2.0
<i>Thalictrum flavum</i> L.	2.67
<i>T. minus</i> L.	2.67
Rosaceae	
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	2.67
<i>Dryocallis rupestris</i> (L.) Sojak	2.5
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	2.33
<i>F. vulgaris</i> Moench	2.67
<i>Fragaria vesca</i> L.	2.33
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	2.67
<i>G. urbanum</i> L.	2.5
<i>Potentilla alba</i> L.	2.67
<i>P. argentea</i> L.	2.5
<i>P. erecta</i> (L.) Raeusch.	2.5

1	2
<i>P. recta</i> L.	2.33
<i>Rubus caesius</i> L.	2.50
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	2.67
Rubiaceae	
<i>Galium verum</i> L.	2.5
<i>Rubia tinctorum</i> L.	2.33
Saxifragaceae	
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch.	2.67
Scrophulariaceae	
<i>Scrophularia nodosa</i> L.	2.17
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	2.8
<i>V. nigrum</i> L.	2.67
<i>V. phlomoides</i> L.	2.6
<i>V. phoeniceum</i> L.	2.0

1	2
Solanaceae	
<i>Atropa belladonna</i> L.	1.33
<i>Datura stramonium</i> L.	2.25
<i>Hyoscyamus niger</i> L.	2.0
<i>Physalis alkekengi</i> L.	2.33
<i>Scopolia carniolica</i> Jacq.	2.83
<i>Solanum dulcamara</i> L.	2.33
Violaceae	
<i>Viola arvensis</i> Murr.	2.75
<i>V. tricolor</i> L.	2.75
Zygophyllaceae	
<i>Tribulus terrestris</i> L.	2.0

*СБПИ – средний балл перспективности интродукции.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Присутствие видов в природной флоре региона интродукции

Все изученные виды были разделены на три группы в связи с наличием/отсутствием их во флоре региона интродукции (Среднего Урала):

1) виды, ареалы которых находятся за пределами Среднего Урала (105 видов);

2) виды, спорадически встречающиеся в регионе интродукции либо находящиеся здесь на границе своего ареала (38 видов);

3) виды, широко распространенные на Среднем Урале в естественных природных сообществах, в том числе натурализовавшиеся адвентивные виды (60 видов).

Интродукция видов, представленных в местной флоре, протекает в целом значительно успешнее, чем видов из других районов. Средний балл

перспективности интродукции у инорайонных видов оказался достоверно ниже, чем у видов второй и третьей групп ($p < 10^{-6}$; табл. 2). У видов первой группы достоверно снижены также размеры растений ($p = 0.00031$), зимостойкость (повышен выпад, $p < 10^{-6}$) и длительность существования в новых условиях ($p = 0.000003$). Эти виды уступают видам третьей группы и по способности к семенному размножению ($p < 10^{-6}$); у видов второй группы семенное размножение также ослаблено по сравнению с широко распространенными местными видами. По интенсивности естественного вегетативного размножения значимых различий между группами видов нет. Как отмечает Р.А. Карписонова (1985), способность к вегетативному размножению связана в первую очередь с особенностями жизненной формы растений.

Таблица 2

Уровни значимости влияния изученных факторов (особенностей распространения видов) на перспективность интродукции видов и составляющие ее показатели

Показатель	Наличие/отсутствие видов во флоре региона интродукции	Распространение		Температурный режим в естественных условиях обитания (по Н. Ellenberg)	Степень континентальности в естественных условиях обитания (по Н. Ellenberg)
		широтное	долготное		
Средний балл перспективности интродукции видов	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p = 0.000821$	$p = 0.0488$	$p = 0.988$
Семенное размножение	$p < 10^{-6}$	$p = 0.000548$	$p = 0.000926$	$p = 0.495$	$p = 0.693$
Вегетативное размножение	$p = 0.291$	$p = 0.0780$	$p = 0.191$	$p = 0.193$	$p = 0.0226$
Размеры растений	$p = 0.000311$	$p = 0.0868$	$p = 0.00388$	$p = 0.771$	$p = 0.00509$
Повреждаемость вредителями и болезнями	$p = 0.000479$	$p = 0.000739$	$p = 0.0509$	$p = 0.184$	$p = 0.643$
Зимостойкость	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p = 0.000362$	$p = 0.000977$	$p = 0.850$
Длительность существования вида в условиях интродукции	$p = 0.000003$	$p < 10^{-6}$	$p = 0.000608$	$p = 0.0676$	$p = 0.856$

Примечание. Жирным шрифтом выделены уровни значимости для тех факторов, влияние которых на перспективность интродукции видов (средний балл) и/или составляющий ее показатель оказались статистически достоверными ($p < 0.05$).

