

ISSN 2500-2961
УДК 55:57:58:59:61:91

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ТЕХНОЛОГИИ

2024. Т. 14. № 1

**Природа и человек:
экологические исследования**

**Учредитель
и издатель:**

Московский
педагогический
государственный
университет

Свидетельство
о регистрации СМИ:
ПИ № ФС 77–67765
от 17.11.2016 г.

Адрес редакции:

109240, Москва,
ул. В. Радищевская,
д. 16–18, каб. 223

Сайт: soc-ecol.ru

E-mail:

izdat_mgou@mail.ru

Издается с 2011 г.

Выходит 4 раза в год

Журнал входит в Перечень ведущих
рецензируемых научных журналов
и изданий ВАК РФ:

Биологические науки

- 1.5.9. Ботаника
- 1.5.7. Генетика
- 1.5.15. Экология
- 1.5.19. Почвоведение
- 1.5.20. Биологические ресурсы
- 1.5.5. Физиология человека и животных
- 1.5.24. Нейробиология

Географические науки

- 1.6.12. Физическая география
и биогеография, география почв
и геохимия ландшафтов
- 1.6.21. Геоэкология

Подписной индекс журнала по Объединенному каталогу
«Пресса России» – **85004**

ISSN 2500-2961

ENVIRONMENT AND HUMAN: ECOLOGICAL STUDIES

2024. Vol. 14. No. 1

Socialno-ecologicheskie Technologii

**The Founder
and Publisher:**

Moscow Pedagogical
State University

Mass media
registration
certificate

ПИ № ФС 77–67765
as of 17.11.2016

Editorial office:

Moscow, Russia, Verh-
nyaya
Radishchevskaya str.,
16–18, room 223,
109240

The journal is included in the list of the leading peer-reviewed scholarly journals the Higher Attestation Commission of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation recommended to PhD candidates and those working for their habilitation who wish to publish the results of their research

The journal has been published since 2011

The journal is published 4 times a year

E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Information on journal can be accessed via: soc-ecol.ru

Редакционная коллегия

Главный редактор

Марина Викторовна Костина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Заместитель главного редактора

Зинаида Ивановна Гордеева – кандидат географических наук, профессор; профессор кафедры экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Ответственный секретарь

Екатерина Олеговна Королькова – кандидат биологических наук, доцент; доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; доцент кафедры клеточной биологии факультета биологии и биотехнологии, Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва

Павел Алексеевич Агапов – кандидат биологических наук; доцент кафедры анатомии и физиологии человека и животных Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет; научный сотрудник лаборатории анатомии и архитектоники мозга Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Ирина Олеговна Алябина – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ирина Вениаминовна Беляева-Чемберлен – доктор биологических наук; редактор содержания (номенклатура и таксономия) баз данных растений и грибов отдела «Биоразнообразие, биоинформатика и анализ распространения растений», Королевские ботанические сады, Кью, Великобритания

Владимир Владимирович Бобров – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории сохранения биоразнообразия и использования биоресурсов, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Алексей Владимирович Богданов – доктор биологических наук; главный научный сотрудник лаборатории прикладной физиологии высшей нервной деятельности человека, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Василий Николаевич Бурдь – доктор химических наук (ВАК Республики Беларусь); профессор кафедры химии и химической технологии факультета биологии и экологии, Гродненский государственный университет им. Я. Купалы, Республика Беларусь

Владимир Павлович Викторov – доктор биологических наук, доцент; заведующий кафедрой ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Юлия Константиновна Виноградова – доктор биологических наук; главный научный сотрудник отдела флоры, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва

Юрий Никифорович Водяницкий – доктор сельскохозяйственных наук, доцент; профессор кафедры общего почвоведения факультета почвоведения, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ольга Владимировна Галанина – кандидат биологических наук; доцент кафедры биогеографии и охраны природы Института наук о Земле, Санкт-Петербургский государственный университет

Владимир Борисович Дорохов – доктор биологических наук; заведующий лабораторией нейробиологии сна и бодрствования, Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, г. Москва

Александр Сергеевич Зернов – доктор биологических наук; профессор кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Василий Иванович Ерошенко – кандидат педагогических наук, доцент; заведующий кафедрой экологии и природопользования географического факультета, Московский педагогический государственный университет

Сергей Вячеславович Левыкин – доктор географических наук, профессор; заведующий отделом степеведения и природопользования, Институт степи Уральского отделения РАН, г. Оренбург

Дмитрий Леонидович Лопатников – доктор географических наук, доцент; старший научный сотрудник лаборатории географии мирового развития, Институт географии РАН, г. Одинцово Московской обл.

Татьяна Михайловна Лысенко – доктор биологических наук, доцент; ведущий научный сотрудник лаборатории проблем фиторазнообразия, Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти Самарской области; ведущий научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Ирина Владимировна Лягузова – доктор биологических наук, старший научный сотрудник; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии растительных сообществ, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

Наталья Олеговна Минькова – кандидат биологических наук, доцент; заместитель проректора по учебной работе, Севастопольский государственный университет

Сергей Владимирович Наугольных – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

Наталья Борисовна Панкова – доктор биологических наук, доцент; главный научный сотрудник лаборатории физико-химической и экологической патофизиологии, Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии, г. Москва

Светлана Камильевна Пятунина – кандидат биологических наук, доцент; директор Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Владимир Николаевич Сальков – доктор медицинских наук; старший научный сотрудник лаборатории функциональной морфохимии Отдела исследований мозга, Научный центр неврологии, г. Москва

Олег Викторович Созинов – доктор биологических наук, доцент (ВАК Республики Беларусь); заведующий кафедрой ботаники, Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Республика Беларусь

Владимир Семёнович Фридман – кандидат биологических наук; старший научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Алексей Владимирович Чернов – доктор географических наук, доцент; ведущий научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева географического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Андрей Викторович Щербаков – доктор биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории экологии, биологических инвазий и охраны природы кафедры высших растений биологического факультета, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Михаил Сергеевич Яблоков – кандидат биологических наук; представитель от России, Международный союз охраны природы и природных ресурсов, г. Глен, Швейцария; координатор, Ассоциация заповедников и национальных парков Северо-запада России, пос. Пржевальское, Смоленская обл.; главный специалист, Информационно-аналитический центр поддержки заповедного дела, г. Москва

Editorial Board

Editor-in-Chief

Marina V. Kostina – professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Deputy Chief Editor

Zinaida I. Gordeeva – professor at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Executive secretary

Ekaterina O. Korolkova – associate professor at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; Associate Professor at the Department of Cell Biology of the Faculty of Biology and Biotechnologies, National Research University Higher School of Economics, Moscow, Russia

Pavel A. Agapov – associate professor at the Department of Anatomy and Physiology at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University; researcher at the Anatomy and Architectonics Laboratory at the Brain Research Department, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Irina O. Alyabina – professor at the Soil Geography Department at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Irina V. Belyaeva-Chamberlain – content editor – Plant & Fungal Names, Biodiversity Informatics & Spatial Analysis, Royal Botanic Gardens, Kew, United Kingdom

Vladimir V. Bobrov – senior researcher at the Laboratory of Biodiversity Conservation and Use of Biological Resources, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Aleksej V. Bogdanov – head at the Laboratory of General Physiology of Temporary Connections, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii N. Burd – professor at the Department of Chemistry and Chemical Technology at the Faculty of Biology and Ecology, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Aleksei V. Chernov – leading researcher at the N.I. Makkaveev Research Laboratory of Soil Erosion and Channel Processes at the Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Russia

Vladimir B. Dorohov – head at the Laboratory of Neurobiology of Sleep and Wakefulness, Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vasilii I. Eroshenko – head at the Department of Ecology and Environmental Sciences at the Faculty of Geography, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir S. Friedman – senior researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Conservation at the Department of Higher Plants of Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Olga V. Galanina – associate professor at the Department of Biogeography and Environmental Protection at the Institute of Earth Sciences, St. Petersburg State University, Russia

Sergey V. Levykin – Head at the Department of Steppe Studies and Nature Management, Institute of Steppe, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

Dmitry L. Lopatnikov – senior researcher at the World Development Geography Laboratory, Institute of Geography RAS, Odintsovo, Moscow region, Russia

Irina V. Lyanguzova – leading researcher at the Laboratory of Ecology of Plant Communities, Komarov Institute of Botany, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Tatyana M. Lysenko – senior researcher at the Laboratory of Phytodiversity Problems, Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Science, Togliatti, Samara region, Russia

Natalia O. Minkova – deputy vice-rector for Academic Affairs, Sevastopol State University, Russia

Serge V. Naugolnykh – chief scientific officer at the Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Natalia B. Pankova – chief scientific officer at the Laboratory of Physical-Chemical and Environmental Pathophysiology, Institute of General Pathology and Pathophysiology, Moscow, Russia

Svetlana K. Piatunina – director at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Vladimir N. Salkov – senior researcher at the Laboratory of Functional Morphochemistry, Research Center of Neurology, Moscow, Russia

Andrei V. Scherbakov – leading researcher at the Laboratory of Ecology, Biological Invasions and Nature Protection of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Oleg V. Sozinov – head at the Department of Botany, Yanka Kupala State University of Grodno, Republic of Belarus

Yulia K. Vinogradova – chief researcher at the Flora Department, N.V. Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Vladimir P. Viktorov – head at the Department of Botany at the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Russia

Yury N. Vodyanitsky – professor at the Department of General Soil Science at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Russia

Mikhail S. Yablokov – International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland; coordinator, Association of Nature Reserves and National Parks of North-West Russia, Przhevalskoye, Smolensk region; Chief Specialist, Information and Analytical Center for Support of Conservation Affairs, Moscow

Aleksandr S. Zernov – professor at the Department of Higher Plants at the Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russia

Содержание

ИЗУЧЕНИЕ И СОХРАНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

*Ю.А. Насимович, М.В. Костина,
Е.В. Борхерт, Е.Н. Пушкова,
Р.А. Муратаев, А.А. Дмитриев,
Н.В. Мельникова*

Черные и бальзамические тополя России,
их природные и культурные гибриды:
молекулярно-генетические данные,
родственные связи, статус 9

Д.А. Филиппов, Ю.А. Бобров

Drosera anglica Huds. в Вологодской области:
морфология, экология, распространение
и вопросы охраны 70

ИССЛЕДОВАНИЕ АНТРОПОГЕННО-ИЗМЕНЕННЫХ ЭКОСИСТЕМ И УРБЭКОЛОГИЯ

*М.Б. Рюмин, Ю.В. Артеменко,
О.Г. Лопатовская*

Влияние нефтепродуктов
на почвенное дыхание серой лесной почвы 108

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ТЕРРИТОРИЙ

Т.Г. Борзенкова, Д.Ю. Цыренова

Чужеродные древесные растения
в озеленении города Хабаровска 121

*Ю.А. Лебедь, Е.А. Шишконокова,
Н.А. Аветов*

Распространение ореха маньчжурского
(*Juglans mandshurica* Maxim.)
на территории ландшафтного парка Крылатские холмы
(г. Москва) 138

Contents

STUDY AND CONSERVATION OF BIOLOGICAL DIVERSITY

*Yu.A. Nasimovich, M.V. Kostina, E.V. Borkhert,
E.N. Pushkova, R.A. Murataev, A.A. Dmitriev,
N.V. Melnikova*

Black and balsam poplars of Russia,
their natural and cultural hybrids:
Molecular data, relationships, and status 9

D.A. Philippov, Yu.A. Bobroff

Drosera anglica Huds. in Vologda region:
Morphology, ecology, distribution
and protection issues 70

ANTHROPOGENICALLY MODIFIED ECOSYSTEMS AND URBAN ECOLOGY

*M.B. Ryumin, Yu.V. Artemenko,
O.G. Lopatovskaya*

The effect impact of petroleum products
on the soil respiration of gray forest soil 108

EXPERIENCE ENVIRONMENTAL STUDY AREAS

T.G. Borzenkova, D.Yu. Tsyrenova

Alien woody plants in the landscaping
of the city of Khabarovsk 121

*Yu.A. Lebed, E.A. Shishkonakova,
N.A. Avetov*

Spread of the Manchurian walnut
(*Juglans mandshurica* Maxim.)
in the territory of Krylatsky Hills landscape park
(Moscow) 138

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

УДК 575.1/86:582.623.2

**Ю.А. Насимович¹, М.В. Костина², Е.В. Борхерт³,
Е.Н. Пушкова³, Р.А. Муратаев^{3, 4}, А.А. Дмитриев³,
Н.В. Мельникова³**

¹ Государственный природоохранный центр,
119019 г. Москва, Российская Федерация

² Московский педагогический государственный университет,
119435 г. Москва, Российская Федерация

³ Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта
Российской академии наук,
119991 г. Москва, Российская Федерация

⁴ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

Черные и бальзамические тополя России, их природные и культурные гибриды: молекулярно-генетические данные, родственные связи, статус

Молекулярно-генетическими методами изучены все дико произрастающие в России и сопредельных странах виды тополей (*Populus* L., Salicaceae), которые относятся к подроду *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, т.е. представители секции *Aigeiros* Duby (черные тополя, 26 образцов) и секции *Tacamahaca* Spach (бальзамические тополя, 100 образцов), а также их природные и культурные гибриды (196 образцов), в том числе межсекционные

© Насимович Ю.А., Костина М.В., Борхерт Е.В., Пушкова Е.Н.,
Муратаев Р.А., Дмитриев А.А., Мельникова Н.В., 2024

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



(185 образцов); рассмотрены и культивируемые в России гибриды с участием американского тополя *Populus deltoides* s.l. В 7 случаях приведены два возможных определения. Еще 57 образцов не были определены до вида, но учтена их половая принадлежность. Всего изученная коллекция представлена 379 образцами. Проведено таргетное глубокое секвенирование последовательностей NTS 5S рДНК, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*, а также участков полового локуса (впервые!) и гена *ARR17* для всех образцов (частичные повторы этого гена находятся в половом локусе). Участки полового локуса и гена *ARR17* совместно с традиционно используемыми многокопийными и однокопийными последовательностями ядерной и хлоропластной ДНК позволили получить кластеризацию, наиболее согласующуюся с систематикой тополей по морфологическим данным, а также проверить ряд спорных гипотез о происхождении исследованных таксонов. Результаты свидетельствуют о генетической близости или даже идентичности *P. suaveolens* и описанных позднее *P. maximowiczii* и *P. koreana*. Очень близки также *P. nigra* и его гибрид с *P. pyramidalis* (северный вариант раины). Бальзамический тополь *P. laurifolia* оказывается ближе к черному тополю *P. nigra*, чем к бальзамическому тополю *P. suaveolens*, т.к. ареал *P. laurifolia* расположен внутри ареала *P. nigra* и меньше соприкасается с ареалом *P. suaveolens*. Близки в генетическом отношении оказались также *P. talassica* и *P. afghanica*, хотя принадлежат к разным секциям, в то же время они значительно удалены в генетическом отношении от более северных *P. nigra* и *P. laurifolia*. Совместный анализ данных секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома позволил определить происхождение *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* (женское дерево) × *P. × canadensis* (мужское дерево), а также *P. × rasumovskoe* – *P. nigra* (женское дерево) × *P. suaveolens* (мужское дерево). *P. × rasumovskoe* (культурар) представлен одним мужским клоном; *P. × petrovskoe* (тоже культурар) – несколькими мужскими и двумя женскими клонами, но все они очень близки друг к другу. В формировании *P. × sibirica* приняли участие *P. nigra* (особенно большое участие), *P. laurifolia* и, возможно, еще какой-то вид бальзамического тополя, но однозначно утверждать, что это *P. suaveolens*, на основании наших молекулярно-генетических данных пока нельзя. *P. × sibirica* представлен преимущественно женскими клонами, но имеются и мужские клоны, причем молекулярно-генетические расстояния между ними больше, чем у *P. × petrovskoe*, а сам *P. × sibirica* по своему статусу промежуточен между гибридным культураром и гибридогенным видом. Кроме того, подтверждены концептуальные положения, высказанные ранее [Насимович, Васильева, 2019; Насимович и др., 2019]:

1) все бальзамические и черные тополя Евразии связаны мощными потоками генов, имеют общий генофонд и представляют собой единую надвидовую систему (сингамеон); 2) противоположными «полюсами» данной системы являются *Populus suaveolens* (самый горный и самый восточный тополь в самом суровом климате) и *P. nigra* (самый равнинный и самый западный тополь в умеренном климате); остальные евразийские виды занимают то или иное промежуточное положение; 3) секции в подроде *Tacamahaca* являются экологическими (горные и равнинные тополя); принадлежность вида (расы) к бальзамическим (горным) или черным (равнинным) тополям никак не связана с происхождением и родственными связями этого вида; 4) относительное генетическое сходство между видами (расами) определяется межвидовыми потоками генов, и оно тем больше, чем географически ближе находятся ареалы этих видов; 5) виды в сингамеоне можно рассматривать как динамические состояния, существующие в условиях равновесия между естественным отбором, приспособляющим к местным условиям, и потоками генов, выравнивающими генный состав в пределах всего сингамеона; 6) новые динамические состояния продолжают формироваться в настоящее время; пример – *P. longifolia* (новое динамическое состояние тополя в северной половине Русской равнины, сформировано в последние два-три века выходцем с гор сурового климата); 7) в формировании новых динамических состояний могут участвовать тополя городского озеленения. Подтверждено также положение китайских авторов [Wang et al., 2019], что образцы распределяются по кластерам высшего порядка не только в зависимости от видовой принадлежности, но также по аллелям из-за генетической близости всех видов и высокого полиморфизма каждого из них. В нашем случае распределение происходило с учетом полового диморфизма и других форм полиморфизма: в элементарных кластерах оказались образцы того же вида или близкие виды, но образцы одного и того же вида образовали такие элементарные кластеры сразу в нескольких кластерах высокого ранга, т. е. многие виды представлены несколькими компактными группами образцов в разных частях дендрограмм. При анализе одновременной всей совокупности исследованных локусов эта тенденция ослабевает, т.е. распределение осуществляется в первом приближении по видам.

Ключевые слова: *Populus*, *Aigeiros*, *Tacamahaca*, *Populus suaveolens*, *Populus taximowiczii*, *Populus koreana*, *Populus laurifolia*, *Populus longifolia*, *Populus nigra*, *Populus × petrovskoe*, *Populus × rasumovskoe*, *Populus × sibirica*, межсекционные гибриды, таргетное глубокое секвенирование, половой локус, сингамеон

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Черные и бальзамические тополя России, их природные и культурные гибриды: молекулярно-генетические данные, родственные связи, статус / Насимович Ю.А., Костина М.В., Борхерт Е.В. и др. // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 9–69. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

**Yu.A. Nasimovich¹, M.V. Kostina², E.V. Borkhert³,
E.N. Pushkova³, R.A. Murataev^{3,4}, A.A. Dmitriev³,
N.V. Melnikova³**

¹ State Nature Conservation Centre,
Moscow, 119019, Russian Federation

² Moscow Pedagogical State University,
Moscow, 119435, Russian Federation

³ Engelhardt Institute of Molecular Biology,
Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119991, Russian Federation

⁴ Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

Black and balsam poplars of Russia, their natural and cultural hybrids: Molecular data, relationships, and status

Molecular genetic methods were used to study all wild poplar species (*Populus* L., Salicaceae), which belong to the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky, i.e. representatives of section *Aigeiros* Duby (black poplars, 29 specimens) and section *Tacamahaca* Spach (balsamic poplars, 100 specimens), as well as their natural and cultivated hybrids (186 specimens), including intersectional hybrids (180 specimens); hybrids involving American poplar *Populus deltoides* s.l. cultivated in Russia were also considered. In 7 cases, 2 possible definitions are given. Another 57 specimens were not identified

to species, but their gender was taken into account. In total, the studied collection is represented by 379 specimens. Targeted deep sequencing of sequences of NTS 5S rDNA, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*, as well as sites of the gender locus (for the first time!) and *ARR17* gene for all specimens (partial repeats of this gene are located in the gender locus) was performed. The sites of the gender locus and *ARR17* gene together with the traditionally used multicopy and single-copy nuclear and chloroplast DNA sequences allowed us to obtain the clustering most consistent with the systematics of poplars based on morphological data, as well as to test a number of controversial hypotheses about the origin of the studied taxa. The results indicate genetic closeness or even identity of *Populus suaveolens* and later described *P. maximowiczii* and *P. koreana*. *P. nigra* and its hybrid with *P. pyramidalis* (northern variant of *rainia*) are also very close. The balsam poplar *P. laurifolia* is closer to the black poplar *P. nigra* than to the balsam poplar *P. suaveolens*, because the range of *P. laurifolia* is located within the range of *P. nigra* and is less in contact with the range of *P. suaveolens*. *P. talassica* and *P. afghanica* are also genetically close, although they belong to different sections; at the same time, they are significantly distant genetically from the more northern *P. nigra* and *P. laurifolia*. The combined analysis of sequencing data of the sex locus and chloroplast genome sequences made it possible to determine the origin of *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* (female tree) × *P. × canadensis* (male tree), and *P. × rasumovskoe* – *P. nigra* (female tree) × *P. suaveolens* (male tree). *P. × rasumovskoe* (cultivar) is represented by one male clone; *P. × petrovskoe* (also cultivar) by several male and two female clones, but all are very close to each other. *P. nigra* (especially large participation), *P. laurifolia*, and possibly some other species of balsam poplar took part in the formation of *P. × sibirica*, but it is not yet possible to state unequivocally that it is *P. suaveolens* on the basis of our molecular genetic data. *P. × sibirica* is represented predominantly by female clones, but there are also male clones, and the molecular-genetic distances between them are greater than in *P. × petrovskoe*, and *P. × sibirica* itself is intermediate in its status between a hybrid cultivar and a hybridogenic species. In addition, the conceptual statements made earlier by the authors [Nasimovich and Vasilieva, 2019; Nasimovich et al., 2019] were confirmed: 1) all balsam and black poplars of Eurasia are connected by powerful gene flows, have a common gene pool and represent a single superspecific system (syngameon); 2) the opposite “poles” of this system are *P. suaveolens* (the most mountainous and easternmost poplar in the harshest climate) and *P. nigra* (the most plain and the most western poplar in temperate climate); the other

Eurasian species occupy one or another intermediate position; 3) sections in the subgenus *Tacamahaca* are ecological (mountain and plain poplars); belonging of a species (race) to balsam (mountain) or black (plain) poplars is in no way related to the origin and kinship of this species; 4) relative genetic similarity between species (races) is determined by interspecific gene flows, and it is the greater the geographically closer the ranges of these species are; 5) species in the syngameon can be viewed as dynamic states existing in equilibrium between natural selection adapting to local conditions and gene flows equalizing gene composition within the entire syngameon; 6) new dynamic states continue to be formed at present; example – *Populus longifolia* (new dynamic state of poplar in the northern half of the Russian Plain, formed in the last two-three centuries by a native of the harsh climate mountains); 7) poplars of urban landscaping can participate in the formation of new dynamic states. The position of Chinese authors [Wang et al., 2019] that samples are distributed into higher-order clusters not only according to species affiliation, but also by alleles due to the genetic proximity of all species and high polymorphism of each of them was also confirmed. In our case, the distribution took into account gender dimorphism and other forms of polymorphism: samples of the same species or close species appeared in elementary clusters, but samples of the same species formed such elementary clusters in several high-order clusters at once, i.e. many species are represented by several compact groups of samples in different parts of dendrograms. When analyzing the simultaneous whole population of the studied loci, this tendency is weakened, that is, the distribution is carried out in the first approximation by species.

Key words: *Populus*, *Aigeiros*, *Tacamahaca*, *Populus suaveolens*, *Populus maximowiczii*, *Populus koreana*, *Populus laurifolia*, *Populus longifolia*, *Populus nigra*, *Populus* × *petrovskoe*, *Populus* × *rasumovskoe*, *Populus* × *sibirica*, intersectional hybrids, targeted deep sequencing, gender locus, syngameon

CITATION: Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Borkhert E.V. et al. Black and balsam poplars of Russia, their natural and cultural hybrids: Molecular data, relationships, and status. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 9–69. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-9-69

В октябре 2023 г. в журнале *Frontiers in Plant Science* мы опубликовали статью “Sex-determining region complements traditionally used in phylogenetic studies nuclear and chloroplast sequences in investigation of *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach poplars (genus *Populus* L.,

Salicaceae)» («Половой локус дополняет традиционно используемые в филогенетических исследованиях последовательности ядерного и хлоропластного геномов в изучении тополей секции *Aigeiros* Dubi и *Tacamahaca* Spach (род *Populus* L., Salicaceae)») [Borkhert et al., 2023]. Эта статья посвящена, прежде всего, методическим проблемам молекулярно-генетического исследования тополей, содержит 15 дендрограмм, построенных на основании анализа различных участков генома, оценивает относительную информативность этих участков, а также предлагает выводы, касающиеся взаимного родства «чистых» видов российских тополей и родительского состава массовых гибридных культиваров. Эти выводы сопоставляются с прежними гипотетическими представлениями, и такие сопоставления во многих случаях (при убедительности прежних гипотез) используются для оценки эффективности тех или иных фрагментов генома для изучения филогении тополей. Однако мы полагаем, что многие из этих выводов интересны сами по себе, но специфика журнала, в том числе ограничения по объему статьи, не позволили привлечь весь необходимый исторический и морфологический материал, сопоставить его с нашими молекулярно-генетическими данными и рассмотреть его применительно к каждому исследованному виду или гибриду. Этот пробел мы восполняем в нашей новой публикации, русскоязычной, понимая, что сведения такого рода интересны, прежде всего, отечественным исследователям, т.к. касаются российских природных видов, а также культиваров, популярных именно в нашей стране.

Первоначально мы концентрировались на исследовании полового локуса в роду *Populus*, и объектом изучения были тополя городского озеленения Москвы из секций *Tacamahaca* Spach и *Aigeiros* Duby, причем учитывался пол обследованных деревьев, а видовая принадлежность не имела значения.

Через два года цели расширились, и это потребовало определения видов и гибридов, с которых брались пробы. К работе были привлечены соответствующие специалисты, но видовую принадлежность всех обследованных ранее деревьев определить не удалось, хотя их координаты были известны. Неудачи оказались связаны с гибелью некоторых деревьев, сильной обрезкой, наличием высоко поднятой кроны и другими причинами. Поэтому 57 деревьев представлены с указанием пола, но без видовой идентификации. Наши дальнейшие молекулярно-генетические исследования показали, что эти образцы принадлежат трем основным межсекционным гибридам городского озеленения – *Populus* × *sibirica*, *P.* × *petrovskoe* и *P.* × *rasumovskoe*.

На втором этапе использован материал не только из Москвы (249 образцов, вместе с собранными ранее) и Московской области (11 образцов), но также из других регионов России (96 образцов): Оренбургская обл. (4 образца), Новосибирская обл. (Новосибирск) (8 образцов), Республика Алтай (11 образцов), Кемеровская обл. (19 образцов), Республика Хакасия (2 образца), Красноярский край (4 образца), Забайкальский край (10 образцов), Республика Саха (Якутия) (3 образца), Еврейская автономная область (2 образца), Хабаровский край (20 образцов), Приморский край (11 образцов), Сахалинская обл. (1 образец), Магаданская обл. (1 образец). Изучены также образцы из Средней Азии (16): 7 из Казахстана, 5 из Киргизии, 4 из Узбекистана. Кроме того, использованы 3 сбора из Монголии и 4 сбора из Италии. Имеются в виду как наши сборы (Москва, Подмосковье, Новосибирск, Новокузнецк, Красноярский край, Западные Саяны, Забайкалье), так и гербарные материалы других коллекторов. В общей сложности изучено 379 деревьев, принадлежащих 10 «чистым» видам и 12 разнообразным гибридам (простым, сложным, возвратным).

Трудностей с идентификацией «чистых» видов у нас, в основном, не было, хотя мы вынуждены указать объем некоторых таксонов, т.к. они понимаются разными исследователями в широком или узком смысле. К сожалению, «чистые» виды некорректно брать из городского озеленения, а это значит, что сборы сопряжены с дальними поездками, и потому соответствующий материал по некоторым видам весьма мал.

Идентификация гибридов у тополей почти всегда сложна. Трудности связаны как со сходством некоторых гибридных таксонов, так и с неразработанностью их систематики. Дело в том, что некоторые гибридные таксоны в конце XIX и начале XX в. были описаны как в России, так и в Западной Европе некорректно: недопустимо кратко, без изображения листьев, а иногда и без типового гербарного образца. В результате мы в некоторых случаях не знаем достоверно, к деревьям какого облика относятся те или иные бинарные названия.

Наличие типового образца тоже не всегда снимает названные проблемы, т.к. гибридные тополя не всегда можно определить по одной ветке, не зная возраст дерева, форму кроны, характер возобновления (образует или не образует корневые отпрыски).

Некоторые гибридные таксоны понимаются в России и в Западной Европе по-разному, т.е. те же бинарные названия относятся к гибридам, имеющим разные родительские виды, а в тех случаях, когда родительские виды определены предположительно, ситуация оказывается

совсем запутанной. Так, например, под тополем берлинским (*Populus × berolinensis*) в России с середины XX в. совершенно ошибочно понимается тополь петровский (*P. × petrovskoe*) [Чужеродная флора..., 2020], а под тополем бальзамическим из Северной Америки (*P. balsamifera*) – тополь сибирский (*P. × sibirica*), гибрид трех российских тополей [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Эти ошибки перешли и в описания гибридных культиваров, созданных ведущими российскими селекционерами: их истинные родительские виды не соответствуют указанным в описаниях. Кроме того, в России описания очень часто делались только на русском языке (например, *P. × nevensis* P.L. Bogdanov, nom. inval.), и такие таксоны и их описания не признаются вне России, хотя соответствующие гибриды (гибридные культивары) реально существуют.

В работе с гибридными тополями мы, по сути, оказываемся в долиннеевском периоде ботаники, когда название само по себе ничего не означает, и приходится каждый раз приводить хотя бы краткое описание каждого таксона. Именно так мы поступаем в данной статье, указывая, по крайней мере, основные диагностические признаки гибридов и культиваров, с которыми мы работали.

Материалы и методика

Первая часть изученной коллекции сформирована из выборки 222 образцов тополей секций *Aigeiros* и *Tacamahaca*, собранных на территории Москвы. Сбор проводили в разных районах города, чтобы максимально охватить существующее генетическое разнообразие.

На втором этапе использован материал не только из Москвы (249 образцов, вместе с собранными ранее) и Московской области (11 образцов), но также из других регионов России (96 образцов): Оренбургская обл. (4 образца), Новосибирская обл. (Новосибирск) (8 образцов), Республика Алтай (11 образцов), Кемеровская обл. (19 образцов), Республика Хакасия (2 образца), Красноярский край (4 образца), Забайкальский край (10 образцов), Республика Саха (Якутия) (3 образца), Еврейская автономная область (2 образца), Хабаровский край (20 образцов), Приморский край (11 образцов), Сахалинская обл. (1 образец), Магаданская обл. (1 образец). Изучены также образцы из Средней Азии (16): 7 из Казахстана, 5 из Киргизии, 4 из Узбекистана. Кроме того, использованы 3 сбора из Монголии и 4 сбора из Италии. Имеются в виду как наши сборы (Москва, Подмосковье, Новосибирск, Новокузнецк, Красноярский край, Зап. Саян, Забайкалье), так и гербарные материалы других коллекторов.

Образцы из секции *Tacamahaca* представлены следующими видами: *Populus suaveolens* – 38 образцов, *P. laurifolia* – 18 образцов, *P. talassica* – 10 образцов, *P. longifolia* – 9 образцов, *P. maximowiczii* – 8 образцов, *P. simonii* – 8 образцов, *P. koreana* – 5 образцов, *P. trichocarpa* – 4 образца. Образцы из секции *Aigeiros* представлены следующими видами: *P. nigra* – 22 образца, *P. pyramidalis* (*P. nigra* var. *italica*) – 3 образца, *P. afghanica* – 3 образца, *P. deltoides* – 1 образец. Кроме того, в выборку вошли наиболее широко используемые в озеленении Москвы гибриды: *P. × sibirica* – 62 образца, *P. × petrovskoe* – 62 образца, *P. × rasumovskoe* – 35 образцов, *P. × canadensis* – 3 образца, а также редкий культурный гибрид *P. × wobstii* (3 образца) и природный сибирский гибрид *P. × irtyschensis* (7 образцов). В 21 случае исследованы более сложные гибриды. 5 образцов не удалось надежно идентифицировать, и для них приведены два возможных варианта определения. Информация по каждому виду и гибриду, включая автора таксона, приведена ниже в разделе «Обсуждение».

В общей сложности изучено 379 деревьев, принадлежащих 10 «чистым» видам и 12 разнообразным гибридам (простым, сложным, возвратным).

Описание каждого образца с указанием времени и места сбора проводилось ранее [Borkhert et al., 2023]. Для каждого из этих образцов осуществлено выделение ДНК, пробоподготовка ДНК-библиотек для таргетного глубокого секвенирования на платформе Illumina 14 локусов, которые ранее использовались в филогенетических исследованиях тополей (NTS 5S рPHK, ITS, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*), а также участков полового локуса и гена *ARR17*, после чего выполнено секвенирование полученных ДНК-библиотек на приборе MiSeq (Illumina, США). Затем проведен биоинформатический анализ данных секвенирования, рассчитаны генетические расстояния и осуществлена кластеризация изученных образцов. С детальным описанием выполненного молекулярно-генетического исследования можно ознакомиться в нашей работе [Borkhert et al., 2023].

Результаты

Результаты молекулярно-генетического анализа представлены в статье [Borkhert et al., 2023] в 15 дендрограммах и в таблице генетических расстояний. В нашей новой статье мы не имеем возможности привести все эти данные, но наиболее информативным оказался анализ одновременно по всем исследованным фрагментам генома. Его результаты

мы приводим в виде иерархически записанных перечней видов и гибридов по основным кластерам (будем называть их каталогами перечней, или просто каталогами, и таких каталогов в нашей статье два). Названия видов и гибридов, иногда также форм, сокращены до первых букв видового эпитета (более подробная расшифровка дана в разделе «Обсуждение»). В скобках указано число проб по каждому виду или гибриду. После слов «и др.» в некоторых случаях мы перечисляем виды и гибриды, пробы которых мы посчитали ошибочными или случайными для данного кластера (результаты ошибок определения, результаты прочих ошибок или результаты изучения нетипичных образцов, у которых изученные фрагменты генома из-за гибридизации и т.п. явлений случайно соответствуют другим видам и гибридам, хотя весь геном усредненно принадлежит данному виду или гибриду).

Каталог 1

1. suav (49), rasum (30), tal (9), long (8), sim pend (6), afg (3) и др.

1.1. [I] suav (46), tal (9), long (6), sim pend (6), afg (3) и др.

1.1.1. [I] suav (27), tal (9), long (6), afg (3) и др.

1.1.1.1. suav (17), tal (9), afg (3) и др.

1.1.1.1.1. suav (17) [в т.ч. kor (2), max (1)]

1.1.1.1.2. tal (9), afg (3) и др.

1.1.1.1.2.1. tal (9)

1.1.1.1.2.2. afg (3), nigra (1)

1.1.1.2. suav (10) [в т.ч. kor (2), max (2)], sim pend (6), long (5)

1.1.1.2.1. suav (9) [в т.ч. kor (2), max (2)]

1.1.1.2.1.1. suav (9) [в т.ч. kor (2), max (2)]

1.1.1.2.1.2. sim pend (6) и др.: rasum (1)

1.1.1.2.2. long (5) и др.

1.1.1.2.2.1. long (5) и др.: wob (1)

1.1.1.2.2.2. др.: trich (1), suav (1), × suav (1), delt. × suav (1)

1.1.2. suav (19) [в т.ч. max (4), kor (1)]

1.1.2.1. suav (8) [в т.ч. max (2), kor (1)]

1.1.2.2. suav (11) [в т.ч. max (2)]

1.2. [II] rasum (30), sib (5), nigra × sib (4), nigra (3), suav (3) и др.:

1.1.1. rasum (30), sib (5) и др.: long (2)

1.1.2. nigra × sib (4), nigra (3) и др.: irt (1), laur (1), × suav (1)

2. petr (62), sib (57), nigra (21) [в т.ч. pyr (3)], laur (17), delt × mosc (4) и др.

2.1. petr (61), sib (57), nigra (17) [в т.ч. pyr (3)], laur (17), irt (4) и др.

2.1.1. [III] petr (43), nigra (17) [в т.ч. pyr (3)], sib (15), irt (4), can (3) и др.

2.1.1.1. petr (43), sib (8) и др.: nigra (1), irt (1)

2.1.1.2. nigra (16) [в т.ч. pyr (3)], sib (7), can (3) и др.

2.1.1.2.1. *nigra* (16) [в т.ч. *pyr* (3)], *can* (3)

2.1.1.2.2. *sib* (7) и др.: *nigra* × *sib* (2), *sim pend* (1)

2.1.2. [IV] *laur* (17), *petr* (15), *sib* (7), *sib* × *petr* (3), *irt* (3), *wob* (2)

2.1.2.1. *petr* (15), *sib* (7), *sib* × *petr* (3): *rasum* (3), *irt* (2), *delt* × *masc* (1) и др.

2.1.2.2. *laur* (17), *wob* (2), × *trich* (3), *long* (1), *long* × *sib* (1), *suav* (1), *tal* (1)

2.2. [V] *sib* (36), *petr* (4), *delt* × *mosc* (2) и др.

2.2.1. *sib* (34), *petr* (4), *delt* × *mosc* (2) и др.: *sib/can* (1), *rasum* (1), *sim pyr* (1)

2.2.2. *nigra* (2), *nigra* × *sib* (2), *irt* (2)

Если учитывать также генетические «расстояния» между кластерами (см. [Borkhert et al., 2023]), то отчетливо видны 5 больших кластеров, объединенных в две группы. Это позволяет упростить итоговую схему и сделать ее более наглядной для обсуждения

Каталог 2

Первая группа кластеров: *suav* вместе с *kor* и *max* (49), *rasum* (30) и др.

I. *suav* с *kor* и *max* (46), *tal* (9), *long* (6), *afg* (3) и др.

II. *rasum* (30), *sib* (5) и др.

Вторая группа кластеров: *nigra* вместе с *pyr* (21), *laur* (17), *petr* (65), *sib* (57) и др.

III. *nigra* с *pyr* (17), *petr* (43), *sib* (15) и др. (в т.ч. *can*, *irt*)

IV. *laur* (17), *petr* (15), *sib* (7) и др. (в т.ч. *irt*, *wob*)

V. *sib* (36) и др.

Обсуждение

Видно (см. каталоги 1 и 2), что первую группу кластеров составляют тополь душистый (*Populus suaveolens*, сокращенно – *suav*) и совсем близкие к нему тополь корейский (*P. koreana* – *kor*) и тополь Максимовича (*P. maximowiczii* – *max*), а также тополь Разумовского (*P. × rasumovskoe* – *rasum*) – гибрид с большим участием тополя душистого (см. ниже). К этой же группе относятся тополь таласский (*P. talassica* – *tal*) и тополь афганский (*P. afghanica* – *afg*), а также тополь длиннолистный (*P. longifolia* – *long*), который, возможно, несколько веков назад обособился от тополя душистого или какого-то еще северного бальзамического тополя. Тополь афганский относится к секции черных тополей и выбивается из общей логики распределения видов по основным группам, но мы изучили всего 3 экземпляра этого вида, и результат может оказаться случайным. Еще о первой группе кластеров можно сказать, что в ней полностью отсутствует тополь лавролистный, а тополь черный представлен исключительно как составляющая гибридов с тополем душистым.

Во второй группе кластеров господствуют тополь черный (*Populus nigra* – *nigra*) и тополь лавролистный (*P. laurifolia* – *laur*), а также их гибриды – тополь иртышский (*P. × irtyschensis* – *irt*), тополь петровский (*P. × petrovskoe* – *petr*) и тополь сибирский (*P. × sibirica* – *sib*). В составе тополя петровского имеется также тополь дельтовидный (*P. deltoides* – *delt*), а в составе тополя сибирского – тополь душистый, но их доля, по нашему предположению (см. ниже), составляет лишь четверть. В этой же группе оказались еще два гибрида с участием тополя черного (тополь канадский – *P. × canadensis*, *can*) и тополя лавролистного (тополь Вобста – *P. × wobstii*, *wob*), но они представлены в нашей выборке малым числом образцов.

Расшифруем также другие обозначения, присутствующие в каталогах 1 или 2: *sim pend* – *P. simonii f. pendula* (тополь китайский, полуплакучая форма); *sim fast* – *P. simonii f. fastigiata* (тополь китайский, пирамидальная форма); *mosc* – *P. × moscoviensis* (тополь московский, гибрид душистого и лавролистного тополей). Материала по этим видам мало, и соответствующие данные имеют для нас второстепенное значение.

Если рассматривать не два, а пять крупных кластеров, которые мы выделили в наших каталогах 1 и 2 (обозначены арабскими цифрами в квадратных скобках), то объединение образцов (видов) в эти кластеры тоже вполне осмысленное, никак не хаотичное. То же самое можно сказать об объединении образцов в элементарные и другие низшие кластеры (см. каталог 1). Это означает, что молекулярно-генетический анализ на всех уровнях дал осмысленные результаты, которые можно и нужно обсуждать. Обсудим сначала некоторые общие проблемы, а потом проблемы, связанные с конкретными видами тополей.

Секции в подроде Тасамаһаса – экологические

Этот принцип в качестве предположения впервые высказан нами в статье «Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования...» [Васильева и др., 2018]. Соответствующее положение подробно рассмотрено в статье «Концепция вида у тополей...» [Насимович и др., 2019]. В пользу него приведены следующие факты и аргументы: 1) представители разных секций (черные тополя, бальзамические тополя) скрещиваются столь же легко, как представители одной секции; 2) чем больше вид тяготеет к равнинам, тем сильнее выражены морфологические секционные признаки черных тополей, чем больше тяготеет к горам и суровому климату, тем сильнее выражены морфологические признаки бальзамических тополей; 3) секционные признаки приспособительны и способствуют произрастанию каждого

конкретного вида либо на равнинах, либо в горах (приведено биологическое объяснение каждого признака; важен световой и ветровой режим на равнинах и в горных долинах); 4) многие секционные признаки (в основном, это признаки черешка и листовой пластинки) сильно варьируют в зависимости от условий произрастания и возраста дерева (приведены примеры с их объяснением); 5) общеизвестно, что признаки генеративной сферы в эволюционном плане консервативней признаков вегетативных органов, и, наверное, неслучайно, что они у тополей не являются секционными: виды с 2-створчатými и виды с 3-створчатými коробочками имеются в обеих секциях. Вероятно, секционные признаки у тополей (прежде всего, это признаки листа) очень подвижны в эволюционном плане, а потому отражают не облик предковых форм, а приспособленность к современным условиям произрастания. Это означает, что представители разных секций в каких-то случаях могут оказаться эволюционно ближе, чем представители одной и той же секции.

Наши новые молекулярно-генетические данные подтверждают это положение. *Populus nigra* и *P. suaveolens*, представители разных секций, в генетическом отношении противоположны друг другу, составляют основу двух наиболее крупных кластеров, но они также противоположны географически и экологически (запад и восток России, равнина и горы – см. ниже), а потому мы не можем утверждать, что именно принадлежность к разным секциям делает их генетическими антиподами. Что же касается *P. laurifolia*, одного из бальзамических тополей, то он оказался в генетическом отношении ближе к тополию черному, чем к тополию душистому. В данном случае географическая близость (перекрывающиеся ареалы) оказалась важнее.

Концепция двух морфологических и географических полюсов

Эта концепция рассмотрена в статье «Сравнение по морфологическим признакам разных тополей...» [Насимович, Васильева, 2019], а потом в «Концепции вида у тополей...» [Насимович и др., 2019]. Если иметь в виду Евразию, то максимальное выражение секционных признаков черных тополей свойственно тополию черному (*P. nigra*), естественно растущему на западе России и вообще на западе Евразии, а максимальное выражение секционных признаков бальзамических тополей – тополию душистому (*P. suaveolens* s.l.), ареал которого занимает самый восток России и Евразии. Остальные виды местных тополей в России и сопредельных странах (*P. afghanica*, *P. talassica*, *P. laurifolia*) промежуточны и в морфологическом, и в географическом плане, образуют ряд постепенных переходов от «полюса» к «полюсу».

Теперь мы видим, что западные и восточные виды тополей отличаются также генетически, образуют две противоположные группы кластеров высшего порядка. Исключение составляет тополь длиннолистный (*Populus longifolia*): произрастает в северной половине Русской равнины (на западе России), а генетически близок к восточным тополям. Однако этот вид (или динамическое состояние – см. ниже) сформировался на Русской равнине не более двух веков назад и считается выходцем с востока: обособился из тополя душистого [Адвентивная флора Москвы..., 2012] или произошел от американских видов, но и в этом случае «пришел» с востока, из Аляски через Сибирь, а не через Западную Европу [Скворцов, Белянина, 2006]. Мы полагаем, что данное исключение только подтверждает общее правило.

Примечательно, что тополь длиннолистный, в целом типичный представитель бальзамических тополей, обладает одним секционным признаком черных тополей – длинным черешком. Вероятно, длина черешка – это в эволюционном плане очень подвижный признак, и с него в западных условиях началась эволюция тополя длиннолистного в сторону черных тополей. Это еще одно косвенное подтверждение предыдущего положения о том, что принадлежность к той или иной секции ничего не говорит о родственных связях между тополями, т.е. секции являются экологическими, а не эволюционными.

Концепция двух экологических полюсов

Эта концепция тоже рассмотрена в статье «Сравнение по морфологическим признакам разных тополей...» [Насимович, Васильева, 2019]. Тополя черный и душистый противоположны не только в морфологическом и географическом, но также в экологическом плане. Тополь черный произрастает на Русской равнине – одной из самых больших в мире; эта равнина своими «языками» вдается в Сибирь и в Западную Европу, и вся эта территория (кроме севера) составляет ареал тополя черного. Ареал тополя душистого занимает Восточную Сибирь – одну из самых больших горных областей мира, причем с очень суровым климатом. Если понимать тополь душистый широко (вместе с тополями корейским, Максимовича и др.), то ареал занимает также соседние горные области. В общем, первый вид является самым равнинным, а второй – самым горным. Остальные виды тополей России и сопредельных стран занимают промежуточное положение, т.к. равнины и горы в пределах их ареалов соседствуют, и между равнинными и горными тополями осуществляется обмен генами.

Данная концепция имеет простое молекулярно-генетическое подтверждение: тополя черный и душистый противоположны друг другу в генетическом отношении, образуют со своими гибридами и близкими видами основу двух кластеров высшего порядка.

Концепция сингамеона

Сингамеон (syngameon) – это группа видов или полувинов, которые часто или эпизодически гибридизируют в природной обстановке, причем подразумевается, что их гибриды жизннны и способны размножаться половым путем. Применительно к подроду *Tacamahaca* концепция сингамеона впервые была разработана в Северной Америке [Cronk, Suarez-Gonzales, 2018]. Было показано, что в гибридных зонах черных и бальзамических тополей наблюдается интрогрессивная гибридизация с глубоким проникновением генетического материала от одного таксона к другому [Zsuffa, 1975; Eckenwalder, 1984a, b, c; Hersch-Green et al., 2014; Roe et al., 2014a, b; Zeng et al., 2016; Christe et al., 2016; Hu et al., 2016; Chhatre et al., 2018]. Так, например, у некоторых видов этого подрода были выделены «надежные» молекулярные маркеры, но потом они обнаружались у других видов, причем далеко от зоны контакта между ними [Cronk, Suarez-Gonzales, 2018]. Показано было также, что тополь волосистоплодный (*Populus trichocarpa*) расширяет ареал и повышает выживаемость за счет интрогрессии генов от тополя бальзамического (*P. balsamifera* L.) [Suarez-Gonzalez et al., 2018a, b, c], т.е. сингамеон – это, по крайней мере, в данном случае действующая система, которая выгодна составляющим ее видам.