Необходимо отметить, что широко распространенные в регионе интродукции виды третьей группы достоверно сильнее поражаются болезнями и вредителями, чем виды первой группы ($p = 0.000479$). Возможно, это связано с отсутствием в регионе интродукции специфических вредителей и возбудителей болезней инорайонных видов.

Широтное (поясно-зональное) распространение видов

По особенностям широтного распространения все виды были разделены на девять групп (число групп ограничивалось количеством изучаемых видов): 1 – полизональные (14 видов); 2 – бореальные и бореально-неморальные (26 видов); 3 – бореально-неморально-степные (37 видов); 4 – неморальные (15 видов); 5 – неморально-степные и распространенные от неморальной зоны умеренного пояса до субтропического пояса (43 вида); 6 – степные и лесостепные (22 вида); 7 – распространенные от степной зоны умеренного пояса до субтропического (13 видов); 8 – субтропические и тропические (11 видов). Отдельную группу составили виды, распространенные только в горах – в горно-лесном, субальпийском и альпийском поясах (группа 9; 22 вида).

Перспективность интродукции субтропических и тропических видов (группа 8) оказалась достоверно ниже чем у всех остальных групп, кроме группы 7 (рис. 1); при этом все группы видов, кроме группы 8, не различались между собой. Это, в частности, подтверждает высказывание

А.К. Скворцова (1996) о том, что травянистые растения, в отличие от древесных, можно пробовать интродуцировать в открытый грунт почти отовсюду, кроме тропиков, и, таким образом, свидетельствует о повышенных интродукционных потенциалах травянистых растений по сравнению с древесными. Поиск подходящих регионов интродукции для травянистых растений может быть гораздо более свободным (Скворцов, 1996; Семенова, 2007; Булах, 2010). По данным Г.Н. Андреева (1975), степень успешности переселения многолетников в Субарктику более или менее закономерно падает по мере сдвигания северных границ их естественных ареалов к югу. Б.Н. Головкин (1973) отмечает снижение интродукционных возможностей у видов, “верных” одной зоне в ряду: таежная зона – широколиственная зона – степная зона – субтропическая зона. Похожую картину мы наблюдаем и для наших данных (см. рис. 1). Однако статистически значимыми оказываются только различия между субтропическими и тропическими видами, с одной стороны, и почти всеми остальными группами видов (кроме группы 7) – с другой.

Субтропическим и тропическим видам (группа 8) свойственны также наиболее низкая зимостойкость (повышенный выпад) и длительность существования в коллекции ($p < 10^{-6}$; табл. 2). По способности к семенному размножению виды этой группы достоверно уступали плюризональным видам (группа 1). Семенное размножение статистически достоверно снижено и у видов группы 9 (горно-лесные и субальпийские) по сравне-

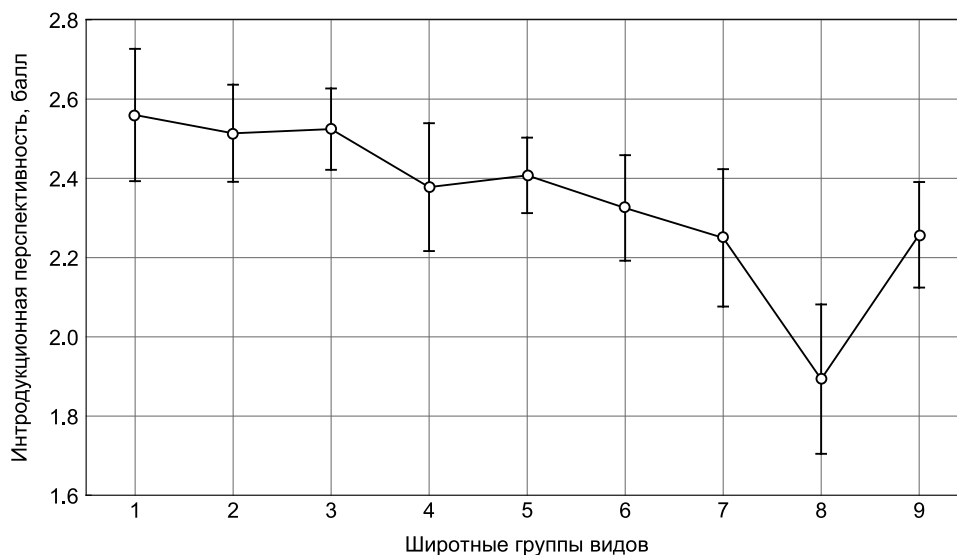


Рис. 1. Интродукционная перспективность видов различных широтных групп:

1 – полизональные; 2 – бореальные и бореально-неморальные; 3 – бореально-неморально-степные; 4 – неморальные; 5 – неморально-степные и распространенные от неморальной зоны умеренного пояса до субтропического пояса; 6 – степные и лесостепные; 7 – распространенные от степной зоны умеренного пояса до субтропического пояса; 8 – субтропические и тропические; 9 – горные (распространенные в горно-лесном, субальпийском и альпийском поясах). Здесь и далее приведены средние значения для групп видов с 95%-м доверительным интервалом.

нию с плюризональными видами. У видов этой же группы зимостойкость была ниже, чем у бореально-неморально-степных. Однако виды девятой группы, а также виды шестой (степные и лесостепные) достоверно меньше поражались вредителями и болезнями по сравнению с бореальными и бореально-неморальными видами (группа 2). Интенсивность вегетативного размножения и размеры растений не зависели от широтного распространения (см. табл. 2).

В целом более перспективны для интродукции в условия Среднего Урала виды 1, 2 и 3 групп (см. рис. 1), ареал которых охватывает зону, где расположен регион интродукции. Наименее успешными оказались виды группы 8 с ареалами, наиболее удаленными от региона интродукции. Аналогичную закономерность отмечает ряд исследователей (Аврорин, 1956, 1973; Коровин, Демидов, 1981; Карписонова, 1985; Головкин, 1988; Ordóñez, 2014; и др.).

По поводу влияния широты ареала вида на успешность его интродукции существуют разные точки зрения. Ряд исследователей (Баканова, 1984; Карписонова, 1985) считает, что наиболее велики интродукционные возможности у видов с широким географическим ареалом. К.А. Соболевская (1984) отмечает наличие взаимосвязи между ареалом вида, его размерами, экологией вида и успешностью его интродукции. Однако, по мнению Н.С. Даниловой (1996), П.Е. Булаха (2010), успешность интродукции вида необязательно связана с широтой его ареала; большое значение имеет широта амплитуды приспособления к различным эколого-фитоценотическим факторам. По нашим данным, для видов, произрастающих в таежной

зоне, где расположен регион интродукции, величина простираения ареала в широтном направлении не оказала большого влияния на степень перспективности их для интродукции. Среди наиболее перспективных оказались как виды с ареалами, охватывающими разнообразные зоны (группа 1 – плюризональные и группа 3 – бореально-неморально-степные), так и виды, распространенные в одной-двух зонах (группа 2 – бореальные и бореально-неморальные).

Долготное распространение видов

По особенностям долготного распространения виды распределены по десяти группам (число групп ограничивалось общим количеством изучаемых видов): 1 – голарктические (15 видов); 2 – евро-сибирские (13 видов); 3 – евразийские (21 вид); 4 – европейско-западноазиатские (42 вида); 5 – европейско-югозападно-азиатские и югозападно-азиатские (40 видов); 6 – европейские (32 вида); 7 – южно-сибирские (8 видов); 8 – восточно-сибирские и дальневосточные (7 видов); 9 – центрально-азиатские (8 видов); 10 – североамериканские и североамериканско-европейско-западно-азиатские (14 видов). Общее число видов составило 200, так как в анализ не включались один африканский вид (*Gomphocarpus fruticosus* (L.) R. Br.) и два эндемичных уральских вида (*Thymus talijevii* Klokov et Des.-Shost., *T. uralensis* Klokov).