Применительно к евразийским тополям подрода *Tacamahaca* аналогичная концепция была предложена нами [Насимович и др., 2019]. При этом мы говорили о «единой надвидовой системе с общим генофондом» и утверждали, что ее вне целей флористики можно рассматривать как один большой линнеевский вид, представленный множеством географических и экологических рас (или подвидов), что соответствует пониманию вида Н.И. Вавиловым (1932). Что же касается признаваемых в настоящее время видов, то их можно считать динамическими элементами данной системы, существующими в условиях равновесия между естественным отбором, формирующим специфику каждого такого «вида», и мощными потоками генов от других таксономических видов, в результате чего специфика уменьшается, все виды становятся похожими. В общем, мы, в отличие от американских авторов, концентрировали внимание на закономерном существовании этой системы: это не результат отдельных

случайных контактов между «видами», а форма существования всей совокупности таких «видов».

Концепция сингамеона вполне убедительна и без привлечения молекулярно-генетических данных, но интересно посмотреть, как она отражена в этих данных. Все виды черных и бальзамических тополей в генетическом отношении столь близки друг к другу, что их трудно разграничить молекулярно-генетическими методами: в 2017–2019 гг. мы не смогли это сделать, используя хлоропластную и ядерную ДНК [Васильева и др., 2018; Насимович и др., 2019]; позднее по большинству исследованных фрагментов генома, если они рассматривались в отдельности, нам тоже не удалось это сделать; какие-то фрагменты (например, NTS 5S рДНК и DSH-2) в каких-то отношениях проявили себя хорошо, хотя и со многими неувязками и хаотичным распределением части образцов [Borkhert et al., 2023]; только с использованием всей совокупности исследованных фрагментов генома мы получили осмысленный результат, который представлен в данной работе. Тем не менее, и в этом случае далеко не все образцы оказались в тех же кластерах, что и большинство образцов данного вида или гибрида. Отнюдь не всегда эти «сбои» удастся объяснить ошибками в определении образцов. Очевидно, что во многих случаях образцы определены правильно, геном в целом принадлежит этому виду, но совокупность исследованных фрагментов генома соответствует другому виду, т.к. виды в пределах сингамеона интенсивно обмениваются генами. По сути, мы имеем дело с внутривидовой систематикой, с географическими и экологическими расами, которые разграничены не полностью, и само отнесение образца к тому или другому таксону носит статистический характер, осуществляется по совокупности признаков, в данном случае – по совокупности генетических признаков.

Кажущаяся надежность трудно выявляемых признаков

Кажущаяся надежность трудно выявляемых признаков у тополей – это прямое следствие существования у них сингамеона. Тем не менее, исследователи иногда пренебрегают подобными идеями и считают, что работают с «хорошими» видами, но морфологические признаки этих видов «плывут», т.е. в большой выборке всегда обнаруживаются отдельные особи, у которых тот или иной признак соответствует другому виду или гибриду. Поэтому возникает желание найти более надежные диагностические признаки, к которым у тополей разные исследователи в то или иное время причисляли васкуляризацию черешка [Скворцов, Белянина, 2005], особенности расположения проводящих пучков

в черешке [Климов, Прошкин, 2019], соотношение количества устьиц на нижней и верхней стороне листа [Бакулин, 2010; Климов, Прошкин, 2018], наличие или отсутствие длинных лентовидных или коротких простых волосков на листьях [Фёдорова, 2019]. Поначалу такие признаки «работают», но лишь потому, что выявляются трудно, требуют специального оборудования, больших затрат времени и средств, в результате чего исследователи имеют дело с маленькими выборками. Позднее, при широком использовании тех или иных признаков, т.е. при увеличении выборки, и они оказываются не абсолютно надежными. Мы предположили [Насимович и др., 2019], что и генетические признаки тоже не имеют 100-процентной надежности и при увеличении выборки начнут давать «сбой».

Наши молекулярно-генетические исследования полностью подтвердили это предположение. При работе с любыми отдельно взятыми фрагментами генома в той или иной степени наблюдается хаотичное расположение образцов на дендрограммах (см. [Borkhert et al., 2023]), и только при совокупном использовании всех 14 исследованных фрагментов, традиционно применяемых в этих целях, вместе с фрагментами полового локуса картина оказалась вполне осмысленной, хотя и в этом случае обнаружили отдельные образцы, ставшие «не туда». Это происходит из-за наличия в генофонде любого вида, относящегося к сингамеону, всех генов других видов, и тогда при различении видов на первое место выходят статистические закономерности (доля образцов с теми или иными генами, с той или иной их комбинацией).

Имеется еще одна иллюстрация рассмотренного нами принципа: виды, представленные немногочисленными образцами, как правило, образовали на дендрограммах компактную группу элементарных кластеров (*Populus talassica*, *P. afghanica*, *P. × pyramidalis*, *P. × canadensis*), но если образцов много (например, у *P. suaveolens*, *P. nigra*, *P. × sibirica*), то, наряду с основной группировкой, обнаружили другие группировки в других частях дендрограммы. Это отчасти говорит о высокой полиморфности видов, которые распространены широко и имеют большую численность, но также о том, что большая выборка у тополей никогда не оказывается совсем однородной.

Результаты по конкретным видам тополей

В дальнейшем мы рассматриваем наши молекулярно-генетические данные применительно к конкретным видам и гибридам тополей, привлекая соответствующие морфологические, исторические и прочие сведения. Сначала рассматриваются черные тополя, потом –

бальзамические, а в заключении – межсекционные гибриды. Отдельно перечислены основные секционные признаки, т.к. они относятся ко всем видам секции, и такой подход значительно упрощает и укорачивает статью. Более подробное описание секционных признаков публиковалось нами ранее [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Еще некоторые секционные признаки и, в частности, дифференция побегов кроны (дискобласты только у бальзамических тополей и их гибридов) подробно рассматривались в многочисленных работах А.В. Климова и Б.В. Прошкина [Климов, Прошкин, 2016, 2017, 2018, 2021 и др.; Прошкин, Климов, 2016, 2017а, б и др.]

Секция *Aigeiros* Duby – черные тополя

Высокие деревья, тяготеющие в естественных условиях к поймам больших равнинных рек. Укороченные побеги представлены только лептобластами. Почки слабо смолистые, голые или с короткими ресничками. Черешки относительно длинные: чуть длиннее или чуть короче (иногда в 1,5–2 раза), чем листовая пластинка; обычно голые; в верхней половине сильно сплюснутые с боков, как бы лентовидные; на верхней стороне без желобка. Листовые пластинки голые или с короткими ресничками по краю, относительно короткие: от чуть уступающих своей ширине до превышающих ее в 1,5 раза; дельтовидные (треугольные с оттянутой верхушкой) или почти ромбические (точнее – четырехугольные, со сторонами близ верхушки длиннее сторон близ основания, и тоже с оттянутой верхушкой), с усеченным (прямым, срезанным), сердцевидно-прямым или ширококлиновидным основанием, которое довольно резко переходит в слегка выпуклый или прямой боковой край. Край листовой пластинки железисто-зубчатый, с загнутыми к верхушке листа маленькими зубцами или городками, которые, тем не менее, крупнее, чем у бальзамических тополей, но без крупных (как у осины и крупнее) неравных тупых зубцов, городок или лопастей. Иногда край городчато-пильчатый или почти цельный. Верхняя сторона листовых пластинок зеленая, нижняя – чуть бледнее верхней, но тоже зеленая (не беловатая). Коробочки овальные, иногда с вытянутой верхушкой, сидят на ножках длиной 2–4 (10) мм.

Populus nigra L. – тополь черный, или осокорь

Этот местный российский вид понимается современными исследователями однозначно и потому не нуждается в морфологическом описании. Можно только напомнить, что имеется в виду дикий тип – с раскидистой кроной (*Populus nigra* var. *nigra*). Именно его называют осокорем или, что правильней, осокорью (от «осинокорь», «осинокорый»).

Исследованы 22 образца из разных регионов России и других стран, в том числе 12 – из зоны контакта с *Populus laurifolia*, а 2 – из Узбекистана, где имеется *P. afghanica*.

Тополь черный, исходя из наших молекулярно-генетических данных, максимально близок к своему гибриду *P. nigra* × *P. pyramidalis*, и этот вопрос подробнее обсуждается в подразделе, посвященном *P. pyramidalis*.

Почти столь же близок *P. nigra* к своему гибриду *P. × canadensis* (*P. deltoides* × *P. nigra*), а также к самому *P. deltoides*. Эти два вида и их гибрид образуют компактную группу элементарных кластеров в пределах большого кластера III. *P. nigra* и *P. deltoides* – это два представителя секции черных тополей, и такой результат на первый взгляд выглядит естественным, хотя он далеко не очевиден, т.к. *P. deltoides* произрастает в Северной Америке и, возможно, является элементом другого сингамеона, североамериканского. Или же евроазиатские и североамериканские тополя образуют единый сингамеон? Тем не менее, наша выборка в данном случае слишком мала (*P. × canadensis* – 3 образца, *P. deltoides* – 1 образец), чтоб делать далеко идущие выводы. Необходимо изучение североамериканских тополей теми же методами, какие применялись по отношению к российским видам.

Достаточно близок *P. nigra* к своим гибридам с тополем лавролистным (*P. laurifolia*) и тополем сибирским (*P. × sibirica*), но в этой связи необходимо поговорить о генетическом полиморфизме тополя черного.

Дело в том, что тополь черный, наряду с основной группировкой образцов (14 образцов в большом кластере III, там же 3 образца гибрида с *P. pyramidalis*), образует еще две тесных группировки в других частях дендрограммы:

- 1) в большом кластере II – 3 образца вместе с гибридом *P. nigra* × *P. × sibirica* (еще 4 образца);
- 2) в большом кластере V – 2 образца вместе с гибридом *P. nigra* × *P. × sibirica* (еще 2 образца) и вместе с тополем иртышским *P. laurifolia* × *P. nigra* (еще 2 образца).

Эти случаи вполне объяснимы. *P. × sibirica* – это, по нашим представлениям [Адвентивная флора..., 2012], гибрид *P. nigra* × (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*). Тогда в возвратном гибриде *P. nigra* × *P. × sibirica* доля *P. nigra* должна составлять три четверти. Что же касается тополя иртышского *P. × irtyschensis* (*P. laurifolia* × *P. nigra*), то он встречается исключительно в регионах, где *P. nigra* тесно контактирует с *P. laurifolia*, и можно предположить, что здесь вообще нет абсолютно «чистого» *P. nigra*, т.е. образцы, морфологически определенные нами как *P. nigra*, на самом

деле относятся к *Populus × irtyschensis*, хотя и с большой долей *P. nigra*. В общем, генетический полиморфизм тополя черного объясняется гибридизацией в разных частях ареала с другими видами тополей. Интересно, что при анализе последовательностей хлоропластного генома (см. [Borkhert et al., 2023]) образцы *P. nigra* особенно слабо кластеризовались друг с другом, зато просматривалась связь с географией образцов.

Чуть менее близок *P. nigra* к своему гибриду *P. × petrovskoe*, состав которого, по нашему предположению [Чужеродная флора..., 2020], можно выразить как *P. × canadensis × P. laurifolia*, или (*P. deltoides × P. nigra*) \times *P. laurifolia*, что то же самое. *P. nigra* и *P. × petrovskoe* составляют основу двух подкластеров в большом кластере III, т.е. молекулярно-генетические данные не противоречат нашему предположению.

Сильнее отстоит *P. nigra* от *P. laurifolia* – представителя бальзамических тополей. Эти два вида составляют основу больших кластеров III и IV, которые, тем не менее, образуют одну группу кластеров высшего порядка, т.е. *P. nigra* и *P. laurifolia* – отнюдь не генетические антиподы, как можно было предположить с учетом их секционного положения. Конечно, это связано со значительным перекрытием ареалов этих видов, о чем правильней поговорить в подразделе о *P. laurifolia*.

Максимально удалены от *P. nigra* оказались *P. suaveolens* и близкие к нему виды и гибриды, а также *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii* и *P. longifolia* (в другой, противоположной, группе больших кластеров), но ситуация с двумя генетическими «полюсами» уже обсуждалась выше и обсуждается ниже в подразделах о соответствующих видах. Отметим только, что по NTS 5S рПНК (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. nigra* и *P. suaveolens* тоже максимально удалены друг от друга.

Интересно, что по NTS 5S рПНК *P. nigra* продемонстрировал близость к *P. afghanica*. В этой связи можно напомнить, что А.К. Скворцов (2010) вообще не признавал видовую обособленность *P. afghanica* от *P. nigra*. Тем не менее, на объединенной дендрограмме (по всем изученным фрагментам генома) эти виды заняли противоположные «полюса». Наверное, нужно пока воздержаться от выводов и хотя бы потому, что обследованы лишь 3 образца *P. afghanica*.

Populus pyramidalis Rozier – тополь пирамидальный, итальянский; раина

P. pyramidalis [*P. italica* (Du Roi) Moench] обычно рассматривается только как пирамидальная форма тополя черного (*P. nigra* var. *italica* Du Roi). Тем не менее, он, в отличие от типичной формы тополя черного (*P. nigra* var. *nigra*), обладает некоторыми секционными признаками бальзамических тополей: листья чуть округлены, черешки чуть

опушены [Чужеродная флора..., 2020]. Наверное, в его образовании приняли участие также бальзамические тополя, и наиболее вероятный претендент – *Populus talassica*. В нашей работе нам удобнее рассматривать *P. pyramidalis* отдельно, хотя с позиций «большой систематики» он, конечно, является лишь одной из форм тополя черного.

Второе обстоятельство связано с тем, что образцы черного пирамидального тополя (3 образца) мы собрали в Москве, а настоящая раина – это более южный культивар (Италия и прочее Средиземноморье, Украина, самый юг России); в качестве его родины указывались Афганистан [Комаров, 1936; Соколов и др., 1951] и Гималаи [Богданов, 1965]. Чтоб продвинуть раину на север, российские селекционеры (А.М. Березин, А.С. Яблоков и др.) скрещивали ее с *P. nigra* var. *nigra*, а потом отбирали наиболее пирамидальные деревья, т.е. родительский состав северной раины – *P. nigra* × *P. pyramidalis* [Котелова, Стельмахович, 1963; Рекомендации..., 1976].

Наши молекулярно-генетические данные показали очень большую близость осокоря и северной раины. Все 3 образца раины из московского озеленения (на дендрограммах и в перечнях для краткости – *P. pyramidalis*, но на самом деле это *P. nigra* × *P. pyramidalis*) образовали компактную группу элементарных кластеров совместно с 12 образцами тополя черного (*P. nigra* var. *nigra*). Это может быть связано как с ничтожностью примеси бальзамических тополей, так и с искусственной гибридизацией раины и осокоря при создании культиваров. Ясность в этот вопрос может внести молекулярно-генетическое изучение более южных форм раины.

Интересно, что по NTS 5S рPHK наши образцы *P. pyramidalis* слегка обособлены от *P. nigra* var. *nigra* (Borkhert et al., 2023).

Populus × *canadensis* Moench. (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*) – тополь канадский

Тополь канадский в московских посадках, откуда взяты все три его образца, может быть представлен многими культиварами, определение которых сопряжено с большими трудностями. Наиболее вероятны здесь формы *serotina* Hartig, *marilandica* Rehd., *regenerata* Rehd. [Котелова, Стельмахович, 1963; Рекомендации..., 1976]. Некоторые культивары *P.* × *canadensis* являются возвратными гибридами к тому или иному родительскому виду. Мы говорим это для того, чтоб подчеркнуть, что наши данные, полученные изучением 3 образцов, нельзя переносить на все культивары *P.* × *canadensis*.

На нашей дендрограмме все 3 образца *P.* × *canadensis* образовали компактную группу элементарных кластеров совместно с 1 образцом *P. nigra*, 1 образцом *P. deltoides* и 1 образцом гибрида *P. deltoides* × *P. moscoviensis*.

Еще сюда попал 1 образец тополя Максимовича, что мы проигнорировали, посчитав явной ошибкой. Вся описанная группа кластеров соседствует с такой же компактной группой, образованной *Populus nigra* (12 образцов) и *P. pyramidalis* (3 образца), а также входит в большой кластер III, основу которого составляют *P. nigra* и *P. × petrovskoe* (*P. × canadensis* × *P. laurifolia*), т.е. положение *P. × canadensis* на дендрограмме выглядит логичным и подтверждает близость к обоим родительским видам. Кроме того, это косвенно говорит о близости *P. deltoides* и *P. nigra* (см. ниже).

Populus deltoides Bartram ex Marshall. – тополь дельтовидный

P. deltoides s.l. – это американский вид, из состава которого иногда выделяется до 10 видов или подвидов [Rehder, 1949]. Разумеется, *P. deltoides* s.l. очень изменчив, и разные его формы не всегда четко отличаются от столь же разнообразного внутрисекционного гибрида *P. × canadensis* (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*).

Единственный образец (из московского озеленения), определенный нами как *P. deltoides* s.l., оказался на дендрограмме вместе со своим гибридом *P. × canadensis* и в том же большом кластере III, где преобладают *P. nigra* и *P. × petrovskoe*. *P. × petrovskoe*, по нашему предположению [Чужеродная флора..., 2020], является гибридом *P. × canadensis* и *P. laurifolia*. С одной стороны, все это вполне естественно, но мы не можем утверждать, что экземпляр из культуры в Москве не принадлежит *P. × canadensis* с уклоном к *P. deltoides* s.l., а потому интерпретировать наши результаты в данном случае преждевременно. Важно помнить, что *P. deltoides* s.l. географически удален от *P. nigra*, а потому «не обязан» в генетическом отношении иметь сходство с морфологически близким *P. nigra*. У нас же пока получается (в этом и предыдущем подразделах), что он и его гибрид *P. × canadensis* очень близки к «чистому» евразийскому *P. nigra*. Необходимо исследовать надежные североамериканские образцы *P. deltoides* s.l. или хотя бы побольше его образцов из Москвы.

Populus afghanica (Aitch. Et Hemsley) Schneider – тополь афганский

P. afghanica – один из черных тополей; данных по нему собрано мало (3 образца), и поэтому специальный очерк вряд ли целесообразен. Этот вид фигурирует в очерке о *P. suaveolens*. Укажем только, что А.К. Скворцов объединял *P. afghanica* с *P. nigra*: «В юго-западной части своего ареала... *P. nigra* породил плеяду культурных форм, в основном пирамидальных... к ним же следует отнести и *P. afghanica*...» [Скворцов, 2010, с. 65].

Секция Тасаманаса Spach – бальзамические тополя

Высокие или среднеразмерные (до 18–25 м) деревья, иногда окруженные густой корневой порослью и тяготеющие на своей родине к долинам горных рек. Укороченные побеги представлены дискобластами и лептобластами. Почки и молодые листья сильно смолистые. Черешки относительно короткие: от почти равных по длине листовой пластинке до уступающих ей в несколько раз; опушенные или реже голые; в сечении округлые, на верхней стороне почти по всей длине с хорошо выраженным желобком. Листовые пластинки голые или опушенные, но без густого белого войлока на нижней стороне; относительно длинные: от чуть превышающих свою ширину до превышающих ее в 5–6 раз; разной формы – округлые, овальные, эллиптические, яйцевидные, грушевидные, ланцетные, сердцевидные, с оттянутой или почти не оттянутой верхушкой, но только не явно треугольные (дельтовидные), не явно четырехугольные (ромбические и т.п.), не лопастные или неправильной формы; основание всегда плавно (закругленно) переходит в боковой край, который может быть как сильно выпуклым (округлым), так и слабо выпуклым, почти спрямленным. Край листовой пластинки без крупных неравных тупых зубцов (как у осины и крупнее). Верхняя сторона листовых пластинок светло-зеленая или темно-зеленая, нижняя – чуть бледнее или значительно бледнее верхней, зеленоватая или беловатая, почти белая, но все-таки не бывает чисто белой. Коробочки у большинства видов почти округлые, реже (у *Populus balsamifera*) яйцевидные, без оттянутой верхушки, сидят на ножках длиной 0,5–2 (3) мм.

Populus suaveolens Fisch. – тополь душистый

P. suaveolens обладает обширным ареалом на востоке нашей страны и в сопредельных странах. Перед этим уже говорилось, что по отношению к тополлю черному он занимает противоположный «полюс» – морфологический (бальзамический тополь с максимальным выражением признаков секции), географический (самый восток России), экологический (горы, суровый климат) и генетический (первая группа больших кластеров, противоположная второй группе с *P. nigra*).

Исследованы 38 образцов, преимущественно природных, из разных регионов России. На нашей дендрограмме образцы *P. suaveolens* сформировали большой кластер I, в пределах которого оказались распределены несколькими группами, но в первом приближении равномерно. Вне кластера I имеется только группировка из 3 образцов в кластере II, образованном преимущественно тополем Разумовского

(*Populus × rasumovskoe*) – гибридом с большим участием тополя душистого (половина и более). Значит, *P. suaveolens* проявил свою общую обособленность от видов и гибридов второй группы кластеров (от *P. nigra*, *P. laurifolia*, а также от гибридов с большим их участием и без участия *P. suaveolens* или с небольшим его участием).

В тех же больших кластерах (I и II) разместились еще несколько видов и гибридов, но «поведение» их оказалось резко различным. *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, *P. longifolia* и *P. × rasumovskoe* образовали свои компактные группы из нескольких элементарных кластеров, а *P. koreana* и *P. maximowiczii* по 1–2 образца распределились среди образцов *P. suaveolens*, избегая компактных групп, образованных прочими видами. Этот факт мы интерпретируем как генетическую идентичность *P. suaveolens*, *P. koreana* и *P. maximowiczii* (см. следующий подраздел). Что же касается остальных видов приведенного перечня, то все они в той или иной степени обособлены от *P. suaveolens*. Наиболее обособлен *P. × rasumovskoe*: образует другой большой кластер, и это связано с тем, что он имеет в качестве одного из родительских видов *P. nigra*, принадлежащий другому генетическому «полюсу».

Интересно, что по NTS 5S рПНК (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. suaveolens* оказался обособлен ото всех видов тополей, как черных, так и бальзамических, кроме, разумеется *P. koreana* и *P. maximowiczii*.

Кроме того, по NTS 5S рПНК *P. suaveolens* проявил некоторую близость к *P. laurifolia*, и это интересно, т.к. по совокупности обследованных фрагментов генома такая близость не выявлена.

Еще о *P. suaveolens* можно сказать, что он в значительной степени полиморфен, и это хорошо видно на диаграмме (см. каталог перечней 1). Имеются следующие компактные группы кластеров, которые содержат *P. suaveolens* и обособлены одна от другой [Borkhert et al., 2023, fig. 5] (перечисление по часовой стрелке):

- 1) 14 образцов *P. suaveolens*, 2 – *P. koreana*, 1 – *P. maximowiczii*; несколько отстоят от них компактные группы *P. talassica* и *P. afghanica*;
- 2) 5 образцов *P. suaveolens*, 2 – *P. koreana*, 1 – *P. maximowiczii*; несколько отстоит от них компактная группа *P. simonii*, еще более отстоит – компактная группа *P. longifolia*;
- 3) 14 образцов *P. suaveolens*, 1 – *P. koreana*, 5 – *P. maximowiczii*;
- 4) 3 образца *P. suaveolens*, 1 – *P. laurifolia*, 1 – гибрид с большим участием *P. suaveolens*; несколько отстоит от них компактная группа сложного возвратного гибрида *P. nigra × P. × sibirica*; еще более отстоит компактная группа *P. × rasumovskoe*.

Мы видим, что полиморфный в генетическом отношении вид *Populus suaveolens* в ряде своих образцов по обследованным нами фрагментам генома проявляет сходство то с *P. talassica* и *P. afghanica*, то с *P. simonii* и *P. longifolia*, то с *P. nigra* × *P. sibirica* и *P. rasumovskoe*, то оказывается удален ото всех видов. При этом он нигде «не сливается» с какими-либо видами, не идентичен им (кроме *P. koreana* и *P. maximowiczii*). По нашему мнению, это означает, что *P. suaveolens*, являясь таковым по большинству генов или по «узловым» генам, определяющим приспособительные морфологические признаки (они же – диагностические), очень часто имеет фрагменты генома, «заимствованные» от других видов. Если бы мы анализировали другие участки его генома, то, возможно, увидели бы сходство тех же образцов с другими видами или гибридами, хотя общая «картина», наверное, оказалась бы сходной. Эти обстоятельства вполне объяснимы в рамках концепции сингамеона или, если выразиться проще, – в условиях мощных потоков генов между разными таксономическими видами. Наверное, в разных регионах *P. suaveolens* несколько различен в генетическом отношении, т.к. гибридизирует с разными соседними видами или по-разному удален от зоны контакта с ними, но эти отличия носят статистический характер, и любые гены соседних видов в каком-то количестве имеются везде в пределах ареала *P. suaveolens*. Кроме того, некоторая неоднородность может объясняться разницей климатических условий в разных частях обширного ареала.

Populus koreana Rehd. и *P. maximowiczii* A. Henry –
тополя корейский и Максимовича

P. suaveolens описан в 1941 г. из Восточной Сибири, *P. maximowiczii* – в 1913 г. с Дальнего Востока, *P. koreana* – в 1922 г. из Кореи. Эти виды, как считается, имеют существенные морфологические отличия: у тополя корейского листья сильно кожистые, матовые, главная жилка сверху без опушения, снизу опушена; у тополя Максимовича листья слегка кожистые, глянцевые, главная жилка опушена снизу и сверху; у тополя душистого (в узком смысле) листья не кожистые, главная жилка без опушения [Котелова, Стельмахович, 1963]; приводились и другие мелкие отличия [Комаров, 1936].

В дальнейшем, опираясь на эти отличия, исследователи стали находить некоторые из этих видов вне «своих» территорий. Так, например, для Дальнего Востока, особенно южнее Амура, указываются все три вида (МНА). Уже странно, что при такой способности к межвидовой гибридизации три близких вида могут одновременно произрастать на одной и той же территории и в тех же горных долинах.

А.К. Скворцов и Н.Б. Белянина (2006) показали, что различия между этими видами не убедительны, и везде в пределах их совместного ареала можно найти формы с промежуточными признаками или признаками другого «вида». В результате сделан вывод о наличии одного «хорошего» вида с обширным ареалом – *Populus suaveolens*, а остальным видам отказано не только в видовом, но и в подвидовом статусе. Тем не менее, и в региональных «флорах», и в международных электронных базах данных все три «вида» фигурируют по-прежнему, и это до абсурда усложняет систематику тополей, особенно гибридных.

Наши молекулярно-генетические исследования показали, что *P. koreana* и *P. maximowiczii* не образуют на дендрограмме своих компактных группировок, а всегда распределены по 1–2 образца среди образцов *P. suaveolens*, причем оказываются одновременно в нескольких группировках этого полиморфного вида (см. предыдущий подраздел), т.е. повторяют его полиморфизм. Это мы считаем доказательством генетической идентичности всех трех «видов». Остается пояснить, что материал по *P. koreana* (5 образцов) и *P. maximowiczii* (8 образцов) взят из гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, в котором эти дальневосточные «виды» определены В.Н. Ворошиловым и другими специалистами по дальневосточной флоре.

Мы полагаем, что *P. koreana* и *P. maximowiczii* в своих изначальных регионах (Корея и Дальний Восток), где они описаны, могли бы в сравнении с *P. suaveolens* (из Восточной Сибири) иметь статус географических рас, но использование даже такого статуса применительно к разным образцам из одного и того же региона не имеет смысла: это внутривидовая изменчивость без какого-либо систематического статуса.

Populus laurifolia Ledeb. – тополь лавролистный

P. laurifolia – горный тополь, типичный представитель секции бальзамических тополей, но весь его российский ареал расположен внутри ареала *P. nigra*, т.е. *P. laurifolia* растет в горных долинах, а при выходе рек на равнину сменяется на *P. nigra*. В переходной зоне эти два вида растут совместно и образуют гибриды; в некоторых местах родительские виды вытеснены гибридами, и тогда речь идет о природном гибридном виде – *P. × irtyschensis*. Тополью лавролистному и его взаимоотношениям с тополем черным посвящены многочисленные работы А.В. Климова и Б.В. Прошкина [Климов, Прошкин, 2016, 2017, 2018, 2021 и др.; Прошкин, Климов, 2016, 2017а, б и др.]. Эти авторы утверждают, в частности, что гибридизация *P. laurifolia* и *P. nigra* имеет односторонний характер, и *P. × irtyschensis* гибридизирует в дальнейшем

только с *Populus nigra*, т.е. поток генов направлен исключительно от *P. laurifolia* к *P. nigra*. Разумеется, мы не знаем, всегда ли так было, везде ли такая ситуация, не бывает ли, что изолирующие механизмы в каких-то случаях не срабатывают, и поток генов по какой-то горной долине устремляется в противоположном направлении.

Особый взгляд на природу *P. laurifolia* высказан нами ранее [Насимович и др., 2019]. Дело в том, что общий ареал российских бальзамических тополей (*P. suaveolens*, *P. laurifolia*) в виде клина вторгается внутрь ареала *P. nigra*, т.е. вне ареала черного тополя имеется *P. suaveolens*, внутри – *P. laurifolia*, и этот последний вид обладает некоторыми признаками (внесекционными), которые сближают его с *P. nigra*, а не с *P. suaveolens*, причем нам удалось насчитать 14 таких признаков [Там же]. Тем не менее, у *P. laurifolia* имеются оригинальные признаки, отсутствующие одновременно у *P. nigra* и *P. suaveolens*:

- 1) оси 1–2-годичных побегов сильно ребристы;
- 2) листья в среднем длиннее (особенно на поросли);
- 3) желёзки на стыке черешка и листовой пластинки бывают еще реже, чем у черного и душистого тополей (на основании нашего изучения образцов в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН в 2023 г.).

Это на морфологическом уровне означает видовую специфичность *P. laurifolia* и может объясняться давлением отбора в специфических условиях, а также изначально иным происхождением.

Исследовано 18 образцов из Западной Сибири. На нашей дендрограмме тополь лавролистный занял место ближе к *P. nigra*, чем к *P. suaveolens*. Значит, географическая близость и гибридизация оказались важнее секционной принадлежности, т.е. подтверждаются идея сингамеона, идея двух географических и т.п. «полюсов», идея экологической сущности секций у тополей и т.д. (см. выше). Тем не менее, *P. laurifolia* все-таки образовал свой большой кластер IV, отличный от большого кластера III, в котором преобладает *P. nigra*. Интересно, что по ITS (см. [Borkhert et al., 2023]) *P. laurifolia* оказался резко отличен и от *P. suaveolens*, и от *P. nigra*, образовав свой генетический «полюс».

В пределах своего кластера IV *P. laurifolia* оказался вместе только со своими гибридами: *P. × wobstii* (ближе всего), *P. × irtyschensis*, *P. × petrovskoe* и *P. × sibirica* (наличием единичных образцов, ставших «не туда» мы, как уже договорились, пренебрегаем). Для *P. × irtyschensis* это тривиальный результат, но для остальных гибридов *P. laurifolia* не всегда приводился в качестве одного из родительских видов (см. ниже).

Интересно, что *Populus laurifolia* образует две компактные группы элементарных кластеров, которые хоть и близки, но все-таки каждая из них еще ближе к каким-то другим образцам. Это напоминает такие же пары группировок у *P. × petrovskoe* и *P. × sibirica*, которые проявили половой диморфизм, но, к сожалению, половая принадлежность образцов *P. laurifolia* нами не изучалась.

Populus longifolia Fisch. – тополь длиннолистный

P. longifolia появился на Русской равнине недавно, не более двух-трех веков назад. Мы не знаем, «сбежал» ли он из ботанического сада, распространился ли в культуре в сельской местности, а потом уже «сбежал» и натурализовался, или же он занесен стихийно и стал расти на нарушенных землях вблизи селений. За уверенными заявлениями на эту тему нет убедительных фактов, хотя ясно, что в городах, в т.ч. в Москве, в последние десятилетия он иногда применялся в озеленении, но очень редко. Относительно происхождения этого вида имеются следующие гипотезы:

1) одна из форм *P. balsamifera*, попал в Россию через Западную Европу, как и другие североамериканские тополя [Dippel, 1892; Karhu, Namet-Ahti, 1992], бытующая версия, но она ничем не подкреплена;

2) один из обособившихся американских клонов корневой поросли *P. trichocarpa*, с Аляски, появился в России ранее, чем в Западной Европе, т.е. привезен через Сибирь [Скворцов, 2008], слабые места гипотезы: в Северной Америке не наблюдался [Циновскис, 1977; Скворцов, 2008], коробочки, обнаруженные нами, оказались 2–3-створчатými и голыми (не 3-створчатými и опушенными, как у *P. trichocarpa*) [Чужеродная флора..., 2020];

3) обособившийся восточносибирский клон корневой поросли *P. suaveolens* (предположение Ю.А. Насимовича [Адвентивная флора Москвы..., 2012]), слабые места: листья без «носика», коробочки не только 3-створчатые;

4) гибрид северных бальзамических тополей (*P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, или *P. balsamifera* и *P. suaveolens*), т.к. коробочки с непостоянным числом створок, что характерно для гибридов, когда родительские виды имеют разное число створок (М.В. Костина, ранее не публиковалось).

Исследовано 9 образцов из Москвы и Московской области. На дендрограмме эти образцы разместились в четырех местах:

1) 5 образцов в большом кластере I в компактной группе вместе с одним образцом *P. × wobstii* (гибрид *P. laurifolia* и *P. longifolia*)

и одним образцом *Populus trichocarpa*; сам этот большой кластер образован преимущественно *P. suaveolens*;

2) один образец в том же большом кластере I, но вместе с *P. suaveolens*;

3) два образца в большом кластере II вместе с *P. × rasumovskoe* (гибрид *P. nigra* и *P. suaveolens*);

4) один образец в большом кластере IV вместе с двумя образцами *P. trichocarpa* (еще один образец *P. trichocarpa* тоже близко).

Мы видим, что близость к *P. suaveolens* несомненна: больше всего образцов (5!) оказались в большом кластере I, образованном именно *P. suaveolens*, а один образец – совсем вместе с *P. suaveolens*; да и третий случай (близость к *P. × rasumovskoe*) говорит о том же. И все-такистораживает «прицельная» близость к *P. trichocarpa*: образцов *P. trichocarpa* вообще мало (только 4), и три из них «встали» вместе с *P. longifolia*, а один – рядом. Интересно, что по ITS *P. longifolia* особенно близок к нашим образцам *P. trichocarpa*: все 7 образцов «встали» в той же части дендрограммы, а 5 образцов образовали общую с ним компактную группу кластеров.

Тем не менее, надо учитывать, что мы, вероятно, работаем не с настоящим американским *P. trichocarpa*, а с его европейским гибридом, который иногда фигурирует в литературе как тополь латышский (*P. × 'Lettland'*). Вторая составляющая этого гибрида не установлена, и это вполне может оказаться *P. longifolia*: с чем же еще мог спонтанно взаимодействовать *P. trichocarpa* на севере Русской равнины или в Скандинавии? Да и неопределенность с этой второй составляющей означает, что это какой-то вид, похожий на *P. trichocarpa*, т.к. в противном случае мы бы легко его узнали. Тогда близость *P. longifolia* к гибриду с участием *P. trichocarpa* находит второе объяснение. В общем, наши данные не противоречат трем гипотезам: обособление *P. longifolia* от *P. trichocarpa*, от *P. suaveolens* и от гибрида между ними. Да и удаленность от *P. balsamifera*, строго говоря, не доказана, т.к. этот вид нами не исследовался. Желательно аналогичным образом изучить все североамериканские бальзамические тополя, причем образцы должны быть из Северной Америки.

Populus × wobstii R.I. Schrod. ex Dippel – тополь Вобста

Относительно родительских видов *P. × wobstii* приводились разные мнения: 1) разновидность *P. suaveolens* (Пегель, 1889); 2) разновидность *P. balsamifera* [Dippel, 1892]; 3) *P. suaveolens × P. candicans* [т.е. *P. × jackii*] (по Шредеру – [Пегель, 1889; Соколов и др., 1951]); *P. simonii × P. suaveolens* [Karhu, Hamet-Ahti, 1992]; *P. laurifolia ×*

Populus tristis [Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999]; *P. laurifolia* × *P. tristis* (или *P. longifolia*) [Ascherson, Graebner, 1908; Цвелёв, 2001]; *P. laurifolia* × *P. longifolia* (наше предположение – [Чужеродная флора..., 2020]). В зависимости от предполагаемых родительских видов «меняется» и облик этого гибрида, т.к. хорошего описания никто не опубликовал, и «конструировать» облик приходится по составу родительских видов. Мы опираемся на классика дендрологии Альфреда Редера [Rehder, 1949] и наиболее поздних авторов [Koltzenburg, 1999; Цвелёв, 2001], но, разумеется, вместо *P. tristis* приводим *P. longifolia*, т.к. *P. tristis* (в узком смысле) всегда был исключительно редок в России (да и везде), и это название, как правило, относили к обычному и похожему на него *P. longifolia*. Согласно А. Редеру, *P. × wobstii* «похож на *P. laurifolia*, но веточки голые, слегка ребристые; листья ланцетные, максимальное расширение около середины» [Rehder, 1949].

В 2010 г. мы обнаружили в Москве целую рощу саженого тополя, который по своим признакам может быть гибридом *P. laurifolia* и *P. longifolia*, а также в первом приближении соответствует описанию Редера (МНА0091592 – [Аверченков и др., 2010]). Это позволяет описать тополь Вобста подробнее и, главное, привести диагностические признаки, отличающие его от похожих видов и гибридов. В целом *P. × wobstii* сходен с *P. laurifolia*: веточки подроста и порослевых побегов светлые и остроребристые, листья на них сравнительно узкие (ланцетные, продолговато-эллиптические). Но в кроне взрослых деревьев преобладают лишь слегка угловатые и менее светлые веточки (серовато-бежевые), а листья на них, как правило, имеют округло-клиновидные или округлые основания и более длинные черешки (лишь в 2–4 раза короче листовых пластинок). От весьма изменчивого тополя московского (*P. × moskoviensis* R.I. Schrod. ex Wolkenst.) тополь Вобста отличается теми же длинными черешками, а также «аккуратностью»: листья взрослых деревьев примерно одной формы и размера, все относительно крупные и вытянутые. Разница в цвете верхней и нижней поверхности листа тоже чуть больше. Еще четче выражены отличия от *P. longifolia*: веточки все-таки угловатые, а иногда и ребристые, дерево высокое (до 20–25 м, не 15–18), ствол с возрастом не наклоняется, обильная корневая поросль отсутствует.

Исследовано 3 образца из Москвы. На нашей дендрограмме 2 образца *P. × wobstii* разместились вместе с *P. laurifolia*, причем ближе других гибридов с участием *P. laurifolia*. Кроме того, один образец оказался внутри компактной группы *P. longifolia*. В общем, молекулярно-генетические данные подтверждают, что мы нашли в Москве именно этот

гибрид и именно к нему относится наше описание, хотя правомочность названия *Populus × wobstii* остается под вопросом и, кроме того, желателен анализ более обширного материала.

Populus simonii Carriere – тополь Симона, или китайский

P. simonii, который культивируется в Москве, – это несколько вегетативных клонов из Китая, введенных в озеленение Европы французской фирмой «Симона». Считается одним из бальзамических тополей, но имеет голые черешки, небольшой цветовой контраст верха и низа листа и некоторые другие признаки черных тополей, т.е. не исключена межсекционная гибридная природа этого вида.

Нами обследовано 8 московских образцов, из которых 7 относятся к полуплаучей форме (*P. simoni* var. *pendula* С.К. Schneid.). На дендрограмме 6 образцов образовали компактную группу элементарных кластеров в большом кластере I рядом с *P. suaveolens*. Еще два образца оказались вместе с *P. × sibirica* в совсем разных кластерах. Комментировать этот результат преждевременно.

Populus talassica Kom. – тополь таласский

P. talassica [*P. macrocarpa* (Schrenk) N. Pavl. et Lipsch.] – среднеазиатский тополь, представитель секции бальзамических тополей, близок к *P. suaveolens* и в XIX в. даже рассматривался как одна из его форм.

Исследовано 9 образцов из Средней Азии (Киргизия, Казахстан). Продемонстрировал монолитность, сформировав тесную группу элементарных кластеров, в которой совсем нет других видов. Вся эта группа «встала» на дендрограмме близко к *P. afghanica* и *P. suaveolens*, хотя первый вид относится к черным тополям. Не исключено, что объединение этих видов (а заодно *P. simonii* и *P. longifolia*) осуществляется по принципу «все, что угодно, лишь бы не *P. nigra* и совсем близкие к нему формы».

? *Populus trichocarpa* Torr. et Gray ex Hook. – тополь волосистоплодный

См. описание *P. longifolia*.

Нотосекция Aigeiros × Tacamahaca – межсекционные гибриды черных и бальзамических тополей

Все гибриды черных и бальзамических тополей обладают сходными промежуточными признаками двух секций. Как правило, это высокие деревья (исключение – *P. longifolia*, *P. tristis* Fisch.). Укороченные побеги представлены преимущественно лептобластами, но также слабо развитыми дискобластами. Почки и молодые листья смолистые. Черешки

по длине от примерно равных листовой пластинке до уступающих ей в 1,5–2,5 раза; опушенные или реже голые; в верхней половине не сильно, но отчетливо сплюснутые с боков (лишь у возвратных гибридов с бальзамическими тополями совсем не сплюснутые); на верхней стороне, у многих или хотя бы у некоторых листьев, с узким и иногда прерывающимся желобком. Листовые пластинки голые или чуть опушенные; по длине от чуть превышающих свою ширину до превышающих ее в 1,2–2,5 раза (реже пластинки почти округлые или округло-сердцевидные, но с оттянутым кончиком, за счет которого длина все равно оказывается чуть больше ширины). По форме листовая пластинка может быть самой разной, но только не узколанцетной, строго дельтовидной (треугольной), лопастной или неправильной. Основание листовой пластинки тоже может быть почти любым, но для ряда видов весьма характерно сложное («грушевидное») основание: у самого черешка почти округлое, а на удалении от него ширококлиновидное; иногда в местах перехода от одного типа основания к другому имеются две симметрично расположенные выемки. Основание в той или иной степени плавно переходит в боковой край, который может быть в различной степени выпуклым (вплоть до округлого) или почти прямым. Переход основания в боковой край или совсем не выражен, или довольно заметен, и в этом случае лист оказывается сглаженно-ромбовидным. Край листовой пластинки без крупных неравных тупых зубцов (как у осины и крупнее). Нижняя сторона листовых пластинок чуть бледнее или значительно бледнее верхней, зеленовато- или серовато-беловатая, но не бывает чисто белой. Коробочки обычно с оттянутым носиком, по длине заметно превышающие ширину, на ножках значительно короче 10 мм.

Встречаются гибриды с резким смещением к одной из родительских секций, что можно объяснить возвратным скрещиванием с одним из родительских видов.

П.Л. Богданов (1965) доказал, что гибридные тополя (в основном, межсекционные гибриды) растут в среднем быстрее представителей «чистых» видов. По нашим наблюдениям, они также чаще «убегают» из культуры. Все это означает их большую «жизненность» в городских условиях. Возможно, по этой причине они составляют основную массу тополей уличного и дворового озеленения, хотя это могло произойти и в результате случайных процессов «перемешивания» видов. Так или иначе, но в природной обстановке межсекционные гибриды (и особенно с равным выражением секционных признаков обеих секций) очень редки, т.е. разрывающий естественный отбор препятствует их длительному существованию в качестве гибридогенных видов, смещая чашу весов в ту или иную сторону.

Populus × rasumovskoe R.I. Schrod. ex Wolkenst. – тополь Разумовского

Мы понимаем под *P. × rasumovskoe* обычный московский культивар с овальными листьями, у которых на вершине узкий «носик» длиной 1–2 см. Более полное описание этого культивара публиковалось ранее [Гарин, Насимович, 2018; Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023], но и приведенной здесь характеристики достаточно, чтобы его узнать. Можно разве что дополнить, что крона у *P. × rasumovskoe* раскидистая и, как правило, слегка плакучая.

Один из спонтанных гибридов, обнаруженных до 1882 г. Р.И. Шредером на территории Московской сельскохозяйственной академии (МСХА) близ Москвы [Wolkenstein, 1882]. Вегетативно размножен Р.И. Шредером и продавался на сельскохозяйственной выставке. П.Е. Волкенштейн побывал на этой выставке и привел следующее описание: «Гибрид с участием *P. nigra*, опыленного пыльцой *P. suaveolens*. Большое дерево, листья округлые, меньше, чем у предыдущего сорта (у тополя петровского). Побеги цилиндрические» [Ibid]. Удивительно, но этого описания оказалось достаточно, чтобы узнать данный культивар в Москве, т.к. он полностью соответствовал приведенным характеристикам, а других претендентов не нашлось.

Приведем представления о родительских видах: *P. nigra × P. suaveolens* [Ibid; Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023]; *P. candicans* (т.е. *P. × jackii*) × *P. suaveolens* [Регель, 1889]; *P. laurifolia × P. nigra* [Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999]; *P. × wobstii × P. laurifolia* [Karhu, Hamet-Ahti, 1992]; возвратный гибрид – *P. suaveolens × (P. nigra × P. suaveolens)* (еще одно наше предположение). Наше современное представление о родительских видах, основанное на морфологических признаках, совпадает с предположением Волкенштейна, высказанным при перво-описании вида. Это придает уверенность, что мы не только не ошиблись с родительскими видами, но и правильно определили сам культивар.

Проанализировано 34 образца из 18 точек московского озеленения. 30 из них образовали большой кластер II в первой группе кластеров, где господствует *P. suaveolens*. Поэтому один из предполагаемых родительских видов можно считать подтвержденным.

Важно также, что образцы не стали на дендрограмме совсем вместе с *P. suaveolens*, а образовали свой большой кластер, и это является косвенным доказательством, что вторым родительским видом является *P. nigra*, занимающий противоположный генетический «полюс» в роду *Tacamahaca*. Ведь при гибридизации, например, с *Populus simonii* или *P. afghanica*, которые вместе с *P. suaveolens* формируют кластер I, гибриды тоже могли бы оказаться в кластере I.

Еще 4 образца по одному или по два оказались в трех других больших кластерах, и этой информацией мы вполне можем пренебречь. Тем не менее, непосредственными «соседями» трех образцов являются различные гибриды с участием *Populus nigra*, а иногда – одновременно *P. nigra* и *P. suaveolens*, т.е. и это не выглядит случайностью.

Значит, родительские виды установлены. Это *P. nigra* и *P. suaveolens*. Однако наши данные позволяют установить также половую принадлежность каждого родительского вида. Соответствующие дендрограммы (результаты секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома), а также соответствующие рассуждения с арифметическими выкладками опубликованы нами ранее [Borkhert et al., 2023]. Суть их в том, что при анализе по женской линии (по хлоропластному геному) доля черных тополей в соседстве с *P. × rasumovskoe* в 2,5 раза превышает долю бальзамических тополей, т.е. по женской линии более вероятен представитель секции черных тополей, и, разумеется, этим представителем может быть только *P. nigra* (см. выше). При анализе по мужской линии (по половому локусу, т.е. по Y-хромосоме) доля бальзамических тополей в соседстве с *P. × rasumovskoe* в 3 раза превышает долю черных тополей, т.е. по мужской линии более вероятен представитель секции бальзамических тополей, и этим представителем может быть только *P. suaveolens*. Так как установленный пол одного из родительских видов автоматически определяет пол другого родительского вида, вероятности перемножаются ($2,5 \times 3 = 7,5$), и при переводе в проценты ($1 - 1/7,5$) это означает, что наши выводы правильны с вероятностью 87%. В общем, результат можно представить следующим образом: *P. × rasumovskoe* = *P. nigra* (женское дерево) \times *P. suaveolens* (мужское дерево).

Еще обратим внимание, что *P. × rasumovskoe* представлен исключительно мужскими особями и удивительно монолитен, не образует каких-либо подгрупп в пределах основной группы, т.е. это один мужской клон.

Populus × petrovskoe R.I. Schrod. ex Wolkenst. – тополь петровский

P. × petrovskoe – это, по нашему мнению, один из массовых культиваров современного московского озеленения [Чужеродная флора..., 2020; Borkhert et al., 2023]; имеется он и в других городах [Гарин, Насимович, 2018; Чужеродная флора..., 2020]. Проблемы, связанные с *P. × petrovskoe*, подробно рассмотрены нами ранее [Чужеродная флора..., 2018]. Суть их в том, что *P. × petrovskoe* – это один из спонтанных гибридов, обнаруженных до 1882 г. Р.И. Шредером на территории

Московской сельскохозяйственной академии (МСХА) близ Москвы [Wolkenstein, 1882], но потом, за время двух революций и трех войн, сведения о нем были утеряны, а российские озеленители стали по ошибке называть этот культивар тополем берлинским (*Populus × berlinensis* (K. Koch) Dippel) – гибридом *P. pyramidalis* и *P. laurifolia*. Мы же в итоге, вслед за А.К. Скворцовым (2010), пришли к мнению, что наш московский культивар является гибридом *P. × canadensis × P. laurifolia*, хотя А.К. Скворцов приписывал такой состав именно тополю берлинскому, доверяя российским озеленителям в определении используемого ими сорта.

Так или иначе, но *P. × petrovskoe* весьма легко узнается: крона молодых деревьев очень широкая, иногда не менее своей высоты; ветви первого порядка прямые и длинные, отходят от ствола упорядоченно («в виде веера»: нижние – вбок, средние – вверх под углом 45 градусов, верхние – почти совсем вверх), из-за чего старые деревья, лишившиеся нижних ветвей, иногда считаются полупирамидальными; листья в кроне взрослого дерева широко-яйцевидные (длина только в 1,2 раза больше ширины); основание листовой пластинки в первом приближении округлое или округло-усеченное, но весьма неровное, иногда с двумя выемками; старые древесные стволы густо закрыты вертикальными побегами из спящих почек; дерево окружено многочисленными корневыми отпрысками.

Исследовано 62 образца из 18 точек московского озеленения. Все они оказались во второй группе больших кластеров, где из «чистых» видов господствуют *P. nigra* и *P. laurifolia*, и оба этих вида, по нашим представлениям [Чужеродная флора..., 2020], являются родительскими для *P. × petrovskoe*, хотя *P. nigra* участвовал в гибридизации в виде своего гибрида *P. × canadensis*.

Важно также, что ни один образец не оказался в первой группе кластеров, образованной *P. suaveolens*, а также *P. maximowiczii*, *P. koreana*, *P. talassica*, *P. afghanica*, *P. simonii*, *P. longifolia*, *P. × rasumovskoe*, а потому все эти виды и гибриды можно уверенно исключить из числа предполагаемых родителей *P. × petrovskoe*. Исключим также *P. balsamifera* и *P. trichocarpa*, т.к. мы достоверно знаем, что *P. × petrovskoe* возник в Москве (в Петровско-Разумовском), где эти североамериканские виды не выращивались [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. Тогда у нас остается не слишком много вариантов: *P. nigra*, *P. laurifolia* и относительно редкий, но все-таки достоверно культивируемый *P. deltoides* s.l. Кстати, если *P. deltoides* s.l. в «чистом» виде редок, то в составе своего гибрида *P. × canadensis* он обычен в Москве.

Вернемся к нашей дендрограмме. В пределах второй группы кластеров образцы *Populus* × *petrovskoe* неравномерно распределились по всем трем большим кластерам: 43 – в кластере III, 15 – в кластере IV, 4 – в кластере V. Кластер III, в основном, и образован этим гибридом, причем исключительно мужскими особями, которые преобладают в Москве. Еще он образован черными тополями – *P. nigra* (вместе с *P. pyramidalis*), *P. deltoides* s.l., их гибридом *P.* × *canadensis*. Кластер IV образован *P. laurifolia* и *P.* × *petrovskoe*, причем тополь петровский представлен только женскими особями. Кластер V – преимущественно *P.* × *sibirica*, а в его составе, по нашему мнению, имеются те же *P. nigra* и *P. laurifolia*. Правда, еще в его составе, по нашему мнению [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020], имеется *P. suaveolens* (противоположный генетический «полюс»!), но, возможно, именно поэтому образцов *P.* × *petrovskoe* в кластере V особенно мало. Кроме того, какие-то образцы могли быть отнесены к *P.* × *petrovskoe* по ошибке, т.к. *P.* × *sibirica* и *P.* × *petrovskoe* в случае обрезки кроны, угнетения и т.п. воздействий очень похожи. Все это означает, что родительскими видами для *P.* × *petrovskoe* являются *P. nigra* и *P. laurifolia*.

Тем не менее, гибрид *P. nigra* и *P. laurifolia* известен как *P.* × *irtyschensis*, и он существенно отличается от *P.* × *petrovskoe*: почти нет желёзок на стыке черешка и листовой пластинки, заметно длиннее листья (анализ материалов гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и просмотр образцов, привезенных М.В. Костиной из Сибири). Значит, в составе *P.* × *petrovskoe* имеется еще один родительский вид, и выше говорилось, что единственным претендентом является *P. deltoides* s.l. (а в сочетании с *P. nigra* это *P.* × *canadensis*). Итак, родительский состав сложного гибрида *P.* × *petrovskoe*, согласно нашим молекулярно-генетическим данным, выражается следующим образом: *P.* × *canadensis* × *P. laurifolia*, или (*P. deltoides* s.l. × *P. nigra*) × *P. laurifolia*, что то же самое.

Напомним, что отечественные озеленители принимают *P.* × *petrovskoe* за похожий на него *P.* × *berolinensis*, который считается гибридом *P. pyramidalis* и *P. laurifolia* [Сырейщиков, 1907; Rehder, 1949; Koltzenburg, 1999; Цвелёв, 2001; Скворцов, 2006]. К сожалению, *P. pyramidalis* на нашей дендрограмме оказался в том же большом кластере III, где и *P.* × *canadensis*, т.е. молекулярно-генетический анализ в данном случае не может разрешить спор. Тут на помощь приходит морфология: согласно М. Колтценбургу, ветви у *P.* × *berolinensis* направлены вверх (т.е. крона пирамидальная), листовые пластинки от яйцевидных до ромбовидных, и еще этот тополь не образует корневых

отпрысков [Koltzenburg, 1999]. На рисунке [Ibid, tafel 26] видно, что листья довольно узкие (в 1,5–2 раза длиннее ширины). У нашего московского гибрида листья широкие и короткие (лишь в 1,2 раза длиннее ширины), он массово образует корневые отпрыски (наблюдение авторов) и вряд ли может считаться пирамидальным, т.е. это другой культивар. Кроме того, он возник в Москве, где *Populus pyramidalis* в конце XIX в. из-за климатических ограничений не мог выращиваться; это позднее селекционеры продвинули его на север, скрестив с *P. nigra* [Котелова, Стельмахович, 1963].

Если исходить из выясненного нами состава родительских видов, то наши молекулярно-генетические данные позволяют установить половую принадлежность каждого родительского вида.

Соответствующие дендрограммы и рассуждения опубликованы ранее [Borkhert et al., 2023]. Суть их в том, что при анализе по женской линии (по хлоропластному геному) доля черных тополей в соседстве с *P. × petrovskoe* в 1,7 раза меньше доли бальзамических тополей, т.е. по женской линии более вероятен представитель секции бальзамических тополей, и, разумеется, этим представителем может быть только *P. laurifolia* (см. выше). При анализе по мужской линии (по половому локусу, т.е. по Y-хромосоме) доля бальзамических тополей в соседстве с *P. × petrovskoe* несоизмеримо ниже доли черных тополей (0 против 19), т.е. по мужской линии возможен только представитель секции черных тополей, и этим представителем может быть только *P. × canadensis* (см. выше). Так как установленный пол одного из родительских видов автоматически определяет пол другого родительского вида, наши выводы правильны с вероятностью около 100%. Результат можно представить следующим образом: *P. × petrovskoe* = *P. laurifolia* (женское дерево) × *P. × canadensis* (мужское дерево).

В этом отношении интересно процитировать первоописание *P. × petrovskoe*, данное М. Волкенштейном: «Гибрид с участием *P. canadensis*, опыленного пыльцой *P. suaveolens*». *P. suaveolens* – очевидная ошибка Волкенштейна: бальзамическая составляющая могла быть представлена только *P. laurifolia*, т.к. веточки ребристые. Но и половая принадлежность исходных деревьев противоположная. К этому нужно относиться спокойно: Волкенштейн мог ошибиться, мог ошибиться Р.И. Шредер, нашедший этот спонтанный гибрид, и могли ошибиться технические работники, писавшие этикетки на сельскохозяйственной выставке, а Волкенштейн взял данные для статьи с этикетки. Важно, что одним из родительских видов признается *P. × canadensis*. Более поздние авторы называли другие родительские виды,

но видели ли они *Populus × petrovskoe*? Этого нельзя утверждать, и особенно, если речь идет о западных авторах, которые цитировали друг друга и российских коллег. А вот москвич А.К. Скворцов (2010), конечно, видел *P. × petrovskoe*, хотя принимал его за *P. × berolinensis*, и именно он утверждал, что родительским видом этого культивара является *P. × canadensis*, а не *P. pyramidalis*, как считается на западе для *P. × berolinensis*. Вторая составляющая – *P. laurifolia* – обычно не вызвала споров.

В общем, наши молекулярно-генетические исследования помогли установить половую принадлежность того и другого родительского вида для *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*. Что же касается видовой принадлежности, то она тоже устанавливается такими методами, но предположительно, и более убедительными становятся результаты, если привлечены также данные морфологии.

Еще о *P. × petrovskoe* можно сказать, что он чуть менее монолитен, чем *P. × rasumovskoe*: представлен двумя женскими и, наверное, несколькими мужскими клонами, которые, тем не менее, очень близки друг к другу.

Populus × sibirica G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov – тополь сибирский

P. × sibirica – это самый большой по численности вид тополя в Москве и большинстве городов Русской равнины и Южной Сибири [Насимович и др., 2019]. До недавнего времени принимался за интродуцированный из Северной Америки *P. balsamifera*, хотя были и другие представления [Крылов, 1957, 1961; Скворцов, 2007, 2010]. Судя по морфологическим признакам, *P. × sibirica* представляет собой гибрид *P. nigra* и какого-то из бальзамических тополей, до недавнего времени считалось – *P. balsamifera* [Скворцов, 2007], хотя молекулярные исследования вскоре заставили усомниться в этом [Скворцов и др., 2008]. Теперь появились веские аргументы, что бальзамическую составляющую представляет *P. × moscoviensis* [Адвентивная флора Москвы..., 2012; Чужеродная флора..., 2019], т.е. родительскими видами являются *P. nigra*, *P. laurifolia* и *P. suaveolens*. Размножается в культуре вегетативно, всхожих семян, как иногда считается, не дает, хотя некоторые заносы на пустыри объяснить бывает трудно.

Морфология *P. × sibirica* была описана сначала А.Г. Крыловым (1957, 1961), потом – А.К. Скворцовым (2007, 2010), чуть подробнее и с изображениями листьев – Ю.А. Насимовичем и др. [Адвентивная флора..., 2012; Насимович, Скворцов, 2018; Чужеродная флора..., 2020].

Эти же исследователи обратили внимание на некоторую неоднородность *Populus × sibirica*: при общем габитуальном и прочем сходстве по всей стране разные его экземпляры различаются временем осеннего сбрасывания листвы, степенью поражаемости молью-пестрянкой, долей листьев с базальными желёзками и др. [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020]. На этом основании даже была предпринята попытка выделить из состава *P. × sibirica* еще один гибрид – *P. × nevensis* Nasim., который отличается добавлением еще одного родительского вида – *P. deltoides* [Kostina et al., 2017], и все же реальность существования этого гибрида пока не доказана молекулярными данными и правильной говорить о генотипической изменчивости *P. × sibirica*. В последние годы изменчивость *P. × sibirica* особенно подробно и с привлечением количественных методов изучена А.В. Климовым и Б.В. Прошкиным [Прошкин, Климов, 2019, 2022; Климов, Прошкин, 2022].

P. × sibirica обладает всем комплексом признаков межсекционного гибрида черных и бальзамических тополей с равным вкладом обеих секций, а также раскидистой кроной (иногда как бы «неряшливой», нерегулярной) и характерными листьями. Листовые пластинки среднего размера, длиной до 8–10 см и шириной до 5–7 см (длина превышает ширину в среднем в 1,5 раза, реже в 2 раза); яйцевидные, яйцевидно-эллиптические или яйцевидно-ромбические (округло-ромбические); с максимальным расширением чуть ближе к основанию (в 1/4–1/3 листовой пластинки от основания). Основание клиновидное, ширококлиновидное или, чаще, «сложное» (округлое или чуть сердцевидное у самого черешка и ширококлиновидное на удалении от него); довольно плавно переходит в выпуклый или почти прямой боковой край. Верхушка острая, не резко оттянута в относительно широкий кончик длиной 1–2 см. Верхняя поверхность листа светло-зеленая, нижняя – беловато-зеленоватая, но разница в цвете не очень велика. Желёзки сверху на стыке черешка и листовой пластинки отсутствуют или имеются лишь на самых крупных листьях, иногда маленькие или чуть отодвинутые от черешка. Листья осенью желтеют и облетают раньше, чем у других тополей (наши наблюдения в Москве, а также измерения гербарных образцов в МНА). Коробочки голые, удлинённые (длина в среднем 9 мм, ширина в среднем 5 мм), с постепенно оттянутым тупым носиком, открываются двумя, значительно реже тремя створками, сидят на ножках длиной 1–1,5 мм; полностью раскрывшиеся створки закручиваются кнаружи [Костина, Насимович, 2012].

Нами исследованы 62 образца (2 – из Кемеровской обл., остальные – из 18 точек Москвы), которые оказались во всех больших кластерах,

кроме кластера I с господством *Populus suaveolens*. Еще можно сказать, что в первой группе больших кластеров (I, II), где господствует *P. suaveolens*, имеется всего 5 образцов *P. × sibirica*, причем 4 из них (80%) приводятся со знаком вопроса (спорное определение), а во второй группе (III, IV, V) с преобладанием *P. nigra* и *P. laurifolia* расположились 57 образцов *P. × sibirica*, из которых спорны только 24 (42%). Спорное определение для московских образцов *P. × sibirica*, у которых частично срезана или высоко поднята крона, вполне естественно, и в данном случае важно, что во второй группе кластеров надежно определены 33 образца, составляющие 58%. Из одного этого можно заключить, что в составе родительских видов *P. × sibirica* весьма вероятны *P. nigra* и *P. laurifolia*, а *P. suaveolens* отсутствует или имеет небольшую долю. Или можно предположить, что совокупная доля *P. nigra* и *P. laurifolia* заведомо больше доли *P. suaveolens* (например, три четверти и четверть).

Интересно сравнить большие кластеры I и II. В первом кластере *P. × sibirica* нет совсем. Во втором кластере добавляется *P. nigra* (в качестве составляющей гибрида *P. nigra* и *P. suaveolens*), и сразу же появляются 5 образцов *P. × sibirica*, но 4 из них со спорным определением, т.е. мы не можем сделать какие-либо выводы.

Значительно больше образцов *P. × sibirica* (14) оказалось в большом кластере III, где, наряду с гибридами *P. nigra*, имеется и сам *P. nigra* в чистом виде. Еще важно, что в этом кластере господствует *P. × petrovskoe* (43 образца), имеющий в своем составе оба предполагаемых родительских вида – *P. nigra* и *P. laurifolia*. Значит, мы находим надежное подтверждение, что *P. nigra* участвовал в образовании тополя сибирского, а также видим основание предполагать участие *P. laurifolia*. Наличие *P. × sibirica* в этом кластере не выглядит случайным или ошибочным еще и потому, что здесь сконцентрировались все мужские образцы *P. × sibirica*, которые в московском озеленении представлены гораздо меньше женских [Borkhert et al., 2023].

В большом кластере IV представлены 7 образцов *P. × sibirica*, и это существенно меньше, чем в предыдущем кластере. Кроме того, 6 образцов приведены со знаком вопроса. В этом кластере тоже много *P. × petrovskoe*, но «чистый» вид представлен *P. laurifolia*. Из материала этого и предыдущего абзацев следует, что *P. nigra* в большей степени, чем *P. laurifolia*, участвовал в формировании *P. × sibirica* (например, *P. nigra* – половина, а *P. laurifolia* – четверть).

Попутно заметим, что свести образование *P. × sibirica* к гибридизации *P. nigra* и *P. laurifolia*, даже возвратной гибридизации, вряд ли получится. Ведь достоверно доказанным гибридом *P. nigra* и *P. laurifolia*

является *Populus × irtyschensis*, и он в морфологическом плане заметно отличается от *P. × sibirica*. В общем, мы вынуждены искать еще один, третий, родительский вид, хотя он должен иметь сравнительно небольшую долю участия (не более четверти). Сложное основание листовой пластинки с закруглением близ черешка вроде бы подсказывает, что это *P. suaveolens* (пока это наиболее вероятная версия).

Больше всего образцов *P. × sibirica* (36) имеется в большом кластере V, который по сути и образован этим гибридом или гибридогенным видом; 28 образцов (78%) надежно определены, причем это исключительно женские деревья. Данный кластер находится в той же группе больших кластеров, где преобладают *P. nigra* и *P. laurifolia*, но все-таки заметно обособлен, т.е. *P. nigra* и *P. laurifolia* ближе друг к другу, чем к своему гибриду *P. × sibirica*! В этом можно усмотреть влияние третьей составляющей *P. × sibirica*. Ранее мы пришли к выводу, что доля генов этого третьего вида не может быть более четверти, но его влияние, как мы видим, очень сильное, а потому можно предположить, что это вид с противоположного генетического «полюса». Пока это единственное молекулярно-генетическое подтверждение участия *P. suaveolens*, причем формально вместо него может быть любой «чистый» вид из большого кластера I, а также *P. balsamifera*, который нами не исследовался.

В общем, наш предварительный вывод: *P. nigra × (P. laurifolia × ? P. suaveolens)*. Участие именно *P. suaveolens* более соответствует морфологическим данным (форма листовой пластинки и особенно форма основания) и географическим данным (вид впервые описан в Сибири, где имеются *P. suaveolens* и другие предполагаемые виды).

Если на основании молекулярно-генетических данных нам не удалось существенно дополнить сведения о родительских видах *P. × sibirica*, то мы смогли чуть иначе взглянуть на статус этого вида. Обычно *P. × sibirica* воспринимается в качестве такого же гибридного культивара, как *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*. Но эти два культивара возникли в результате единичного акта межсекционной гибридизации в известном месте и в известное время, после чего «тиражировались» за счет вегетативного размножения; они в первом приближении монолитны, образовали на дендрограмме компактные группы элементарных кластеров, «впустив в свои ряды» довольно мало образцов других видов, причем в некоторых случаях наличие «чужих» видов можно объяснить ошибками в определении.

P. × rasumovskoe, если пренебречь единичными экземплярами, «сконцентрировался» в одном большом кластере, причем это исключительно мужские деревья. *P. × petrovskoe* – в двух кластерах, один из которых

представлен многочисленными мужскими растениями, а другой – женскими, которых поменьше. Ситуация с *Populus* × *sibirica* несколько иная. Он тоже, как и *P.* × *petrovskoe*, образовал на дендрограмме два «сгущения» – мужское и женское. Но женское «сгущение» больше мужского, и в обоих «сгущениях» имеются группы образцов, молекулярно удаленные одна от другой. Это говорит об относительно высокой генетической изменчивости *P.* × *sibirica*.

На существование 2–3 женских и одного мужского клона указывал еще А.К. Скворцов (2010). Мы не знаем, где и когда он возник, как распространился почти по всей стране. В качестве самостоятельного вида он впервые замечен Г.В. Крыловым (1957) в предгорьях Алтая и Саян, причем в естественной обстановке, где, согласно тому же Г.В. Крылову (1961), образовал несколько рощиц, хотя эту информацию потом никто не подтвердил. В дальнейшем, благодаря А.К. Скворцову (2008), утвердилось мнение, что *P.* × *sibirica* – это культивар неизвестного происхождения, а его находки в природе – результат «бегства» из культуры. Где бы ни возник *P.* × *sibirica*, но он при относительной монолитности (при визуальном сходстве по всей стране) в генетическом отношении не вполне однороден, представлен несколькими женскими и, возможно, несколькими мужскими клонами, и, значит, ему более подходит статус гибридогенного вида, сформировавшегося на пересечении генных потоков от трех видов. Соотношение генов родительских видов в этом случае может быть любым, не обязательно кратным 25% (не обязательно 25%, 50% и т.п.). Тем не менее, морфологическая однородность, связанная с долгим культивированием (с вегетативным размножением), сближает его с культиварами.

P. × *irtyschensis* Chang Y. Yang – тополь иртышский

Состав родительских видов *P.* × *irtyschensis* очевиден: на юге Сибири и рядом, за пределами России, он встречается в местах контакта *P. nigra* и *P. laurifolia*, обладает промежуточными признаками. Считается, что *P.* × *irtyschensis* образуется в ходе односторонней гибридизации родительских видов (см. выше описание *P. laurifolia*).

Изучено 7 образцов, которые распределились по большим кластерам неравномерно.

В кластере I их нет, т.е. *P. suaveolens* и другие виды, образующие этот кластер, не могут быть родительскими для *P.* × *irtyschensis*.

В кластере II – один образец; кластер отличается от предыдущего добавлением *P. nigra* (в качестве составляющей гибрида *P.* × *rasumovskoe*), и это означает, что *P. nigra* в принципе может быть родительским видом для *P.* × *irtyschensis*.

В кластере III – тоже один образец; именно в этом кластере больше всего образцов *Populus nigra* и также *P. × petrovskoe*, в составе которого присутствуют *P. nigra* и *P. laurifolia* (см. выше).

В кластере IV – 3 образца *P. × irtyschensis*, больше всего. Этот кластер образован *P. laurifolia*, и здесь тоже много *P. × petrovskoe*.

Еще 2 образца *P. × irtyschensis* имеются в кластере V, образованном *P. × sibirica* и *P. × petrovskoe* (двумя гибридами с участием *P. nigra* и *P. laurifolia*).

В элементарных кластерах *P. × irtyschensis* тоже, как правило, располагается вместе с этими двумя видами и их гибридами. В общем, все эти данные подтверждают предполагающийся состав *P. × irtyschensis*: *P. nigra* × *P. laurifolia*, но в данном случае мы проверяем не правильность представлений о родительских видах, а правильность молекулярно-генетического анализа. Ранее подобное молекулярно-генетическое подтверждение, хоть и другим способом, приводили китайские авторы [Jiang et al., 2016].

Интересней другое: *P. × irtyschensis* не образовал одной компактной группы кластеров, а по 1–2 образца «встал» в разных местах дендрограммы. Это означает его генетическую неоднородность, т.е. возникновение в результате многих актов независимой гибридизации, что тоже тривиально. Он может повторять генотипическую изменчивость своих родительских видов, которые тоже (особенно *P. nigra*) «разбрелись» по разным кластерам. Все это резко отличает *P. × irtyschensis*, природный гибрид, от гибридных культиваров (особенно от *P. × rasumovskoe*), располагающихся на дендрограмме компактно. Даже *P. × sibirica*, представленный несколькими клонами, образовал на дендрограмме только две компактные группы – мужскую и женскую.

? *Populus deltoides* s.l. × *P. × moscoviensis* R.I. Schrod. ex Wolkenst.

В московском озеленении иногда (спорадически, отдельными экземплярами) используется межсекционный гибрид с крупными яйцевидными листьями, желёзками на стыке черешка и листовой пластинки (реже без желёзок), а также округлыми или почти округлыми в сечении 1–2-годовалыми «веточками» (осями побегов); основания листовой пластинки округлые, реже прямые, широко-клиновидные или чуть сердцевидные. Этот культивар (или группа похожих культиваров?) фигурирует в озеленительной литературе как «тополь крупнолистный». Иногда ему приписываются бинарные названия *P. candidans* или *P. angulata*, которые изначально относились к двум разным американским гибридам неизвестного происхождения [Rehder, 1949]. У *P. candidans*, если

это то же самое, что *Populus × jackii* [Цвелёв, 2001], должны быть отчетливо сердцевидные листья [Rehder, 1949], т.е. к нашему крупнолистному тополю это название нельзя относить в любом случае. Сходства с *P. angulata* больше, но по описанию *P. angulata* обладает сильно угловатыми «веточками» [Ibid]. Аналог *P. angulata* с такими «веточками» мог бы получиться при гибридизации *P. deltoides* и *P. laurifolia*, аналог *P. × jackii* с сердцевидными листьями – при гибридизации *P. deltoides* и *P. suaveolens* (хотя он имел бы более опушенные черешки). Что же касается нашего гибрида, то он мог бы получиться при гибридизации *P. deltoides* и *P. × moscoviensis* (*P. laurifolia* × *P. suaveolens*). Эту версию мы пока считаем предпочтительной: крупные листья и желёзки – от *P. deltoides*; сильной угловатости нет, т.к. влияние *P. laurifolia* не велико – четверть; сердцевидности почти нет, т.к. влияние *P. suaveolens* тоже не велико – четверть.

Изучены 4 образца из московского озеленения, и все они оказались во второй группе больших кластеров, где господствуют *P. nigra* и *P. laurifolia*, но также имеются образцы *P. deltoides* и его гибрида *P. × canadensis*. Это соответствует или, по крайней мере, не противоречит идее, что *P. deltoides* внес наибольший вклад в образование данного сложного гибрида.

Если рассмотреть предложенный нами гипотетический состав этого гибрида, то на долю видов второй группы (*P. deltoides*, *P. laurifolia*) приходится три четверти вклада, на долю *P. suaveolens* – четверть, и этим тоже можно объяснить, почему все образцы нашего крупнолистного тополя оказались во второй группе больших кластеров.

Распределение нашего сложного гибрида по кластерам второй группы (III, IV, V) можно считать равномерным: 1, 1 и 2 образца; и это естественно, т.к. во всех этих кластерах имеются по 1–2 предполагаемых родительских вида (*P. deltoides*, *P. laurifolia*, а где-то даже в сочетании с *P. suaveolens*). Примечательно, что больше всего образцов (два) оказалось в кластере V, образованном *P. × sibirica*. Это можно связать с наличием в составе *P. × sibirica* сразу двух родительских видов нашего гибрида (*P. laurifolia*, *P. suaveolens*), но, конечно, на базе столь малого числа образцов не следует делать далеко идущие выводы.

Еще одну «подсказку» могут дать элементарные и т.п. кластеры, куда «встали» образцы нашего сложного гибрида. Ближайшими соседями оказались *P. × canadensis* и *P. × sibirica*, и это никак не противоречит предыдущей информации, т.к. оба эти гибридогенных вида имеют в своем составе предполагаемые родительские виды нашего гибрида, причем в общей сложности – все три.

В общем, молекулярно-генетический анализ подтвердил наше предположение [Чужеродная флора..., 2020], но, конечно, для достоверных выводов желательно исследование американских тополей (*Populus deltoides*, *P. balsamifera* и др.) на обширном материале. Дополнительно должны быть обследованы и наши крупнолистные тополя, т.к. не исключено, что это сборная группа с разными родительскими видами.

? *Populus × sibirica × P. × petrovskoe*

Обследованы 3 образца из московского озеленения с соответствующими промежуточными признаками. Все они «встали» в большой кластер IV вместе с межсекционными гибридами *P. × petrovskoe* и (чуть реже) *P. × sibirica*. Значит, это либо гибриды соответствующих видов, либо *P. × petrovskoe* с морфологическим уклонением к *P. × sibirica*. Иногда в московском озеленении обнаруживаются экземпляры и с другими промежуточными признаками, которые можно трактовать как *P. × sibirica × P. × rasumovskoe* или *P. × petrovskoe × P. × rasumovskoe*, но в сравнении с основными гибридами и гибридогенными видами (*P. × sibirica*, *P. × petrovskoe*, *P. × rasumovskoe*) численность их невелика. Вероятно, вегетативное размножение гибридных тополей в питомниках все-таки сдерживает спонтанную гибридизацию. На пустырях, железных дорогах и в т.п. местах, где развивается спонтанный самосев тех же тополей, отнесение конкретных экземпляров к тому или иному известному виду или гибриду затруднено в большей степени (наблюдения авторов в Москве, личное сообщение А.Н. Пузырёва на основании наблюдений в Ижевске).

Populus nigra × P. × sibirica

Обследованы 8 образцов из городского озеленения Новосибирска, который находится внутри природного ареала *P. nigra* и в котором *P. × sibirica* является массовым видом городского озеленения. 4 образца «встали» в кластер II (с господством *P. × rasumovskoe*), причем оказались рядом друг с другом и вместе с близкими видами и гибридами (*P. nigra*, *P. × irtyschensis*). Напомним, что *P. × irtyschensis* – это гибрид *P. laurifolia* и *P. nigra*, причем оба эти вида входят также в состав *P. × sibirica*. Два образца «встали» в кластер III (с господством *P. nigra*), причем оказались рядом друг с другом и вместе с мужскими образцами *P. × sibirica*, т.е. в гибридизации, наверное, участвовали мужские деревья тополя сибирского. Еще 2 образца – в кластер V (с господством женских образцов *P. × sibirica*), причем оказались рядом друг с другом и тоже вместе с близкими видами и гибридами (*P. nigra*,

Populus × sibirica, *P. × irtyschensis*). Наверное, в данном случае в гибридизации участвовали женские образцы тополя сибирского. Эти примеры доказывают, что тополь сибирский, вопреки бытующему мнению, хотя бы иногда размножается семенным путем или, по крайней мере, способен на возвратную гибридизацию с *P. nigra*, причем в качестве как женского, так и мужского растения.

Populus deltoides s.l. × *P. suaveolens*

Обследован 1 московский образец с таким определением. Он обладал всеми общими признаками межсекционного гибрида [Адвентивная флора..., 2012; Чужеродная флора..., 2020], крупными листьями и желёзками на стыке черешка и листовой пластинки (предположительно от *P. deltoides*), а также отчетливо сердцевидными листьями – почти как у *Tilia cordata* L. Напомним, что сердцевидность возникает при гибридизации *Populus deltoides* с любым бальзамическим тополем, у которого округлое основание листа, и это, прежде всего, *P. suaveolens*, *P. balsamifera*, иногда – *P. trichocarpa*. Обычно наши тополя с крупными сердцевидными листьями определяются как *P. candicans* или, согласно Н.Н. Цвелёву (2001), как *P. × jackii*, что то же самое, но корректнее. *P. × jackii* – это гибрид *P. balsamifera* и *P. deltoides* [Rehder, 1949], но в России мы, наверное, в большинстве случаев имеем дело с морфологическим аналогом – *P. deltoides* s.l. × *P. suaveolens* [Чужеродная флора..., 2020].

Наш единственный образец оказался в большом кластере I, обозначенном, прежде всего, *P. suaveolens*, причем он «встал» вместе с *P. suaveolens* и близким к нему возвратным гибридом, хотя в кластере I присутствуют еще 4 «чистых» вида тополей. Так как вторая составляющая нашего гибрида очевидна, мы считаем, что молекулярно-генетический анализ подтвердил наше понимание сердцевидных тополей в России, хотя пока это предварительный вывод на основании исследования единственного образца.

Populus longifolia / *P. × sibirica*

Три образца из Московского региона; с соответствующими промежуточными признаками; оказались в кластере IV с господством *P. laurifolia* и *P. × petrovskoe*. «Соседями» по элементарным и т.п. кластерам оказались *P. × wobstii* (*P. laurifolia* × *P. longifolia*) и *P. × irtyschensis* (*P. nigra* × *P. suaveolens*). В первом случае отчетливо проявляется близость к *P. longifolia*, во втором – к *P. × sibirica*, т.е. не исключена сложная гибридная природа образцов. Пример показывает, что *P. longifolia*

действительно гибридизирует с тополями городского озеленения, и, значит, они могут участвовать в формировании новых динамических состояний сингамеона (новых «видов»).

Другие гибриды

На дедрогамме представлены еще 3 гибрида, но каждый из них присутствует лишь в одном-двух экземплярах, и потому мы лишь кратко упомянем эти случаи. *Populus suaveolens* × *P. s.p.* – это гибрид с большим участием тополя душистого, и молекулярный анализ подтвердил это, но не помог определить вторую составляющую. В двух следующих случаях на основании морфологических признаков мы дали два варианта определения (*P.* × *rasumovskoe* / *P.* × *sibirica*; *P.* × *sibirica* / *P.* × *canadensis*), и молекулярный анализ помог определить образцы как *P.* × *rasumovskoe* и *P.* × *sibirica*, но не объяснил, почему они обладают промежуточными признаками. Возможно, это результат внешнего воздействия – обрезки и т.п.

Статус таксонов

Все таксоны в пределах подрода *Tacamahaca* свободно скрещиваются, причем не только в культуре, но и в природе. Такие надвидовые системы с общим генофондом в последнее время называют сингамеонами (syngameon). Но сингамеон – широкое понятие и включает случаи эпизодического обмена генами, случаи обмена лишь в настоящее время, а перед этим обмена уже не было и т.д. В нашем же случае обмен генами происходил и происходит интенсивно и постоянно, т.к. ареалы таксонов тесно соприкасаются или даже налегают один на другой. С этих позиций следует рассматривать гибридизацию, видообразование и т.п. процессы у тополей, но в целях флористики и практической систематики отказ от «традиционных» видов в пределах данного подрода был бы неудобным, т.к. они обладают своими ареалами и морфологически хорошо узнаваемы.

Секции в пределах подрода (черные тополя, бальзамические тополя) тоже целесообразно сохранить, хотя они имеют лишь экологический смысл и не отражают родственные связи между видами. Само понятие «родственные связи» в данном случае лишено смысла, т.к. степень сходства между таксонами определяется не временем их расхождения, а мощностью «межвидовых» генных потоков и современным давлением отбора. Виды в этом случае отражают разные варианты равновесия между генными потоками, нивелирующими все различия, и естественным отбором, удерживающим специфику каждого «вида» (каждого динамического состояния системы) в тех или иных условиях.

Основными природными динамическими состояниями (природными видами) подрода *Tacamahaca* в пределах России являются *Populus nigra*, *P. suaveolens* и *P. laurifolia*, хотя, возможно, в эту же группу со временем войдет также *P. longifolia*. *P. nigra* и *P. suaveolens* представляют противоположные «полюса» евразийского сингамеона, а *P. laurifolia* существует на пересечении генных потоков от них. *P. longifolia* проник на Русскую равнину 2–3 века назад, обособившись от какого-то из северных бальзамических тополей (*P. suaveolens*, *P. balsamifera* или *P. trichocarpa*), и занял обширный север Русской равнины, где раньше не было природных видов данного подрода.

Между всеми природными видами, кроме разве что *P. longifolia*, известны природные межвидовые гибриды (если эти виды считать расами, то это межрасовые гибриды). Наиболее известен из них *P. × irtyschensis* (*P. laurifolia* × *P. nigra*), т.к. родительские виды резко различаются морфологически (принадлежат к разным секциям) и на значительной площади имеют общий ареал. *P. × irtyschensis* в виде примеси присутствует везде в местах контакта родительских видов, и тогда это обычный гибрид, но если в той или иной местности он полностью поглотил родительские виды, то приобретает черты гибридного вида, хотя вряд ли стабилизировался и потому обладает большим размахом признаков.

Природным гибридом (или, по крайней мере, спонтанным гибридом) трех основных природных российских видов *Tacamahaca*, вероятно, является *Populus × sibirica*, но этот вопрос целесообразно рассмотреть после уточнения статуса *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe*.

Московские культивары *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* обладают характерным обликом и относительной генетической монолитностью (образовали на дендрограммах компактные группы элементарных кластеров), а потому, вероятнее всего, представлены одним вегетативным клоном или группой совсем близких вегетативных клонов. Согласно А.К. Скворцову (2010), в России имеются 3 мужских клона и 1 женский клон *P. × petrovskoe*, хотя автор ошибочно относил эту информацию к *P. × berlinensis* [Чужеродная флора..., 2020]. Так или иначе, но *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* возникли в результате единичного акта гибридизации между родительскими таксонами, т.е. это именно культивары, а не совокупность разных гибридов тех же видов, как, например, *P. × irtyschensis*. Наверное, и обозначаться они должны соответствующим образом, а не в качестве гибридов с бинарным названием. А.К. Скворцов (2010) предлагал следующие обозначения – *P. × 'Razumovskiana'* и *P. × 'Petrowskiana'*. Если

опираться на более раннюю публикацию П.Е. Волкенштейна [Wolkenstein, 1882], которую А.К. Скворцов мог не знать, то правильней называть их *Populus* × ‘Rasumovskoe’ и *P.* × ‘Petrovskoe’. Тем не менее, мы пока следуем традиции и не рискуем что-то предлагать в статье, которая вряд ли будет широко известна. Однако, если имеются другие гибриды между теми же видами, то желательно избегать этих бинарных названий и пользоваться обозначениями *P. nigra* × *P. suaveolens* и *P.* × *canadensis* × *P. laurifolia*.

Иное положение занимает *P.* × *sibirica*, который при относительной морфологической монолитности продемонстрировал значительное генетическое разнообразие. Если он действительно является результатом спонтанного взаимодействия трех российских тополей, то по статусу должен быть близок к *P.* × *irtyschensis* (гибридогенный вид). Тем не менее, *P.* × *sibirica* все-таки монолитней *P.* × *irtyschensis*, и это, вероятно, связано с широким культивированием и вегетативным размножением в питомниках. В общем, *P.* × *sibirica* по статусу промежуточен между культиваром и гибридогенным видом, а потому «имеет право» на бинарное название.

P. pyramidalis в северной половине Русской равнины (точнее – *P. nigra* × *P. pyramidalis*) – это совокупность нескольких независимо полученных искусственных гибридов *P. nigra* и *P. pyramidalis*, т.е. совокупность культиваров с теми же родительскими видами.

Упомянем также *P. koreana* и *P. maximowiczii*, которые, по нашим молекулярно-генетическим данным, идентичны *P. suaveolens* и должны быть отнесены к этому виду, описанному еще в 1841 г. [Скворцов, 2008]. В лучшем случае, если они произрастают в регионах, где были впервые описаны (*P. koreana* в Корее, *P. maximowiczii* на Дальнем Востоке южнее Амура), то претендуют на статус географических рас. Говорить же о разных видах, подвидах и даже географических расах в пределах одного региона (например, Приморья) бессмысленно. Имеются лишь особи одного изменчивого вида с внешним морфологическим отклонением в ту или иную сторону, иногда – к той или иной географической расе.

Выводы

1. На основании нашего исследования удалось выяснить степень молекулярно-генетического сходства между российскими тополями (*P.*, Salicaceae) подрода *Tacamahaca* (*Populus nigra*, *P. suaveolens*, *P. laurifolia* и др.), т.е. между черными тополями (секция *Aigeiros*), бальзамическими тополями (секция *Tacamahaca*), а также их природными

и культурными гибридами. Кластеризацию, вполне согласующуюся с географией тополей, а также их систематикой на основании морфологических данных, удалось получить только при совместном использовании участков полового локуса (и гена *ARR17*) и традиционно применяемых в этих целях многокопийных и однокопийных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК (*NTS 5S рДНК*, *ITS*, *DSH 2*, *DSH 5*, *DSH 8*, *DSH 12*, *DSH 29*, 6, 15, 16, *X18*, *trnG-psbK-psbI*, *rps2-rpoC2*, *rpoC2-rpoC1*), т.е. на основании всех изученных фрагментов генома.

2. В целом подтверждены теоретические воззрения авторов, предложенные ранее [Насимович, Васильева, 2019; Насимович и др., 2019]: черные и бальзамические тополя России и сопредельных стран, благодаря мощным потокам генов между видами, представляют собой надвидовую систему с общим генофондом – сингамеон (*syngameon*); секции в подроде *Tacamahaca* являются экологическими (черные тополя – на равнинах, бальзамические – в горах), их диагностические признаки приспособительны; принадлежность к той или иной секции не отражает родственные связи между видами; противоположными «полюсами» данной надвидовой системы являются *Populus suaveolens* (самый восточный и самый горный тополь в самом суровом климате) и *P. nigra* (самый западный и самый равнинный тополь в умеренном климате); эти же два вида наиболее удалены друг от друга морфологически и, как выяснилось, – в генетическом отношении тоже; остальные виды тополей Евразии по всем этим показателям в той или иной степени промежуточны; виды, наиболее близкие географически (с пересекающимися ареалами), оказываются наиболее близки в генетическом отношении, причем вне зависимости от секционного положения.

3. Подтверждено также положение китайских авторов [Wang et al., 2019], что образцы распределяются по кластерам высших порядков не только в зависимости от видовой принадлежности, но также по аллелям – из-за генетической близости всех видов и высокого полиморфизма каждого из них. В нашем случае распределение происходило с учетом полового диморфизма и других форм полиморфизма, особенно при анализе по отдельным фрагментам генома. При анализе по совокупности исследованных локусов эта тенденция ослабевает, и распределение осуществляется в первом приближении по видам, хотя имеются отдельные образцы, располагающиеся хаотично.

4. Получены сведения по конкретным видам и другим таксонам российских тополей. *P. nigra* (*P. nigra* var. *nigra*) в генетическом отношении весьма полиморфен, и этот полиморфизм хотя бы отчасти объясняется

гибридизацией в разных частях ареала с разными другими тополями; по степени удаления от *Populus nigra* различные таксоны расположились следующим образом: *P. pyramidalis* (правильней – *P. nigra* var. *nigra* × *P. nigra* var. *italica*) – *P. × canadensis* – *P. × irtyschensis* и *P. × sibirica* – *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* – *P. suaveolens* и близкие к нему виды, в т.ч. *P. longifolia* и *P. × rasumovskoe* (данными по *P. afghanica* и т.п. мы пренебрегаем из-за малой выборки), т.е. расположились предельно логично. *P. suaveolens* особенно полиморфен в генетическом отношении, в разных случаях (по разным фрагментам генома и, возможно, в разных регионах) близок к тому или другому виду тополей, но только не к *P. nigra*; кроме того, значительная часть его образцов обособлена ото всех исследованных таксонов. По степени удаления от *P. suaveolens* различные таксоны расположились следующим образом: *P. koreana* и *P. maximowiczii* (идентичны *P. suaveolens*) – *P. talassica*, *P. longifolia*, *P. simonii* – *P. × rasumovskoe* – *P. laurifolia* – *P. nigra*. *P. laurifolia* частично обособлен ото всех видов тополей (особенно по ITS); по степени удаления от него исследованные таксоны расположились следующим образом: *P. × wobstii* (гибрид *P. laurifolia*) – *P. × irtyschensis*, *P. × petrovskoe* и *P. × sibirica* (еще три гибрида *P. laurifolia*) – *P. nigra* – *P. × rasumovskoe*, *P. suaveolens*, *P. longifolia* и др.

5. Совместный анализ данных секвенирования участков полового локуса и последовательностей хлоропластного генома (в сочетании с определением родительских видов по морфологическим данным и по совокупности фрагментов генома) позволил определить происхождение *P. × petrovskoe* – *P. laurifolia* (женское дерево) × *P. × canadensis* (мужское дерево), а также *P. × rasumovskoe* – *P. nigra* (женское дерево) × *P. suaveolens* (мужское дерево).

6. Подтверждены высказывавшиеся нами или другими исследователями представления о родительских видах еще некоторых гибридов: родительскими видами для *P. × wobstii* являются *P. laurifolia* и *P. longifolia*; для *P. × sibirica* – *P. nigra* и *P. laurifolia*, причем участие *P. nigra* больше; что же касается участия *P. suaveolens*, то оно молекулярно-генетическими данными не доказано и не опровергнуто. Выводы не являются тривиальными, т.к. высказывались и другие мнения.

7. Уточнен статус таксонов в подроде *Tacamahaca* в пределах России: *Populus nigra*, *P. suaveolens* и *P. laurifolia* – природные виды. *P. laurifolia* при этом существует на пересечении генных потоков от *P. suaveolens* и *P. nigra*, но в значительной мере имеет свою видовую специфику; *P. longifolia* – новый формирующийся вид (новое динамическое состояние сингамеона); *P. × irtyschensis* – природный гибрид, а при отсутствии

рядом родительских видов – гибридогенный вид; *Populus × sibirica* – промежуточен по статусу между гибридогенным видом и культиваром; *P. × rasumovskoe* и *P. × petrovskoe* – культивары спонтанного гибридного происхождения, искусственные вегетативные клоны (или группы очень близких клонов); *P. koreana* и *P. maximowiczii* – синонимы *P. suaveolens*.

Библиографический список / References

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербakov А.В. М., 2012. [Mayorov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoj oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

Бакулин В.Т. Тополь душистый в Сибири. Новосибирск, 2010. [Bakulin V.T. Topol dushistyuy v Sibiri [Poplar fragrant in Siberia]. Novosibirsk, 2010.]

Богданов П.Л. Тополя и их культура. М., 1965. [Bogdanov P.L. Topolya i ikh kultura [Poplars and their culture]. Moscow, 1965.]

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. М.; Л., 1931. [Vavilov N.I. Linneevskiy vid kak sistema [Linnaean species as a system]. Moscow; Leningrad, 1931.]

Васильева Н.В., Костина М.В., Насимович Ю.А. Предварительные результаты молекулярно-генетического исследования гибридизации тополей в природе и городском озеленении // Социально-экологические технологии. 2018. № 1. С. 9–22. DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22 [Vasilieva N.V., Kostina N.V., Nasimovitch Yu.A. Preliminary results of the molecular genetic investigation of the poplar hybridization naturally and in the urban beautification. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 1. Pp. 9–22. DOI: 10.31862/2500-2961-2018-1-9-22 (In Rus.)]