Перспективность интродукции оказалась наиболее низкой у европейско-югозападно-азиатских видов (группа 5), которые достоверно отличались от голарктических, евразийских, европейско-западноазиатских видов (рис. 2; см. табл. 2). У видов группы 5 также достоверно снижены зи-

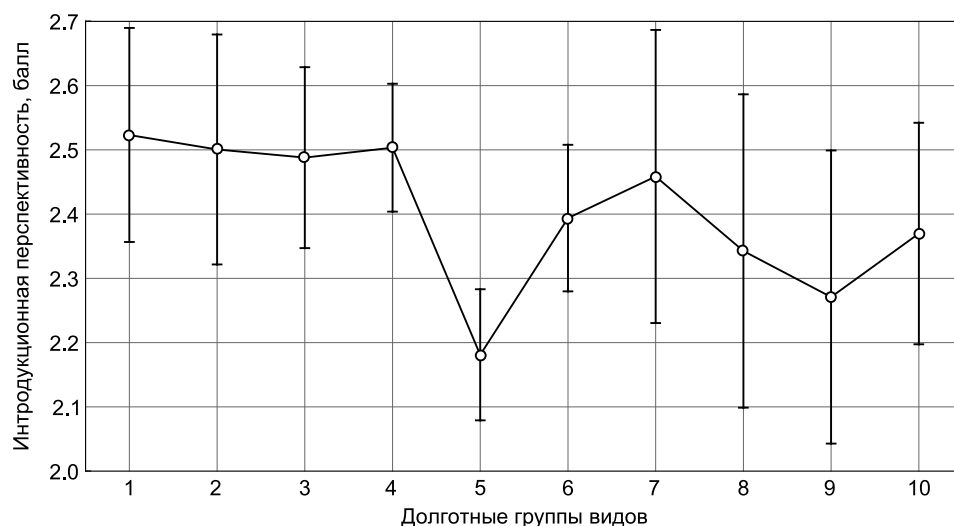


Рис. 2. Интродукционная перспективность видов различных долготных групп:

1 – голарктические; 2 – евро-сибирские; 3 – евразийские; 4 – европейско-западноазиатские; 5 – европейско-югозападно-азиатские и югозападно-азиатские; 6 – европейские; 7 – южно-сибирские; 8 – восточно-сибирские и дальневосточные; 9 – центрально-азиатские; 10 – североамериканские и североамериканско-европейско-западноазиатские.

мостойкость (повышен выпад) по сравнению с видами 1, 2, 3 и 4 групп и длительность существования в условиях интродукции по сравнению с видами 2, 3, 4 групп. Заметно слабее различия в интенсивности семенного размножения: виды группы 5 достоверно уступают по этому показателю только евразийским видам (группа 3). В целом наиболее перспективными среди долготных групп видов, так же как и среди широтных групп, оказались группы видов с ареалами, охватывающими регион интродукции: голарктические, евро-сибирские, евразийские, европейско-западноазиатские (см. рис. 2). Аналогичные данные приводит Г.П. Семенова (2001): в условиях Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск) наиболее успешно протекала интродукция евразийских, евро-сибирских, южно-сибирских, восточно-азиатских видов, т. е. видов с ареалами, включающими соответствующий пункт интродукции.

Влияние температурного фактора и режима увлажнения на интродукционную перспективность видов

Как отмечают А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников (1989), одна из важнейших географических закономерностей – широтная зональность, обусловленная распределением солнечного тепла по поверхности Земли. Другая универсальная закономерность обусловлена взаимодействием океанов и материков, от которого зависят степень континентальности климата, количество осадков. Каждый вид растений может успешно существовать в определенном диапазоне температуры и влажности. Для многих видов такие диапазоны установлены и

отражены в различных экологических шкалах. Мы использовали шкалу Н. Ellenberg (Ellenberg, 1974, 1996, цит. по: Ценофонд лесов Европейской России, 2012) только для видов, распространенных на территории Европы.