Гарин Э.В., Насимович Ю.А. Флора культивируемых тополей (*Populus*, Salicaceae) города Череповец (Вологодская область) // Социально-экологические технологии. 2018. № 3. С. 22–33. DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32 [Garin E.V., Nasimovich Yu.A. Flora of cultivated poplars (*Populus*, Salicaceae) of the city of Cherepovets (Vologda Oblast). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2018. No. 3. Pp. 22–33. DOI: 10.31862/2500-2962-2018-3-22-32 (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфологическая идентификация естественных гибридов *Populus nigra × laurifolia* в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 34–47. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphological identification of natural hybrids *Populus nigra × laurifolia* in the floodplain of the Tom River. *Siberian Forestry Journal*. 2016. No. 5. Pp. 34–47. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × jrtyschensis* Ch. Y. Yang в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 39. С. 58–72. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × jrtyschensis* Ch.Y. Yang in the natural hybridization zone. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2017. No. 39. Pp. 58–72. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Фенетический анализ *Populus nigra*, *P. laurifolia* и *P. × jrtyschensis* в зоне гибридизации // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 4. С. 468–475. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Phenetic analysis of *Populus nigra*, *P. laurifolia* and *P. × jrtyschensis* in the hybridization zone. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018. No. 4. Pp. 468–475. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Использование морфо-анатомических признаков для выявления гибридных растений в зоне естественной гибридизации *Populus laurifolia* и *P. nigra* в Сибири, Россия // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 46. С. 64–81. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Use of morpho-anatomical features to identify hybrid plants in the zone of natural hybridization of *Populus laurifolia* and *P. nigra* in Siberia, Russia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology*. 2019. No. 46. Pp. 64–81. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Интрогрессивная гибридизация *Populus laurifolia* Ledeb. и *P. nigra* L. в бассейне реки Томи: масштабы, направление и значение // Сибирский лесной журнал. 2021. № 2. С. 43–52. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Introgressive hybridization of *Populus laurifolia* Ledeb. and *P. nigra* L. in the Tomi River basin: Scale, direction and significance. *Siberian Forestry Journal*. 2021. No. 2. Pp. 43–52. (In Rus.)]

Климов А.В., Прошкин Б.В. Морфология *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в Восточной Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 3. С. 284–301. [Klimov A.V., Proshkin B.V. Morphology of *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in Eastern Siberia. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 3. Pp. 284–301. (In Rus.)]

Комаров В.Л. Род Тополь // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 215–242. [Komarov V.L. Genus *Populus*. Flora SSSR. Moscow; Leningrad, 1936. Vol. 5. Pp. 215–242. (In Rus.)]

Костина М.В., Насимович Ю.А. К систематике тополей, произрастающих в городских посадках Москвы и Московской области // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: материалы Междунар. науч. конф., посв. 95-летию каф. ботаники Тверского гос. ун-та (г. Тверь, 21–24 ноября 2012 г.). Тверь, 2012. С. 189–192. [Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. To the systematics of poplars growing in urban plantings in Moscow and Moscow region. *Bioraznoobrazie: problemy izucheniya i sokhraneniya*. Tver, 2012. Pp. 189–192. (In Rus.)]

Котелова Н.В., Стельмахович М.Л. Тополя и их использование в зеленых насаждениях. М., 1963. [Kotelova N.V., Stelmakhovich M.L. *Topolya i ikh ispolzovanie v zelenykh nasazhdeniyakh* [Poplars and their use in green plantations]. Moscow, 1963.]

Крылов Г.В. Природа лесов Западной Сибири // Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири. 1957. Вып. 3. С. 91–146. [Krylov G.V. Nature of forests of Western Siberia. *Trudy po lesnomu khozyaystvuvu Zapadnoy Sibiri*. 1957. Issue 3. Pp. 91–146. (In Rus.)]

Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирование, пути использования и улучшения. М., 1961. [Krylov G.V. *Lesa Zapadnoy Sibiri. Istoriya izucheniya, tipy lesov, rayonirovanie, puti ispolzovaniya*

i uluchsheniya [Forests of Western Siberia. History of study, forest types, zoning, ways of use and improvement]. Moscow, 1961. (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Васильева Н.В. Сравнение по морфологическим признакам разных видов тополей (*Populus*, Salicaceae) на примере российских и среднеазиатских представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 3. С. 285–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-3-285-301 [Nasimovich Yu.A., Vasilieva N.V. Comparison of morphological features of different species of poplars (*Populus*, Salicaceae) on the example of Russian and Central Asian representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 3. Pp. 285–301. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-3-285-301 (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Костина М.В., Васильева Н.В. Концепция вида у тополей (genus *Populus* L., Salicaceae) на примере представителей подрода *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 4. С. 426–466. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466 [Nasimovich Yu.A., Kostina M.V., Vasilieva N.V. The concept of species in poplars (genus *Populus* L., Salicaceae) on the example of representatives of the subgenus *Tacamahaca* (Spach) Penjkovsky. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 4. Pp. 426–466. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-4-426-466 (In Rus.)]

Насимович Ю.А., Скворцов А.К. *Populus* L. – Тополь // Флора Нижнего Поволжья / отв. ред. Н.М. Решетникова. Т. 2. Ч. 1. М., 2018. С. 26–42. [Nasimovich Yu.A., Skvortsov A.K. *Populus* L. – Poplar. *Flora Nizhnego Povolzhya*. N.M. Reshetnikova (ed.). Vol. 2. Part 1. Moscow, 2018. Pp. 26–42. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Односторонняя естественная гибридизация между *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. в пойме р. Томи // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: мат-лы Междунар. конф., посв. 70-летию Центр. сиб. бот. сада, 1–8 августа. Новосибирск, 2016. С. 242–244. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Unilateral natural hybridization between *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. in the floodplain of the Tomi River. *Sokhranenie raznoobraziya rastitelnogo mira v botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost, perspektivy* Novosibirsk, 2016. Pp. 242–244. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Гибридизация *Populus nigra* L. и *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) в пойме реки Томи // Сибирский лесной журнал. 2017а. № 4. С. 38–51. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Hybridization of *Populus nigra* L. and *P. laurifolia* Ledeb. (Salicaceae) in the floodplain of the Tom River. *Siberian Forestry Journal*. 2017. No. 4. Pp. 38–51. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Морфотипическое разнообразие в популяциях *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и *P. × irtyschensis* Ch.Y. Yang. в зоне естественной гибридизации // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017б. № 39. С. 58–72. DOI: 10.17223/19988591/39/4 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Morphotypic diversity in populations of *Populus nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. and *P. × irtyschensis* Ch.Y. Yang. in the zone of natural hybridization. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2017. No. 39. Pp. 58–72. DOI: 10.17223/19988591/39/4 (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость количественных и качественных признаков *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. № 2. С. 162–175. [Proshkin B.V., Klimov A.V. Variability of quantitative and qualitative traits of *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2019. Vol. 9. No. 2. Pp. 162–175. DOI: 10.31862/2500-2961-2019-9-2-162-175 (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Тараканов В.В., Климов А.В. Изменчивость метрических признаков листа тополя черного и лавролистного в зоне естественной гибридизации // Лесоведение. 2021. № 3. С. 250–260. [Proshkin B.V., Tarakanov V.V., Klimov A.V. Variability of metric leaf traits of black and laurel poplar in the zone of natural hybridization. *Forest Science*. 2021. No. 3. Pp. 250–260. (In Rus.)]

Прошкин Б.В., Климов А.В. Фенотипический анализ *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov в насаждениях Сибири // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 4. С. 359–376. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-4-359-376 [Proshkin B.V., Klimov A.V. Phenotypic analysis of *Populus × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov in Siberian plantations. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 4. Pp. 359–376. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-4-359-376 (In Rus.)]

Регель Э. Русская дендрология. Вып. 2. СПб., 1889. [Regel E. *Russkaya dendrologiya* [Russian dendrology]. Vol. 2. St. Petersburg, 1889.]

Скворцов А.К. О сибирском «бальзамическом» тополе // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2007. Вып. 193. С. 41–45. [Skvortsov A.K. About Siberian “balsamic” poplar. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2007. Vol. 193. Pp. 41–45. (In Rus.)]

Скворцов А.К. О некоторых тополях, описанных Ф.Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2008. Вып. 194. С. 61–67. [Skvortsov A.K. About some poplars described by F.B. Fischer in 1841. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2008. Vol. 194. Pp. 61–67. (In Rus.)]

Скворцов А.К. Заметка о двух среднеазиатских тополях // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2009. Вып. 195. С. 32–37. [Skvortsov A.K. Note about two Central Asian poplars. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2009. Vol. 195. Pp. 32–37. (In Rus.)]

Скворцов А.К. Систематический конспект рода *Populus* в восточной Европе, Северной и Средней Азии // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2010. Вып. 196. С. 62–73. [Skvortsov A.K. Systematic outline of the genus *Populus* in Eastern Europe, Northern and Central Asia. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2010. Vol. 196. Pp. 62–73. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. Васкуляризация черешка тополей как таксономический признак // Бюл. Гл. ботан. сада РАН. М., 2005. Вып. 189. С. 235–239. [Skvortsov A.K., Belyanina N.B. Vascularization of poplar petiole as a taxonomic trait. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada RAN*. Moscow, 2005. Vol. 189. Pp. 235–239. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Белянина Н.Б. О бальзамических тополях (*Populus*, section *Tacamahaca*, Salicaceae) на востоке азиатской России // Ботанический журнал.

2006. Т. 91. № 8. С. 1244–1252. [Skvortsov A.K., Belyanina N.B. About balsam poplars (*Populus*, section *Tacamahaca*, Salicaceae) in the east of Asian Russia. *Botanicheskiy zhurnal*. 2006. Vol. 91. No. 8. Pp. 1244–1252. (In Rus.)]

Скворцов А.К., Беэр С.С., Шанцер И.А. Полиморфизм бальзамических тополей (*Populus*, секция *Tacamahaca*) по данным ISSR-маркирования // Мат-лы XII съезда Русского Ботанического общества. Петрозаводск, 2008. С. 76–77. [Skvortsov A.K., Beer S.S., Shantser I.A. Polymorphism of balsam poplars (*Populus* section *Tacamahaca*) according to ISSR labeling data. *Materialy XII syezda Russkogo Botanicheskogo obshchestva*. Petrozavodsk, 2008. Pp. 76–77. (In Rus.)]

Соколов С.Я., Шипчинский Н.В., Ярмоленко А.В. Род Тополь // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1951. Т. 2. С. 174–217. [Sokolov S.Ya., Shipchinsky N.V., Yarmolenko A.V. Genus Poplar. *Derevyva i kustarniki SSSR*. Moscow; Leningrad, 1951. Vol. 2. Pp. 174–217. (In Rus.)]

Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии. Ч. 2. М., 1907. [Syreyshchikov D.P. *Ilyustrirovannaya flora Moskovskoy gubernii* [Illustrated flora of Moscow province]. Part 2. Moscow, 1907.]

Фёдорова Т.А. Микроморфология листьев тополей секции *Populus* для их диагностики, систематики и филогении // Межрегион. науч. конф. «Изучение и сохранение биоразнообразия Тульской области и сопредельных регионов Российской Федерации», посв. 120-летию со дня рождения Г.Н. Лихачёва. 20–22 ноября 2019 г. Тула, 2019. С. 41–45. [Fedorova T.A. Micromorphology of poplar leaves of *Populus* section for their diagnostics, systematics and phylogeny. *Izuchenie i sokhranenie bioraznoobraziya Tul'skoy oblasti i sopredelnykh regionov Rossiyskoy Federatsii*. Tula, 2019. Pp. 41–45. (In Rus.)]

Цвелёв Н.Н. О тополях (*Populus*, Salicaceae) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 2. С. 70–78. [Tsvelev N.N. About poplars (*Populus*, Salicaceae) of St. Petersburg and Leningrad Region. *Botanicheskiy zhurnal*. 2001. Vol. 86. No. 2. Pp. 70–78. (In Rus.)]

Циновскис Р.[Е.]. Два редких полузабытых вида рода тополь (*Populus* L.) с северо-запада Северной Америки и близкие им виды и гибриды в Латвии // Ботанические сады Прибалтики. Охрана растений. Рига, 1977. С. 175–196. [Tsinovskis R.[E.]. Two rare half-forgotten species of the genus Poplar (*Populus* L.) from the northwest of North America and similar species and hybrids in Latvia. *Botanicheskie sady Pribaltiki. Okhrana rasteniy*. Riga, 1977. Pp. 175–196. (In Rus.)]

Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д. и др. М., 2020. [Mayorov S.R., Alekseev Yu.E., Bochkin V.D. et al. *Chuzherodnaya flora Moskovskogo regiona: sostav, proiskhozhdenie i puti formirovaniya* [Alien flora of the Moscow region: Composition, origin and ways of formation]. Moscow, 2020.]

Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М., 1982. [Yakushina E.I. *Drevesnye rasteniya v ozelenenii Moskvy* [Woody plants in the landscaping of Moscow]. Moscow, 1982.]

Borkhert E.V., Pushkova E.N., Nasimovich Yu.A. et al. Sex-determining region complements traditionally used in phylogenetic studies nuclear and chloroplast sequences in investigation of *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach poplars (genus

Populus L., Salicaceae). *Frontiers in Plant Science*. 2023. No. 14. 1204899. DOI: 10.3389/fpls.2023.1204899

Chhatre V.E., Evans M., Di Fazio S.P., Keller S.R. Adaptive introgression and maintenance of a trispecies hybrid complex in range-edge populations of populus. *Molecular Ecology*. 2018. PMID 30071141. DOI: 10.1111/mec.14820

Christe C., Stölting K.N., Bresadola L. et al. Selection against recombinant hybrids maintains reproductive isolation in hybridizing *Populus* species despite F1 fertility and recurrent gene flow. *Molecular Ecology*. 2016. Vol. 25. No. 11. Pp. 2482–2498.

Cronk Q.C., Suarez-Gonzalez A. The role of interspecific hybridization in adaptive potential at range margins. *Molecular Ecology*. 2018. Pp. 4653–4656.

Dippel L. *Handbuch der Laubholzkunde*. Berlin, 1892. S. 190–211.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. I. Population studies of *Populus* × *parryi*. *Can. J. Bot.* 1984a. No. 62. Pp. 317–324.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. II. Taxonomy. *Canad. J. Bot.* 1984b. No. 62. Pp. 325–335.

Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between North American species of *Populus* (Salicaceae) in sections *Aigeiros* and *Tacamahaca*. III. Paleobotany and evolution. *Canad. J. Bot.* 1984c. No. 62. Pp. 336–342.

Hersch-Green E.I., Allan G.J., Whitham T.G. Genetic analysis of admixture and patterns of introgression in foundation cottonwood trees (Salicaceae) in Southwestern Colorado, USA. *Tree Genetics & Genomes*. 2014. No. 10. Pp. 527–539.

Hu J., Zhang J., Chen X. et al. Empirical assessment of transgene flow from transgenic poplar plantation. *Peer J. Preprints*. 2017. Vol. 4. DOI: 10.7287/peerj.preprints.2335v1

Jiang D., Feng J., Dong M. et al. Genetic origin and composition of a natural hybrid poplar *Populus* × *jrtyschensis* from two distantly related species. *Plant Biol.* 2016. Vol. 16. No. 1. Pp. 88–99.

Karhu N., Hamet-Ahti L. Genus *Populus*. *Suomen puu-ja pensaskasvio*. Helsinki, 1992. Pp. 142–152.

Koltzenburg M. Bestimmungsschlüssel für in Mitteleuropa heimische und kultivierte Pappelarten und -sorten (*Populus* spec.). *Flor. Rundbr.* 1999. Februar. Beih. 6.

Kostina M.V., Puzyryov A.N., Nasimovich Ju.A., Parshevnikova M.S. Representatives of the sections *Aigeiros* Duby and *Tacamahaca* Spach (genus *Populus* L., Salicaceae) and their hybrids in cities of central and eastern European Russia. *Skvortsovia*. 2017. Vol. 3 (3). Pp. 97–119.

Rehder A. *Manual of cultivated trees and shrubs*. New York, 1949.

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. *Ecology Evolution*. 2014a. No. 4 (9). Pp. 1629–1647.

Roe A.D., MacQuarrie C.J., Gros-Louis M.C. et al. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: II. Impact of exotic sex on native poplars in an urban jungle. *Ecology Evolution*. 2014b. No. 4 (9). Pp. 1876–1889.

Suarez-Gonzalez A., Hefer C.A., Lexer C. et al. Scale and direction of adaptive introgression between black cottonwood (*Populus trichocarpa*) and balsam poplar (*P. balsamifera*). *Molecular Ecology*. 2018a. Vol. 27 (7). Pp. 1667–1680.

Suarez-Gonzalez A., Lexer C., Cronk Q.C.B. Adaptive introgression: A plant perspective. *Biology Letters*. 2018b. Vol. 14 (3). 170688

Wang M., Zhang Z., Zhang L., Mengmeng L. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2019a. Pp. 1–13.

Wang M., Zhang L., Zhang Z. et al. Phylogenomics of the genus *Populus* reveals extensive interspecific gene flow and balancing selection. *New Phytologist*. 2019b. Pp. 1370–1382.

[Wolkenstein P.E.]. P.W. New Plants at the Moscow Exhibition. *A weekly Illustrated Journal or Horticulture and Allied Subjects*. 1882. Vol. XVIII. New series. July to December. P. 108.

Zeng Y-F., Zhang J-G., Duan A-G., Abuduhamiti B. Genetic structure of *Populus* hybrid zone along the Irtysh River provides insight into plastidnuclear incompatibility. *Sci. Rep.* 2016. No. 6. Pp. 377–389.

Статья поступила в редакцию 19.11.2023, принята к публикации 29.12.2023
The article was received on 19.11.2023, accepted for publication 29.12.2023

About the authors / Сведения об авторах

Насимович Юрий Андреевич – специалист по эколого-просветительской деятельности, Государственное природоохранное бюджетное учреждение г. Москвы Государственный природоохранный центр

Yuri A. Nasimovich – specialist in environmental education, State Environmental Protection Budgetary Institution of Moscow “State Nature Conservation Centre”, Moscow, Russian Federation

E-mail: nasimovich@mail.ru

Костина Марина Викторовна – доктор биологических наук, доцент; профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет

Marina V. Kostina – Dr. Biol. Hab.; Professor at the Department of Botany of the Institute of Biology and Chemistry, Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russian Federation

ORCID: <http://orcid.org/0000-0003-2028-2749>

E-mail: mkostina@list.ru

Борхерт Елена Владимировна – старший лаборант лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Elena V. Borkhert – research assistant at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0578-5324>

E-mail: sashai@inbox.ru

Пушкова Елена Николаевна – младший научный сотрудник лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук

Elena N. Pushkova – junior researcher at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6071-5919>

E-mail: pushkova18@gmail.com

Муратаев Рамиль Айдарович – аспирант кафедры генетики, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова; старший лаборант лаборатории постгеномных исследований, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Ramil A. Murataev – PhD student at the Department of Genetics, Lomonosov Moscow State University; research assistant at the Laboratory of Postgenomic Research, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3632-3835>

E-mail: ramil.murataev@mail.ru

Дмитриев Алексей Александрович – ведущий научный сотрудник лаборатории сравнительной геномики и транскриптомики, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Alexey A. Dmitriev – leading researcher at the Laboratory of Comparative Genomics and Transcriptomics, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6827-9584>

E-mail: alex_245@mail.ru

Мельникова Наталия Владимировна – старший научный сотрудник лаборатории постгеномных исследований, Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, г. Москва

Nataliya V. Melnikova – senior researcher at the Laboratory of Postgenomic Research, Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8083-3018>

E-mail: mnv-4529264@yandex.ru

Заявленный вклад авторов

Ю.А. Насимович – участие в организации исследования и сборе полевого материала, определение видовой принадлежности образцов, интерпретация результатов молекулярно-генетического исследования, написание предварительного текста статьи

М.В. Костина – участие в организации исследования, сборе полевого материала, интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования и написании текста статьи

Е.В. Борхерт – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Е.Н. Пушкова – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Р.А. Муратаев – участие в сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

А.А. Дмитриев – участие в организации исследования, сборе полевого материала и интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования

Н.В. Мельникова – участие в организации исследования, сборе полевого материала, интерпретации результатов молекулярно-генетического исследования и написании текста статьи

Contribution of the authors

Yu.A. Nasimovich – participation in organizing the study and collecting field material, determining the species of samples, interpreting the results of molecular genetic research, writing the preliminary text of the article

M.V. Kostina – participation in organizing the study, collecting field material, interpreting the results of molecular genetic research and writing the text of the article

E.V. Borchert – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

E.N. Pushkova – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

R.A. Murataev – participation in the collection of field material and interpretation of the results of molecular genetic research

A.A. Dmitriev – participation in organizing the study, collecting field material and interpreting the results of molecular genetic research

N.V. Melnikova – participation in organizing the study, collecting field material, interpreting the results of molecular genetic research and writing the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-70-107

УДК 581.522.5

Д.А. Филиппов¹, Ю.А. Бобров²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 п. Борок, Ярославская обл., Российская Федерация

² Сыктывкарский государственный университет
имени Питирима Сорокина,
167001 г. Сыктывкар, Российская Федерация

Drosera anglica Huds. в Вологодской области: морфология, экология, распространение и вопросы охраны

Проведен анализ распространения, биоморфологических, экологических и фитоценологических особенностей *Drosera anglica* Huds. (*Droseraceae* Salisb.) в Вологодской области, а также вопросов охраны вида. Ревизия существующих местонахождений вида в области (на основе анализа гербарных коллекций, фондовых и опубликованных сведений) показала, что за период с 1856 по 2023 гг. он был отмечен в 95 локалитетах на территории 22 (из 26) административных районов. Находки вида попадают в границы 36 квадратов сеточного картирования, принятого в Atlas Florae Europaeae. Рослянка английская является кистекорневой турионной многолетней поликарпической травой с удлинёнными побегами несуккулентного типа и специализированными листьями-ловушками. Имеет невысокую вегетативную подвижность и интенсивность вегетативного размножения, поэтому самоподдержание популяций происходит семенным способом. Растение мезобионтное к климатическим факторам в целом; наиболее узкие пределы толерантности отмечены к освещённости экотопа и богатству почвы минеральными солями. *Drosera anglica* – облигатный типичный болотный вид, предпочитающий сфагновые и денудированные мочажины, краевые части болотных озёрков и проточные топи на верховых болотах,

© Филиппов Д.А., Бобров Ю.А., 2024

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License

травяные мочажины на аапа и заливаемых низинных болотах, сплавины и берега болотных озер. Представлен единично или рассеянно в травяно-моховых или кустарничково-травяно-моховых болотных сообществах. Вид включен в Красную книгу Вологодской области с категориями статусов 3/NT/III. Зафиксирован в границах 8 особо охраняемых природных территорий. Вид наиболее уязвим к изменениям гидрологического режима территории при антропогенных и климатических изменениях.

Ключевые слова: *Drosera anglica*, росянка английская, охраняемый вид, жизненные формы растений, новые находки растений, сеточное картирование, экологические шкалы, Красная книга, Вологодская область

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания № 124032100076-2 Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Авторы благодарят В.А. Бубыреву (Санкт-Петербургский государственный университет), А.В. Леострина (Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук), Е.В. Платонову (отдел природы Вологодского государственного музея-заповедника, г. Вологда), А.Б. Чхобадзе (Вологодский государственный университет) за помощь в работе с коллекциями, а также коллег (в особенности А.Б. Чхобадзе, С.А. Кутенкова, А.Н. Левашова, А.С. Комарову, В.А. Филиппова, М.Я. Борисова, И.В. Филоненко) за помощь в полевых работах и экспедициях.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Филиппов Д.А., Бобров Ю.А. *Drosera anglica* Huds. в Вологодской области: морфология, экология, распространение и вопросы охраны // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 70–107. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-70-107

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-70-107

D.A. Philippov¹, Yu.A. Bobroff²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters
Russian Academy of Sciences,
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russian Federation

² Pitirim Sorokin Syktyvkar State University,
Syktyvkar, Komi Republic, 167001, Russian Federation

Drosera anglica Huds. in Vologda region: Morphology, ecology, distribution and protection issues

The article analyzes distribution, biomorphological, ecological and phytocenotic characteristics of *Drosera anglica* Huds. (*Droseraceae* Salisb.) in Vologda region, as well as issues of the species protection. Revision of herbarium collections, archived and published data showed that from 1856 to 2023, *Drosera anglica* was recorded in 95 localities within 22 (out of 26) administrative districts. Species records fall within the boundaries of 36 squares of the grid system adopted in the Atlas Florae Europaeae. English sundew is a racemose-rooted turionic perennial polycarpic herb with elongated non-succulent shoots and specialized trap leaves. It has low vegetative mobility and intensity of vegetative propagation, that is why self-sustainment of populations occurs mainly by seed. The plant is mesobiontic to climatic factors. The narrowest limits of tolerance are noted for the light of the ecotope and the richness of the soil in mineral salts. *Drosera anglica* is an obligate typical marsh species that prefers sphagnum and denudated hollows, the edges of marsh lakes and flowing swamps in raised bogs, grassy hollows in aapa and flooded lowland bogs, floating bogs, and the shores of marsh lakes. It is represented singly or scatteredly in grass-moss or shrub-grass-moss bog communities. *Drosera anglica* is listed in the Red Data Book of Vologda Region by the 3/NT/III category. It was recorded within the boundaries of 8 specially protected natural areas. The species is most vulnerable to changes in the hydrological regime of the territory due to anthropogenic and climatic changes.

Key words: *Drosera anglica*, English sundew, protected species, plant life forms, new plant discoveries, grid mapping, ecological scales, Red Data Book, Vologda Region

Acknowledgments. The research was carried out within the framework of the project of the state task for the Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences № 124032100076-2.

Authors grateful to Valentina A. Bubyreva, Artyom V. Leostrin, Elena V. Platonova, and Andrey B. Czobadze for assistance in working with collections, as well as colleagues (especially Andrey B. Czobadze, Stanislav A. Kutenkov, Andrey N. Levashov, Aleksandra S. Komarova, Vasily A. Philippov, Mikhail Ya. Borisov, and Igor V. Filonenko) for assistance in field works and expeditions.

CITATION: Philippov D.A., Bobrof Yu.A. *Drosera anglica* Huds. in Vologda region: Morphology, ecology, distribution and protection issues. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 70–107. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-70-107

Введение

Одним из интересных объектов растительного мира являются растения с уклоняющимся типом питания, а среди них – хищные. К последним относится порядка тысячи видов, из них более 600 являются истинно хищными ('carnivorous plants'), т.е. имеющими специальные приспособления для ловли, умерщвления и переваривания добычи, а также поглощения питательных веществ, а около 300 остальных относятся к почти хищным ('paracarnivorous plants'), у которых полный комплекс приспособлений еще не выработался или уже утрачен [Schnell, 2002; McPherson, 2009]. Развиваясь в нескольких эволюционных линиях [Albert, Williams, Chase, 1992; Ellison, Gotelli, 2009], такие виды сформировались в семействах *Biblidaceae* Domin, *Cephalotaceae* Dumort., *Droseraceae* Salisb., *Drosophyllaceae* Chrtek, Slaviková & Studnička, *Lentibulariaceae* Richard, *Nepenthaceae* Dumort., *Sarraceniaceae* Dumort.

В ходе эволюции хищные растения приобрели два разных типа приспособлений для добывания пищи – пассивный, когда добыча прилипает к листьям (например, у *Drosophyllum* Link или *Byblis* Salisb.) или попадает в ловушки-кувшины (например, у *Darlingtonia* Torr., *Heliamphora* Benth., *Sarracenia* L. или *Nepenthes* L.), и активный, когда после приклеивания жертва обволакивается листом (например, у *Drosera* L. или *Pinguicula* L.) или ловчий сосуд захлопывается после ее попадания внутрь (например, у *Aldrovanda* L. или *Dionaea* Sol. ex J. Ellis) [Williams,

2002]. Пограничным между пассивными и активными способами является механизм работы ловчего пузырька у *Utricularia* L., где добыча втягивается внутрь вместе с потоком воды благодаря разности давлений внутри и вне ловушки.

Такой тип питания дает преимущество хищным растениям при произрастании только на бедных субстратах, поскольку вынужденное превращение листьев из фотосинтезирующих органов в ловчий аппарат уменьшает общую ассимилирующую поверхность [Gallie, Chang, 1997]. В этой связи типичными их местообитаниями являются болотные и сильно заболоченные участки, где достаточно света и влаги, но есть нехватка питательных веществ (хотя, например, *Drosophyllum lusitanicum* (L.) Link растет в сообществах средиземноморского климата, *Pinguicula vallisneriifolia* Webb – на известковых субстратах [Zamora, Gómez, Hódar, 1997], а многие виды *Utricularia* L. погружены в воду).

Объектом данного исследования стала *Drosera anglica* Huds. – представитель сем. *Droseraceae*, включающего три рода с активным ловчим аппаратом: *Aldrovanda* (1 вид многолетних бескорневых трав, встречающихся в теплых стоячих водоемах и на мелководьях на миграционных путях птиц в Европе, Азии, Африке и Австралии [Huber, 1961; Aston, 1983; Breckpot, 1997]), *Dionaea* (1 вид многолетних короткокорневищных трав, растущих на болотах и во влажных злаковниках Северной Америки [McPherson, 2010]) и *Drosera* (около 200 видов однолетних и многолетних корневищных, стелющихся и лазящих трав, обитающих на всех континентах (кроме Антарктиды) с максимумом в Австралии [McPherson, 2010]). На территории Российской Федерации отмечено 4 вида из рода *Drosera* [Комаров, Юзепчук, 1939; Иконников, 2001], в том числе в Вологодской области – три: *D. anglica*, *D. × obovata* Mert. & W.D.J. Koch и *D. rotundifolia* L. [Орлова, 1993, 1997].

Цель настоящей работы – обобщение сведений о распространении, экологии и морфологических особенностях *D. anglica* в условиях Вологодской области.

Материал и методы

Материалами для работы послужили литературные данные, гербарные коллекции, результаты собственных полевых исследований. Натурные изыскания проводились преимущественно на разнотипных водно-болотных угодьях с 2000 по 2023 гг. в разных районах Вологодской области. В полевых условиях маршрутным методом и методом ключевых участков составляли флористические списки, делали геоботанические описания, вели фотосъемку, гербаризировали высшие растения,

оценивали абиотические условия [Филиппов, Прокин, Пржиборо, 2017]. Был проанализирован материал из Гербариев Болотной исследовательской группы Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (MIRE), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), Вологодского государственного университета (VO), Вологодского государственного музея-заповедника, а также цифровые изображения гербария Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW)¹. Для гербарных образцов, в этикетках которых не проводились географические координаты, они (по возможности) приводятся путем вычисления по космоснимкам и указаны в статье в десятичных долях градуса (с точностью до 0,001).

Для картирования местонахождений использована методика сеточного картирования флоры Европы с полигонами 50 × 50 км в сетке UTM в рамках проекта Atlas Florae Europaeae (AFE) [Uotila, Kurtto, Junikka, 2003]. Карта построена в программе AFE Editor2010².

Номенклатура приводится по актуальным сводкам [Ignatov et al., 2006; Konstantinova et al., 2009]³.

Степень сходства флористических списков оценена с помощью индексов Коха для сравнения всех списков [Koch, 1957] и индекса Жаккара для попарных сравнений [Jaccard, 1901] в среде R с помощью программы RStudio; там же проведена и визуализация.

Жизненные формы растений описаны по гербарным образцам собственных сборов и фондов перечисленных выше гербариев с привлечением фотоматериалов. Характеристика биоморф сделана по методологии и в терминологии И.Г. Серебрякова (1962, 1964) с учетом последующих дополнений.

Требования растений к окружающей среде оценены по амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с последующими дополнениями [Экологические шкалы..., 2010] и уточнены по точечным [Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991]. По методике Л.А. Жуковой выполнены расчеты потенциального и реализованного экологических ареалов, а также коэффициента экологической эффективности (коэффициент Жуковой) [Жукова, 2006; Экологические шкалы..., 2010].

¹ Цифровой гербарий МГУ / под ред. А.П. Серегина. 2024. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 01.02.2024).

² Grid mapping of the flora of Europe (vascular plants). The program is designed in the framework of the project Atlas Florae Europaeae. Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, University of Helsinki. T. Lahti (ed.). 2010. URL: <https://archive.org/details/Afeeditor2010> (date of access: 02/01/2024).

³ Plants of the World Online. 2023. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org>

Результаты и их обсуждение

Drosera anglica Huds., 1778, Fl. Angl., Ed. Alt., 1: 135–136; Иконников–Галицкий, 1939, Фл. СССР, 9: 5; Webb, 1964, Fl. Europ., 1: 350; Орлова, 1993, Консп. фл. Вол. обл., 131; Орлова, 1997, Опред. высш. раст. Вол. обл., 103; Иконников, 2001, Фл. Вост. Евр., 10: 304. – *D. kihlmanii* Ikonn., 2001, Фл. Вост. Евр., 10: 305. – *D. anilingica* Kusak. ex R. Gauthier & Gervais, 1999, Acta Bot. Gallica, 146: 393. – *D. longifolia* L., 1753, Sp. Pl., 282, p. p.; Перфильев, 1936, Фл. Сев. края, 2–3: 158. – *D. woodii* R. Gauthier & Gervais, 1999, Acta Bot. Gallica, 146: 395. – *Rorella longifolia* (L.) All., 1785, Fl. Pedemont., 2: 88. – **росянка английская.**

Биоморфология

Целостное растение *Drosera anglica* в генеративном онтогенетическом периоде состоит из побеговой и корневой частей. Последняя является совокупностью неветвящихся или ветвящихся до второго порядка придаточных (стеблеродных) корней, возникающих на метамерах побегов в год их появления и отмирающих вместе с ними. Побеговая часть представлена симподиальной системой из нескольких побегов разного ранга.

В основе побеговой системы взрослого растения лежит элементарный побег, представленный вегетативными, вегетативно-генеративными и генеративными вариантами.

Вегетативный элементарный побег начинает свое развитие летом из пазушной почки зоны возобновления материнского побега, формируя сначала удлинённую, а затем розеточную части; обе они олиственные, но первая из них несет часто паракатафиллы, вторая (реже обе) – листья срединной формации. В результате возникает ортотропный однолетний моноциклический верхнерозеточный олиственный вегетативный элементарный побег с зимующей почкой на верхушке. К зиме вся внепочечная часть отмирает, но обычно остается в физическом контакте с почкой, а затем – и с развившимся из нее побегом.

Перезимовавшая почка в конце весны следующего года дает начало побегу продолжения, или вегетативно-генеративному элементарному побегу. Первые два его фрагмента – удлинённая и укороченная части – структурно повторяют предшествующий элементарный побег, а третий представлен терминальным цветком с удлинённым основным междуузлем и вегетативно-генеративной почкой в узле. При этом лист верховой формации может смещаться из узла на ось дочернего побега [Костина, Дмитриева, 2013] или редуцироваться, а сам узел быть слабо различимым. Этот побег – ортотропный однолетний моноциклический

среднерозеточный олиственный (безлистный) вегетативно-генеративный монокарпический.

Реже, обычно на относительно медленно растущих вверх субстратах, возникают варианты вегетативного и вегетативно-генеративного побегов, у которых отсутствуют удлинённые базальные части. В первом случае такой побег будет розеточным, во втором – нижнерозеточным. При этом отмечаемых коллегами [Костина, Дмитриева, 2013] удлинённых побегов мы не видели, хотя их нахождение и очень вероятно в условиях крайне сильного затенения, вызванного ростом сфагнового покрова. Независимо от варианта, такой монокарпический побег включает нижнюю зону торможения, за которой следует небольшие (в 1–2 (3) метамера) зона возобновления и зона обогащения и верхушечный цветок (формула: $\text{H3T} - \text{3B} - \text{C3T} - \text{3O} - \text{BЦ}$).

Второй тип вегетативно-генеративного побега возникает из почки, не проходящей период зимнего покоя. Его основной вариант – ортотропный однолетний моноциклический удлинённый олиственный (безлистный) вегетативно-генеративный монокарпический элементарный побег. Он возникает из пазушной почки листа верховой формации зоны обогащения материнского побега без периода покоя или после незначительной стадии покоя, являясь, соответственно, силлептическим или пролептическим. Этих побегов в составе оси, по сравнению с *Drosera rotundifolia*, относительно мало (1–5), а нередко они вообще отсутствуют. Реже на одном материнском побеге формируются два подобных дочерних [Костина, Дмитриева, 2013]; при этом происхождение второй почки неясно, поскольку брактя и в этом случае одна.

Реже монокарпический побег возникает из почки зоны обогащения, находящейся в пазухе листа срединной формации. Обычно эти побеги пролептические, но структурно отличаются от описанных ранее только более выраженным первым междоузлием, напоминающим по длине основной междоузлие вегетативно-генеративного побега, развившегося из перезимовавшей почки. Структурно-функционально оба варианта побегов обогащения крайне просты: в основании находится однометамерная зона обогащения, выше – верхушечный цветок (формула: $\text{3O} - \text{BЦ}$).

Такие побеги после цветения и плодоношения отмирают нацело, причем процесс отмирания, по-видимому, идет одновременно с обеих сторон. При этом, однако, морфологическая целостность отмерших частей между собой и с зимующей почкой (почками) сохраняется, создавая иллюзию сложной структуры. На самом деле пределом морфологического развития раметы является комплекс побеговой оси одного видимого порядка – симподиальная ось из серии вегетативно-генеративных

элементарных побегов с 1–2 (3) вегетативными элементарными побегами (потенциальными основами новых таких же симподиальных осей) и одним или несколькими боковыми вегетативно-генеративными побегами и их системами (эфемерными комплексами).

Пазушные почки листьев срединной формации зоны возобновления – это инициальные почки новых рамет. Если в рост трогаются несколько таких почек, то их активация происходит базепетально. Длительность существования связи между старой и новой особями зависит от типа и влажности субстрата, а также периодичности его увлажнения; достаточно часто основание дочернего побега не перегнивает и морфологическая дезинтеграция не происходит, хотя физиологическая целостность у таких структур отсутствует. Помимо этого нужно отметить, что мы не наблюдали в природе и не видели на гербарных экземплярах описанного для росянок в литературе [Favard, 1963; Crowder et al., 1990; Баландин, Баландина, 1993; Костина, Дмитриева, 2013] вегетативного размножения с помощью листовых почек. В целом, учитывая высказанное ранее мнение [Crowder et al., 1990] о меньшей интенсивности вегетативного размножения у *Drosera anglica* по сравнению с другими видами рода, можно предположить большую роль семенного способа в самоподдержании популяции.

Говорить о длительности жизни раметы сложно. Очевидно, что у растения нет многолетних частей; более того – любой побег или побеговый комплекс на внепочечной стадии развития живет не дольше одного вегетационного сезона. В целом, по нашей оценке, длительность жизни всей раметы не превышает 13–14 месяцев от момента начала ее формирования разворачиванием из пазушной почки материнского растения до полного отмирания. Само растение (как линия из генеты и серии рамет) при этом многолетнее с особым вариантом Д-типа онтогенеза: в отличие от типичных видов, относящихся к этой группе, здесь онтогенез раметы разрывается зимним периодом. Диаспорой является зимующая почка (гибернакула), которую можно, вслед за таковой у водных трав, назвать турионом.

По ритму побегообразования *D. anglica* соответствует представителям группы кистекорневых растений в системе И.Г. Серебрякова (1962, 1964), но мы считаем полезным и необходимым подчеркнуть роль почек в его размножении, а также особенности строения листьев как ловчего аппарата. Таким образом, жизненная форма растения – кистекорневая турионная многолетняя поликарпическая трава с удлиненными побегами несуккулентного типа и специализированными листьями-ловушками.

Сравнение особенностей биоморфологии видов рода *Drosera* флоры России позволяет говорить об их высоком структурном и ритмологическом сходстве. Действительно, более или менее значимые морфологические отличия в вегетативной части растения заключаются в большей частоте формирования удлиненных побегов у *D. × obovata* [Костина, Дмитриева, 2013], а в генеративной – в меньшем числе цветков в соцветии *D. anglica* и несколько более простой структуре синфлоресценции в целом по сравнению с другими видами рода. Несколько слабее у *D. anglica* выражено вегетативное размножение: как было уже отмечено, формирования листовых почек мы не наблюдали, а интенсивность ветвления исследованных особей достаточно слабая. Это позволяет предположить преимущественно семенной способ самоподдержания популяций этого вида на рассматриваемой территории, что, несомненно, снижает потенциал вида к распространению в пространстве и, что более важно – к удержанию его в последующем (в сравнении с другими росянками). Меньшая вегетативная подвижность растений связана также и с преимущественным формированием не удлиненных, а полурозеточных побегов (к тому же нарастающих большей частью вертикально или косовертикально вверх).

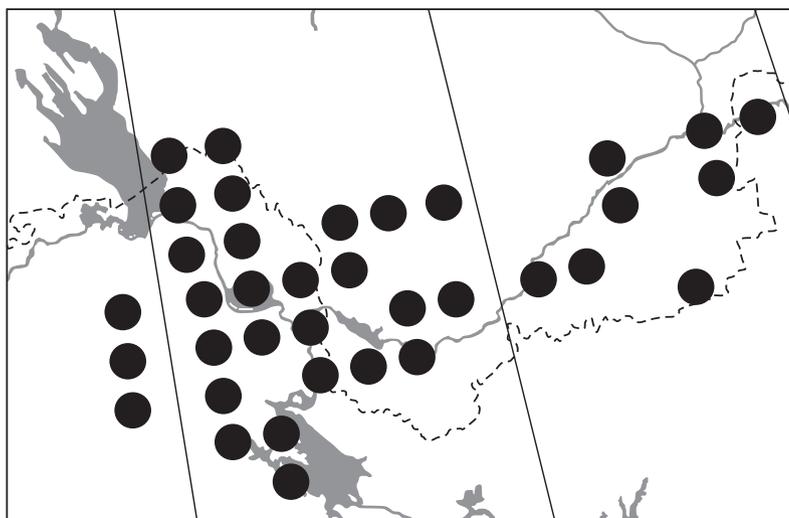


Рис. 1. Распространение *Drosera anglica* в Вологодской области
Пуансон соответствует квадрату Атласа флоры Европы

Fig. 1. Distribution of *Drosera anglica* in Vologda Region
A dot corresponds to a particular square of the Atlas Florae Europaeae grid system

Распространение

Drosera anglica – бореальный циркумполярный вид [Орлова, 1993]. В Вологодской области вид впервые был обнаружен в 1856 г. А.П. Межаковым (LE), а впервые указан для флоры области в 1883 г. [Иваницкий, 1883]. К настоящему времени росянка английская известна из 95 локалитетов, 22 (из 26) административных районов, 36 квадратов Атласа флоры Европы (39,1% от их общего числа в регионе) (рис. 1).

Ниже приводится наиболее полный список местонахождений росянки английской на территории Вологодской области. Находки сгруппированы по районам, внутри районов – в хронологическом порядке. Фамилии коллекторов приводятся полностью (за исключением ДФ – Д.А. Филиппов).

Бабаевский р-н: 1) Коробищенская дача, окрестности д. Концекая, «топки моховые болота», лето 1902 г. [Исполатов, 1905] – 36VXM2; 2) окрестности д. Плесо (59.804 с.ш., 35.693 в.д.), верховое болото, 07.08.1974, Н.И. Орлова, [Л.В.] Аверьянов, Ведерников, Неумина (LECB) [Сулова, 2004] – 36VXM2; 3) окрестн[ости] д. Плоское (59.741 с.ш., 35.680 в.д.), хвощево-осоковое низинное болото, 18.08.1975, Н.И. Орлова, Л.В. Аверьянов (LECB) [Там же] – 36VXM2; 4) к[олхоз] «Восход», южнее оз. Пяжозеро [бол. Кодозеро (60.235 с.ш., 35.631 в.д.)], верховое болото, 22.07.1990, [А.Н.] Левашов (VO 12375) – 36VXM1; 5) 0,5 км юго-зап[аднее] д. Яковлевская, берег [оз.] Кодозеро (60.251 с.ш., 35.648 в.д.), осинник сфагновый, 23.07.1990, [А.В.] Паланов (VO 12376, 12377) [Там же] – 36VXM1; 6) д. Шушка, болото, 14.07.2005, А.В. Платонов (VO) – ! восточнее бнп. Шушка (59.879 с.ш., 36.408 в.д.), 37VCG4; 7) окр[естности] д. Игнатово (59.892 с.ш., 36.111 в.д.), сфагновое верховое болото, 07/08.2005, Е.В. Платонова (ВГМЗ-17818/56) [Левашов и др., 2023б] – 37VCG4; 8) 1,4 км северо-восточнее д. Гашково бол. Доброозерское (60°06'02" с.ш., 35°27'51" в.д.), верховое болото, проточная топь, очеретниково-сфагновое сообщество, 20.07.2012, ДФ (набл.) – 36VXM1 (с 2019 г. данный объект входит в состав государственного природного заказника «Болото Доброозерское»); 9) 4,2 км восточнее п. Колошма, бол. Большое (60°10'18" с.ш., 35°29'57" в.д.), верховое болото, проточная топь, обводненное шейхцеригово-сфагновое сообщество, 22.07.2012, ДФ (набл.); 8,1 км юго-восточнее п. Колошма, бол. Большое (60°09'05" с.ш., 35°33'41" в.д.; 60°08'59" с.ш., 35°33'34" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновые и очеретниково-сфагновые мочажины (УБГВ –3...–5 см) и по краям болотных озерков, 22.07.2012, ДФ (MIRE) – 36VXM1; 10) 4,7 км северо-западнее п. Колошма, бол. Верковское (60°12'12" с.ш., 35°21'54" в.д.),

верховое болото, денудированная мочажина по краю болотного озера (УБГВ –2...–3 см), роснянковые и очеретниково-роснянковые сообщества, 23.07.2012, ДФ (MIRE) – 36VXM1; 11) 1,3 км юго-западнее д. Костино, берег оз. Костинское (59°52'36" с.ш., 36°11'45" в.д.), приозерная сплавина, осоково-клюквенно-сфагновое сообщество, 10.06.2019, А.А. Шабунов (набл., устное сообщ.) – 37VCG4. Указания на произрастание *Drosera anglica* на болотах Вепсской возвышенности (№ 8–10) приведены в отдельной работе [Болота..., 2018].

Бабушкинский р-н: 12) 5 км СВ [северо-восточнее] с. Логдуз, 4 км С [севернее] с. Плешкино, бол. Михалёво (60.033 с.ш., 44.792 в.д.), роснянково-шейхцеригово-сфагновая мочажина на МО [мезоолиготрофном] болоте, 23.07.2006, ДФ (VO) – 38VMM3; 13) 6 км юго-западнее д. Кожухово, бол. Гусинское (59°43'14" с.ш., 44°04'31" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновая мочажина (УБГВ –3...–5 см, рН = 4,3), 14.07.2020, ДФ, А.С. Комарова (набл.) (<https://www.inaturalist.org/observations/55517064>) – 38VMM2.

Белозерский р-н: 14) близ г. Белозерска, на моховых болотах, 18.07.1884, А. Антонов (ЛЕСВ) [Антонов, 1888] – ! возможно, бол. Силькинское (60.008 с.ш., 37.819 в.д.), 37VDG1; 15) Каменниковского с/с [сельсовета], 2 км з[ападнее] д. Каменники, низинное болото, 14.07.1954, Сорокина, Филичева (VO 12385), Иванова, Белошеева (VO 12386), Панова, Шмакова (VO 12387); д. Каменники, болото, 14.07.1954, Осеновская (VO 12388); д. Пронево, болото низинное, 14.07.1954, Соколова, Мохова (VO 12389); Каменниковского с/с [сельсовета], зап[аднее] д. Каменники, низинное болото, 14.07.1956, Устюжанин, Кочанов (VO 12384) – ! окрестности д. Каменник (59.878 с.ш., 36.961 в.д.) [Суслова, 2004], 37VCG4; 16) Потозеро, болото, 25.06.1979, Е. Кузнецова (VO 12382, 12383); окрест[ности] д. Малышкино, болото, 03.07.1979, Космозерова (VO 12379); д. Малышкино, болото у Потозера, 03.07.1979, Охотникова (VO 12378); д. Малышкино, верховое болото, 15.08.1984, В.И. Антонова (VO 12380) – ! 2,5 км севернее д. Савино (59.792 с.ш., 37.905 в.д.) [Там же] – 37VDG2; 17) 4 км юго-восточнее д. Буозеро, бол. Столупинское (59°40'54" с.ш., 37°56'06" в.д.), верховое болото, проточная топь, шейхцеригово-клюквенно-сфагновые сообщества, 21.07.2015, ДФ, А.Б. Чхобадзе (набл.); 2,3 км восточнее д. Горка, бол. Столупинское (59°43'23" с.ш., 37°57'39" в.д.), ключевое болото, травяно-вахтово-осоковые мочажина, 22.VII.2015, ДФ, А.Б. Чхобадзе (набл.) – 37VDG2; 18) 1,8 км восточнее д. Якунино, бол. Схенусовое (59°46'59" с.ш., 37°52'39" в.д.), ключевое болото, травяно-гипновые сообщества вокруг выходов грунтовых вод, 29.07.2018, ДФ – 37VDG2.

Вашкинский р-н: 19) [западнее п. Новокемский], Б[олото] Кемское, верховое болото, 20.07.2000, М.Н. Бизина (VO 12390) – 37VCG3.

Великоустюгский р-н: 20) «Ustjug. Gouv. Wologda. Iwanitzki» (LE) – ! бывший Великоустюгский уезд, ?1885, Н.А. Иваницкий; 21) Великоустюг[ский] уезд, д. Павшино, Устьалексеевской вол[ости], торфяное болотце, 20.08.1909, А.П. Шенников (LE); Устюгский у[езд], Устьалексеево, торфяное болотце в долине Юга, сфагновый покров на воде – зыбуне, 20.08.1909, А.[П.] Шенников (LECB); «Устьалексеево, 20.08.1909 пл., 15.08.1911 пл.» [Шенников, 1914]; В.-Устюгский у[езд], Устьалексеево, торфяное болотце в долине [р.] Юга, очень сырое; на *Sphagnum* в местах с *Drosera rotundifolia* L. (но в более сырых местах, часто в воде), *Scheuchzeria palustris* и т.п., 22.07.1912, А.[П.] Шенников (LE) [Там же] – ! окрестности с. Усть-Алексево (60.497 с.ш., 46.569 в.д.), 38VNN4; 22) Сев[еро]-Двинская губ., ст. Суловка по Вятской ж.д., «Круглое» – болото близ станции (60.828 с.ш., 47.001 в.д.), в мочажине (Caricetum-Scheuchzerietum-sphagnosum), 24.07.1927, А.[А.] Корчагин (LE) – 38VPN2.

Верховажский р-н: 23) оз. Гагарье, берег озера, 24.06.2000, Н. Миронова (VO 12391) [Сулова, 2004]; 7 км севернее [!западнее] от трассы Вологда–Архангельск у отворотки на Морозово, оз. Гагарье, сплави́на, 25.06.2008, Н.Н. Жукова (VO, на одном листе с *Drosera × obovata*) [Жукова, Левашов, Шабунов, 2016]; [8,8 км западнее д. Кудринская], оз. Гагарье (60.617 с.ш., 41.670 в.д.), сфагновая сплави́на [на болотном озере], 28.06.2015, А.Н. Левашов, Н.Н. Жукова (набл.) [Находки..., 2019] – 37VFH2; 24) 5,6 км восточнее п. Каменка, бол. Ветошное (60°27'25" с.ш., 41°52'21" в.д.), верховое грядово-мочажинное болото (естественная часть), шейхцери́ево-сфагновая мочажина, 12.10.2019, А.С. Комарова, ДФ (набл.) [Там же] – 37VFH2; 25) 3,7 км северо-западнее д. Папинская, оз. Ковжское (60°31'16" с.ш., 42°10'06" в.д.), травяно-сфагновая сплави́на на болотном озере, 21.07.2022, ДФ, А.Н. Левашов (MIRE) [Левашов и др., 2023а] – 38VLN4; 26) 11,1 км западнее с. Морозово, бол. Пасное (60°47'20" с.ш., 41°28'48" в.д.), верховое болото, шейхцери́ево-сфагновая мочажина, 18.08.2022, ДФ, А.Н. Левашов (MIRE) [Там же] – 37VFH2.

Вожегодский р-н: 27) берег оз. Коргозеро, 1896 г., А.И. Колмовский [Колмовский, 1898; Сулова, 2004] – 37VEN2; 28) Лаповские озера, приозерное болото, 1896 г., А.И. Колмовский [Колмовский, 1898]; 1,7 км северо-западнее д. Протасовская, болото вблизи оз. Лаповское-1 (60°43'20" с.ш., 39°34'54" в.д.), ключевое болото и сплави́на на болотном озере, осоково-вахтово-гипновое сообщество, 07.07.2020,

ДФ (MIRE) – 37VEN2; 29) Бекетово, болото, 02.07.1968, Журавова (VO 12395); с. Бекетово, верховое болото, 03.07.1968, Подолич, Коробицына (VO 12392) [Суслова, 2004]; Бекетовский с/с [сельсовет], д. Гашково, болото низинное, 02.06.1971, Козлова (VO 12393); 1,2 км северо-западнее д. Боярская, оз. Бекетовское (60°30'56" с.ш., 39°22'54" в.д.), приозерная сплавина, осоково-вахтово-гипновые и шейхцеригово-сфагновые сообщества, 03.07.2017, ДФ (набл.) – 37VEN2; 30) кв. 110/111, 3 км южнее д. Тордокса, пр. 26, к. 16 (60.574 с.ш., 39.241 в.д.), сосняк сфагново-голубичный, 02.08.1972, [Р.В.] Бобровский (VO 12394) [Там же] – 37VEN2; 31) 3 км юго-восточнее д. Куклинская, оз. Чунозеро (60°30'12" с.ш., 39°37'46" в.д.), осоково-травяно-сфагновая приозерная сплавина, 12.06.2007, ДФ (MIRE); там же, 06.07.2017, ДФ (набл.) – 37VEN2; 32) 5,5 км северо-восточнее д. Нижняя, оз. Данислово (60°35'04" с.ш., 39°23'40" в.д.), по урезу воды болотного озера, травяно-гипновые ценозы, 04.07.2017, ДФ (набл.) [Philippov et al., 2022] – 37VEN2; 33) 3,2 км восточнее д. Кладовка, болото на северном берегу оз. Таменское (60°25'25" с.ш., 39°48'47" в.д.), ключевое болото, 01.07.2018, ДФ (набл.) – 37VEG1; 34) 4 км северо-западнее п. Бекетово-42, западный берег оз. Манозеро, болото без названия (60°28'01" с.ш., 39°37'16" в.д.), приозерное болото, осоково-гипновое межкочье, 03.07.2018, ДФ (набл.) – 37VEN2; 35) 1,7 км северо-восточнее д. Гришковская, болото у оз. Коровье (60°40'27" с.ш., 39°39'26" в.д.), приозерное болото, росяново-осоково-гипновая мочажина, 25.06.2019, ДФ (MIRE) – 37VEN2; 36) 2,6 км севернее д. Бараниха, болото на берегу оз. Кагатрино (60°41'47" с.ш., 39°35'58" в.д.), ключевое болото, травяно-осоково-гипновая мочажина, 06.07.2020, ДФ (набл.) – 37VEN2; 37) 4,6 км северо-западнее д. Бараниха, болото на восточном берегу оз. Окатовское (60°41'30" с.ш., 39°32'00" в.д.), верховое болото, очеретниково-топяноосоково-сфагновая сильнообводненная мочажина, 08.07.2020, ДФ (набл.) – 37VEN2; 38) 2 км восточнее д. Протасовская, бол. Озерское (60°42'28" с.ш., 39°38'08" в.д.), верховое болото, сфагновые мочажины и по краям денудированных мочажин, 10.07.2020, ДФ (набл.) – 37VEN2.

Вологодский р-н: 39) на торфяниках (под Вологодой, по петерб[ургскому] тракту, 1880, Н.А. Иваницкий (MW0377779) [Иваницкий, 1883]⁴ – 37VEF1.

Вытегорский р-н: 40) с[овхо]з «Волго-Балт», оз. Эйнозеро малое (60.663 с.ш., 36.425 в.д.), сплавина сфагновая у берега озера, 31.07.1989,

⁴ Также см.: Цифровой гербарий МГУ / под ред. А.П. Серегина. 2024. URL: <https://plant.dero.msu.ru/> (дата обращения: 01.02.2024).

[А.Н.] Левашов (VO 12398) [Сусллова, 2004] – 37VCH4; 41) 2 км южнее д. Волоков Мост (60.832 с.ш., 36.891 в.д.), верховое болото, 02.08.1989, [А.Н.] Левашов (VO 12400) [Там же] – 37VCH4; 42) п. Янишево (61.228, 37.534 в.д.), берег малого озера, опушка заболоченного сосняка разнотравника, 02.08.1989, А. Лазукова (VO 12397) [Там же] – 37VDH1; 43) «восточнее оз. Сойдозеро», болото, 09.1997 [Кравченко, 2000] – 37VDJ2; 44) зап[аднее] оз. Круглое (61.362 с.ш., 37.307 в.д.), верховое болото, 17.07.2002, А.Н. Левашов (VO 12396) [Сусллова, 2004] – 37VDJ2; 45) В[осточнее] д. Ольково, бол. Крестенское, топяноосоково-росянково-сфагновая мочажина на олиготрофном болоте, 02.07.2006, ДФ (VO); 2,4 км юго-восточнее д. Озерное Устье, бол. Крестенское (61°16'38" с.ш., 36°26'02" в.д.), переходный участок болота, асс. *Caricetum chordorrhizae*, 05.07.2006, ДФ (набл.) [Филиппов, 2008а, б]; 1,9 км восточнее д. Ольково, бол. Крестенское (61°16'54" с.ш., 36°24'45" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновые обводненные мочажины, 20.06.2014, ДФ (набл.) – 37VCH3; 46) 13 км Ю[южнее] с. Белоусово, [оз. Курозеро] (60.836 с.ш., 36.603 в.д.), сфагновая сплавина, 15.07.2006, ДФ (VO, на одном листе с *Drosera × obovata*) – 37VCH4; 47) 1,7 км юго-восточнее д. Гонгинская, бол. Тимховское в пойме р. Палая (61°08'54.5" с.ш., 36°28'54" в.д.), мезоевтрофный осоково-сфагновый болотный участок пойменного болота, 29.06.2007, ДФ (MIRE) – 37VCH3; 48) 4,2 км северо-западнее п. Октябрьский, бол. Десяточное (61°25'05" с.ш., 36°36'39" в.д.), верховое грядово-мочажинное болото, шейхцеригово-сфагновые мочажины, 30.06.2007, ДФ (набл.) – 37VCJ4; 49) 21 км юго-восточнее п. Янишево, бол. Яковлево (61°07'51" с.ш., 37°55'09" в.д.), верховое болото, проточная топь, 24.06.2009, ДФ (набл.) – 37VDH1; 50) Андомская возвышенность, 4 км юго-восточнее оз. Сойдозеро, болото № 1 (61°26'30" с.ш., 37°32'04" в.д.), верховое болото, сфагновая мочажина, 19.08.2010, ДФ (MIRE) – 37VDJ2; 51) болото около безымянного озера восточнее оз. Лайнозеро (61°25'58" с.ш., 37°28'07" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновая мочажина, 18.08.2011, ДФ, А.Б. Чхобадзе (набл.) – 37VDJ2; 52) 5 км юго-восточнее оз. Лайнозеро, бол. Веняболото (61°23'48" с.ш., 37°29'18" в.д.), верховое болото, по краю болотного озера, 19.08.2011, ДФ, О.Л. Кузнецов (набл.) – 37VDJ2; 53) 1,1 км юго-западнее южного берега оз. Верхнее Сарозеро, болото без названия (61°31'14" с.ш., 37°08'44" в.д.), аапа (?) болото, травяно-осоковые мочажины, 18.08.2012, ДФ, А.Б. Чхобадзе, А.Н. Левашов (набл.) – 37VDJ2; 54) 1 км северо-восточнее оз. Кугозеро, болото без названия (61°29'59" с.ш., 37°10'39" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-топяноосоково-сфагновые мочажины, денудированные мочажины

и по краям озерков, 18.08.2012, ДФ, А.Б. Чхобадзе, А.Н. Левашов (набл.), там же, 20.08.2012, ДФ (набл.) – 37VDJ2; 55) болото севернее оз. Чёрное (61°24'56" с.ш., 37°38'49" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновые мочажины и по краям озерков, 22.08.2012, ДФ, А.Б. Чхобадзе, А.Н. Левашов (набл.) – 37VDJ2; (о нахождении вида на болотах Андомской возвышенности (локалитеты № 50–55) сообщалось ранее [Чхобадзе, Филиппов, Левашов, 2014]); 56) 31 км юго-восточнее п. Янишево, бол. Лучное (61°04'39" с.ш., 38°04'22" в.д.), верховое болото, денудированная мочажина, 15.06.2013, ДФ (набл.) – 37VDH1; 57) 22 км юго-восточнее п. Янишево, оз. Малое Янсорское (61°06'08" с.ш., 37°53'13" в.д.), приозерная сплавина, 16.06.2013, ДФ (набл.) – 37VDH1; 58) 5 км восточнее д. Голяши, болото около оз. Маткозеро (61°03'57" с.ш., 36°10'53" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-топяноосоково-сфагновая мочажина, 16.06.2014, ДФ (набл.) – 37VCH3; 59) 9 км юго-западнее п. Волоков Мост, окрестности д. Конечкая, бол. Пиявочное (60°46'51" с.ш., 36°50'26" в.д.; 60°45'59" с.ш., 36°50'57" в.д.), мочажины аапа болотных комплексов, очеретниково-гипновые сообщества, 12.09.2015 и 29.09.2016, ДФ, С.А. Кутенков (MIRE) [Kutenkov, Philiprov, 2019a] – 37VCH4; 60) 19 км юго-восточнее с. Анненский Мост, бол. Гладкое (60°38'13" с.ш., 37°25'01" в.д.), мезотрофное болото, травяная проточная топь, очеретниково-осоковое сообщество, 27.09.2016, ДФ, С.А. Кутенков (набл.) [Kutenkov, Philiprov, 2019b] – 37VDH2. Находки № 45 и 47 сделаны в границах охраняемого природного комплекса «Онежский» (ООПТ создана в 2009 г.).

Кирилловский р-н: 61) окр[естности] д. Сигово (60.147 с.ш., 38.912 в.д.), пушицево-сфагновое болото у зап[адного] берега оз. Перешного, 11.08.2001, Н. Шведчикова (MW0377738, MW0377739) [Суслова и др., 2004]⁵ – 37VDG3; 62) Шалго-Бодуновский лес, кв. 171, выд[ел] 15, сфагновый сосняк, 05.07.1997, Т.А. Суслова (VO 12402) [Суслова, 2004; Сосудистые растения..., 2004] – 37VDG3; 63) «Коварзино» [Сосудистые растения..., 2004]; 400 м восточнее д. Коварзино, низинное болото, 01.07.2005, А.С. Гущина (VO); д. Коварзино, 0,5 км на СВ [северовосток] о[з.] Кузькино, низинное болото, вахтово-осоковая сплавина, 03.07.2006, А.Г. Шипунова (MW0377741)⁶; 300 м южнее д. Коварзино, заболоченный берег озера, сплавина, 04.07.2006, Т.А. Суслова (VO); 1 км от д. Коварзино, оз. Кузькино, сфагновое болото, 22.06.2007, П.Е. Егоренков (VO); д. Коварзино, возле оз. Кузькино, болото, Е.Ю. Беляева

⁵ Цифровой гербарий МГУ / под ред. А.П. Серегина. 2024. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 01.02.2024).

⁶ Там же.

(VO); д. Коварзино, низинное болото, 02.07.2009, А. Новожилова (VO) – ! южнее д. Коварзино, приозерное болото (60.141 с.ш., 38.571 в.д.), 37VDG3; 64) 3 км севернее д. Коварзино (60.168 с.ш., 38.586 в.д.), верховое болото, 06.06.2005, Упадышева (VO) – 37VDG3; 65) б/о [база отдыха] Чайка (59.940 с.ш., 38.605 в.д.), болото, 25.06.2005, Ершов (VO) – 37VDG4; 66) окрестности д. Пялнобово (60.164 с.ш., 38.663 в.д.), Тековское сосново-пушицево-сфагновое болото, 14.07.2006, Н. Шведчикова (MW0377737)⁷ – 37VDG3; 67) [окрестности] д. [местечко] Топорня, кв. 100, болото, 22.06.2009, М.Н. Варзинова (VO) – ! бол. Соколье (59.755 с.ш., 38.426 в.д.), 37VDG4; 68) 1,5 км юго-западнее д. Кочевино, берег оз. Петинское (59.822 с.ш., 38.736 в.д.), приозерное болото, вахтово-клюквенно-сфагновое (*Sisyrinchium angustifolium* + *Sisyrinchium warnstorffii*) сообщество, 13.08.2017, А.Н. Левашов (набл.) [Левашов, Романовский, Филиппов, 2023б] – 37VDG4. Все находки в районе (№ 61–68) сделаны в границах НП «Русский Север».

Кичменгско-Городецкий р-н: 69) 5 км от д. Лаврово, берег озера, 15.07.2000, Н. Лесихина (VO 12403) [Сулова, 2004; Лесихина, 2005] – 38VNM3. На данной территории имеется три малых озера (Чёрное и Белое и одно южнее последнего – почти полностью заросшее). По всей видимости, находка сделана на заросшем озере (60.011 с.ш., 46.352 в.д.), либо на оз. Белое (60.014 с.ш., 46.348 в.д.) – в границах ландшафтного заказника «Оленевский бор». Последующие студенческие исследования (в 2004 г.) на оз. Белое не позволили обнаружить *Drosera anglica* [Лепихина, 2008].

Междуреченский р-н: 70) «Моховое болото в лесу за Селищами. (Тот. у.). 10-VII.[1911]» [Ильинский, 1912] – ! окрестности бнп. Селища, бол. Клестовая Чисть (59.479 с.ш., 41.813 в.д.), 37VFF3.

Никольский р-н: 71) окр[естности] г. Никольска, близ д. Берёзово, верховое болото, облесенное сосной, 12.08.1978, Н.И. Орлова, Т.А. Рыжова, В.Г. Сергиенко (ЛЕСВ) [Сулова, 2004] – ! непосредственно вблизи г. Никольска нет населенных пунктов с таким названием, поэтому, вероятно, находка относится к данному объекту (59.229 с.ш., 45.656 в.д.), 38VNL1.

Нюксенский р-н: 72) к югу от п. Леваш, район карстовых озер (60.457 с.ш., 44.872 в.д.), сплавина на берегу озера, 06.07.2014, А.Ю. Романовский (ВГМЗ 38861/58) – 38VMN4.

Сокольский р-н: 73) Gub. Wologda, distr. Kadnikow, 1856, Meghjakow (LE, изначально “Herbarium Trautvetter”) – ! Вологодская губ., Кадниковский уезд; «Вологодская губ., 1882, Н.А. Иваницкий» (LE);

⁷ Цифровой гербарий МГУ / под ред. А.П. Серегина. 2024. URL: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения: 01.02.2024).

вероятно, на этом гербарном листе и/или на листе А.П. Межакова основано указание «[Wologda gouvernement], Kadnikow» [Ivanitzky, 1894] – ! бывший Кадниковский уезд, по всей видимости, окрестности г. Кадников, 37VEF3; 74) Кадниковск[ий] у[езд], ст. Морженга, сфагновый торф[яник], Nano-riposum, 29.06.1925, А. Лесков (ЛЕСВ); 1 км сев[ернее] ст. Морженьга, 13.08.1988, [А.Н.] Левашов (VO 12405) [Суслова, 2004] – ! бол. Чистое (59.632 с.ш., 40.202 в.д.), 37VEG4; 75) р[ай]он д. [с.] Поповское (59.409 с.ш., 40.432 в.д.), болото, 02.07.1977, Второва, Герасимова (VO 12404) [Суслова, 2004] – 37VEG4; 76) 10 км юго-восточнее г. Кадников, 4 км северо-восточнее д. Марковское, бол. Алексеевское-1 (59°27'03" с.ш., 40°30'57" в.д.), росянково-шейхцеригово-сфагновая мочажина на олиготрофном болоте, 31.07.2006, ДФ (VO) [Филиппов, 2007] (вид ежегодно фиксируется на данном болоте с 2006 по 2022 гг. в сфагновых мочажинах и по краям болотных озерков) [Левашов, Романовский, Филиппов, 2023a] – 37VEG4; 77) 1,5 км юго-восточнее ж.д. остановочного пункта Борзово, бол. Дурковское (59°39'33" с.ш., 40°11'48" в.д.), верховое болото, шейхцеригово-сфагновая мочажина, 21.06.2007, ДФ (набл.) [Там же] – 37VEF3.

Сямженский р-н: 78) Кадниковский у., болото у д. Ушкомицы, 18.06.1925, А. Лесков (ЛЕСВ) – ! окрестности б.н.п. Ушкомицы, бол. Озерко (59.801 с.ш., 40.769 в.д.), 37VEG4; 79) Шиченгское л[естничест]во, оз. Шиченгское, болото верховое, 20.07.1970, Саковина (VO 12406); окр[естности] Шиченгского оз., Шиченгское болото, сфагновое болото, 20.08.2000, ДФ (VO 12407); с 2001 по 2022 гг. вид ежегодно фиксировался в разных частях бол. Шиченгское в основном в проточных топях, сфагновых мочажинах, а также в прибрежной части болотного озера Шиченгское [Филиппов, 2015; Philiprov et al., 2021] – 37VFG2.

Тотемский р-н: 80) д. [!село] Красное, болото, 02.07.1975, Г. Мазурова (VO 12408, 12409) [Суслова, 2004] – 38VLM4; 81) 600 м с[еверо]-з[ападнее] д. Устье, к/з 1 Мая, верховое болото, 27.07.1988, [А.В.] Румянцева (VO 12410) – ! бол. Церковное (59.794 с.ш., 42.613 в.д.), 38VLM4.

Усть-Кубинский р-н: 82) [2,9 км юго-западнее д. Угол], оз. Журавлишное (60.123 с.ш., 39.294 в.д.), берег озера, 29.06.2002, [М.] Хапугина (VO 12413) – 37VEG1; 83) [14,5 км северо-восточнее с. Богородское], р. Яхреньга (60.077 с.ш., 39.464 в.д.), [заболоченный] берег реки, 02.07.2002, А.Ю. Романовский (VO 12412) [Там же]; [14 км северо-восточнее с. Богородское, окрестности] оз. Яхреньское (60.079 с.ш., 39.444 в.д.), болото, сосняк осоково-сфагновый,

02.07.2002, А.Н. Левашов (VO) – 37VEG1; 84) окр[естности] оз. Перешное (60.181 с.ш., 38.981 в.д.), болото, 11.06.2003, В.И. Антонова (VO 12411) – 37VDG3; 85) 3 км северо-восточнее д. Марковская, берег оз. Сусельское (60°04'42" с.ш., 39°01'16" в.д.), гигрофильнотравяно-гипново-сфагновая сплавина на болотном озере, 02.07.2009, ДФ (MIRE) – 37VEG1; 86) 2,7 км западнее д. Марковская, бол. Большой Мох (60°03'53" с.ш., 39°01'17" в.д.), верховое грядово-мочажинное болото, сильнообводненные очеретниково-сфагновые мочажины, 05.07.2009, ДФ (MIRE) – 37VEG1.

Устюженский р-н: 87) окр. д. Мережа [Сулова, 2004] – ! вероятно, бол. Большой Мох (59.041 с.ш., 36.449 в.д.), 37VCF4; 88) окрестности оз. Трабиловское, бол. Уломское (59°04'59" с.ш., 36°25'13" в.д.), верховое болото, шейхцериново-сфагновые мочажины и по краям болотных озерков, 22.09.2009, ДФ (фото) – 37VCF3.

Чагодощенский р-н: 89) кв. 53, Чагодощенский заказник, сфагновое болото, 06.07.1991, Л. Остроумова (VO 12414, 12415); ЧГЗ, 53 квартал, верховое болото, 06.07.1992, [А.В.] Платонов (VO 12418, 12419) – ! ландшафтный заказник «Чагодощенский» [Сулова, 2004], 36VXL1; 90) 2,5 км с[еверо]-в[осточнее] д. Герасимово (59.180 с.ш., 35.618 в.д.), сфагновое болото, 22.07.1991, [А.В.] Румянцева (VO 12416, 12417) [Там же] – 36VXL1.

Череповецкий р-н: 91) Дарвинский государственный заповедник, «Редко. Старые верховые болота, топкие мочажины и межкочья» [Немцева, Немцева, 1988] – 37VDE1; 92) с[овхоз] Уломский, около оз. Уломское (58.992 с.ш., 37.178 в.д.), верховое болото, 23.07.1997, [В.И.] Антонова (VO 12426) – 37VCF4; 93) [окрестности д. Вичелово] (58.994894 с.ш., 38.00772 в.д.; точность 985 м), [болото] 03.07.2022, anastasia_mischief (набл.) (<https://www.inaturalist.org/observations/124630987>) – 37VDF2.

Шекснинский р-н: 94) о. Демидов, р. Шексна, сплавина, 26.06.2001, Иванишина (VO 12420) – ! Шекснинское водохранилище, Демидовский остров (59.579 с.ш., 38.457 в.д.), 37VDG4; 95) [окрестности] д. Прогресс (59.199 с.ш., 38.498 в.д.), болото, 20.07.2002, Вересова (VO 12421) – 37VDF3.

Несмотря на то, что в конспекте флоры области Н.И. Орлова (1993) считает, что вид встречается во всех районах, к настоящему времени мы не располагаем сведениями о произрастании *Drosera anglica* в 4 административных районах: Грязовецком, Кадуйском, Тарногском, Харовском. В остальных 22 районах рослянка английская отмечалась в 1–21 локалитетах (в среднем $4,3 \pm 1,04$). Больше половины местонахождений (52) отмечено всего в четырех районах: Вытегорском (21),

Вожегодском (12), Бабаевском (11), Кирилловском (8). Подобная плотность находок связана с активным вниманием к болотам именно этих районов в последние два десятилетия. В остальных районах имеется от 1 до 5 локалитетов (три района – по 5 локалитетов; один – 4 локалитета; два района – по 3; шесть – по 2; шесть – по 1 локалитету).

Анализ распространения *Drosera anglica* в области с использованием сеточного картирования, принятого в Атласе флоры Европы, показал, что вид зафиксирован в 36 квадратах (рис. 1). Причем в рамках одного квадрата вид был встречен в 1–4 локалитетах, кроме квадратов 37VEN2 (11), 37VDJ2 (8), 37VDG3 (6), 36VXM1 и 37VEG1 (по 5), 37VCG4, 37VCH4, 37VDH1, 37VEG4 (по 4). В квадратах 37VEF1 (Вологодский р-н), 38VNN4 и 38VPN2 (Великоустюгский р-н), 37VFF3 (Междуреченский р-н) вид за последние 100 лет не фиксировался.

Эколого-ценотическая характеристика

Вид предпочитает торфяные болота и внутриболотные гидрографические объекты. В Вологодской области, как и в сопредельных регионах (Карелия, Ленинградская и Новгородская области), *D. anglica* относится к облигатным болотным видам, т.е. встречающийся почти исключительно на болотах [Боч, Смагин, 1993; Кузнецов, 2006]. В области вид наиболее активен в условиях открытых и слабооблесенных верховых болот, но встречается также и на низинных заливаемых, низинных напорного грунтового питания, аапа болотах. Среди болотных водоемов *D. anglica* предпочитает на верховых болотах сфагновые и денудированные мочажины, краевые части болотных озерков и проточные топи, на аапа и заливаемых низинных – травяные мочажины, а также кромки берегов (по урезу) болотных озер и сплавины на них. Во всех типах объектах вид произрастает в условиях повышенной обводненности мохового субстрата или торфяной почвы.

Вид не формирует самостоятельных сообществ (возможны небольшие «пятна» площадью, не превышающей 0,01–0,5 м²). Как правило, единично или рассеянно встречается в травяно-моховых или кустарничково-травяно-моховых болотных сообществах. Ближайшее окружение в фитоценозах с участием *D. anglica* формируют 55 видов высших растений, из которых лишь половина относится к сосудистым (28 видов), тогда как остальные – листостебельные мхи (25) и печеночники (2) (табл. 1). В отдельных типах экотопов зафиксировано приблизительно схожие значения видового богатства (28 видов – проточная топь, 27 – сплавина, 25 – травяная мочажина, 22 – сфагновая мочажина), за исключением денудированной мочажины (11 видов), где

высшие растения чаще представлены отдельными экземплярами, нежели формируют сомкнутый травяно-моховой (или кустарничково-травяно-моховой) ярус. На верховых болотах, где *Drosera anglica* встречается существенно чаще (нежели на иных объектах) и в большем обилии, характерными сопутствующими видами являются *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum balticum*, *S. cuspidatum*, *S. majus*, *S. lindbergii*, и несколько реже – *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphneca lyculata*, *Carex limosa*, *Sphagnum fallax*, *Cladopodiella fluitans*. В других частях ареала состав ассоциированных с росянкой английской видов отличается, но везде это характерные облигатные и реже облигатно-факультативные болотные виды [Боч, Смагин, 1993; Кузнецов, 2006; Wolf, Gage, Cooper, 2006; Лапшина, 2010; Флора..., 2016]⁸.

Таблица 1

Видовой состав сообществ с участием *Drosera anglica*
[Species composition of communities with *Drosera anglica*]

Виды [Species]	Биотоп [Biotop]				
	Травяная мочажина [Grass hollow]	Сфагновая мочажина [Sphagnum hollow]	Денудированная мочажина [Denuded hollow]	Протоочная топь [Lag]	Сплавина [Floating bog]
MAGNOLIOPHYTA					
<i>Andromeda polifolia</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Betula nana</i> L.				+	
<i>Carex chordorrhiza</i> L.f.	+			+	+
<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	+			+	+
<i>C. limosa</i> L.	+	+		+	+
<i>C. rostrata</i> Stokes		+		+	

⁸ См. также: Wolf E.C., Gage E., Cooper D.J. *Drosera anglica* Huds. (English sundew): A technical conservation assessment. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. 2006. URL: <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/droseraanglica.pdf> (date of access: 02/01/2022).

Продолжение табл. 1

Виды [Species]	Биотоп [Biotop]				
	Травяная мочажина [Grass hollow]	Сфагновая мочажина [Sphagnum hollow]	Денудированная мочажина [Denuded hollow]	Протоочная топь [Lag]	Славина [Floating bog]
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench		+		+	
<i>Comarum palustre</i> L.				+	+
<i>Drosera</i> × <i>obovata</i> Mert. & W.D.J. Koch		+	+		
<i>D. anglica</i> Huds.	+	+	+	+	+
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+			+	
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.				+	
<i>E. gracile</i> W.D.J. Koch	+				+
<i>E. vaginatum</i> L.		+	+		
<i>Galium palustre</i> L.					+
<i>Hammarbya paludosa</i> (L.) Kuntze	+			+	
<i>Juncus stygius</i> L.	+				
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+			+	+
<i>Pedicularis palustris</i> L.	+			+	+
<i>Peucedanum palustre</i> (L.) Moench					+
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.				+	
<i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl	+	+	+	+	+
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers.	+			+	+

Продолжение табл. 1

Виды [Species]	Биотоп [Biotop]				
	Травяная мочажина [Grass hollow]	Сфагновая мочажина [Sphagnum hollow]	Денудированная мочажина [Denuded hollow]	Проглочная топь [Lag]	Сплавина [Floating bog]
<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.		+	+		
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	+			+	+
<i>U. minor</i> L.	+	+			
<i>Vaccinium oxycoccos</i> L.	+	+	+	+	+
MARCHANTIOPHYTA					
<i>Aneura pinguis</i> (L.) Dumort.				+	
<i>Cladopodiella fluitans</i> (Nees) H. Buch		+			
BRYOPHYTA					
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	+				+
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen					+
<i>Hamatacaulus vernicosus</i> (Mitt.) Hedenäs	+				
<i>Meesia triquetra</i> (Jolycl.) Ångstr.	+				+
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.					+
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	+				+
<i>Sphagnum balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen		+	+		
<i>S. compactum</i> Lam. & DC.			+		
<i>S. contortum</i> Schultz	+				

Виды [Species]	Биотоп [Biotop]				
	Травяная мочажина [Grass hollow]	Сфагновая мочажина [Sphagnum hollow]	Денудированная мочажина [Denuded hollow]	Протоchnая топь [Lag]	Сплаvина [Floating bog]
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.		+			
<i>S. divinum</i> Flatberg & K. Hassel		+			+
<i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.		+		+	+
<i>S. fimbriatum</i> Wilson				+	+
<i>S. flexuosum</i> Dozy & Molk.				+	
<i>S. lindbergii</i> Schimp.		+	+		
<i>S. majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen		+			
<i>S. obtusum</i> Warnst.				+	
<i>S. papillosum</i> Lindb.		+			
<i>S. platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.	+				
<i>S. rubellum</i> Wilson		+			
<i>S. subsecundum</i> Nees	+			+	
<i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr.				+	+
<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs					+
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske	+			+	
<i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske		+			+
Итого видов [Total number of species]	25	22	11	28	27

Флористические списки разных экотопов очень сильно отличаются друг от друга (индекс Коха равен 0,19). Самое малое сходство (индекс Жаккара равен 0,15) оказывается между денудированной мочажинной, с одной стороны, и проточной топью и сплавиной – с другой, а самое большое – между травяной мочажинной и сплавиной (0,44), а также сфагновой и денудированной мочажинами (0,43). При этом даже самые высокие показатели говорят о среднем уровне подобия, что существенно отличается от уровня экологического сходства (рис. 2).

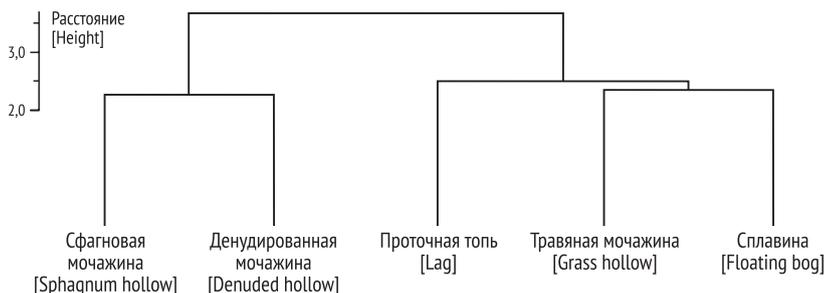


Рис. 2. Дендрограмма сходства различных местообитаний *Drosera anglica* по составу флоры; индекс Жаккара; метод полной связи

Fig. 2. Dendrogram of the similarity of different habitats of *Drosera anglica* in terms of flora composition; Jaccard index; full link method

Drosera anglica – это в целом мезобионтное растение ($I_t = 0,50$), причем в области макроклимата оно гемизврибионтно ($0,62$), а в части микроклимата и по отношению к почвенным условиям – гемистенобионтно ($0,40$ и $0,41$ соответственно). Наиболее широка экологическая валентность по отношению к континентальности климата ($I_v = 0,87$) и температуре зимнего периода ($0,73$). Первое, вероятно, объясняется тем, что это небольшое растение, приуроченное к болотным ландшафтам с собственным микроклиматом, мало меняющимся в зависимости от степени континентальности макроклимата региона в целом. Малая зависимость же от температуры зимнего периода, на наш взгляд, объясняется как особенностями места перезимовки – моховой слой со сглаженными колебаниями всех факторов среды, так и особенностями зимующих структур – турионов. Из факторов микроклимата растение мезовалентно по отношению к реакции почвенного раствора ($0,54$), гемистеновалентно к факторам влажности почвы ($0,35$) и ее богатства азотом ($0,45$) и стеновалентно к богатству почвы минеральными солями ($0,32$) и освещенности экотопа ($0,33$).

Drosera anglica предпочитает почвы с влажностью от влажно-лесолуговой до прибрежноводной, кислые с рН от 3,5 до 6,5 (до 7,5 по Ландольту [Landolt, 1977]), от полностью лишенных азота до бедных им, незасоленные и с малым содержанием минеральных веществ – от особо бедных ими до небогатых [Цыганов, 1983; Жукова и др., 2010]; сам экотоп находится на открытых или полуоткрытых пространствах (рис. 3а). Растение является индикатором влажных хорошо освещенных мест с насыщенными водой и плохо аэрируемыми кислыми [Ellenberg et al., 1991] торфянистыми [Landolt, 1977] почвами.

Реализованный экологический ареал *D. anglica* в Вологодской области закономерно уже потенциального (рис. 3а): растение встречается на очень бедных азотом и бедных минеральными веществами почвах с болотно-лесолуговым увлажнением и рН почвенного раствора 3,5–5,5 в хорошо освещенных местообитаниях с относительно устойчивым увлажнением. При этом рисунок ареалов в пределах частных экотопов крайне сходен (рис. 3б). Из значимых отличий интересно, что наименьшее богатство азотом и наименьшая кислотность (рН порядка 3,5) диагностируется на денудированной мочажине; она же обладает наиболее устойчивым, хоть и несколько меньшим, чем другие рассмотренные экотопы увлажнением.

Обработка геоботанических описаний позволила выявить для рассматриваемой территории значения фактора переменности увлажнения экотопа, которые отсутствуют в оригинальных шкалах. По нашим данным, вид встречается в условиях относительно устойчивого увлажнения, и хоть и может переносить его слабые колебания, избегает существенных; в целом это соответствует оценкам зарубежных авторов [Landolt, 1977; Ellenberg et al., 1991].

Коэффициент Жуковой относительно велик для реакции почвенного раствора (50%) и мал во всех остальных случаях: 45% для богатства почвы азотом, 38% для ее влажности, 33% для освещенности экотопа и 25% для богатства почвы минеральными солями. С чем связаны столь малые значения успешности реализации экологических потенциалов, и так не слишком больших у вида, неясно (возможно, на распространение вида в регионе оказывают отрицательное влияние какие-то показатели среды, не учтенные в шкалах Цыганова).

Интересно при этом, что экологические требования описываемого вида также почти полностью совпадают с таковыми двух других из этого рода – *D. rotundifolia* и *D. × obovata*. Так, нижняя граница зоны толерантности растения по отношению к температуре климата лежит чуть выше, чем у *D. rotundifolia*, а требования к континентальности

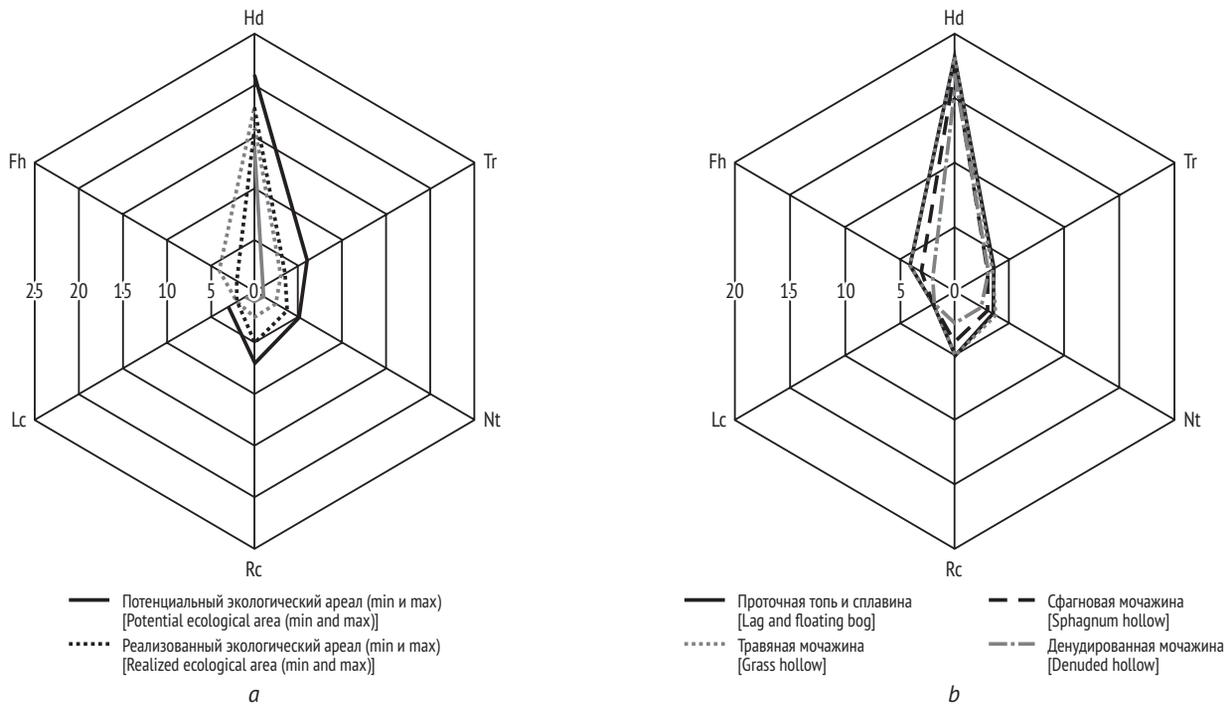


Рис. 3. Соотношение потенциального и реализованного экологического ареала *Drosera anglica* в условиях Вологодской области (a); реализованные экологические ареалы в отдельных экотопах (b)

Fig. 3. The ratio of the potential and consummated ecological range of *Drosera anglica* within the Vologda Region (a); and its realized ecological range in individual ecotopes (b)

климата чуть больше, чем у *Drosera* × *obovata*. Хотя оптимальная влажность почвы всех трех видов совпадает, ряд экотопов, где есть другие росянки, для *D. anglica* слишком сухие; с другой стороны, она может быть найдена в экотопах, где реакция субстрата менее кислая, а азота чуть больше. Также небезынтересно, что одни авторы [Ellenberg et al., 1991] считают этот вид наименее требовательным к условиям освещенности, тогда как другие [Hill et al., 1999] показывают, что на Британских островах различий в этих требованиях нет; не наблюдали такого и мы.

Вопросы охраны

В сопредельных с Вологодской областью регионах *D. anglica* охраняется в трех областях: Костромской [Красная..., 2019], Тверской [Красная..., 2016] и Ярославской [Красная..., 2015]. В Вологодской области вид был внесен в неофициальный список редких растений в 1993 г. [Суслова, Антонова, 1993]. В 2004 г. был включен в Красную книгу Вологодской области с категориями охраны 3/NT [Красная..., 2004]. Исследования в последующие годы показали, что вид не нуждается в изменении охраняемого статуса и категорий его охраны [Второе издание..., 2013]. В актуальной редакции Постановления правительства области⁹ *D. anglica* имеет категорию статуса редкости: 3 (являющиеся редкими, находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому); категорию статуса угрозы исчезновения: NT (признанные близкими к угрозе вымирания, но пока не могут быть квалифицированы как CR, EN, VU); категорию статуса приоритета природоохранных мер: III (принятие дополнительных мер по сравнению с предусмотренными законодательством для видов/подвидов/популяций, занесенных в Красную книгу Вологодской области, не требуется).

Вид имеет узкую экологическую амплитуду, слабую конкурентноспособность и малочисленные популяции [Суслова, 2004]. Основным лимитирующим фактором является нарушение гидрологического режима, в том числе в результате осушительной мелиорации, торфодобычи, пожаров, вырубки примыкающих к болотам лесов и глобальных изменений климата.

⁹ Постановление Правительства Вологодской области № 942 от 25.07.2022 «Об утверждении перечней редких и исчезающих видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, занесенных в Красную книгу Вологодской области, перечней видов (внутривидовых таксонов) растений, грибов и животных, нуждающихся в научном мониторинге на территории Вологодской области, и о внесении изменений в постановление Правительства области от 29 марта 2004 года № 320 и признании утратившими силу некоторых постановлений Правительства области». URL: <http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/350020220727003> (дата обращения: 20.09.2023).

В регионе дополнительных специальных мер по охране вида не предпринималось. Известные местонахождения *Drosera anglica* охраняются в границах 8 ООПТ: Дарвинский государственный природный биосферный заповедник, национальный парк «Русский Север», охраняемый природный комплекс «Онежский», государственные природные заказники «Болото Доброозерское», «Оленевский бор», «Сойдозерский», «Шиченгский», «Чагодощенский». В качестве рекомендуемых мер охраны целесообразен поиск новых местонахождений и мониторинг известных мест произрастания.

Выводы

1. В Вологодской области *D. anglica* известен с середины XIX в. и к настоящему времени вид известен из 95 местонахождений, расположенных на территории 22 (из 26) административных районов или относящихся к 36 квадратам (согласно схеме сеточного картирования Атласа флоры Европы).

2. Жизненная форма *D. anglica* – кистекорневая турионная многолетняя поликарпическая трава с удлинёнными побегами несуккулентного типа и специализированными листьями-ловушками. В конце сезона вегетации внепочечная часть побега быстро отмирает, хотя обычно и не отчленяется физически, и растение зимует в виде мощной почки-туриона. Вегетативное размножение, по сравнению с другими видами рода флоры России, менее интенсивное; основной путь поддержания ценопопуляции – семенной.

3. *D. anglica* – облигатный типичный болотный вид, предпочитающий сфагновые и денудированные мочажины, краевые части болотных озёрков и проточные топи на верховых болотах, травяные мочажины на аапа и заливаемых низинных болотах, сплавины и берега болотных озёр. Во всех типах объектов вид произрастает в условиях повышенной обводнённости мохового субстрата или торфяной почвы. Самостоятельных сообществ не формирует, а представлен единично или рассеяно в травяно-моховых или кустарничково-травяно-моховых болотных сообществах. Ближайшее окружение в фитоценозах с участием *D. anglica* формируют 55 видов высших растений (28 – сосудистые, 25 – мхи, 2 – печеночники).

4. Растение в целом мезобионтное, с несколько большей толерантностью к условиям макроклимата, чем хорошо объясняется его широкое циркумбореальное распространение, и меньшей – к условиям микроклимата. Среди последних лимитирующими факторами, по-видимому, являются освещённость (растение нуждается в хорошем освещении)

и богатство почвы минеральными солями: *Drosera anglica* встречается, в общем, на бедных субстратах (возможно, в более богатых экотопах оно не выдерживает конкуренции с другими видами ввиду меньшей интенсивности вегетативного размножения). Малые значения коэффициента Жуковой, на наш взгляд, свидетельствуют, что на распространение вида в регионе оказывают отрицательное влияния какие-то показатели среды, неучтенные в шкалах Цыганова.

5. Вид включен в региональную Красную книгу с категориями статусов редкости, уязвимости, приоритета природоохранных мер 3/NT/III. В Вологодской области обнаружен на водно-болотных объектах двух федеральных и шести региональных особо охраняемых природных территориях. Наиболее крупные популяции отмечены на болотах охраняемого природного комплекса «Онежский» и природных заказников «Болото Доброозерское» и «Шиченгский». Вид наиболее уязвим к изменениям гидрологического режима территории при антропогенных и климатических изменениях.

Библиографический список / References

Антонов А.А. Материалы к флоре Новгородской губернии // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1888. Т. 19. Отделение ботаники. С. 1–66. [Antonov A.A. Materials for the flora of the Novgorod province. *Trudy Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei*. 1888. Vol. 19. Department of Botany. Pp. 1–66. (In Rus.)]

Баландин С.А., Баландина Т.П. Росянка круглолистная // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. 2 / под ред. В.Н. Павлова, В.Н. Тихомирова. М., 1993. С. 31–38. [Balandin S.A., Balandina T.P. Sundew round-leaved. *Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti*. Vol. 9. Issue 2. V.N. Pavlov, V.N. Tikhomirov (eds.). Moscow, 1993. Pp. 31–38. (In Rus.)]