Для изучения влияния температурного фактора виды разделили на три группы: 1 – распространенные в областях с климатом от прохладного до умеренного (градации 4 и 5 шкалы Н. Ellenberg; 21 вид); 2 – из областей с климатом от умеренно теплого до теплого (градация 6, 54 вида); 3 – из областей с климатом от теплого до субсредиземноморского (градации 7 и 8, 13 видов). У наиболее теплолюбивых видов (группа 3) в условиях южной тайги достоверно снижена зимостойкость (повышен выпад) (см. табл. 2). Это, в частности, соответствует данным, полученным при анализе широтного (поясно-зонального) распространения видов.

Для изучения влияния степени континентальности климата в регионах естественного произрастания видов на перспективность их интродукции виды разделили на следующие группы: 1 – из областей с климатом от океанического до субокеанического (градации 2 и 3 шкалы Н. Ellenberg, 20 видов); 2 – распространенные в субокеаническом климате (градация 4, 12 видов); 3 – из областей с климатом от слабосубокеанического до слабосубконтинентального (градация 5, 27 видов); 4 – распространенные в субконтинентальном и континентальном климате (градации 6 и 7, 15 видов). Степень континентальности климата на родине переселяемых видов оказала статистически достоверное влияние на интенсивность естественного вегетативного размножения в новых услови-

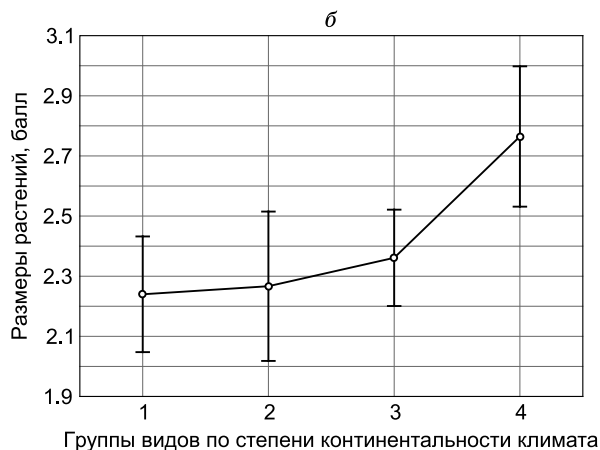
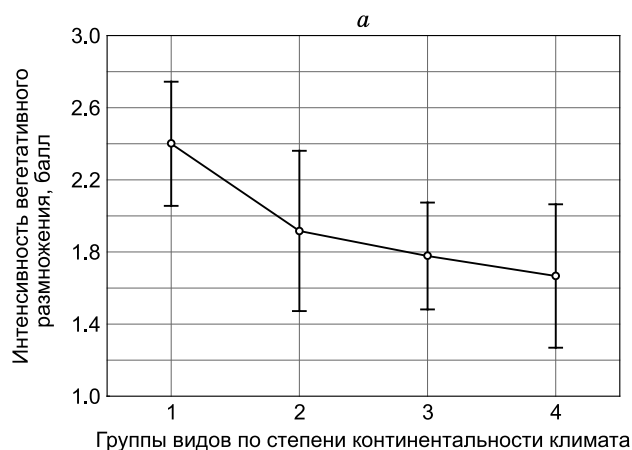


Рис. 3. Результаты интродукции групп видов, различающихся по степени континентальности климата в естественных условиях обитания (в соответствии со шкалой Н. Ellenberg):

а – интенсивность вегетативного размножения в условиях интродукции, балл; б – размеры растений в условиях интродукции, балл.

1–4 виды: 1 – распространенные в областях с климатом от океанического до субокеанического (градации 2 и 3 шкалы Н. Ellenberg); 2 – распространенные в субокеаническом климате (градация 4); 3 – распространенные в областях с климатом от слабосубокеанического до слабосубконтинентального (градация 5); 4 – распространенные в субконтинентальном и континентальном климате (градации 6 и 7).