Болота вологодской части Вепсской возвышенности / Носкова М.Г., Смагин В.А., Филиппов Д.А., Денисенков В.П. // Известия Русского географического общества. 2018. Т. 150. Вып. 4. С. 31–53. DOI: 10.7868/S0869607118040035 [Noskova M.G., Smagin V.A., Philippov D.A., Denisenkov V.P. Mires of Vologda part of Vepsskaya upland. *Izvestiya Russkogo geograficheskogo obshchestva*. 2018. Vol. 150. No. 4. Pp. 31–53. (In Rus.)]

Боч М.С., Смагин В.А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. [Botch M.S., Smagin V.A. Flora i rastitelnost bolot Severo-Zapada Rossii i printsipy ikh okhrany [Flora and vegetation of mires in the North-West Russia and principles of their protection]. St. Petersburg, 1993.]

Второе издание Красной книги Вологодской области: изменения в списках охраняемых и требующих биологического контроля видов растений и грибов / Сулова Т.А., Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А. и др. // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2013. Т. 7. № 3. С. 93–104. DOI: 10.24411/2072-8816-2013-10022

[Suslova T.A., Czobadze A.B., Philippov D.A. et al. A second edition of the Red Data Book of the Vologda Region: Revisions in the lists of protected and biological control required species of plants and fungi. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2013. Vol. 7. No. 3. Pp. 93–104. (In Rus.)]

Жукова Л.А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1 / отв. ред. О.В. Смирнова. М., 2004. С. 256–270. [Zhukova L.A. Assessment of the ecological valence of species of the main ecologo-cenotic groups. *Vostochnoevropейskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost*. Book 1. O.V. Smirnova (ed.). Moscow, 2004. Pp. 256–270. (In Rus.)]

Жукова Н.Н., Левашов А.Н., Шабунов А.А. Оценка биологического разнообразия озера Гагарьего и его окрестностей (Верховажский район) с целью организации особо охраняемой природной территории // Сетевое взаимодействие учреждений образования Вологодской области: направления и результаты естественнонаучных исследований / отв. ред. Е.А. Скупинова. Вологда, 2016. С. 88–108. [Zhukova N.N., Levashov A.N., Shabunov A.A. Assessment of the biological diversity of Lake Gagarye and its environs (Verkhovazhsky District) in order to organize a specially protected natural area. *Setevoe vzaimodeistvie uchrezhdenii obrazovaniya Vologodskoi oblasti: napravleniya i rezultaty estestvennonauchnykh issledovaniy*. E.A. Skupinova (ed.). Vologda, 2016. Pp. 88–108. (In Rus.)]

Иваницкий Н.А. Список растений Вологодской губернии, как дикорастущих, так и возделываемых на полях и разводимых в садах и огородах. Казань, 1883. [Ivanitzky N.A. Spisok rasteniy Vologodskoi gubernii, kak dikorastushchikh, tak i vzdelyvaemykh na polyakh i razvodimykh v sadakh i ogorodakh [The list of plants of the Vologda province, both wild-growing and cultivated in the fields and cultivated in gardens]. Kazan, 1883.]

Иконников С.С. Семейство *Droseraceae* Salisb. – Росянковые // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 302–305. [Ikonnikov S.S. *Droseraceae* Salisb. *Flora Europae Orientalis*. Vol. 10. St. Petersburg, 2001. Pp. 302–305. (In Rus.)]

Ильинский Н. Луга в долине Сухоны от ее истоков до гор. Тотьмы. Их происхождение, настоящее состояние и желательное будущее. Архангельск, 1912. [Ilyinskii N. Luga v doline Sukhony ot ee istokov do gor. Totmy. Ikh proiskhozhdenie, nastoyashchee sostoyanie i zhelatelnoe budushchee [Meadows in the Sukhona River valley from its sources to the Totma town. Their origin, present state and desirable future]. Arkhangelsk, 1912.]

Исполотов Е. О растительности восточной части Новгородской губернии // Труды Императорского Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей. 1905. Т. 34. Отделение ботаники. С. 33–64. [Isplotov E. On the vegetation of the eastern part of the Novgorod province. *Trudy Imperatorskogo Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei*. 1905. Vol. 34. Department of Botany. Pp. 33–64. (In Rus.)]

Колмовский А.И. Материалы к флоре Кирилловского уезда Новгородской губернии // Труды Императорского Санкт-Петербургского Общества Естествоиспытателей. 1898. Т. 28. Вып. 3. Отделение ботаники. С. 223–269. [Kolmovskii A.I. Materials for the flora of the Kirillovsky district of the Novgorod province.

Trudy Imperatorskogo Sankt-Peterburgskogo Obshchestva Estestvoispytatelei. 1898. Vol. 28. No. 3. Department of Botany. Pp. 223–269. (In Rus.)]

Комаров В.Л., Юзепчук С.В. Сем. LXXII. Росянковые – *Droseraceae* DC. // Флоры СССР. В 30 т. Т. 9 / под ред. В.Л. Комарова. М.; Л., 1939. С. 1–6. [Komarov V.L., Juzepczuk S.V. Fam. LXXII. *Droseraceae* DC. *Flora USSR*. Vol. 9. V.L. Komarov (ed.). Moscow, Leningrad, 1939. Pp. 1–6. (In Rus.)]

Костина М.В., Дмитриева В.В. Строение и ритм развития побеговых систем *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds. и *D. × obovata* Mert. et Koch (*Droseraceae* Salisb.) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2013. Т. 118. Вып. 3. С. 37–43. [Kostina M.V., Dmitrieva V.V. Structure and rhythm of development of shoot systems of *Drosera rotundifolia* L., *D. anglica* Huds. and *D. × obovata* Mert. et Koch (*Droseraceae* Salisb.). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 2013. Vol. 118. Part 3. Pp. 37–43. (In Rus.)]

Кравченко А.В. Флора // Великий Андомский водораздел / под ред. В.С. Куликова. Петрозаводск, 2000. С. 36–39. [Kravchenko A.V. Flora. *Velikii Andomskii vodorazdel*. V.S. Kulikov (ed.). Petrozavodsk, 2000. Pp. 36–39. (In Rus.)]

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / под ред. Г.Ю. Конечной, Т.А. Сусловой. Вологда, 2004. [Krasnaya kniga Vologodskoy oblasti [Red Data Book of the Vologda Region]. Vol. 2. Plants and Fungi. G.Yu. Konechnaya, T.A. Suslova (eds.). Vologda, 2004.]

Красная книга Ярославской области / отв. ред. М.А. Нянковский. Ярославль, 2015. [Krasnaya kniga Yaroslavskoy oblasti [Red Data Book of the Yaroslavl Region]. M.A. Nyankovskiy (ed.). Yaroslavl, 2015.]

Красная книга Тверской области. 2-е изд., перераб. и доп. / под ред. С.В. Орлова и др. Тверь, 2016. [Krasnaya kniga Tverskoy oblasti [Red Data Book of the Tver Region]. S.V. Orlov et al. (eds.). Tver, 2016.]

Красная книга Костромской области. 2-е изд., перераб. и доп. / под ред. М.В. Сиротиной, А.Л. Анциферова, А.А. Ефимовой. Кострома, 2019. [Krasnaya kniga Kostromskoy oblasti [Red Data Book of the Kostroma Region]. M.V. Siroтина, A.L. Antsiferov, A.A. Efimova (eds.). Kostroma, 2019.]

Кузнецов О.Л. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: дис. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2006. [Kuznetsov O.L. *Struktura i dinamika rastitelnogo pokrova bolotnykh ekosistem Karelii* [Structure and dynamics of vegetation cover of mire ecosystems in Karelia]. Dr. Hab. dis. Petrozavodsk, 2006.]

Лапшина Е.Д. Растительность болот юго-востока Западной Сибири. Ханты-Мансийск, 2010. [Lapshina E.D. *Rastitelnost bolot yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri* [Vegetation of mires in the Southeast of Western Siberia]. Khanty-Mansiysk, 2010.]

Левашов А.Н., Романовский А.Ю., Филиппов Д.А. Находки редких и охраняемых сосудистых растений бассейна реки Сухона (верхний и средний участок) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2023а. Т. 17. № 4. С. 126–156. DOI: 10.24412/2072-8816-2023-17-4-126-156 [Levashov A.N., Romanovskiy A.Yu., Philippov D.A. New records of rare and protected vascular plants of the Sukhona River Basin (upper and middle part). *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2023. Vol. 17. No. 4. Pp. 126–156. (In Rus.)]

Левашов А.Н., Романовский А.Ю., Филиппов Д.А. Находки редких и охраняемых сосудистых растений в вологодской части бассейна р. Шексна // Полевой журнал биолога. 2023б. Т. 5. № 1. С. 22–37. DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-1-22-37 [Levashov A.N., Romanovskiy A.Yu., Philippov D.A. New records of rare and protected vascular plants in the Vologda part of the Sheksna River basin. *Field Biologist Journal*. 2023. Vol. 5. No. 1. Pp. 22–37. (In Rus.)]

Лесихина Н. Локальная флора с. Н. Енангск и его окрестностей // Вестник НСО. Сер. «Физико-математические и естественнонаучные дисциплины». Раздел «Естественные дисциплины». Вып. 2. Вологда, 2005. С. 21–25. [Lesikhina N. Local flora of the N. Enangsk selo and its environs. *Vestnik NSO. Seriya «Fiziko-matematicheskie i estestvennonauchnye distsipliny»*. Razdel «Estestvennyye distsipliny». Vol. 2. Vologda, 2005. Pp. 21–25. (In Rus.)]

Лепихина С.А. Изучение популяции росянки круглолистной (озеро Белое, Оленевский бор, Кичменгско-Городецкий район Вологодской области) // Молодые исследователи – регионам: Материалы всероссийской науч. конф. студентов и аспирантов. Т. 1. Вологда, 2008. С. 246–247. [Lepikhina S.A. Study of the round-leaved sundew population (Lake Beloe, Olenevskiy bor, Kichmengsko-Gorodetsky district, Vologda Region)]. *Molodye issledovateli – regionam*. Vol. 1. Vologda, 2008. Pp. 246–247. (In Rus.)]

Находки редких и охраняемых сосудистых растений в вологодской части бассейна реки Вага / Левашов А.Н., Жукова Н.Н., Романовский А.Ю. и др. // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2019. Т. 13. № 3. С. 253–275. DOI: 10.24411/2072-8816-2019-10052 [Levashov A.N., Zhukova N.N., Romanovskiy A.Yu. et al. New records of rare and protected vascular plants in the Vologda part of the Vaga River basin. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2019. Vol. 13. No. 3. Pp. 253–275. (In Rus.)]

Находки редких и охраняемых сосудистых растений вологодской части бассейна реки Вага (материалы 2020 и 2022 гг.) / Левашов А.Н., Жукова Н.Н., Комарова А.С., Филиппов Д.А. // Разнообразие растительного мира. 2023а. № 2 (17). С. 59–83. DOI: 10.22281/2686-9713-2023-2-59-83 [Levashov A.N., Zhukova N.N., Komarova A.S., Philippov D.A. New records of rare and protected vascular plants in the Vologda part of the Vaga River basin (materials of 2020 and 2022). *Diversity of Plant World*. 2023. No. 2. Pp. 59–83. (In Rus.)]

Находки редких и охраняемых сосудистых растений в бассейне реки Суды (Вологодская область) / Левашов А.Н., Романовский А.Ю., Платонов А.В. и др. // Полевой журнал биолога. 2023б. Т. 5. № 4. С. 376–410. DOI: 10.52575/2712-9047-2023-5-4-376-410 [Levashov A.N., Romanovskiy A.Yu., Platonov A.V. et al. New records of rare and protected vascular plants in the Suda River basin (Vologda Region). *Field Biologist Journal*. 2023b. Vol. 5. No. 4. Pp. 376–410. (In Rus.)]

Немцева С.Ф., Немцева Н.Д. Сосудистые растения Дарвинского заповедника (оперативно-информационный материал) / под ред. В.Н. Тихомирова. М., 1987. [Nemtseva S.F., Nemtseva N.D. Sosudistye rasteniya Darvinskogo zapovednika (operativno-informatsionnyi material) [Vascular plants of the Darwin Reserve (operational information material)]. V.N. Tikhomirov (ed.). Moscow, 1987.]

Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1993. Т. 77. Вып. 3. С. 1–262. [Orlova N.I. Checklist of flora of the Vologda Region. Higher plants. *Trudy Sankt-Peterburgskogo obshchestva estestvoispytatelei*. 1993. Vol. 77. No. 3. Pp. 1–262. (In Rus.)]

Орлова Н.И. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда, 1997. [Orlova N.I. *Opredelitel vysshikh rastenii Vologodskoi oblasti* [Key to higher plants of the Vologda Region]. Vologda, 1997.]

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. [Serebriakov I.G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy. Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynnykh* [Ecological morphology of plants. Growth forms of Angiosperms and Conifers]. Moscow, 1962.]

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3 / под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. М.; Л., 1964. С. 146–205. [Serebriakov I.G. Life forms of higher plants and their investigation. *Polevaya geobotanika*. Vol. 3. E.M. Lavrenko, A.A. Korchagin (eds.). Moscow, Leningrad, 1964. Pp. 146–208. (In Rus.)]

Сосудистые растения национального парка «Русский Север» (Аннотированный список видов) / Суслова Т.А., Шведчикова Н.К., Вахрамеева М.Г. и др.; под ред. В.С. Новикова. М., 2004. [Suslova T.A., Shvedchikova N.K., Vakhrameeva M.G. et al. *Sosudistye rasteniya natsionalnogo parka «Russkii Sever»* (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular plants of the National Park “Russkiy Sever” (Annotated list of species)]. V.S. Novikov (ed.). Moscow, 2004.]

Суслова Т.А. *Drosera anglica* Huds. – Рососянка английская, или длиннолистная // Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / под ред. Г.Ю. Конечной, Т.А. Сусловой. Вологда, 2004. С. 119. [Suslova T.A. *Drosera anglica* Huds. *Red Data Book of the Vologda Region*. Vol. 2. Plants and Fungi. G.Yu. Konechnaya, T.A. Suslova (eds.). Vologda, 2004. P. 119. (In Rus.)]

Суслова Т.А., Антонова В.И. Редкие растения Вологодской области // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области / под ред. Г.А. Воробьева. Вологда, 1993. С. 180–193, 214–229. [Suslova T.A., Antonova V.I. *Redkiye rasteniya Vologodskoy oblasti* [Rare plants of the Vologda Region]. *Osobo okhranyayemye prirodnyye territorii, rasteniya i zhivotnyye Vologodskoy oblasti*. Vologda, 1993. Pp. 180–193, 214–229. (In Rus.)]

Филиппов Д.А. Первые результаты исследования болотного массива «Алексеевское-1» (Сокольский район, Вологодская область) // Вузовская наука – региону: Материалы пятой всероссийской науч.-техн. конф. Т. 2. Вологда, 2007. С. 355–357. [Philippov D.A. *Pervyye rezultaty issledovaniya bolotnogo massiva «Alekseevskoye-1»* (Sokolskii raion, Vologodskaya oblast) [The first results of the study of the Alekseevskoye-1 mire massif (Sokolsky District, Vologda Region)]. *Vuzovskaya nauka – regionu: Materialy pyatoi vs Rossiiskoi nauch.-tekh. konf.* Vol. 2. Vologda, 2007. Pp. 355–357. (In Rus.)]

Филиппов Д.А. О находке *Juncus stygius* L. на северо-западе Вологодской области // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 2008а. Вып. 1. С. 84–85. [Philippov D.A. On the record of *Juncus stygius* L.

in the North-west of Vologda Region. *Vestnik of Saint Petersburg University. Biology*. 2008. No. 1. Pp. 84–85. (In Rus.)]

Филиппов Д.А. Структура и динамика экосистем пойменных болот бассейна Онежского озера (Вологодская область): Дис. ... канд. биол. наук. Вологда, 2008б. [Philippov D.A. Struktura i dinamika ekosistem poimennykh bolot basseina Oezhskogo ozera (Vologodskaya oblast) [Structure and dynamics of floodplain mire ecosystems of Lake Onega basin (Vologda Region)]. PhD dis. Vologda, 2008.]

Филиппов Д.А. Флора Шиченгского водно-болотного угодья (Вологодская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2015. Т. 9. № 4. С. 86–117. DOI: 10.24411/2072-8816-2015-10033 [Philippov D.A. Flora of wetland “Shichenskoe” (Vologda Region, Russia). *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2015. Vol. 9. No. 4. Pp. 86–117. (In Rus.)]

Филиппов Д.А., Прокин А.А., Пржиборо А.А. Методы и методики гидро-биологического исследования болот: учебное пособие / под ред. А.В. Толстикова. Тюмень, 2017. [Philippov D.A., Prokin A.A., Przhiboro A.A. *Metody i metodiki gidrobiologicheskogo issledovaniya bolot* [Methods and methodology of hydrobiological study of mires]. A.V. Tolstikov (ed.). Tyumen, 2017.]

Флора и растительность верховых болот Беларуси / Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В., Галанина О.В. Мн., 2016. [Zeliankevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V., Galanina O.V. *Flora i rastitelnost verkhoynykh bolot Belarusi* [Flora and vegetation of the raised bogs of Belarus]. Minsk, 2016.]

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. [Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoino-shirokolistvennykh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, 1983.]

Чхобадзе А.Б., Филиппов Д.А., Левашов А.Н. Сосудистые растения вологодской части Андомской возвышенности // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2014. Т. 8. № 1. С. 20–42. DOI: 10.24411/2072-8816-2014-10002 [Chzhobadze A.B., Philippov D.A., Levashov A.N. *Vascular plants of Vologda part of Andomskaya Height*. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2014. Vol. 8. No. 1. Pp. 20–42. (In Rus.)]

Шенников А.П. К флоре Вологодской губернии. СПб., 1914. [Shennikov A.P. *K flore Vologodskoi gubernii* [*To the flora of the Vologda province*]. St. Petersburg, 1914.]

Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений / Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В. и др. Йошкар-Ола, 2010. [Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmuhametova N.V. et al. *Ekologicheskie shkaly i metody analiza ekologicheskogo raznoobraziya rasteniy* [Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants]. Yoshkar-Ola, 2010.]

Albert V.A., Williams S.E., Chase M.W. Carnivorous plants: Phylogeny and structural evolution. *Science*. 1992. No. 257 (5076). Pp. 1491–1495. DOI: 10.1126/science.1523408

Aston H.I. *Aldrovanda vesiculosa* L. *Flora Australia*. Vol. 8. Canberra, 1983. Pp. 64–66.

Breckpot Ch. *Aldrovanda vesiculosa*: Description, distribution, ecology and cultivation. *Carnivorous Plant Newsletter*. 1997. Vol. 26. No. 3. Pp. 73–82. DOI: 10.55360/cpn263.cb707

Crowder A.A., Pearson M.C., Grubb P.J., Langlois P.H. *Drosera* L. *Journal of Ecology*. 1990. Vol. 78. No. 1. Pp. 233–267. DOI: 10.2307/2261048

Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*. 1991. Vol. 18. S. 1–248.

Ellison A.M., Gotelli N.J. Energetics and the evolution of carnivorous plants – Darwin’s ‘Most Wonderful Plants in the World’. *Journal of Experimental Botany*. 2009. Vol. 60. No. 1. Pp. 19–42. DOI: 10.1093/jxb/ern179

Favard A. Contributions à l’étude histologique et cytologique de la croissance et du développement des «Drosera» : Thèses présentées à la faculté des sciences de l’Université de Paris, pour obtenir le grade de docteur ès sciences naturelles. Paris, 1963.

Gallie D.R., Chang S.C. Signal transduction in the carnivorous plant *Sarracenia purpurea*. Regulation of secretory hydrolase expression during development and in response to resources. *Plant Physiology*. 1997. Vol. 115. No. 4. Pp. 1461–1471. DOI: 10.1104/pp.115.4.1461

Hill M.O., Mountford J.O., Roy D.B., Bunce R.G.H. Ellenberg’s indicator values for British plants. *ECOFAC*. Vol. 2. Technical Annex. Huntingdon, 1999. Pp. 1–46.

Huber H. *Aldrovanda* L. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 2nd ed. Part 4. Vol. 2. München, 1961. Pp. 18–20.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 2006. Vol. 15. Pp. 1–130. DOI: 10.15298/arctoa.15.01

Ivanitzky N. Catalogue des plantes croissant dans les gouvernements de Wologda et d’Archangel. *Monde des plantes*. 1894. Vol. 3. No. 39. P. 278–281.

Jaccard P. Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. 1901. Vol. 37. Bd. 140. S. 241–272. DOI: 10.5169/seals-266440

Koch L.F. Index of biotal dispersity. *Ecology*. 1957. Vol. 38. No. 1. Pp. 145–148. DOI: 10.2307/1932140

Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andrejeva E.N. et al. Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*. 2009. Vol. 18. Pp. 1–64. DOI: 10.15298/arctoa.18.01

Kutenkov S.A., Philippov D.A. Aapa mire on the southern limit: A case study in Vologda Region (north-western Russia). *Mires and Peat*. 2019a. Vol. 24. Art. 10. DOI: 10.19189/MaP.2018.OMB.355

Kutenkov S.A., Philippov D.A. The structure and dynamics of the vegetation of Gladkoe Mire in the upper reaches of the sinking Uzhla River (Vologda Region). *Ecosystem Transformation*. 2019b. Vol. 2. No. 3. Pp. 32–46. DOI: 10.23859/estr-190418

Landolt E. Okologische Zeigerwerte zur Sweizer Flora. *Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich*. 1977. H. 64. S. 1–208.

McPherson S. Carnivorous plants and their habitats. Redfern Natural History Productions. 2010. Vol. 1, 2.

McPherson S. Pitcher plants of the old world. Redfern Natural History Productions, 2009. Vol. 1, 2.

Philippov D.A., Ermilov S.G., Zaytseva V.L. et al. Biodiversity of a boreal mire, including its hydrographic network (Shichengskoe mire, North-Western Russia). *Biodiversity Data Journal*. 2021. Vol. 9. e77615. DOI: 10.3897/BDJ.9.e77615

Philippov D.A., Ivicheva K.N., Makarenkova N.N. et al. Biodiversity of macrophyte communities and associated aquatic organisms in lakes of the Vologda Region (North-Western Russia). *Biodiversity Data Journal*. 2022. Vol. 10. e77626. DOI: 10.3897/BDJ.10.e77626

Schnell D.E. Carnivorous Plants of the United States and Canada. 2nd ed. Portland, 2002.

Uotila P., Kurtto A., Junikka L. New face of Atlas Florae Europaeae. *Bocconea*. 2003. Vol. 16. No. 2. Pp. 1107–1111.

Williams S.E. Comparative physiology of the *Droseraceae* sensu stricto – how do tentacles bend and traps close. *Proceedings the 4th International Carnivorous Plant Conference*. Tokyo, 2002. Pp. 77–81.

Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A. Responses of a carnivorous plant to prey and inorganic nutrients in a Mediterranean environment. *Oecologia*. 1997. Vol. 111. No. 4. P. 443–451. DOI: 10.1007/s004420050257

Статья поступила в редакцию 10.01.2024, принята к публикации 19.02.2024

The article was received on 10.01.2024, accepted for publication 19.02.2024

Сведения об авторах / About the authors

Филиппов Дмитрий Андреевич – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник лаборатории высшей водной растительности, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл.

Dmitriy A. Philippov – PhD in Biology; Leading Researcher at the Laboratory of Higher Aquatic Plants, Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl Region, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3075-1959>

E-mail: philippov_d@mail.ru

Бобров Юрий Александрович – кандидат биологических наук, доцент; ведущий кафедрой экологии и геологии, Сыктывкарский государственный университет имени Питирима Сорокина

Yuriy A. Bobroff – PhD in Biology; Head at the Department of Ecology and Geology, Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2709-7004>

E-mail: mail@dokkalfar.ru

Заявленный вклад авторов

Д.А. Филиппов – концептуализация работы, общее руководство исследованием, сбор материала, обработка данных, анализ и интерпретация результатов, написание и научное редактирование текста статьи, администрирование проекта

Ю.А. Бобров – статистическая обработка и интерпретация результатов, участие в подготовке текста статьи (морфология вида, анализ экологических шкал), обсуждение результатов

Contribution of the authors

D.A. Philippov – conceptualization of the work, general management of the research, collection of material, data processing and analysis, writing and scientific editing of the original draft, project administration

Yu.A. Bobroff – statistical processing and interpretation of the results, participation in the preparation of original draft (morphology of the species, analysis of ecological indicators values), discussion of the results

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-108-120

УДК 631.412

М.Б. Рюмин, Ю.В. Артеменко, О.Г. Лопатовская

Иркутский государственный университет,
664003 г. Иркутск, Российская Федерация

Влияние нефтепродуктов на почвенное дыхание серой лесной почвы

В модельном эксперименте на серых лесных почвах Ботанического сада г. Иркутска (Восточная Сибирь) были определены содержание нефтепродуктов и интенсивность микробного дыхания с целью дальнейшей их ремедиации. Эксперименты проводились в лабораторных условиях с использованием в качестве загрязнителя нефть (50, 150 и 300 мл/кг) и дизельное топливо (50, 150 и 300 мл/кг). Для очистки нефтепродуктов образцы промывали раствором твина-80 в концентрации 5 г/л, что вызвало снижение токсичных веществ за счет вымывания маслянистых пленок с поверхности почвы. В результате промывки твином-80 выделение углекислого газа увеличилось, благодаря частичному восстановлению исходных характеристик почвы в процессе очистки.

Ключевые слова: почвенное дыхание, нефтезагрязненная почва, твин-80, ремедиация, серая лесная почва

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Рюмин М.Б., Артеменко Ю.В., Лопатовская О.Г. Влияние нефтепродуктов на почвенное дыхание серой лесной почвы // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 108–120. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-108-120

© Рюмин М.Б., Артеменко Ю.В., Лопатовская О.Г., 2024

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-108-120

M.B. Ryumin, Yu.V. Artemenko, O.G. LopatovskayaIrkutsk State University,
Irkutsk, 664003, Russian Federation

The effect impact of petroleum products on the soil respiration of gray forest soil

In a model experiment on gray forest soils of the Botanical Garden of Irkutsk (Eastern Siberia), the content of petroleum products and the intensity of microbial respiration were determined in order to further their remediation. The experiments were carried out in laboratory conditions using oil (50, 150 and 300 ml/kg) and diesel fuel (50, 150 and 300 ml/kg) as a pollutant. To purify petroleum products, the samples were washed with a Tween 80 solution at a concentration of 5 g/l, which caused a decrease in toxic substances due to the leaching of oily films from the soil surface. As a result of washing with Twin 80, the release of carbon dioxide increased, due to the partial restoration of the initial characteristics of the soil during the cleaning process.

Key words: soil respiration, oil-contaminated soil, Tween 80, remediation, gray forest soil

CITATION: Ryumin M.B. Artemenko Yu.V. Lopatovskaya O.G. Impact of petroleum products on soil respiration gray forest soil. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 108–120. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-108-120

Введение

В настоящее время урбанизация территорий приобрела глобальные масштабы. Одним из основных ее процессов считают загрязнение почвы нефтью и нефтепродуктами [Para et al., 2010; Rumin et al., 2023].

Влияние нефтезагрязнения почв на интенсивность дыхания микроорганизмов освящено в ряде публикаций. Эти исследования, в основном, проводились в лабораторных условиях с почвами, которые были

отобраны на территории промышленных предприятий [Ohya et al., 1988; Cotrufo et al., 1995; Yuangen et al., 2001; Ананьева и др., 2002; Ramsey et al., 2005; Kozlov et al., 2009].

Было выявлено, что нефтяное загрязнение негативно влияет на активность микробного сообщества почвы, что приводит к снижению интенсивности почвенного дыхания [Культивирование..., 2016]. Однако в загрязненных нефтепродуктами почвах интенсивность дыхания может увеличиваться, что связано с повышением численности, в первую очередь, углеводородоксилирующих микроорганизмов [Hund, Schenk, 1996; Благодатская, Ананьева, 1996]. Повышение скорости дыхания свидетельствует о физиологической активности микроорганизмов в загрязненных почвах и характеризует высокую скорость окислительно-восстановительных процессов [Коэффициент..., 2017]. Это позволяет судить о том, что загрязнение почв снижает способность микроорганизмов к активному дыханию.

В основе газообмена между почвой и атмосферой лежат различия в концентрации углекислого газа и кислорода. Этот процесс постоянно поддерживается непрерывным потреблением O_2 и выделением CO_2 в процессе дыхания почвенных микроорганизмов, почвенной фауны, корней растений и разложения органических остатков. При газообмене одновременно с накоплением углекислого газа в почвенном воздухе непрерывен процесс эмиссии его из почвы в атмосферу («дыхание почвы»). Углекислый газ, поступая в припочвенный слой атмосферы, служит источником «углеродного питания» растений [Рассел, 1995; Наумов, 2008]. Интенсивность дыхания зависит от температуры и влажности почвы, от количества наземной и корневой массы, а также от особенностей трансформации органического материала [Raich, Potter, 1995; Bridges, Batjepp, 1996; Zimov et al., 1998].

В процессе восстановления нефтезагрязненных субстратов необходимо не только достижение допустимых нормативных значений концентраций нефтепродуктов, но и восстановление исходного состояния почв. Наиболее репрезентативными показателями, отражающими восстановление первоначальных почвенных свойств после очистки, являются показатели ее биологической активности. Под биологической активностью почвы понимают совокупность биологических процессов, протекающих в почве. Основными ее составляющими являются активность ферментов и интенсивность дыхания почвы [Киреева, 1994]. Поэтому целью работы являлась оценка изменения интенсивности микробного дыхания в нефтезагрязненных субстратах с разной степенью концентрации на примере серой лесной почвы г. Иркутска.

Поскольку подобные эксперименты в серых лесных почвах г. Иркутска не проводились, необходимо было выявить насколько эти почвы устойчивы к загрязнению и какова в них интенсивность микробного дыхания. Кроме того, было определено содержание нефтепродуктов в почвах до и после промывки их поверхностно-активными веществами.

Материал и методы

В качестве объекта исследования была принята серая лесная почва, образцы которой отобрали в городской черте на территории Ботанического сада Иркутского государственного университета. Для эксперимента использовалась нефть Марковского месторождения Иркутской области и дизельное топливо от компании ООО «Сибтайр» г. Ангарска.

В экспериментальные образцы почвы приливали нефть и дизельное топливо в концентрациях 50, 150 и 300 мл/кг. Образцы почвы в трех повторностях и навеской по 100 г распределяли в пластиковые контейнеры объемом 250 мл, где они находились в течение суток до полного впитывания нефтепродуктов в почву. После этого почву перемещали в колбы емкостью 500 мл и промывали в течение часа на лабораторном шейкере раствором твина-80 в соотношении 1 : 4 (100 мл раствора / 400 мл воды). После обработки почвенные образцы отделяли от промывочного раствора путем фильтрования через бумажные фильтры (синяя лента). Определение влажности образцов проводили почвенным влагомером (МС-7828SOIL). Оптимальной влажности (60%) достигали путем приливания воды. Определение интенсивности почвенного дыхания велась по методике R. Ohlinger [Schinner et al., 1996]. В качестве контроля использовали холостой опыт.

В Республике Беларусь стандарт предусматривает определение нефтепродуктов методом газовой хроматографии¹, в Республике Казахстан – флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02» [Чукпарова, 2011]. В Российской Федерации чаще используется экспресс-метод ИК-спектроскопии для определения количества и идентификации загрязнения почв нефтепродуктами².

Общее содержание нефтепродуктов в пробах почв определяли флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02»

¹ Государственный стандарт Республики Беларусь 17.13.05-21-2011/ISJ 1670362004. 2011. Качество почвы. Определение содержания углеводов в диапазоне C10-C40 методом газовой хроматографии. Минск, Госстандарт, РБ.

² ГОСТ Р 54039–2010 Экспресс-метод ИК-спектроскопии для определения количества и идентификации загрязнения почв нефтепродуктами. М., 2011.

(М 03-03-2012)³. Вышеперечисленные методы и методики позволили провести оценку почв на содержание нефтепродуктов, а также выявить интенсивность почвенного дыхания.

Результаты

Фоновое содержание нефти в почве представляет собой сумму результатов природных глубинных эманаций нефти и газа, а также трансформации растительности и органического вещества в верхней части почвенного профиля [Яковлев, 2013]. Оценка содержания нефтепродуктов в почве является обязательной при любых проводимых процедурах с почвами (например, строительство или реконструкция зданий) [Шамраев, 2009].

Массовая доля нефтепродуктов в контрольном образце серой лесной почвы составила 0,1 мг/г (табл. 1). При приливании дизельного топлива в концентрации 50 мл/кг содержание нефтепродуктов увеличилась до 10,8 мг/г. После промывки твином-80 5 г/л количество нефтепродуктов снизилось до 6,3 мг/г, что меньше на 4,5 мг/г загрязненного образца почвы, но выше контроля на 6,2 мг/г.

При загрязнении дизельным топливом 150 мл/кг массовая доля нефтепродуктов в образцах почвы составляла 12,6 мг/г. Промывка твином-80 снизила значение до 8,8 мг/г, которое оказалось ниже на 4,5 мг/г загрязненного образца почвы, однако оставалось выше контрольного на 8,0 мг/г.

Загрязнение дизельным топливом 300 мл/кг вызвало увеличение содержания нефтепродуктов до 15,3 мг/г. После промывки твином-80 количество нефтепродуктов снизилось до 10,7 мг/г, что меньше на 4,6 мг/г загрязненного образца, но выше на 10,6 мг/г контроля.

Показатель массовой доли нефтепродуктов в образце почвы загрязненной нефтью 50 мл/кг соответствует 11,2 мг/г. Промывка твином-80 снизила значение до 8,0 мг/г, а это меньше на 3,1 мг/г загрязненного образца почвы. В то же время это выше контроля на 8,0 мг/г.

Концентрация нефти 150 мл/кг привела к увеличению показателя до 22,2 мг/г. Промывка твином-80 способствовала уменьшению показателя до 19,1 мг/г. Это ниже на 3,1 мг/г, чем загрязненный образец почвы, но выше контроля на 19,0 мг/г.

³ Количественный химический анализ почв: Методика выполнения измерений массовой доли нефтепродуктов в пробах почв и грунтов флуориметрическим методом с использованием анализатора жидкости «Флюорат-02». ПНД Ф 16.1:2.21-98. М., 1998.

Таблица 1

Массовая доля нефтепродуктов и интенсивность почвенного дыхания в образцах почвы, загрязненной нефтью (50, 150, 300 мл/кг) и дизельным топливом (50, 150, 300 мл/кг)
[The mass fraction of petroleum products and the intensity of soil respiration in soil samples contaminated with oil (50, 150, 300 ml/kg) and diesel fuel (50, 150, 300 ml/kg)]

Почва с загрязнителем [Soil with pollutant]	Массовая доля нефтепродуктов в почве, мг/г [Mass fraction of petroleum products in soil, mg/g]	Количество CO₂, выделившиеся за 24 часа, мг/ч [Amount of CO₂ released in 24 hours, mg/h]
Почва (контроль) [Soil (control)]	0,1	0,76 ± 0,02
Почва + дизель 50 мл/кг [Soil + diesel 50 ml/kg]	10,8	0,62 ± 0,04
Почва + дизель 150 мл/кг [Soil + diesel 150 ml/kg]	12,6	0,42 ± 0,02
Почва + дизель 300 мл/кг [Soil + diesel 300 ml/kg]	15,3	0,33 ± 0,01
Почва + дизель 50 мл/кг + твин-80 5 г/л [Soil + diesel 50 ml/kg + Tween 80 5 g/l]	6,3	0,67 ± 0,02
Почва + дизель 150 мл/кг + твин-80 5 г/л [Soil + diesel 150 ml/kg + Tween 80 5 g/l]	8,8	0,48 ± 0,04
Почва + дизель 300 мл/кг + твин-80 5 г/л [Soil + diesel 300 ml/kg + Tween 80 5 g/l]	10,7	0,35 ± 0,01
Почва + нефть 50 мл/кг [Soil + oil 50 ml/kg]	11,2	0,23 ± 0,01
Почва + нефть 150 мл/кг [Soil + oil 150 ml/kg]	22,2	0,19 ± 0,01
Почва + нефть 300 мл/кг [Soil + oil 300 ml/kg]	44,5	0,18 ± 0,02
Почва + нефть 50 мл/кг + твин-80 5г/л [Soil + oil 50 ml/kg + Tween 80 5g/l]	8,0	0,29 ± 0,01
Почва + нефть 150 мл/кг + твин-80 5г/л [Soil + oil 150 ml/kg + Tween 80 5g/l]	19,1	0,28 ± 0,01
Почва + нефть 300 мл/кг + твин-80 5г/л [Soil + oil 300 ml/kg + Tween 80 5g/l]	41,4	0,26 ± 0,01

Загрязнение с самым высоким содержанием нефти 300 мл/кг способствовало увеличению количества нефтепродуктов до 44,5 мг/г. После промывки твином-80 показатель снизился до 41,4 мг/г и стал ниже, чем в загрязненном образце, на 3,1 мг/г (см. табл. 1). Загрязнение почв увеличивалось при повышении концентрации нефтепродуктов. Проведение этого эксперимента было необходимо для выявления эмиссии CO_2 в почвах с разной степенью загрязнения нефтепродуктами.

Под дыханием почвы понимают интенсивность эмиссии углекислого газа из почвы, которая определяется скоростью процессов биодеструкции органического вещества в почве [Наумов, 2008]. Дыхательная активность в контрольных образцах почвы, без нефтяного загрязнения была наибольшей и составила 0,76 мг/ч (см. табл. 1). При добавлении дизельного топлива (50 мл/кг), она уменьшилась до 0,62 мг/ч. Это соответствует снижению CO_2 на 0,14 мг/ч. Промывка твином-80 сократила скорость выделения углекислого газа по сравнению с контрольным образцом на 0,09 мг/ч.

При внесении дизельного топлива в концентрации 150 мл/кг выделение CO_2 уменьшилось на 0,3 мг/ч по сравнению с контролем.

После промывки твином-80 произошло увеличение CO_2 на 0,1 мг/ч, при этом оно оказалось ниже контроля на 0,1 мг/ч.

Добавление дизельного топлива в количестве 300 мл/кг еще больше снизило интенсивность дыхания микроорганизмов, разница с контролем составила 0,4 мг/ч. После промывки твином-80 показатель повысился на 0,02 мг/ч, однако остался ниже контрольного на 0,4 мг/ч.

Обработка нефтью в концентрации 50 мл/кг привела к уменьшению дыхания на 0,5 мг/ч по сравнению с контролем. После промывки показатель повысился и стал выше на 0,06 мг/ч, однако остался ниже контроля на 0,5 мг/ч. С увеличением концентрации нефти до 150 мл/кг отмечено снижение CO_2 на 0,6 мг/ч по сравнению с контролем. После промывки твином-80 оно увеличилось на 0,1 мг/ч, при этом осталась ниже контроля на 0,5 мг/ч. Концентрация нефти 300 мл/кг привела к снижению CO_2 на 0,6 мг/ч. После обработки твином-80 показатель повысился на 0,1 мг/ч, но остался ниже контрольного на 0,5 мг/ч (см. табл. 1).

Обсуждение

Технологии ремедиации нефтезагрязненных почв оказывают влияние не только на разложение нефти в почве, но и на интенсивность выделения углекислого газа, эмиссию или «дыхание» почвы [Киреева и др., 2009; Wu et al., 2016; Minnikova et al., 2018, 2021].

Применение ПАВ (поверхностно-активных веществ) оказывает стимулирующее действие на рост нефтеокисляющих бактерий и положительно сказывается на деструкции нефти в почвенных образцах [Rupin, 2023].

Благодаря полученным результатам было выявлено, что промывка твином-80 вызывала уменьшение количества нефтепродуктов в обоих случаях по сравнению с нефтезагрязненными почвенными образцами. Тем не менее, содержание нефтепродуктов осталось выше, чем в контрольных образцах.

При одинаковых концентрациях нефти и дизельного топлива наиболее токсичным действием на почву обладает нефть по сравнению с дизельным топливом. Кроме того, результаты исследований показали, что промывка твином-80 в концентрации 5 г/л нефтезагрязненных образцов почвы менее эффективна, чем образцов с дизельным топливом. На наш взгляд, необходимо увеличение концентрации твина-80 для промывочного раствора, поскольку это приводит к улучшению физико-химических свойств почв.

Определено, что разная степень загрязнения почвы нефтепродуктами отражается на интенсивности выделения CO_2 микроорганизмами. При высоких концентрациях эмиссия углекислого газа наименьшая. Однако при одинаковых концентрациях нефти и дизельного топлива наиболее токсичным действием обладает нефть. При обработке твином-80 выявлено увеличение CO_2 на нефтезагрязненных образцах почвы, но эти значения остались ниже, чем в контрольном образце.

Эксперименты на серых лесных почвах г. Иркутска показали сходство и отличия с почвами и загрязнением нефтепродуктами в других регионах [Антипов, 2014; Ахмадиев, Халецкая, 2014; Коэффициент..., 2017; Ogunmokun et al., 2020; Сакаева, Юдина, 2023]. Так, А.А. Вершининым выявлено, что в дерново-подзолистых почвах при высоких концентрациях нефтепродуктов, соответствующих 4,8 и 8,3 г/кг, значения микробного дыхания составляли 0,34–0,44, что свидетельствует о нарушении стабильности микробного пула [Коэффициент..., 2017]. М.В. Ахмадиев отметил снижение дыхательной активности ($2,39 \pm 0,04$) мг CO_2 с концентрацией нефтепродуктов 38–40 г/кг [Ахмадиев, Халецкая, 2014]. Мы также считаем, что активность микроорганизмов в нефтезагрязненной почве снижается вследствие уменьшения общей численности микроорганизмов, в том числе и углеводородокисляющих. Это отражается на интенсивности биодеструкции нефтепродуктов в почве и, как следствие, снижении интенсивности выделения CO_2 .

Выводы

1. Выявлено, что нефть более токсична, чем дизельное топливо. При равных концентрациях нефти и дизельного топлива наиболее отрицательное воздействие на свойства и биологическую активность почвы оказывает нефть.

2. Экспериментально подтверждено, что промывка твином-80 в концентрации 5 г/л в нефтезагрязненных образцах почвы была менее эффективна, чем промывка образцов, содержащих дизельное топливо. Несмотря на то, что промывка твином-80 привела к уменьшению нефтепродуктов в почве, их оставалось больше, чем в контрольных образцах.

3. Впервые доказано, что при загрязнении серых лесных почв территорий г. Иркутска нефтью и дизелем интенсивность выделения CO_2 снижается. Это обусловлено токсичным действием нефтепродуктов на микроорганизмы путем обволакивания загрязнителем частиц почвы и ограничением доступа кислорода.

4. Результаты исследования показали, что восстановительная способность почвы к интенсивному дыханию – процесс сложный. Даже при низких концентрациях нефтепродуктов в почве, после промывки твином-80 показатель дыхательной активности оставался слабым.

Библиографический список / References

Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Демкина Т.С. Оценка устойчивости микробных комплексов к природным и антропогенным воздействиям // Почвоведение. 2002. № 5. С. 580–587. [Ananyeva N.D., Blagodatskaja E.V., Demkina T.S. Assessment of the resistance of microbial complexes to natural and anthropogenic influences. *Pochvovedenie*. 2002. No. 5. Pp. 580–587. (In Rus.)]

Ахмадиев М.В., Халецкая М.И. Оценка интенсивности дыхания нефтезагрязненной почвы // Экология и научно-технический прогресс. Урбанистика. 2014. № 1. С. 34–38. [Ahmadiyev M.V., Haleckaya M.I. Estimation of the respiration rate of oil-contaminated soil. *Ekologiya i nauchno-tehnicheskij progress. Urbanistika*. 2014. No. 1. Pp. 34–38. (In Rus.)]

Благодатская Е.В., Ананьева Н.Д. Оценка устойчивости микробных сообществ в процессе разложения поллютантов в почве // Почвоведение. 1996. № 11. С. 1341–1346. [Blagodatskaya E.V., Ananyeva N.D. Assessment of the stability of microbial communities during the decomposition of pollutants in soils. *Pochvovedenie*. 1996. No. 11. Pp. 1341–1346. (In Rus.)]

Влияние поверхностно-активных веществ на рост и деструктивную активность углеводородокисляющих микроорганизмов / Антипова К.А. и др. // Вестник Казанского технологического университета. 2014. Т. 17. № 3. С. 256–259. [Antipova K.A. et al. The influence of surfactants on the growth and destructive activity of hydrocarbon-oxidizing microorganisms. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*. 2014. Vol. 17. No. 3. Pp. 256–259. (In Rus.)]

Дыхательная активность дерново-карбонатной почвы, загрязненной дизельным топливом / Вершинин А.А. и др. // Вестник Казанского технологического университета. 2011. № 7. С. 168–174. [Vershinin A.A. et al. Respiratory activity of soddy-carbonate soil contaminated with diesel fuel. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*. 2011. No. 7. Pp. 168–174. (In Rus.)]

Киреева Н.А. Микробиологические процессы в нефтезагрязненных почвах. Уфа, 1994. [Kireeva N.A. Mikrobiologicheskie process v neftezagrjzennyh pochvah [Microbiological processes in oil-contaminated soils]. Ufa, 1994.]

Киреева Н.А., Григориади А.С., Хайбуллина Е.Ф. Ассоциации углеводородоокисляющих микроорганизмов для биоремедиации нефтезагрязненных почв // Вестник Башкирского университета. 2009. Т. 14. № 2. С. 391–394. [Kireeva N.A., Grigoriadi A.S., Hajbullina E.F. Associations of hydrocarbon-oxidizing microorganisms for bioremediation of oil-contaminated soils. *Vestnik Bashkirskogo universiteta*. 2009. Vol. 14. No. 2. Pp. 391–394. (In Rus.)]

Коэффициент микробного дыхания различных типов почв в условиях нефтяного загрязнения / Вершинин А.А. и др. // Вестник Казанского технологического университета. 2017. Т. 20. № 4. С. 103–106. [Vershinin A.A. et al. Microbial respiration coefficient of various types of soils under conditions of oil pollution. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta*. 2017. Vol. 20. No. 4. Pp. 103–106. (In Rus.)]

Культивирование высших растений и дыхательная активность нефтезагрязненных почв / Вершинин А.А. и др. // Российский журнал прикладной экологии. 2016. № 3 (7). С. 46–51. [Vershinin A.A. et al. Cultivation of higher plants and respiratory activity of oil-contaminated soils. *Rossiiskij zhurnal prikladnoj ekologii*. 2016. No. 3 (7). Pp. 46–51. (In Rus.)]

Наумов А.В. Дыхание почвы: составляющие, экологические функции, географические закономерности. Новосибирск, 2008. [Naumov A.V. Dyhanie pochvy: sostavl'jajushhie, jekologicheskie funkcii, geograficheskie zakonomernosti [Soil respiration: Components, ecological functions, geographical patterns]. Novosibirsk, 2008.]

Рассел М.Б. Аэрация почвы и развитие растений. Физические условия почвы и растение. М., 1995. [Russel M.B. Ajeracija pochvy i razvitie rastenij. Fizicheskie uslovija pochvy i rastenie [Soil aeration and plant development. Physical soil conditions and plant]. Moscow, 1995.]

Сакаева Э.Х., Юдина Д.Р. Влияние нефтяных углеводородов на дыхание загрязненных почв // Экология родного края: проблемы и пути их решения. 2023. С. 87–90. [Sakaeva E.H., Yudina D.R. The influence of petroleum hydrocarbons on the respiration of contaminated soils. *Ekologiya rodnogo kraja: problemy i puti ih resheniya*. 2023. Pp. 87–90. (In Rus.)]

Чукпарова А.У. Оценка состояния и биологическая рекультивация нефтезагрязненных почв // Всероссийский журнал научных публикаций. 2011. № 4. С. 24–25. [Chukparova A.U. Assessment of the condition and biological remediation of oil-contaminated soils. *Vserossiiskij zhurnal nauchnyh publikacij*. 2011. No. 4. Pp. 24–25. (In Rus.)]

Шамраев А.В. Влияние нефти и нефтепродуктов на различные компоненты окружающей среды // Вестник Оренбургского государственного университета.

2009. № 6 (100). С. 642–644. [Shamraev A.V. The influence of oil and petroleum products on various components of the environment. *Vestnik of the Orenburg State University*. 2009. No. 6 (100). Pp. 642–644. (In Rus.)]

Яковлев А.С., Никулина Ю.Г. Экологическое нормирование допустимого остаточного содержания нефти в почвах земель разного хозяйственного значения // Почвоведение. 2013. № 2. С. 234–239. [Jakovlev A.S., Nikulina Ju.G. Environmental regulation of permissible residual oil content in soils of lands of different economic importance. *Pochvovedenie*. 2013. No. 2. Pp. 234–239. (In Rus.)]

Allaire P.E., Lange F., Lafond J.A. et al. Multiscale spatial variability of CO₂ emissions and correlations with soil properties. *Geoderma*. 2012. No. 170. Pp. 251–260.

Bridges E.M., Batjepp N.H. Soil gaseous emissions and global climate change. *Geography*. 1996. Vol. 81. No. 2. Pp. 155–169.

Cotrufo M.F., De Santo A.V., Alfani A. et al. Effects of urban heavy metal pollution on organic matter decomposition in *Quercus ilex* L. woods. *Environ. Pollut.* 1995. Vol. 89. No. 1. Pp. 81–87.

Hund K., Schenk B. The microbial respiration quotient as indicator for bioremediation processes. *Chemosphere*. 1994. Vol. 28. No. 3. Pp. 477–490. DOI: 10.1016/0045-6535(94)90292-5

Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota. *Comparative analysis of 18 contaminated areas*. Dordrecht, 2009. Pp. 465–466.

Minnikova T., Kolesnikov S., Minkina T., Mandzhieva S. Assessment of ecological condition of haplic chernozem calcic contaminated with petroleum hydrocarbons during application of bioremediation agents of various natures. *Land*. 2021. No. 10. P. 169.

Minnikova T.V., Denisova T.V., Kolesnikov S.I., Akimenko Yu.V. Assessment of agroecological indicators of oil-contaminated chernozem in Rostov Oblast after remediation with urea and potassium humate. *Russian Agricultural Sciences*. 2018. Vol. 44. No. 2. Pp. 177–180.

Ogunmokun F.A., Liu Z., Wallach R. The influence of surfactant-application method on the effectiveness of water-repellent soil remediation. *Geoderma*. 2020. Vol. 362. P. 114081.

Ohya H., Fujiwara S., Komai Y., Yamaguchi M. Microbial biomass and activity in urban soils contaminated with Zn and Pb. *Biol. Fert. Soils*. 1988. Vol. 6. No. 1. Pp. 9–13.

Papa S., Bartoli G., Pellegrino A., Fioretto A. Microbial activities and trace element contents in an urban soil. *Environ. Monit. Assess.* 2010. Vol. 165. No. 1–4. Pp. 193–203.

Raich J.W., Potter C.P. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*. 1995. No. 9. Pp. 23–26.

Ramsey P.W., Rillig M.C., Feris K.P. et al. Mine waste contamination limits soil respiration rates: A case study using quantile regression. *Soil Biol. Biochem.* 2005. Vol. 37. No. 6. Pp. 1177–1183.

Rumin M.B., Cherkasov D.V., Lopatovskaya O.G. et al. Effect of oil and surfactants on changes in some physical properties of soils. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2023. 1229 (1). 012039.

Schinner F., Öhlinger R., Kandeler E. *Bodenbiologische Arbeitsmethoden*. Berlin; Heidelberg; New York, 1991. Pp. 86–90.

Stom D.I., Matveeva O.N., Zhdanova G.O. et al. Transformation of oil and hexadecane in soil by microbial preparations and earthworms. Transformation of oil and hexadecane in soil by microbial preparations and earthworms. *Bioremediation Journal*. 2021. Vol. 25. No. 2. Pp. 159–168. DOI: 10.1080/10889868.2020.1860894

Wu M., Dick W.A., Li W. et al. Bioaugmentation and biostimulation of hydrocarbon degradation and the microbial community in a petroleum-contaminated soil. *International Biodeterioration & Biodegradation*. 2016. No. 107. Pp. 158–164.

Yuangen Y., Paterson E., Campbell C.D. Urban soil microbial features and their environmental significance as exemplified by Aberdeen City, UK. *Chinese J. Geochemistry*. 2001. Vol. 20. No. 1. Pp. 34–44.

Zimov P.P.A. et al. Winter biotic activity and production of CO₂ in Siberian soils: A factor in the greenhouse effect. *Journal of Geophysical Research*. 1998. Pp. 5017–5023.

Статья поступила в редакцию 10.01.2024, принята к публикации 19.02.2024
The article was received on 10.01.2024, accepted for publication 19.02.2024

Сведения об авторах / About the authors

Рюмин Максим Борисович – аспирант кафедры почвоведения и земельных ресурсов биолого-почвенного факультета, Иркутский государственный университет

Maxim B. Ryumin – postgraduate student at the Department of Soil Science and Land Resources of the Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0009-0006-4762-4613>

E-mail: maksim.ryumin@mail.ru

Артемюк Юлия Владимировна – аспирант кафедры почвоведения и земельных ресурсов биолого-почвенного факультета, Иркутский государственный университет

Yulia V. Artemenko – postgraduate student at the Department of Soil Science and Land Resources of the Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0009-0008-4228-778X>

E-mail: juliapixell@gmail.com

Лопатовская Ольга Геннадьевна – доктор биологических наук; профессор кафедры почвоведения и земельных ресурсов биолого-почвенного факультета, Иркутский государственный университет

Olga G. Lopatovskaya – Dr. Biol. Hab.; Professor at the Department of Soil Science and Land Resources of the Faculty of Biology and Soil Science, Irkutsk State University, Irkutsk, Russian Federation

E-mail: lopatovs@gmail.com

Заявленный вклад авторов

М.Б. Рюмин – обработка данных, анализ и интерпретация результатов обработки данных, подготовка текста статьи

Ю.В. Артеменко – анализ и интерпретация результатов обработки данных

О.Г. Лопатовская – общее руководство направлением исследования, участие в подготовке текста статьи

Contribution of the authors

M.B. Ryumin – data processing, analysis and interpretation of data processing results, preparation of the text of the article

Y.V. Artemenko – analysis and interpretation of the results of data processing

O.G. Lopatovskaya – general management of the research direction, participation in the preparation of the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript

Оригинальное исследование

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-121-137

УДК 502.754+589.5/9

Т.Г. Борзенкова, Д.Ю. Цыренова

Тихоокеанский государственный университет,
680035, г. Хабаровск, Российская Федерация

Чужеродные древесные растения в озеленении города Хабаровска

В статье приводятся результаты исследования чужеродных древесных растений в озеленении города Хабаровска (Дальний Восток) с целью инвентаризации и анализа с использованием общепринятых флористических методов. Выявлено 43 видов и гибридов, относящихся к 17 семействам и 30 родам. Большинство из них являются недичающими видами, которые не натурализовались и соответственно находятся только в культуре в открытом грунте без специального ухода и представлены взрослыми генеративными растениями (40 видов, или 88,8%). К ним причислены 7 гибридных таксонов. Дичающихся видов, которые успешно натурализовались и распространяются спонтанно вне культуры, всего пять – *Acer negundo*, *Hippophae hamnoides*, *Microcerasus tomentosa*, *Pinus sylvestris*, *Ulmus pumila*. Первичные ареалы видов охватывают преимущественно сопредельные территории Восточной Азии (13 видов, или 28,9%) или Северную Америку (11 видов, 24,4%). По жизненной форме преобладают летнезеленые деревья и кустарники. Вечнозеленые растения, стланцы и лианы немногочисленные. Сделан вывод о том, что чужеродная фракция дендрофлоры Хабаровска представляет собой временный, непостоянный компонент, не влияющий на структуру аборигенной флоры.

© Борзенкова Т.Г., Цыренова Д.Ю., 2024

Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License
The content is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License



Ключевые слова: Хабаровск, дендрофлора, чужеродные виды, жизненные формы, ритмы вегетации, жизненное состояние, первичный ареал, степень натурализации

Благодарности. Часть исследования выполнена при поддержке Федерального агентства по делам молодежи в рамках Всероссийского молодежного образовательного форума «Амур» в 2021–2022 гг.

Авторы признательны И.Г. Дубянской (Управление по охране окружающей среды и природных ресурсов Администрации г. Хабаровска) за организационное содействие.

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Борзенкова Т.Г., Цыренова Д.Ю. Чужеродные древесные растения в озеленении города Хабаровска // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 121–137. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-121-137

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-121-137

T.G. Borzenkova, D.Yu. Tsyrenova

Pacific State University,
Khabarovsk, 680035, Russian Federation

Alien woody plants in the landscaping of the city of Khabarovsk

The article presents the results of a study of alien woody plants in the landscaping of the city of Khabarovsk (Far East) for the purpose of inventory and analysis using generally accepted floral methods. 43 species and hybrids belonging to 17 families and 30 genera have been identified. Most of them are non-wild species that have not naturalized and, accordingly, are only cultivated in the open ground without special care and are represented by adult generative plants (40 species, or 88,8%). These include 7 hybrid taxa. There are only five wild species that have successfully naturalized and spread spontaneously outside of culture – *Acer negundo*, *Hippophae hamnoides*, *Microcerasus tomentosa*, *Pinus sylvestris*, *Ulmus pumila*. The primary ranges of the species cover mainly adjacent territories of East

Asia (13 species, or 28,9%) or North America (11 species, 24,4%). The life form is dominated by summer-green trees and shrubs. Evergreens, vines and lianas are few in number. It is concluded that the alien fraction of the Khabarovsk dendroflora is a temporary, non-permanent component that does not affect the structure of the native flora.

Key words: Khabarovsk, dendroflora, alien species, life forms, vegetation rhythms, life state, primary range, degree of naturalization

Acknowledgments. The work was carried out with the support of the Federal Agency for Youth Affairs within the framework of the All-Russian Youth Educational Forum “Amur” in 2021–2022.

The authors are grateful to I.G. Dubyanskaya (Department for Environmental Protection and Natural Resources, Khabarovsk City Administration) for organizational assistance.

CITATION: Borzenkova T.G., Tsyrenova D.Ju. Alien woody plants in the landscaping of the city of Khabarovsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 121–137. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-121-137

Введение

В научной литературе дендрофлора города как часть урбанофлоры рассматривается в качестве самостоятельного объекта исследования. Она характеризуется как парциальная флора локального уровня, включающая в себя аборигенные и чужеродные древесные виды, встречающихся в открытом грунте без специальных мер ухода [Баранова и др., 2018; Третьякова и др., 2021; Пастушенко, 2021]. Авторами статей излагаются современные методы и подходы, а также содержание основных понятий, применяемых при исследовании и анализе урбанофлор в целом.

Под чужеродными видами дендрофлоры города мы понимаем интродуцированные древесные растения, специально завезенные, в основном, для озеленения городского ландшафта. Среди них различали группу дичающих видов, которые успешно натурализовались и распространяются спонтанно вне культуры. К натурализовавшимся относили виды, которые возобновляются в городских экотопах вегетативным и (или) генеративным способами без вмешательства человека [Основные термины и понятия..., 2018]. Вторую группу составляют недичающие виды, которые не натурализовались и соответственно находятся только в культуре в открытом грунте без специального ухода и представлены

взрослыми генеративными растениями. Ко второй группе причислили гибридные таксоны.

В список дендрофлоры не включали виды, произрастающие на территории Дендрария Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства и опытных участков «Горзеленстрой», где древесные растения находятся в интродукционном эксперименте.

В настоящее время в Хабаровском крае наиболее полно обследована флора, в том числе и дендрофлора, городов Амурск, Комсомольск-на-Амуре, Николаевск-на-Амуре, Советская Гавань [Бабкина, Сафонова, Шеенко, 2022]. Флора города Хабаровска, включая и дендрофлору, пока слабо изучена. В научной литературе приводятся сведения об отдельных видах.

Так, самым опасным представителем дендрофлоры Хабаровска признается североамериканский инвазионный вид *Acer negundo* L. [Антонова, 1998, 2009; Морозова, Злобин, Мельник, 2002; Коляда, 2004; Виноградова и др., 2021]. Этот натурализовавшийся вид доминирует в полустественных растительных сообществах по многочисленным оврагам и пустырям в пределах города. Издавна используется массово в озеленении центральноазиатский вид *Ulmus pumila* L. [Антонова, 1998]. Часто встречаются вне культуры в городских посадках ягодные кустарники *Hippophae hamnoides* L. (евроазиатский вид) и *Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Ereminet Iushev. (европейский гибридогенный вид) [Антонова, 2013]. Многочисленную группу интродуцентов в городских насаждениях составляют редкие или единично встречающиеся виды, такие как *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (североамериканский вид), *Amorpha fruticosa* L. (североамериканский вид), *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch. (североамериканский вид), *Morus alba* L. (восточноазиатский вид), *Robinia pseudoacacia* L. (североамериканский вид), *Catalpa bignonioides* Walter (североамериканский вид) [Морозова, Злобин, Мельник, 2002; Коляда, 2004; Ухваткина, 2008]. В ходе инвентаризации культивируемых тополей Хабаровска нами выявлены виды тополей и их гибриды *Populus alba* L. [*P. alba* var. *alba*], *P. bolleana* Lauche (*P. alba* var. *bolleana*), *P. tremula* L. var. *tremula*, *P. × sibirica* “Pyramidalis” Jabl., descr. ross. [*P. alba* L. × *P. bolleana* Lauche; *P. alba* var. *alba* × *P. alba* var. *bolleana*], *P. deltoids* W. Bartram ex Marshall, *P. nigra* L. var. *nigra*, *P. × Canadensis* Moench [*P. deltoids* W. Bartram ex Marshall × *P. nigra* L.], *P. laurifolia* Ledeb., *P. suaveolens* Fisch., *P. × sibirica* G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov, *P. laurifolia* × [*P. laurifolia* × (*P. deltoides* × *P. nigra*)] [Борзенкова, Костина, Насимович, 2022].

Цель нашей работы – инвентаризация и анализ чужеродной фракции дендрофлоры города Хабаровска. В задачи исследования входило: идентификация видового состава; определение жизненной формы и ритмов вегетации; определение жизненного состояния растений; определение первичного ареала и степени натурализации видов.

Материалы и методика

Город Хабаровск располагается в южной части Среднеамурской низменности недалеко от места слияния рек Амур и Уссури в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Климат умеренный муссонный. Среднегодовое количество осадков 783 мм, средняя температура июля +21,6 °С, максимальное количество осадков в августе, безморозный период 200–210 дней (<https://ru.climate-data.org/>). Крупнейший город Дальнего Востока с населением 617 168 чел. (2023). Город расположен в центре пересечения международных железнодорожных и воздушных транспортных путей вблизи границы с Китаем.

Материал для исследования собран в течение трех вегетационных сезонов 2020–2023 гг. в ходе маршрутно-рекогносцировочных экскурсий в пределах административных границ города (рис. 1). Собран гербарий и фотоматериалы по всем встреченным видам (около 50 листов).



Рис. 1. Карта-схема маршрутов обследования
Маршруты обозначены линиями со стрелками

Fig. 1. Map-diagram of the survey routes
Routes are marked with arrow lines

Определение таксонов проводилось по справочным изданиям «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», 1985–2006 гг. (т. 1–9), «Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения» (2012). Используются данные сайтов Theplantlist.org, «Плантариум» и iNaturalist.org. Жизненные формы и ритмы годичного развития указаны по А.Б. Безделеву, Т.А. Безделевой [Безделев, 2006]. Информация о первичном ареале таксонов взята из литературных источников [Коропачинский, Встовцева, 2002; Маевский, 2014; Чужеродная флора..., 2020]. Дается общая визуальная оценка жизненного состояния растений по качественным показателям: 1 – без признаков ослабления; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные [Арестова, Арестова, 2017]. Учитывали шкалу натурализации, предложенную А.В. Крыловым и Н.М. Решетниковой [Крылов, 2009].

Результаты и обсуждение

Исследованные нами виды сгруппированы с использованием выше-названной шкалы натурализации чужеродных видов.

I. Ненатурализовавшиеся виды

N2 – не способные к возобновлению, но длительно удерживающиеся в местах посадки (21 вид): *Abelia coreana* Nakai, сем. Caprifoliaceae (рис. 2a); *Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch., сем. Rosaceae; *Amorpha fruticosa* L., сем. Fabaceae; *Berberis thunbergii* DC., сем. Berberidaceae; *Forsythia × intermedia* Zabel, сем. Oleaceae (рис. 2b); *Microbiota decussate* Kom., сем. Cupressaceae; *Morus alba* L., сем. Moraceae; *Parthenocis susinserta* (A. Kern.) Fritsch., сем. Vitaceae; сем. Pinaceae – *Picea abies* (L.) H. Karst., *P. glauca* (Moench) Voss., *P. pungens* Engelm., *P. funebris* Kom.; сем. Rosaceae – *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Prunus triloba* Lindl., *P. serrulata* Lindl., *Spiraea japonica* L. (рис. 2c), *S. × cinerea* Zabel, *S. × vanhouttei* (Briot) Zabel; *Robinia pseudacacia* L. (рис. 2d), сем. Fabaceae; *Salix matsudana* Koidz., сем. Salicaceae (рис. 2e); *Thuja occidentalis* L., сем. Cupressaceae.

N4 – способные к немногочисленному и нерегулярному возобновлению, длительно удерживающиеся в местах посадок (4 вида): *Viburnum opulus* L., сем. Adoxaceae; сем. Oleaceae – *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *F. rhynchophylla* Hance, *Prunus virginiana* L. [*Padus virginiana* (L.) Mill.], сем. Rosaceae.

N6 – способные к вегетативному возобновлению, пока не распространяющиеся за пределы мест посадок (11 видов): *Caragana arborescens* Lam., сем. Fabaceae; сем. Salicaceae – *Populus alba* L., *P. nigra* L., *P. × sowietica* «*Pyramidalis*» Jabl., *P. × canadensis* Moench, *P. × sibirica*

G.V. Krylov et G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov, *Populus laurifolia* × [*P. laurifolia* × (*P. deltoids* × *P. nigra*)]; сем. Grossulariaceae – *Ribes aureum* Pursh., *R. nigrum* L., *R. rubrum* L.; *Syringa vulgaris* L., сем. Oleaceae.

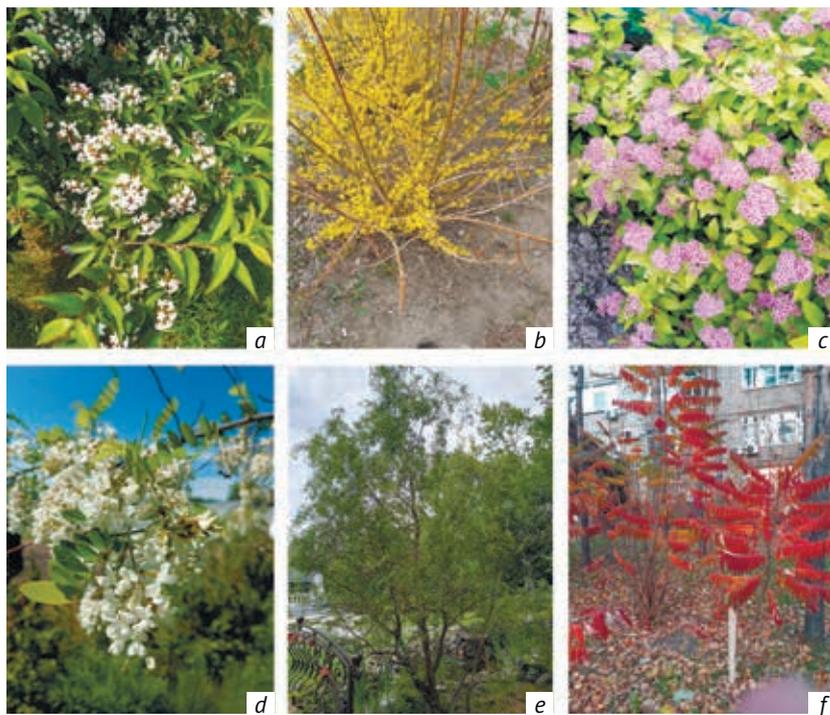


Рис. 2. Некоторые представители чужеродных видов:

- a* – *Abelia coreana* (координаты: 48.480455, 135.045647);
- b* – *Forsythia* × *intermedia* (координаты: 48.482766, 135.076172);
- c* – *Spiraea japonica* (координаты: 48.484802, 135.073863);
- d* – *Robinia pseudacacia* (координаты: 48.433774, 135.133687);
- e* – *Salix matsudana* (координаты: 48.530780, 135.045739);
- f* – *Rhus typhina* (координаты: 48.458646, 135.099848)

Фото Т.Г. Борзенковой, 2022 г. (*a–c*), 2023 г. (*d, e*); Д.Ю. Цыреновой, 2023 г. (*f*)

Fig. 2. Some representatives of alien species:

- a* – *Abelia coreana* (coordinates: 48.480455, 135.045647);
- b* – *Forsythia* × *intermedia* (coordinates: 48.482766, 135.076172);
- c* – *Spiraea japonica* (coordinates: 48.484802, 135.073863);
- d* – *Robinia pseudacacia* (coordinates: 48.433774, 135.133687);
- e* – *Salix matsudana* (coordinates: 48.530780, 135.045739);
- f* – *Rhus typhina* (coordinates: 48.458646, 135.099848)

Photo by T.G. Borzenkova, 2022 (*a–c*), 2023 (*d, e*); by D.Ju. Tsyrenova, 2023 (*f*)

II. Натурализовавшиеся виды

N7 – активно возобновляющиеся и расселяющиеся по нарушенным и полустественным местообитаниям (5 видов): *Acer negundo* L., сем. Sapindaceae; *Hippophae rhamnoides* L., сем. Elaeagnaceae; *Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., сем. Rosaceae; *Pinus sylvestris* L., сем. Pinaceae; *Ulmus pumila* L., сем. Ulmaceae.

На территории города встречаются виды, представленные молодыми виргинильными особями, – *Catalpa bignonioides* Walter, сем. Bignoniaceae и *Rhus typhina* L., сем. Anacardiaceae (рис. 2f).

Наши исследования показали, что в дендрофлоре города Хабаровска чужеродными являются 43 вида, относящихся к 17 семействам и 30 родам (табл. 1).

Высокое участие видов семейства Rosaceae объясняется видовым разнообразием в нем плодово-ягодных культур, а также декоративных представителей. Широко используются в озеленении представители родов *Prunus* и *Spiraea* в качестве декоративных растений, живых изгородей в парках, скверах, в приусадебных территориях, а также использование в виде различных типов посадок на улицах и во дворах жилых застроек, возле учреждений и торговых центров. Например, *Spiraea japonica*, *Physocarpus opulifolius*, *Prunus virginiana* и др.

Заметная доля семейства Salicaceae обусловлена традициями использования тополей в озеленительной практике в предшествующие десятилетия, как правило, посадочный материал завозился к нам с западных территорий страны, а также специальным изучением видового состава тополей, среди которых нами обнаружены несколько чужеродных видов и гибридов [Борзенкова, Костина, Насимович, 2022].

На третьем месте по числу видов – семейство Pinaceae. Широко используются *Picea abies*, *P. glauca*, *P. pungens*, *Pinus sylvestris* вследствие ландшафтной декоративности и эстетичности вечнозеленых древесных растений в озеленительных композициях.

В семействе Oleaceae представлены чужеродные ясени *Fraxinus pennsylvanica* и *F. rhynchophylla*, которые используются в создании высокоствольных насаждений вдоль улиц, в парках и скверах, наряду с аборигенным видом ясеня маньчжурского. Чрезвычайно декоративны ранней весной яркие цветущие растения форзиции и сирени.

Представители семейства Fabaceae *Caragana arborescens*, *Robinia pseudacacia* и *Amorpha fruticosa* высокодекоративны в пору цветения и плодоношения и используются в озеленении в парках, скверах, возле административных зданий и жилых домов.

**Таксономический состав чужеродных видов дендрофлоры
г. Хабаровска
[Taxonomic composition of alien species of dendroflora
of Khabarovsk]**

Семейство [Family]	Число родов [Number of genera]	Доля от общего числа родов, % [Share of the total number of genera, %]	Число видов [Number of species]	Доля от общего числа видов, % [Share of the total number of species, %]
Rosaceae	5	17,5	9	20,9
Salicaceae	2	6,6	7	16,4
Pinaceae	2	6,6	5	11,7
Oleaceae	3	9,9	4	9,4
Fabaceae	3	9,9	3	6,9
Grossulariaceae	3	9,9	3	6,9
Cupressaceae	2	6,6	2	4,8
Caprifoliaceae	1	3,3	1	2,3
Adoxaceae	1	3,3	1	2,3
Anacardiaceae	1	3,3	1	2,3
Berberidaceae	1	3,3	1	2,3
Bignoniaceae	1	3,3	1	2,3
Elaeagnaceae	1	3,3	1	2,3
Moraceae	1	3,3	1	2,3
Sapindaceae	1	3,3	1	2,3
Ulmaceae	1	3,3	1	2,3
Vitaceae	1	3,3	1	2,3
Всего	30	100	43	100

Семейство Grossulariaceae представлено тремя видами плодово-ягодных культур: *Ribes aureum*, *R. nigrum*, *R. rubrum*. Большая часть растений высаживается во дворах мало- и многоэтажных домов, на заброшенных участках в частном секторе.

Остальные семейства представлены 1–2 видами. Семейства Anacardiaceae, Vignoniaceae содержат только чужеродные виды.

При анализе по жизненным формам выявлено преобладание летнезеленых деревьев и кустарников (36 видов, или 83,8%) над вечнозелеными формами (7 видов, или 16,2%) (табл. 2).

Таблица 2

**Жизненные формы чужеродных видов дендрофлоры
г. Хабаровска
[Life forms of alien species of dendroflora of Khabarovsk]**

Жизненные формы [Life forms]	Доля, % [Share, %]
Вечнозеленое дерево выше 10 м [Evergreen tree above 10 m]	13,4
Вечнозеленый кустарниковый стланец [Evergreen shrubby shrub]	2,2
Летнезеленое дерево выше 10 м [Summer green tree above 10 m]	23,9
Летнезеленое дерево до 10 м [Summer green tree above 10 m]	15,0
Летнезеленый кустарник выше 10 м [Summer green shrub above 10 m]	23,9
Летнезеленый кустарник 1–2 м [Summer green shrub 1–2 m]	15,0
Лиана [Liana]	2,2
Летнезеленое дерево/кустарник [Summer green tree/shrub]	4,4

Преимущественно интродуцируются высокоствольные деревья для создания в городе шумозащитных и ветрозащитных насаждений. Среди них обычны виды *Acer negundo*, *Fraxinus rhynchophylla*, *Populus alba*, *P. nigra*, *Ulmus pumila* и др. Также высока доля в городском озеленении летнезеленых кустарников. Интродукция кустарниковых форм связана, прежде всего, с их декоративными свойствами. Наиболее часто встречаются виды *Spiraea japonica*, *S. × vanhouttei*, *Microcerasus tomentosa* и др.

Гораздо реже встречаются лианы и стланиковые формы (*Parthenocissus inserta*, *Microbiota decussata*).

Подсчеты пропорций флоры показали, что большинство чужеродных видов дендрофлоры Хабаровска не натурализуются (40 видов, или 88,8%) и, соответственно, находятся только в культуре. Жизненное состояние посадок удовлетворительное. Таким образом, большинство чужеродных видов города не дают ни вегетативного, ни семенного потомства, следовательно, представляют собой временный, непостоянный компонент. Это объясняется тем, что они, прежде всего, испытывают значительное ландшафтное давление со стороны аборигенных видов, которые, находясь в оптимальных для себя зональных условиях, образуют более или менее сомкнутые группировки во всех синантропизированных местообитаниях, конкурентно вытесняя чужеродные виды. Немаловажно, что большинство интродуцированных видов древесных растений в условиях Хабаровска нуждается в организованном уходе со стороны человека (санитарные обработки, подкормки, защита от вредителей и болезней и др.). Также замедляет натурализацию видов хозяйственная деятельность человека, например, выкашивание и прополка травы на газонах и скверах, вытаптывание в рекреационных зонах и т.д.

Анализ первичных ареалов чужеродных видов дендрофлоры города Хабаровска показал доминирование восточноазиатских и североамериканских видов (табл. 3).

Значительную долю участия восточноазиатских и североамериканских видов в интродукции в Хабаровске можно объяснить близостью природно-климатических условий регионов, обусловленных общим происхождением и существованием в пределах Циркумбореальной флористической области. Однако большинство из них в условиях города Хабаровска, как выше отмечалось, не натурализуются (N2, N4, N6). Факт ненатурализации чужеродных древесных видов в нашем регионе свидетельствует о том, что ни один из них не добавился в аборигенную флору. Следовательно, говорить об опасности биологического загрязнения чужеродными видами местной флоры пока не приходится.

Натурализовавшихся видов всего пять (11,6% видов). К ним относятся виды: североамериканский *Acer negundo*, евросибирские *Hippophae rhamnoides* и *Pinus sylvestris*, японо-китайский *Microcerasus tomentosa*, центральноазиатский *Ulmus pumila*. Из них особого внимания требует североамериканский вид *Acer negundo*, проявляющий инвазионные признаки, формируя спонтанные заросли по нарушенным и полустественным местообитаниям, а также традиционно используемый в озеленении

Таблица 3

**Степень натурализации и первичные ареалы чужеродных видов (без учета гибридов)
[Degree of naturalization and primary ranges of alien species (excluding hybrids)]**

Степень натурализации [Degree of naturalization]	Количество видов [Number of species]					
	Северная Америка [North America]	Европа [Europe]	Сибирь [Siberia]	Европа – Сибирь [Europe – Siberia]	Восточная Азия [East Asia]	Всего [Total]
N2	7	1	–	–	10	18
N4	2	1	–	–	1	4
N6	1	–	3	2	–	6
N7	1	2	–	–	2	5
Всего	11	4	3	2	13	33

Примечание. N2 – не способные к возобновлению, но длительно удерживающихся в местах посадки; N4 – способные к немногочисленному и нерегулярному возобновлению, длительно удерживающиеся в местах посадок; N6 – способные к вегетативному возобновлению, пока не распространяющиеся за пределы мест посадок; N7 – активно возобновляющиеся и расселяющиеся по нарушенным и полустественным местообитаниям.

[*Note.* N1 – not capable of renewal, falling out of plantings after a few years; N2 – not capable of renewal, but retained for a long time in landing sites; N4 – capable of small and irregular renewal, remaining in planting areas for a long time; N6 – capable of vegetative renewal, but not yet spreading beyond the planting sites; N7 – actively regenerating and spreading over disturbed and semi-natural habitats.]

населенных пунктов во многих регионах центральноазиатский вид *Ulmus pumila*. Между тем, они пока не достигли статуса видов-трансформеров, которые активно конкурируют с местными видами, вытесняя их из естественных местообитаний.

Натурализации облепихи и вишенки способствовало их выращивание населением в качестве плодово-ягодных культур. Основной ареал сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* – евро-сибирский. По литературным данным, граница естественного произрастания сосны обыкновенной на востоке проходит вдоль р. Лена [Коропачинский, Встовцева, 2002]. Самая южная граница природного ареала сосны находится в Хабаровском крае в средней и верхней частях бассейна р. Амгуни [Усенко, 2009]. На остальной территории российского Дальнего Востока вид встречается лишь в культуре. Широко используется в озеленении городов и поселков (парки, скверы, территории учреждений, дворовые территории, линейные посадки вдоль улиц). В пригороде Хабаровска (Воронежские высоты) в прошлом столетии были созданы искусственные массивы сосны обыкновенной. Однако это не привело к естественному формированию полндревесных формаций с участием сосны обыкновенной, хотя в пригородных лесах отмечаются сеянцы и подрост.

Основным источником пополнения чужеродной флоры является, во-первых, имеющийся у организованных озеленителей соответствующий посадочный ассортимент, во-вторых, потребности отдельных жителей города в придомовом озеленении, декоративном и плодово-ягодном садоводстве, создании небольших цветников из кустарников разных видов. Таким образом, способы заноса чужеродных древесных растений в городскую флору исключительно зависят от антропогенного фактора.

Заключение

Таким образом, проанализирована чужеродная фракция дендрофлоры города Хабаровска. Пришли к выводу о том, что она представляет собой временный, непостоянный компонент. Добавления чужеродных видов в аборигенную флору не происходит. Следовательно, отсутствуют процессы трансформации и биологического загрязнения местной флоры чужеродными древесными видами.

Учитывая то, что проникновение чужеродных видов на территорию носит преимущественно антропогенный характер, необходимо продолжать дальнейшие наблюдения за интродуцентами, особенно за популяциями вредоносных инвазионных видов. Кроме того, дать рекомендации муниципальным структурам о запрете использования в озеленительных мероприятиях опасных видов древесных растений.

Выводы

1. В дендрофлоре города Хабаровска выявлено 45 чужеродных видов, относящихся к 17 семействам и 32 родам. Первая триада семейственно-го спектра представлена Rosaceae – Salicaceae – Pinaceae.

2. Все они – интродуценты, используемые в озеленении городских парков, скверов, магистральных посадок и селитебных зон. Большинство чужеродных видов – летнезеленые деревья и кустарники (38 видов, или 84,4%). Вечнозеленые деревья, стланцы и лианы многочисленны.

3. У половины изученных видов первичные ареалы охватывают Восточную Азию и Северную Америку. Мало видов из Европы и Сибири.

4. Обнаружено, что большинство чужеродных видов не натурализуются в условиях города Хабаровска (36 видов, или 80,0%), хотя их жизненное состояние в культуре удовлетворительное. Это объясняется естественным конкурентным давлением со стороны аборигенных видов, а также антропогенными факторами, такими как необходимость санитарного ухода за посадками, вытаптывание, выкашивание и прополка молодых сеянцев и подроста.

5. Натурализовавшимися видами являются *Acer negundo*, *Hippophae rhamnoides*, *Microcerasus tomentosa*, *Pinus sylvestris*, *Ulmus pumila*. Из них особого внимания требует первый вид, проявляющий инвазионные свойства.

6. Впервые на территории города Хабаровска нами отмечены посадки североамериканского вида *Rhus typhina*, корейско-китайского вида *Salix matsudana*, гибридов тополей *Populus × sowietica* “Pyramidalis”, *P. × canadensis*, *P. × sibirica*, *P. laurifolia* × [*P. laurifolia* × (*P. deltoids* × *P. nigra*)].

Библиографический список / References

Антонова Л.А. Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток; Хабаровск, 2009. [Antonova L.A. Konspekt adventivnoj flory Khabarovskogo kraja [Abstract of the adventive flora of the Khabarovsk Territory]. Vladivostok; Khabarovsk, 2009.]

Антонова Л.А. Спонтанная антропофильная флора города Хабаровска // Вопросы географии Дальнего Востока, 1998. Вып. 21. С. 69–80. [Antonova L.A. Spontaneous anthropophilic flora of the city of Khabarovsk. *Voprosy geografii Dalnego Vostoka*. 1998. Vol. 21. Pp. 69–80. (In Rus.)]

Антонова Л.А. Спонтанное расселение интродуцированных деревьев и кустарников в Хабаровском крае // Охрана и рациональное использование лесных ресурсов. Материалы VI междунар. форума (10–17 июня, Благовещенск – Хэйхэ – Харбин). В 2 ч. Ч. 2. Благовещенск, 2013. С. 38–43. [Antonova L.A.

Spontaneous spread of introduced trees and shrubs in the Khabarovsk region. *Okhrana i ratsionalnoe ispolzovanie lesnykh resursov. Materialy VI mezhdunarodnogo foruma (10–17 iyunya, Blagoveshchensk – Kheykhe – Kharbin)*. Blagoveshchensk, 2013. Part 2. Pp. 38–43. (In Rus.)]

Арестова С.В., Арестова Е.А. Оценка адаптации интродуцированных древесно-кустарниковых растений в условиях Саратовского Поволжья (методические рекомендации). Саратов, 2017. [Arestova S.V., Arestova E.A. Ocenka adaptatsii introducirovannykh drevesno-kustarnikovyyh rasteniy v usloviyakh Saratovskogo Povolzhya (metodicheskier komendacii) [Assessment of adaptation of introduced trees and shrubs in the conditions of the Saratov Volga region]. Saratov, 2017.]

Бабкина С.В., Сафонова Е.В., Шеенко П.С. Флора поселков городского типа как особая группа урбанофлор (на примере Хабаровского края) // Вестник ДВО РАН. 2022. № 1. С. 120–132. [Babkina S.V., Safonova E.V., Sheenko P.S. Flora of the city-type settlements as a special group of urban floras (using the example of the Khabarovsk Krai). *Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences*. 2022. No. 1. Pp. 120–132. (In Rus.)]

Безделев А.Б., Безделева А.Т. Жизненные формы семенных растений Российской Дальнего Востока. Владивосток, 2006. [Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A. Zhiznennyye formy semennykh rasteniy Rossiyskogo Dalnego Vostoka [Life forms of seed plants of the Russian Far East]. Vladivostok, 2006.]

Борзенкова Т.Г., Костина М.В., Насимович Ю.А. Культивируемые тополя (*Populus*, *Salicaceae*) Хабаровска // Социально-экологические технологии. 2022. Т. 12. № 1. С. 9–21. DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-1-9-21 [Borzenkova T.G., Kostina M.V., Nasimovich Yu.A. Cultivated poplars (*Populus*, *Salicaceae*) of Khabarovsk. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2022. Vol. 12. No. 1. Pp. 9–21. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2022-12-1-9-21]

Калита Г.А., Калита О.Н. Клен ясенелистный (американский) – современное состояние интродукции // Философия современного природопользования в бассейне реки Амур: материалы VII международной научно-практической конференции, Хабаровск, 4 мая 2018 г. Хабаровск, 2018. С. 70–72. [Kalita G.A., Kalita O.N. *Acer negundo* – current state of introduction. *Filosofiya sovremennogo prirodopolzovaniya v bassejne reki Amur*. Khabarovsk, 2018. Pp. 70–72. (In Rus.)]

Коляда Н.А. Биологические особенности североамериканских деревьев и кустарников, интродуцированных на юг Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. [Kolyada N.A. Biologicheskie osobennosti severoamerikanskikh derevyev i kustarnikov, introducirovannykh na yug Primorya [Notae biologicae arbores et frutices Americanae septentrionalis ad meridiem Primorye introductae]. PhD theses. Vladivostok, 2004.]

Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. [Koropachinskij I.Yu., Vstovskaya T.N. Drevesnye rasteniya Aziatskoj Rossii [Woody plants of the Asian part of Russia]. Novosibirsk, 2002.]

Крылов А.В., Решетникова Н.М. Адвентивный компонент флоры Калужской области: натурализация видов // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1126–1158. [Krylov A.V., Reshetnikova N.M. Adventive component of the flora

of the Kaluga region: Naturalization of species. *Botanicheskiy zhurnal*. 2009. Vol. 94. No. 8. Pp. 1126–1158. (In Rus.)]

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М., 2014. [Maevskii P.F. Flora sredney polosy evropeyskoy chasti Rossii [Flora of Middle Part of European Russia]. Moscow, 2014.]

Морозова Г.Ю., Злобин Ю.А., Мельник Т.И. Растения в урбанизированной природной среде: формирование флоры, ценогенез и структура популяций // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 166–180. [Morozova G.Yu., Zlobin Yu.A., Melnik T.I. Plants in an urbanized natural environment: Formation of flora, cenogenesis and population structure. *Zhurnal obshchej biologii*. 2003. Vol. 64. No. 2. Pp. 166–180. (In Rus.)]

Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры / Баранова О.Г., Щербаков А.В., Сенатор С.А. и др. // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. XII. № 4. 2018. С. 4–22. [Baranova O.G., Shcherbakov A.V., Senator S.A. et al. The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 2018. Vol. XII. No. 4. Pp. 4–22. (In Rus.)]

Пастушенко А.Д. Дендрофлора города Рязани: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2021. [Pastushenko A.D. Dendroflora goroda Ryazani [Dendroflora of the city of Ryazan]. PhD theses. Moscow, 2021.]

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1985–1996. Т. 1–8. [Plantae vasculares Orientis Extremi Sovietici. St. Petersburg, 1985–1996. Vol. 1–8.]

Урбанофлористика в России: современное состояние и перспективы / Третьякова А.С., Баранова О.Г., Сенатор С.А. и др. // Turczaninowia. 2021. Т. 24. № 1. С. 125–144. [Tretyakova A.S., Baranova O.G., Senator S.A. et al. Studies of urban flora in Russia: Current state and prospects. *Turczaninowia*. 2021. Vol. 24. No. 1. Pp. 125–144. (In Rus.)]

Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока: справочная книга. Хабаровск, 2009. [Usenko N.V. Derevyia, kustarniki i liany Dalnego Vostoka [Trees, shrubs and vines of the Far East]. Khabarovsk, 2009.]

Ухваткина О.Н. Древесные растения в озеленении городов юга Дальнего Востока: биологические особенности, перспективность интродукции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. [Uhvatkina O.N. Drevesnye rasteniya v ozelenenii gorodov yuga Dalnego Vostoka: biologicheskie osobennosti, perspektivnost introdukcii [Woody plants in the landscaping of cities in the South of the Far East: Biological features, prospects for introduction]. PhD theses. Moscow, 2008.]

Черная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа / Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф. и др.; отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. М., 2021. [Vinogradova Yu.K., Antonova L.A., Darman G.F. et al. Chernaya kniga flory Dalnego Vostoka: invazionnye vidy rastenij v ekosistemah Dalnevostochnogo federalnogo okruga. Yu.Yu. Dgebuadze (ed.). Moscow, 2021.]

Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования / Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д. и др. М., 2020.

[Majorov S.R., Alekseev Yu.E., Bochkina V.D. et al. Chuzherodnaya flora Moskovskogo regiona: sostav, proiskhozhdenie i puti formirovaniya [Alien flora of the Moscow region: The composition, origin and the vectors of formation]. Moscow, 2020.]

Статья поступила в редакцию 10.01.2024, принята к публикации 19.02.2024
The article was received on 10.01.2024, accepted for publication 19.02.2024

Сведения об авторах / About the authors

Борзенкова Татьяна Геннадьевна – аспирант высшей школы естественных наук, математики и информационных технологий Педагогического института, Тихоокеанский государственный университет, г. Хабаровск

Tatyana G. Borzenkova – postgraduate student of the Higher School of Natural Sciences, Mathematics and Information Technology of the Pedagogical Institute, Pacific State University, Khabarovsk, Russian Federation

E-mail: borzenkovatg@gmail.com

Цыренова Дулмажаб Юндуновна – доктор биологических наук; профессор высшей школы естественных наук, математики и информационных технологий Педагогического института, Тихоокеанский государственный университет, г. Хабаровск

Dulmazhab Ju. Tsyrenova – Dr. Biol. Hab.; Professor at of the Higher School of Natural Sciences, Mathematics and Information Technology of the Pedagogical Institute, Pacific State University, Khabarovsk, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3892-309X>

E-mail: dulma@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Т.Г. Борзенкова – сбор материала, идентификация, литературный обзор, оформление рукописи

Д.Ю. Цыренова – консультирование, интерпретация результатов

Contribution of the authors

T.G. Borzenkova – collection of material, identification, literature review, manuscript preparation

D.Ju. Tsyrenova – consulting, interpretation of results

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи
All authors have read and approved the final manuscript

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-138-160

УДК 502.754+581.9

Ю.А. Лебедь¹, Е.А. Шишконокова², Н.А. Аветов¹

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
119991 г. Москва, Российская Федерация

² Почвенный институт имени В.В. Докучаева,
119017 г. Москва, Российская Федерация

Распространение ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica* Maxim.) на территории ландшафтного парка Крылатские холмы (г. Москва)

Одним из наиболее ценных ландшафтов парка Крылатские холмы являются остепненные луга, занимающие склоны овражно-балочных систем. В настоящей работе исследовалась проблема инвазивного распространения ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica*) на территории парка Крылатские холмы, в особенности на участки остепненных лугов. До начала 2000-х гг. вид на территории парка не встречался. В 2023 г. в пределах парка нами было обнаружено 125 экземпляров ореха маньчжурского, измерены их высота и диаметр стволов, обнаруженные экземпляры были нанесены на карту. Большинство растений популяции представлено подростом и молодняком. Возможна дальнейшая интенсификация инвазии, обусловленная вступлением растений в репродуктивный возраст, а также потеплением и гумидизацией климата Москвы. Орех может войти в число видов-трансформеров, сокращающих площади лугов. В числе положительных явлений, связанных с поселением ореха маньчжурского, может рассматриваться противозерозионный эффект облесения крутых склонов овражно-балочных систем.

Ключевые слова: растительность Москвы, инвазивные виды, *Juglans mandshurica*, остепненные луга, особо охраняемые природные территории

ССЫЛКА НА СТАТЬЮ: Лебедь Ю.А., Шишконокова Е.А., Аветов Н.А. Распространение ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica* Maxim.) на территории ландшафтного парка Крылатские холмы (г. Москва) // Социально-экологические технологии. 2024. Т. 14. № 1. С. 138–160. DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-138-160

Original research

DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-138-160

Yu.A. Lebed¹, E.A. Shishkonakova², N.A. Avetov¹

¹ Lomonosov Moscow State University,
Moscow, 119991, Russian Federation

² V.V. Dokuchaev Soil Science Institute,
Moscow, 119017, Russian Federation

Spread of the Manchurian walnut (*Juglans mandshurica* Maxim.) in the territory of Krylatsky Hills landscape park (Moscow)

One of the most valuable landscapes of the Krylatsky Hills Park are steppe meadows occupying the slopes of ravine-gully systems. In this work, we investigated the problem of the invasive spread of Manchurian walnut (*Juglans mandshurica*) in Krylatsky Hills Park, especially in areas of steppe meadows. Until the early 2000s, the species was not found in the park. In 2023, we discovered 125 specimens of Manchurian walnut in the park, measured their height and trunk diameter, and plotted the discovered specimens on a map. Most of the plant population is represented by plant undergrowth and young growth. Further intensification of invasion is possible due to the entry of plants into reproductive age, as well as warming and humidization of Moscow climate. Walnut may be one of the transforming species reducing the area of meadows. Among the positive phenomena associated with the spread of Manchurian walnut, the anti-erosion effect of afforestation of steep slopes of gully-beam systems can be considered.