ях (см. табл. 2): у видов группы 1 она была достоверно выше, чем у видов групп 3 и 4, растущих в природе в условиях более высокой континентальности климата (рис. 3, а). В то же время увеличе-

ние степени континентальности климата в естественных условиях способствовало достоверному повышению размеров растений при интродукции (см. табл. 2; рис. 3, б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что интродукция видов, представленных в местной флоре региона интродукции, протекает значительно успешнее, чем видов из других районов. При этом почти нет значимых различий между широко распространенными в регионе интродукции видами и видами, спорадически встречающимися в данном регионе. Однако повреждаемость болезнями и вредителями оказалась достоверно выше у видов, распространенных в регионе интродукции, по сравнению с инорайонными видами. Это может быть связано с отсутствием в пункте интродукции специфических вредителей и возбудителей болезней инорайонных видов.

Наименее успешно протекает интродукция видов с ареалами, максимально удаленными от пункта интродукции (субтропических и тропических). При этом отсутствуют достоверные различия между всеми остальными группами видов, что подтверждает мнение ряда исследователей о повышенных интродукционных потенциалах травянистых растений по сравнению с древесными. Величина простираения ареала как в широтном, так и в долготном направлении, по-видимому, не имеет большого значения в тех случаях, когда ареал вида включает природную зону, в которой расположен

регион интродукции. Специфика широтного распространения изученных видов оказывает достоверное влияние на большинство показателей интродукционного процесса: семенное воспроизводство, зимостойкость, длительность существования в условиях интродукции, повреждаемость болезнями и вредителями. Долготное распространение видов достоверно влияет на те же показатели, кроме повреждаемости болезнями и вредителями.

Для видов, распространенных на территории Европы, температурный режим в местах естественного произрастания, оцениваемый по шкале Н. Ellenberg, оказал достоверное влияние на их зимостойкость при интродукции в условия южной тайги. Кроме того, усиление степени континентальности климата на родине изученных видов приводило к достоверному снижению интенсивности их вегетативного размножения в новых условиях среды и повышению размеров растений.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН по теме “Теоретические и методологические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры”, номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810010-4.

ЛИТЕРАТУРА

- Аврорин Н.А.** Переселение растений на Полярный Север: Эколого-географический анализ / Н.А. Аврорин. М.; Л., 1956. 286 с.
- Аврорин Н.А.** Эколого-статистические методы в интродукции // Успехи интродукции растений. М., 1973. С. 102–113.
- Андреев Г.Н.** Интродукция травянистых растений в Субарктику / Г.Н. Андреев. Л., 1975. 167 с.
- Атлас** ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1980. 340 с.
- Атлас** лекарственных растений России. М., 2006. 352 с.
- Баканова В.В.** Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / В.В. Баканова. Киев, 1984. 156 с.
- Булах П.Е.** Теория и методы прогнозирования в интродукции растений / П.Е. Булах. Киев, 2010. 110 с.
- Васфилова Е.С.** Лекарственные и пряно-ароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале / Е.С. Васфилова, Т.А. Воробьева. Екатеринбург, 2011. 246 с.
- Головкин Б.Н.** Переселение травянистых многолетников на Полярный Север / Б.Н. Головкин. Л., 1973. 268 с.
- Головкин Б.Н.** Культурный ареал растений / Б.Н. Головкин. М., 1988. 182 с.
- Данилова Н.С.** Биологическое разнообразие флоры Якутии – источник интродукции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н.С. Данилова. М., 1996. 35 с.
- Зайцев Г.Н.** Оптимум и норма в интродукции растений / Г.Н. Зайцев. М., 1983. 270 с.
- Исаченко А.Г.** Природа мира: Ландшафты / А.Г. Исаченко, А.А. Шляпников. М., 1989. 504 с.
- Карписонова Р.А.** Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика / Р.А. Карписонова. М., 1985. 206 с.
- Карпун Ю.Н.** Основы интродукции растений // *Notus botanicus*. 2004. № 2. С. 17–32.
- Конспект** флоры Восточной Европы / Гл. ред. Н.Н. Цвелев; ред. Д.В. Гельтман. СПб.; М., 2012. Т. 1. 629 с.

- Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения /** сост. Л.И. Малышев, Г.А. Пешкова, К.С. Байков [и др.]. Новосибирск, 2005. 362 с.
- Кормилицын А.М.** Генетическое родство флор как основа подбора древесных растений для их интродукции и селекции // Тр. Гос. Никитского ботан. сада. 1969. Т. XL. С. 145–164.
- Коровин С.Е., Демидов А.С.** Интродукционный прогноз и его методические аспекты // Журн. общ. биологии. 1981. Т. XLII, № 5. С. 673–679.
- Кульгиасов М.В.** Экологические основы интродукции растений природной флоры // Тр. Главн. ботан. сада. 1963. Т. 9. С. 3–37.
- Семенова Г.П.** Интродукция редких и исчезающих растений Сибири / Г.П. Семенова. Новосибирск, 2001. 142 с.
- Семенова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана / Г.П. Семенова. Новосибирск, 2007. 408 с.
- Сидорович Е.А.** Интродукция травянистых многолетников в Беларуси / Е.А. Сидорович, Н.М. Лунина. Минск, 1992. 136 с.
- Скворцов А.К.** Интродукция растений и ботанические сады: размышления о прошлом, настоящем и будущем // Бюл. Главн. ботан. сада. 1996. Вып. 173. С. 4–16.
- Соболевская К.А.** Исчезающие растения Сибири в интродукции / К.А. Соболевская. Новосибирск, 1984. 222 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока /** под ред. С.С. Харкевича. Л., 1987–1989. Т. 2–4; СПб., 1991–1996. Т. 5–8.
- Флора Восточной Европы /** под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 1996. Т. 9. 456 с.; СПб., 2001. Т. 10. 670 с.
- Флора Восточной Европы /** под ред. Н.Н. Цвелева. М.; СПб., 2004. Т. 11. 536 с.
- Флора европейской части СССР /** под ред. Ан.А. Федорова. Л., 1978–1987. Т. 3–6.
- Флора европейской части СССР /** под ред. Н.Н. Цвелева. Л., 1989. Т. 8. 412 с.
- Флора европейской части СССР /** под ред. Н.Н. Цвелева. СПб., 1994. Т. 7. 317 с.
- Флора Сибири /** под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой, А.В. Положий. Новосибирск, 1988–1997. Т. 5–13.
- Флора СССР /** под ред. В.Л. Комарова (Т. 4–13), Б.К. Шишкина. М.; Л., 1935–1964. Т. 14–30.
- Ценофонд лесов Европейской России.** 2012 [Электронный ресурс]. URL: <http://cepl.rssi.ru/bio/flora/ecoscale.htm> (дата обращения: 10.12.2017).
- Энциклопедия растений Сибири.** 2007–2016 [Электронный ресурс]. URL: <http://skazka.nsk.ru/atlas/> (дата обращения: 10.12.2017).
- eFloras.org.** 2016 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.efloras.org/index.aspx> (дата обращения: 10.12.2017).
- Flora Europaea /** T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb (Eds.). Diapensiaceae to Myoporaceae. Cambridge; London; New York: Cambridge University Press, 1972. V. 3. 399 p.
- Ordóñez A.** Global meta-analysis of trait consistency of non-native plants between their native and introduced areas // Global Ecol. Biogeogr. 2014. No. 23. P. 264–273.
- Plants Database.** United States Department of Agriculture. National Resources Conservation Service. 2016 [Электронный ресурс]. URL: <http://plants.usda.gov/java/index.jsp> (дата обращения: 10.12.2017).
- The Euro+Med PlantBase.** 2011 [Электронный ресурс]. URL: <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/query.asp> (дата обращения: 10.12.2017).
- The Plant List.** 2013. Version 1.1 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 10.12.2017).
- Tropicos.org.** Missouri Botanical Garden. 2016 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.tropicos.org> (дата обращения: 10.12.2017).

*Поступила в редакцию 18.06.2018 г.,
после доработки – 17.08.2018 г.,
принята к публикации 05.02.2019 г.*