Key words: Manchurian walnut, vegetation of Moscow, invasive species, *Juglans mandshurica*, steppe meadows, specially protected natural areas

CITATION: Lebed J.A., Shishkonakova E.A., Avetov N.A. Spread of the Manchurian walnut (*Juglans mandshurica* Maxim.) in the territory of Krylatsky Hills landscape park (Moscow). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2024. Vol. 14. No. 1. Pp. 138–160. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2024-14-1-138-160

Введение

Ландшафтный парк Крылатские холмы в качестве составной части входит в расположенный на западе столицы природно-исторический парк «Москворецкий», являющийся одной из наиболее крупных и значимых особо охраняемых природных территорий города. Растительность Крылатских холмов является уникальной для Москвы. Большие по площади суходольные, местами остепненные луга представляют собой практически единственный лугопарк в черте столицы [Насимович, 1998], существование открытых пространств которого способствовало сохранению значительного разнообразия трав, насекомых, птиц, биотопически приуроченных к луговым сообществам, в том числе и включенных в Красную книгу Москвы. К ценным природным объектам парка относятся и сохранившиеся в верхних частях склонов овражно-балочных систем фрагменты дубрав и липняков. Здесь произрастают уникальные для города эфемероиды, прежде всего три вида хохлаток, создающие каждую весну неповторимый красочный аспект. Отдельные участки луговых экосистем парка имеют статус памятников природы, а в целом Крылатские холмы с 1998 г. являются особо охраняемой природной территорией регионального значения.

Как известно, к числу важнейших природоохранных проблем столицы относится вопрос сохранения природных и природно-антропогенных территорий, представленных луговыми, болотными и другими травяными биогеоценозами, занимающими очень ограниченную площадь, которая продолжает сокращаться [Красная книга, 2011]. В то же время на территории Крылатских холмов долгое время сохранялся баланс площадей, покрытых луговой и лесной растительностью. Этому способствовали сельскохозяйственная деятельность, связанная с существованием в этой местности деревень Крылатское и Татарово, а после их ликвидации – обустройство олимпийской велодороги и активное рекреационное освоение, вызванное комплексной массовой застройкой Крылатского в 1980-х гг.



Рис. 1. Изменение облесенности ландшафтного парка Крылатские холмы за последние 20 лет (по снимкам Google Earth):
a – 2003 г.; *b* – 2023 г.

Fig. 1. The change in afforestation of Krylatsky Hills Landscape Park over the past 20 years (according to Google Earth images):
a – 2003; *b* – 2023

Однако в последние два десятилетия наблюдается расширение лесопокрытой площади, что подтверждается как сравнением разновременных космических снимков (рис. 1а, б), так и результатами наземных исследований [Возобновление дуба черешчатого..., 2021]. На фоне формирующихся древесных насаждений, представленных мелколиственными породами, подростом дуба, посадками декоративных деревьев и кустарников, существенно выросло участие инвазивных видов. При анализе спектра жизненных форм заносных видов Ю.К. Виноградова (2019) обратила внимание на наибольшую инвазионную активность именно у древесных растений ввиду их массовой намеренной интродукции, причем среди них заметно преобладают «беглецы» из культуры. Наряду с этим, Н.Г. Кадетов и М.П. Чернышов (2021), анализируя инвазивный потенциал отдельных видов, относящихся к различным жизненным формам, отметили, что сохранившиеся участки с пойменными и суходольными лугами сравнительно мало восприимчивы к инвазиям, что обусловлено устоявшейся структурой и флористическим составом данных сообществ.

Проблема сокращения площади лугов в черте столицы нашла свое отражение в официальных документах. Так, в Постановлении Правительства Москвы от 19 февраля 2013 г. № 79-ПП «О Красной книге города Москвы» в рамках разработки и реализации специальных мероприятий по сохранению и восстановлению объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу города, указывалось на необходимость «сохранения в существующем состоянии или при необходимости качественном улучшении местообитаний объектов», в том числе и посредством проведения специальных мероприятий, направленных на восстановление или улучшение условий обитания не только конкретного объекта животного и растительного мира, но и мест их обитания.

В последующее десятилетие эти положения получили развитие и были детализированы. Согласно Правилам создания, содержания и охраны зеленых насаждений и природных сообществ, приведенным в Красной книге города Москвы, в целях предотвращения зарастания лугов древесной растительностью предусмотрено «удаление самосевных деревьев, проведение регулируемого мозаичного выкашивания травостоя» [Красная книга, 2022].

Однако для Крылатских холмов разработка системы мероприятий по сохранению лугов имеет характер дилеммы. Неоднозначность с экологической точки зрения увеличения площади, занятой древесной растительностью и, соответственно, снижения доли «открытых»

местообитаний, подчеркивается противоэрозионной ролью древесных насаждений в условиях проявлений линейной эрозии и оползневых процессов в овражно-балочных системах Крылатских холмов [Мельник, 1997]. Их история прослеживается с начала XX в. Так, в 1910 г. в Крылатском произошел грандиозный оползень [Александров, 1985, с. 192]. В конце 1980-х гг. после сильных дождей, вызвавших катастрофический размыв склонов оврагов, сопровождавшийся выносом песка на Крылатскую улицу, Моссоветом были проведены мероприятия, к сожалению, местами так и не завершенные, по обустройству в оврагах противоэрозионных ливневых сооружений (в том числе песколовушек). В 1990–2000-х гг. на одном из наиболее эрозионно опасных склонов южной экспозиции Каменной Клетвы с обнажениями песков аптского яруса был осуществлен комплекс противоэрозионных мер, включавший, в том числе, и облесение. Отмеченные и в настоящее время активные склоновые процессы свидетельствуют, что в своем развитии овраг Каменная Клетва еще не достиг своих предельных размеров [Ковалёв, Ефремова, Михайлова, 2015]. С этих позиций расширение площади древесных насаждений можно рассматривать скорее как благоприятное событие, препятствующее росту эрозионной опасности.

Одной из активно распространяющихся на Крылатских холмах инвазивных пород деревьев является орех маньчжурский (*Juglans mandshurica* Maxim.). В ряде городов Европейской части России, например, в Казани, это дерево входит в группу дичающих или вполне натурализовавшихся аллохтонных элементов [Прохоренко, Демина, 2016]. Расширение его присутствия на Крылатских холмах стало заметно в последние 5 лет, причем внедрение этого вида, в первую очередь на ранее открытые необлесенные пространства, происходит в части парка, частично входящей в границы памятника природы, – охранной зоны родника Рудненской Божьей Матери в овраге Каменная Клетва. На момент утверждения охранного статуса в 1987 г. эта зона была занята в основном остепненными лугами. Помимо сокращения площади лугов с ценными элементами флоры, в этой части парка орех создает конкуренцию липе, березе, вязу и другим породам, формирующим древесный полог в уже давно существующих роцах в верхних частях склонов овражно-балочной системы.

В связи с неоднозначностью оценки распространения *J. mandshurica* на территории Крылатских холмов необходимо отметить, что при рассмотрении проблемы ведения и разработки региональных черных книг – перечней опасных инвазивных видов, А.А. Нотов с соавторами рекомендуют в качестве объектов мониторинга рассматривать не только

определенные инвазионные виды, но и уникальные природные комплексы и особо охраняемые природные территории, на которых адвентивные растения угрожают существованию редких и уязвимых видов и биоценологических групп [Нотов и др., 2010].

В данной статье мы попытались обобщить имеющиеся сведения об особенностях маньчжурского ореха, оценить масштабы и скорость его внедрения на территории ландшафтного парка Крылатские холмы. Были поставлены следующие задачи:

- 1) охарактеризовать популяцию ореха в пределах парка;
- 2) выявить лимитирующие факторы распространения вида;
- 3) оценить инвазионный потенциал вида;
- 4) определить необходимость ограничения роста популяции ореха в контексте многообразной роли этого вида в функционировании экосистем парка.

Биология и экология вида

Орех маньчжурский представляет собой довольно крупное дерево высотой до 20–25 (28) м и до 70–75 (100) см в диаметре. В среднем продолжительность его жизни составляет 200–250 лет [Воробьев, 1968; Валягина-Малюткина, 1998]. Данные по периоду максимального прироста разнятся: у особей данного вида в естественных условиях дальневосточных лесов он наблюдается в 20–40 лет [Выводцев, Бессонова, 2022], в условиях Татарстана интенсивный набор биомассы происходит в предрепродуктивный период в возрасте от 10 до 20 лет [Тишин и др., 2019]. Вегетация в условиях Московского региона продолжается с третьей декады апреля до середины сентября; рост побегов – с третьей декады мая до второй-третьей декады июля [Древесные растения..., 1975].

Орех маньчжурский дерево однодомное, с раздельнопольными цветками, распускается во второй половине мая, цветет в самом конце мая – начале июня. Орех (косточка костянки) самой различной формы – от округлой и яйцевидной до эллиптической с острым концом. Скорлупа ореха очень твердая и прочная с несколькими лакунами. Семена созревают в конце сентября – начале октября [Воробьев, 1968]. Согласно данным М.Т. Сушко (1973), в естественных условиях Дальнего Востока в период плодоношения орех маньчжурский вступает на 9–12 году жизни, по данным, полученным для популяции ореха в дендрарии Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина, – на 8 году жизни [Древесные растения..., 1975]. Как правило, орех маньчжурский растет одиночно, но встречаются и небольшие группы, насчитывающие по 20–40 деревьев [Выводцев, Бессонова, 2022].

Juglans mandshurica является светолюбивой древесной породой. Крона дерева рыхлая, древостои обычно имеют довольно низкую сомкнутость – 0,5–0,6 [Воробьев, 1968; Овчаренко, 2012]. В нативных условиях Дальнего Востока орех маньчжурский растет по долинам рек и ручьев в смешанных лесах, изредка встречается на склонах в небольших распадках. По долинам рек в среднем орех поднимается до высоты 500–600 м над уровнем моря. К почвам довольно требователен: лучшего роста и развития достигает на обеспеченных элементами питания и хорошо дренированных почвах, совершенно избегая заболачивания и одновременно испытывая угнетение на чрезмерно сухих почвах. Корневая система дерева мощная стержневая [Воробьев, 1968].

По экологическим характеристикам орех маньчжурский – гигромезофитный, светолюбивый, ветроопыляемый и относительно ветроустойчивый вид, требователен к влажности воздуха, обладает высокой морозостойкостью (зимостойкость I, в суровые зимы II), но плохо переносит засуху [Сушко, 1973; Древесные растения..., 1975; Кочарян, 1998; Авеличева, 2005; Райф, 2013; Тишин и др., 2019]. Для лучшего роста в молодом состоянии требуется небольшое притенение [Кочарян, 1998; Рябина, Калякина, 2021]. В некоторых местообитаниях в отдельные годы листва ореха побивается поздними июньскими заморозками. Также стоит отметить, что оставленные после вырубki других пород на свету стволы ореха страдают от зимне-весенних ожогов. После вырубki орех способен давать поросль [Воробьев, 1968]. Порослевое побегообразование из спящих почек в приземной части ствола активизируется также на фоне угнетенного жизненного состояния. Побегопроизводительная способность ореха огромна: поросль его обильная и в первые годы чрезвычайно быстро растет, побеги вырастают до 2–4 м высотой, отдельные столоны – до 8 м [Овчаренко, 2012].

Распространение и годы интродукции

Естественный ареал обитания ореха маньчжурского охватывает Дальний Восток (юг Хабаровского края и Приморский край, Амурскую область), Корейский полуостров и Северный Китай. В культуре он распространен к югу от линии Санкт-Петербург–Архангельск–Свердловск–Новосибирск, имеется на Алтае, Красноярске, на Сахалине [Воробьев, 1968; Древесные растения..., 1975; Усова, 2023]. В последние годы проводятся исследования по интродукции вида в г. Сургуте [Кукуричкин, 2018].

Интродукция ореха маньчжурского на европейской части России началась в первой половине XX в. Например, с 1922 по 1966 гг. в Раифе

(Республика Татарстан) велась исследовательская работа по созданию лесных культур и акклиматизации экзотических видов деревьев (в том числе ореха маньчжурского) и кустарников для выявления их пригодности для целей лесоразведения в Среднем Поволжье [Дерюга, Мурзов, 1977]. Работы были прекращены после организации заповедника, что способствовало дальнейшей нерегулируемой натурализации и инвазии культур экзотических видов. Позднее в данном регионе орех маньчжурский отнесли к натурализовавшимся хозяйственно-ценным видам [Тишин и др., 2019].

В Москве с 1935 г. орех маньчжурский произрастает в Главном Ботаническом саду имени Н.В. Цицина РАН [Плотникова, Александрова, Рябова и др., 1993]. В городской практике озеленения это декоративное дерево используется преимущественно в садах и парках в виде солитеров или небольших групп [Станков, Талиев, 1949], и в целом более характерно для современных парков, чем для старых [Полякова, Гутников, 2000]. Препятствием к более широкому применению вида в озеленении Москвы служат некоторые признаки угнетения в условиях городской среды. К антропогенным и климатическим факторам *Juglans mandshurica* демонстрирует среднюю устойчивость, в частности, не устойчив к механическим повреждениям, и как отмечалось выше, лимитируют развитие вида весенние заморозки и иссушение почвы [Кочарян, 1998].

Появляющийся на городских озелененных территориях самосев ореха маньчжурского местами часто территориально обособлен от посадок этого вида, причем не всегда возможно установить местонахождение материнских растений. Например, на территории Звенигородской биостанции МГУ расселение ореха маньчжурского происходило из посадок в прилегающие леса преимущественно вдоль дорожно-тропиночной сети, а в парке Лосиный остров – на просеке, поблизости от посаженных деревьев [Адвентивная флора..., 2012].

Темпы натурализации одних и тех же видов неодинаковы, их определяют географическое положение и степень нарушенности растительного покрова региона [Нотов, Виноградова, Майоров, 2010], а также соответствие экологических условий нового местообитания биологическим особенностям вида [Овчаренко, 2012]. Согласно наблюдениям, проведенным на территории Беларуси [Мотыль, Бакей, 2019], орех маньчжурский относится к группе видов со средним риском периодической инвазии, включающую растения, расселение которых на основе естественного возобновления происходит непостоянно и зависит от благоприятного сочетания природно-климатических или интенсивности

зоохорических факторов. Для районов Средней России *Juglans mandshurica* оценивается как потенциально инвазивный вид [Нотов, Виноградова, Майоров, 2010]. Исследования, проведенные на территории Ботанического сада Уральского отделения РАН в Екатеринбурге, показали, что в пределах выявленных вторичных местообитаний *J. mandshurica* характеризуется высокой встречаемостью в местах его внедрения, где образует значительные скопления [Третьякова и др., 2023].

Кроме того, потепление климата и воздействие урбанизации создают предпосылки к ускорению акклиматизации и повышению конкурентной способности интродуцированных видов при внедрении в состав окружающих фитоценозов [Мотыль, Бакей, 2019].

Методы

В летний сезон 2023 г. нами были проведены маршрутные обследования территории ландшафтного парка Крылатские холмы, являющегося составной частью природно-исторического парка «Москворецкий», с целью определения численности и распространения экземпляров ореха маньчжурского, произрастающих на территории парка. Учет подроста и деревьев сопровождался привязкой находок к системе координат с использованием датчика GPS (Garmin Etrex 10). По результатам обследования в ГИС-программе Аксиома 4.4 была составлена картосхема (рис. 2), на которую были нанесены обнаруженные местонахождения *J. mandshurica*.

У каждого найденного экземпляра измерялись высота, окружность ствола, затем рассчитывался диаметр ствола. Отдельно отмечалось общее состояние подроста и деревьев, наличие у обнаруженных растений проявлений каких-либо паталогических изменений, в частности механических повреждений, признаков подмораживания.

Результаты

На основе полученных полевых данных была построена карта-схема распространения *J. mandshurica* на территории ландшафтного парка Крылатские холмы (рис. 2).

Всего на территории парка нами было обнаружено 125 экземпляров *J. mandshurica* (см. рис. 2). Преимущественно экземпляры ореха маньчжурского были приурочены к открытым или слабо затененным древесным пологом местам, привязка находок к дорожно-тропиночной сети не прослеживалась. Чаще всего на участках произрастания вида преобладало луговое высокотравье: ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), овсяница луговая (*Festuca pratensis* Huds.), купырь лесной (*Anthriscus*

sylvestris (L.) Hoffm.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L.), клевер средний (*Trifolium medium* L.).

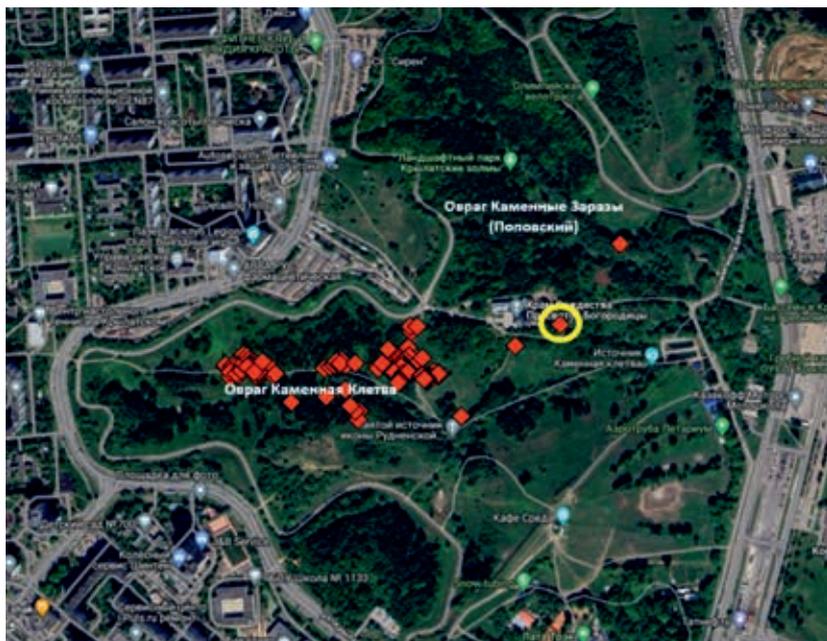


Рис. 2. Карта-схема распространения *Juglans mandshurica* на территории ландшафтного парка Крылатские холмы. Снимок 2023 г. (Google Earth)

Желтым кружком отмечено местонахождение материнского дерева, посаженного в церковной ограде в начале 2000-х гг., красными ромбами – найденные экземпляры самосева

Fig. 2. A schematic map of the distribution of *Juglans mandshurica* in the territory of Krylatsky Hills landscape Park. Image 2023 (Google Earth)

A yellow circle marks the location of the mother tree planted in the church fence in the early 2000s, red diamonds represent the found specimens of self-seeding

Среди обнаруженных 125 экземпляров ореха маньчжурского 115 экземпляров произрастало на склоне южной экспозиции оврага Каменная Клетва, 1 экземпляр – на локальном водоразделе между оврагами Каменная Клетва и Каменные Заразы (Поповским), 8 экземпляров –

на склоне северной экспозиции оврага Каменная Клетва и еще 1 экземпляр на склоне южной экспозиции оврага Каменные Заразы. Таким образом, 6% обнаруженных экземпляров ореха маньчжурского произрастают на склоне северной экспозиции, 93% – южной, 1% экземпляров произрастают на водоразделе.

У каждого закартированного экземпляра были измерены высота и длина окружности ствола, рассчитан диаметр (рис. 3, 4). Высотное распределение найденных экземпляров представлено на рис. 3, гистограмма распределения экземпляров по диаметру стволов приведена на рис. 4. На построенных гистограммах распределения экземпляров по высоте и диаметру ствола заметно преобладание в парке экземпляров ореха маньчжурского высотой от 1 до 4 м и с диаметрами стволов от 1 до 4 см.

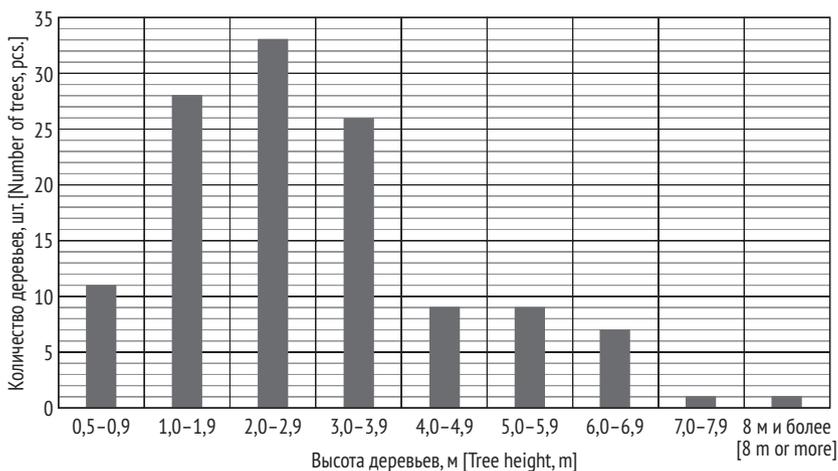


Рис. 3. Распределения экземпляров *Juglans mandshurica* по высоте

Fig. 3. Distribution of *Juglans mandshurica* specimens by height

При сопоставлении показателей высоты и диаметра ствола *Juglans mandshurica* в ландшафтном парке Крылатские холмы с таблицами хода роста, составленными для ореха маньчжурского Н.В. Выводцевым и Н.В. Бессоновой (2022), а также данными, полученным в Москве на территории Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, в том числе для местных образцов репродукции [Древесные растения..., 1975], можно сделать вывод о преобладании в популяции Крылатских холмов главным образом подростка и в меньшей степени молодняка возрастной группы до 10 лет.

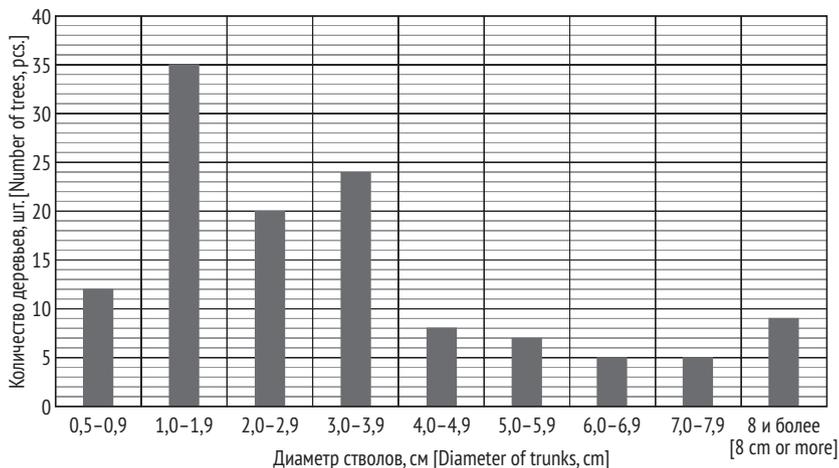


Рис. 4. Распределения экземпляров *Juglans mandshurica* по диаметру стволов

Fig 4. Distribution of *Juglans mandshurica* specimens by trunk diameter



Рис. 5. Единственный плодоносящий экземпляр ореха маньчжурского на территории ландшафтного парка Крылатские холмы

Fig. 5. The only fruiting specimen of the *Juglans mandshurica* in the territory of Krylatzky Hills landscape Park

Помимо измерений высоты и длины окружности ствола у обнаруженных деревьев отмечалось наличие плодоношения. Согласно нашим наблюдениям, в ландшафтном парке Крылатские холмы цвел и плодоносил только один экземпляр ореха маньчжурского (рис. 5а, б), находящийся на территории храма Рождества Пресвятой Богородицы. Место его произрастания расположено на водоразделе между оврагами Каменная Клетва и Каменные Заразы. Высота этого дерева составила 13,0 м, диаметр 14,7 см.

Во время поисковых маршрутов нами также отмечалось общее состояние экземпляров ореха маньчжурского. Выяснилось, что большая часть подроста и молодняка характеризуется нормальной жизненностью, однако у некоторых обнаруженных нами экземпляров ветви оказались повреждены заморозками. В парке было выявлено несколько участков произрастания орехов маньчжурских, на которых найденные экземпляры деревьев подмерзли.

1. На склоне южной экспозиции Каменной Клетвы подмерзают экземпляры самосева, находящиеся в непосредственной близости от днища оврага (рис. 6а). По всей видимости, повреждение заморозками здесь происходит из-за меньшего количества поступающего света и тепла, а также из-за потоков холодного воздуха, стекающего со склонов оврага и скапливающего вдоль его тальвега. Из-за подмерзания побеги поврежденных экземпляров ореха преимущественно отрастают из боковых почек, создавая ощущение более облиственного ствола; в этой части склона были отмечены экземпляры с порослевыми побегами.

2. Подмерзание единственного экземпляра ореха маньчжурского, произрастающего в овраге Каменные Заразы, в средней части склона южной экспозиции, скорее всего, связано с затемненностью и малым прогревом данного местообитания из-за его высокой залесенности (рис. 6б, с).

3. Подмерзание орехов маньчжурских, произрастающих на склоне северной экспозиции оврага Каменная Клетва (рис. 6д), также обусловлено недостатком тепла из-за экспозиции склона и близости ко дну оврага.

Обсуждение

Анализ фондовых материалов заказника «Крылатские холмы», в частности «Инвентаризации зеленых насаждений и объектов благоустройства на территории ландшафтного заказника “Крылатские холмы”», проведенной в 2001 г. ЦТРК «Преображенское», «Аннотированного списка видов сосудистых растений ландшафтного заказника» и описания

лесотаксационных выделов парка, составленных в 2002 г. по материалам натуральных обследований Ю.А. Насимовичем, выявил отсутствие *Juglans mandshurica* в указанный период в составе флоры парка. Таким образом, появление и распространение ореха маньчжурского в парке произошло в течение последних 20 лет. В прилегающем к парку жилом массиве нами было найдено лишь одно молодое дерево ореха маньчжурского, но оно не достигло генеративной стадии.



Рис. 6. Результаты подмерзания орехов маньчжурских:

- a* – склон южной экспозиции ближе к днущу оврага Каменная Клетва;
b, c – склон южной экспозиции оврага Каменные Заразы;
d – склон северной экспозиции оврага Каменная Клетва

Fig. 6. The results of freezing of *Juglans mandshurica*:

- a* – the slope of the southern exposure closer to the bottom of the Kamennaya Kletva ravine; *b, c* – the slope of the southern exposure of the Kamennye Zarazy ravine; *d* – the slope of the northern exposure of the Kamennaya Kletva ravine

Находящийся на территории храма Рождества Пресвятой Богородицы плодоносящий экземпляр *J. mandshurica*, по всей видимости, и является родоначальником всех особей самосева ореха, обнаруженных нами в ландшафтном парке. По имеющимся данным, он был высажен в почву примерно 20 лет назад небольшим саженцем в ходе благоустройства территории храма.

Инвазия *J. mandshurica* в настоящее время затронула только южную часть территории парка – овражно-балочную систему Каменной Клетвы в сравнительно мало облесенной до последнего десятилетия части, примыкающей к роднику Рудненской иконы Божьей Матери. Обильный самосев вида отмечен на ранее незалесенных или слабозалесенных

локациях – опушках, редицах, лужайках, участках остепненных лугов. При этом нами обнаружен один экземпляр ореха в соседнем овраге Каменные Заразы, что в дальнейшем может способствовать расширению географии расселения вида в другие части парка. Максимальное расстояние от материнского дерева до самого отдаленного обнаруженного нами экземпляра самосева в овраге Каменная Клетва составило 587 м, расстояние от материнского дерева до ореха маньчжурского, произрастающего в овраге Каменные Заразы, – 175 м.

В то же время, по нашим наблюдениям, инвазионная активность маньчжурского ореха заметно снижается в местообитаниях с сомкнутыми насаждениями. При обследовании непосредственно прилегающих к церкви территорий оврага Каменные Заразы и восточной части склона южной экспозиции оврага Каменная Клетва нами не было отмечено подроста и всходов *Juglans mandshurica*. Это обстоятельство мы связываем с тем, что Каменные Заразы являются наиболее облесенным участком парка, а часть оврага и водораздел восточнее церкви заняты густыми посадками плодовых и декоративных деревьев и кустарников, оставшихся от деревни Крылатское.

Предположительно в распространении вида по территории парка главную роль играет зоохория: осенью созревшие плоды (орехи) разносят белки. Путь распространения *J. mandshurica* с помощью белок подтверждают и наблюдения А.С. Третьяковой с соавторами (2023).

Примечателен тот факт, что появление первого дерева *J. mandshurica* совпало по времени со строительством в парке бельчатника, возведенного на территории церкви Рождества Пресвятой Богородицы в рамках программы расселения этих животных, инициированной Департаментом природопользования г. Москвы. Если в 1980–1990-е гг. появление белок в парке было сравнительно редким явлением, то в последнее десятилетие встречи с ними в парке значительно участились, чему способствовал неоднократный выпуск животных из бельчатника в природу. Хвойные деревья, являющиеся главной кормовой базой для белок, на территории Крылатских холмов единичны, поэтому можно предположить, что плоды маньчжурского ореха у взрослой популяции этих животных востребованы.

Инвазия происходит в первую очередь на склонах южной экспозиции оврагов, являющихся, по всей видимости, более экологически благоприятными местообитаниями для *J. mandshurica*. Возможно, что и белки в своих перемещениях по территории оврагов предпочитают хорошо прогреваемые участки, где и закапывают свои запасы. Лимитирующими факторами для распространения деревьев этого вида в определенной

степени служит подмерзание побегов, отмеченное главным образом на участках с затенением и в местах скопления холодного воздуха, располагающихся ближе к днищу овражно-балочной системы. Ранее поврежденные экземпляры отличаются порослевым побегообразованием. Отсутствие систематического выкашивания в течение десятков лет также является существенным фактором, способствующим инвазии ореха маньчжурского в луговые биотопы парка.

Почвенный покров на участках, где поселился самосев ореха маньчжурского, в основном представлен на верхних частях склонов дерновыми среднemosными легкосуглинистыми почвами на моренно-флювиогляциальных отложениях, в средних и нижних частях склонов – дерновыми мелкими и среднemosными супесчаными почвами на делювии. Все почвы в местах поселения ореха достаточно плодородны и характеризуются оптимальным влагообеспечением. Нами не выявлено экземпляров самосева на почвах повышенной гидроморфности.

Внедрение ореха по периферии выделов с древесной растительностью, в частности, липняков с березой, вязом, кленом, черемухой лещиновых волосистоосоковых, произрастающих по бортам склонов Каменной Клетвы, в настоящее время происходит не активно. Здесь важно учитывать, что несмотря на сходство липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) и ореха маньчжурского по экологическим оптимумам, липа, в отличие от ореха, демонстрирует большую теневыносливость и морозостойкость, а также способность к активному вегетативному разрастанию [Евстигнеев, 2004; Тишин и др., 2019].

Для оценки уровня агрессивности и особенностей распространения *Juglans mandshurica* на территории ландшафтного парка Крылатские холмы мы использовали шкалу, предложенную А.А. Нотовым с соавторами (2010). В соответствии с ней, орех маньчжурский демонстрирует стратегию, характерную для видов 2-го статуса – адвентивных растений, активно расселяющихся и натурализующихся в нарушенных, полустественных и естественных местообитаниях.

С использованием шкалы активности видов, также приведенной в работе Нотова с соавторами (2010) для Тверской области, мы попробовали оценить пространственную активность *J. mandshurica* на Крылатских холмах. По итогам проведенной оценки можно отметить, что распространение данного вида занимает промежуточное положение между градациями в 1 и 2 балла по шкале пространственной активности (1 балл соответствует единичным находкам при очень низком обилии вида или нерегулярным находкам менее чем в 25% квадратов с низким обилием;

2 балла – находки вида становятся регулярными во многих квадратах (не менее 50% всех квадратов), при этом степень обилия и встречаемости могут быть различными).

Выводы

1. За двадцатилетний период на территории ландшафтного парка Крылатские холмы сформировалась довольно значительная по численности популяция из 125 растений *Juglans mandshurica*, представленная жизнеспособным подростом и молодняком. Предположительный источник инвазии – саженец, высаженный в церковной ограде храма Рождества Пресвятой Богородицы в Крылатском в начале 2000-х гг. Вероятно, разнос диаспор осуществлялся зоохорным путем, главным образом с помощью белок. Расселение вида произошло в основном в овражно-балочной системе Каменная Клетва, находящейся в южной части парка. Наиболее высокая численность самосева ореха маньчжурского зафиксирована на склонах южной экспозиции этой овражно-балочной системы.

2. Лимитирующими факторами для *J. mandshurica* в условиях овражно-балочных систем москворецкого берега являются недостаток света и тепла. Самосев ореха избегает селиться на облесенных и закустаренных участках, реже встречается на склонах северной экспозиции. Экземпляры *J. mandshurica* повреждаются весенними заморозками в отдельных местообитаниях, в частности, в придонной части оврага Каменная Клетва повреждения более выражены.

3. На территории южной части ландшафтного парка Крылатские холмы орех маньчжурский продемонстрировал довольно высокий инвазионный потенциал. Можно предположить дальнейшую интенсификацию инвазии, обусловленную вступлением подроста и молодняка, составляющих в настоящее время основу популяции, в репродуктивный возраст, а также потеплением и гумидизацией климата Москвы. Орех в этом случае в будущем может войти в число растений-трансформеров, изменяющих луговые биотопы парка, чему может, в частности, способствовать широкая раскидистая крона и большая продолжительность жизни дерева (свыше 200 лет).

4. В числе положительных явлений, сопровождающих поселение ореха, важно отметить противозернистый эффект облесения крутых склонов овражно-балочных систем парка, а также расширение до сих пор крайне ограниченной кормовой базы для белок. Соответственно, меры по сокращению популяции ореха маньчжурского (удаление самосева) следует осуществлять при соблюдении комплексного природоохранного подхода с учетом этих факторов, служащих стабилизации природных экосистем парка.

Библиографический список / References

Авеличева С.Н., Берлова Н.В., Приходько Ю.В. Маньчжурский орех как источник сырья для повышения качества непродовольственных товаров. Владивосток, 2009. [Avelicheva S.N., Berlova N.V., Prikhodko Yu.V. Manchzhurskii orekh kak istochnik syrya dlya povysheniya kachestva neprodovolstvennykh tovarov [Manchurian walnut as a source of raw materials for improving the quality of non-food products]. Vladivostok, 2009.]

Адвентивная флора Москвы и Московской области / Майоров С.Р., Бошкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербачев А.В. М., 2012. [Maierov S.R., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Adventivnaya flora Moskvy i Moskovskoi oblasti [Adventive flora of Moscow and the Moscow region]. Moscow, 2012.]

Александров Ю.Н. Москва – диалог путеводителей. М., 1985. [Aleksandrov Yu.N. Moskva – dialog putevoditelei [Moscow – a dialogue of guidebooks]. Moscow, 1985].

Валягина-Малютина Е.Т. Деревья и кустарники средней полосы европейской части России: Иллюстрированный определитель. М., 2012. [Valyagina-Malyutina E.T. Derevy i kustarniki srednei polosy evropeiskoi chasti Rossii: [Trees and shrubs of central European Russia]. Illustrated key. Moscow, 2012.]

Виноградова Ю.К. Зависит ли инвазионная активность чужеродных видов растений от их жизненной формы? // Материалы X международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М., 2019. С. 115–119. [Vinogradova Yu.K. Does the invasive activity of alien plant species depend on their life form? *Materialy X mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati Ivana Grigorevicha i Tatyany Ivanovny Serebryakovykh*. Moscow, 2019. Pp. 115–119. (In Rus.)]

Возобновление дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на территории ландшафтного парка Крылатские холмы (г. Москва) / Шишконокова Е.А., Аветов Н.А., Виндекер Г.В. и др. // Социально-экологические технологии. 2021. Т. 11. № 3. С. 345–376. DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-345-376 [Shishkonakova E.A., Avetov N.A. Vindeker G.V. et al. Renewal of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in the territory of the “Krylatsky Hills” landscape park (Moscow). *Environment and Human: Ecological Studies*. 2021. Vol. 11. No. 3. Pp. 345–376. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-345-376]

Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. [Vorobyev D.P. Dikorastushchie derevy i kustarniki Dalnego Vostoka [Wild trees and shrubs of the Far East]. Leningrad, 1968.]

Выводцев Н.В., Бессонова Н.В. Региональные закономерности роста ореха маньчжурского // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии имени В.Р. Филиппова. 2022. № 2 (67). С. 138–145. [Vyvodtsev N.V., Bessonova N.V. Regional patterns of growth of Manchurian walnut. *Vestnik Buryatskoi gosudarstvennoi selskokhozyaistvennoi akademii imeni V.R. Filippova*. 2022. No. 2 (67). Pp. 138–145. (In Rus.)]

Дендрарий Главного ботанического сада / Плотникова Л.С., Александрова М.С., Рябова Н.В. и др. М., 1993. [Plotnikova L.S., Aleksandrova M.S., Ryabova N.V. et al. Dendrarii Glavnogo botanicheskogo sada [Arboretum of the Main Botanical Garden]. Moscow, 1993.]

Дерюга Е.С., Мурзов А.М. Состояние культур экзотов и естественное расселение их в Раифском лесном массиве // Труды Волж.-Камс. гос. заповедника. Вып. III. Казань, 1977. С. 61–79. [Deryuga E.S., Murzov A.M. The state of exotic cultures and their natural distribution in the Raifa forest. *Trudy Volzh.-Kams. gos. zapovednika*. 1977. Vol. 3. Pp. 61–79. (In Rus.)]

Древесные растения Главного Ботанического сада АН СССР / Лапин П.И., Александрова М.С., Бородина Н.А. и др. М., 1975. [Lapin P.I., Aleksandrova M.S., Borodina N.A. et al. Drevesnye rasteniya Glavnogo Botanicheskogo sada AN SSSR [Woody plants of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences]. Moscow, 1975.]

Евстигнеев О.И. Популяционные стратегии видов деревьев // Восточноевропейские леса (История в голоцене и современность). М., 2004. С. 176–204. [Evstigneev O.I. Population strategies of tree species. *Vostochnoevropейskie lesa (Istoriya v golotsene i sovremennost)*. Moscow, 2004. Pp. 176–204. (In Rus.)]

Кадетов Н.Г., Чернышов М.П. Влияние инвазионных видов растений на элементы зеленой инфраструктуры городов на примере Московской агломерации // Социально-экологические технологии. 2021. № 3. С. 327–344. DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3-327-344 [Kadetov N.G. Chernyshov M.P. Invasive plant species influence on the elements of green infrastructure of cities on the example of the Moscow agglomeration. *Environment and Human: Ecological Studies*. 2021. Vol. 11. No. 3. Pp. 327–344. (In Rus.) DOI: 10.31862/2500-2961-2021-11-3- 327-344]

Ковалёв С.Н., Ефремова Т.С., Михайлова Н.М. Овраги и овражная эрозия на территории Москвы // Эрозия почв и русловые процессы. Труды Научно-исследовательской лаборатории эрозии почв и русловых процессов им. Н.И. Маккавеева МГУ. М., 2015. С. 112–132. [Kovalev S.N., Efremova T.S., Mikhailova N.M. Gullies and gully erosion in Moscow. *Eroziya pochv i ruslovye protsessy. Trudy Nauchno-issledovatel'skoi laboratorii erozii pochv i ruslovykh protsessov im. N.I. Makkaveeva MGU*. Moscow, 2015. Pp. 112–132. (In Rus.)]

Кочарян К.С. Характеристика ассортимента древесных растений в питомниках МЛТПО «Мослесопарк» // Экология большого города. Альманах. Вып. 3. Проблемы содержания зеленых насаждений в условиях Москвы. М., 1998. С. 92–110. [Kocharyan K.S. Characteristics of the assortment of woody plants in the nurseries of “Moslesopark”. *Ekologiya bolshogo goroda. Vyp. 3. Problemy soderzhaniya zelenykh nasazhdenii v usloviyakh Moskvy*. Moscow, 1998. Pp. 92–110. (In Rus.)]

Красная Книга города Москвы, 2022. [Krasnaya Kniga goroda Moskvy [Red book of Moscow city]. Moscow, 2022.]

Кукуричкин Г.М. Многоликий ботсад: становление ботанического сада в Сургуте // Hortus Botanicus. 2018. Т. 13. С. 671–681. [Kukurichkin G.M.

The many faces of a botanical garden: The formation of a Botanical Garden in Surgut. *Hortus Botanicus*. 2018. Vol. 13. Pp. 671–681. (In Rus.)]

Мельник А.Д. Крылатскому – особая забота // Источник. 1996. № 6 (23). С. 3. [Melnik A.D. Krylatsky district needs special care. *Istochnik*. 1997. No. 6 (23). P. 3. (In Rus.)]

Мотыль М.М., Бакей С.К. Инвазионные тенденции развития дичающих интродуцентов в Беларуси // Изучение и сохранение биоразнообразия в ботанических садах и других интродукционных центрах: Материалы научной конференции с международным участием, посвященной 55-летию Донецкого ботанического сада. Донецк, 2019. С. 303–307. [Motyl M.M., Bakey S.K. Invasive trends in the development of wild introduced species in Belarus. *Izuchenie i sokhranenie bioraznoobraziya v botanicheskikh sadakh i drugikh introduktsionnykh tsentrah*. Donetsk, 2019. Pp. 303–307. (In Rus.)]

Насимович Ю.А. Луга Москвы // Природа Москвы. М., 1998. С. 74–80. [Nasimovich Yu.A. Moscow meadows. *Priroda Moskvu*. Moscow, 1998. Pp. 74–80. (In Rus.)]

Нотов А.А., Виноградова Ю.К., Майоров С.Р. О проблеме разработки и ведения региональных Черных книг // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 4. С. 54–68. [Notov A.A., Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R. On the problem of developing and maintaining regional Black Books. *Rossiiskii Zhurnal Biologicheskikh Invazii*. 2010. No. 4. Pp. 54–68. (In Rus.)]

Овчаренко А.А. Оценка результатов интродукции *Juglans mandshurica* Maxim. в дубравы Среднего Прихоньёра // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 4. С. 268. [Ovcharenko A.A. Assessment of the results of the introduction of *Juglans mandshurica* Maxim. to the oak forests of the Middle Khopyorye region. *Sovremennyye problemy nauki i obrazovaniya*. 2012. No. 4. P. 268. (In Rus.)]

Полякова Г.А., Гутников В.А. Парки Москвы: экология и флористическая характеристика. М., 2000. [Polyakova G.A., Gutnikov V.A. Parki Moskvu: ekologiya i floristicheskaya kharakteristika [Moscow parks: Ecology and floristic characteristics]. Moscow, 2000.]

Прохоренко Н.Б., Демина Г.В. Видовое разнообразие и жизненное состояние деревьев и кустарников в насаждениях города Казани // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Социальные, гуманитарные, медико-биологические науки. 2016. Т. 18. № 2. С. 177–181. [Prochorenko N.B., Demina G.V. Species diversity and vital state of trees and shrubs in plantings of the city of Kazan. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. Sotsialnye, gumanitarnye, mediko-biologicheskie nauki*. 2016. Vol. 18. No. 2. Pp. 171–181. (In Rus.)]

Реиф О.Ю. Эколого-географические условия местопроизрастания ореха маньчжурского на юге Дальнего Востока. // Состояние лесов и актуальные проблемы лесоправления: тез. докл. Всероссийской конференции с международным участием. Хабаровск, 2013. С. 402–405. [Reif O.Yu. Ecological and geographical conditions of the Manchurian walnut growing area in the south of the Far East. *Sostoyanie lesov i aktualnye problemy lesopravleniya*. Khabarovsk, 2013. Pp. 402–405. (In Rus.)]

Рябинина З.Н., Калякина Р.Г. Опыт интродукции ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica*) в условиях г. Оренбурга // Труды по интродукции и акклиматизации растений. Удмуртский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук. Ижевск, 2021. С. 221–223. [Ryabinina Z.N., Kalyakina R.G. Experience of introduction of Manchurian nut (*Juglans mandshurica*) in the conditions of Orenburg. *Trudy po introduktsii i akklimatizatsii rastenii. Udmurtskii federal'nyi issledovatel'skii tsentr Uralskogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*. Izhevsk, 2021. Pp. 221–223. (In Rus.)]

Состав и инвазионная активность древесно-кустарниковых интродуцентов в Ботаническом саду УрО РАН / Третьякова А.С., Письмаркина Е.В., Груданов Н.Ю., Забужко Д.Э. // Сибирский лесной журнал. 2023. № 5. С. 68–74. [Tretyakova A.S., Pismarkina E.V., Grudanov N.Yu., Zabuzhko D.E. Composition and invasive activity of introduced trees and shrubs in the Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. *Sibirskii lesnoi zhurnal*. 2023. No. 5. Pp. 68–74. (In Rus.)]

Состояние ценопопуляции *Juglans mandshurica* (Juglandaceae) при условиях интродукции на территории Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан) / Тишин Д.В., Фардеева М.Б., Ризатдинов Р.Р., Чижилова Н.А. // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55. № 2. С. 231–245. [Tishin D.V., Fardeeva M.B., Rizatdinov R.R., Chizhikova N.A. State of the cenopopulation of *Juglans mandshurica* (Juglandaceae) under conditions of introduction on the territory of the Volga-Kama Nature Reserve (Republic of Tatarstan). *Rastitelnye resursy*. 2019. Vol. 55. No. 2. Pp. 231–245. (In Rus.)]

Станков С.С., Талиев В.И. Определитель высших растений европейской части СССР. М., 1949. [Stankov S.S., Taliev V.I. *Opredelitel vysshikh rastenii evropeiskoi chasti SSSR* [Key to higher plants of the European part of the USSR]. Moscow, 1949.]

Сушко М.Т. Маньчжурский орех и его ресурсы на Дальнем Востоке // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 271–279. [Sushko M.T. Manchurian walnut and its resources in the Far East. *Rastitelnye resursy*. 1973. Vol. 9. No. 2. Pp. 271–279. (In Rus.)]

Усова Е.А. Селекционная оценка *Juglans mandshurica* в зеленой зоне г. Красноярска // Плодоводство и ягодоводство России. 2023. Т. 74. С. 24–31. [Usova E.A. Breeding assessment of *Juglans mandshurica* in the green zone of Krasnoyarsk. *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*. 2023. Vol. 74. Pp. 24–31. (In Rus.)]

Статья поступила в редакцию 19.11.2023, принята к публикации 29.12.2023
The article was received on 19.11.2023, accepted for publication 29.12.2023

Сведения об авторах / About the authors

Лебедь Юлия Александровна – студентка факультета почвоведения, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Yulia A. Lebed – student at the Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0608-7285>

E-mail: ulyalebed@mail.ru

Шишконова Екатерина Анатольевна – кандидат географических наук; старший научный сотрудник отдела генезиса, географии, классификации и цифровой картографии почв, Почвенный институт им. В.В. Докучаева, г. Москва

Ekaterina A. Shishkonakova – PhD in Geography; Senior Researcher at the Department of Genesis, Geography, Classification, and Digital Cartography of Soils, V.V. Dokuchaev Soil Institute, Moscow, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4396-2712>

E-mail: shishkonakova_ea@esoil.ru

Аветов Николай Андреевич – кандидат биологических наук; ведущий научный сотрудник кафедры географии почв факультета почвоведения, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Nikolay A. Avetov – PhD in Biology; Leading Researcher at the Soil Geography Department of the Soil Science Faculty, Lomonosov Moscow State University, Russian Federation

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2679-5166>

E-mail: awetowna@mail.ru

Заявленный вклад авторов

Ю.А. Лебедь – участие в полевых работах, картографическая часть, написание текста статьи

Е.А. Шишконова – участие в полевых работах, написание текста статьи

Н.А. Аветов – участие в полевых работах, написание текста статьи

Contribution of the authors

Yu.A. Lebed – participation in field work, cartographic part, writing the text of the article

E.A. Shishkonakova – participation in field work, writing the text of the article

N.A. Avetov – participation in field work, writing the text of the article

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи

All authors have read and approved the final manuscript

ИНФОРМАЦИЯ ДЛЯ АВТОРОВ

Тематика журнала

Журнал «Социально-экологические технологии» специализируется на всестороннем и объективном освещении вопросов экологии: проблемам взаимоотношений организма и среды, человека и природы.

Тематика журнала – экологические исследования в ботанике, зоологии, почвоведении, географии, также публикуются материалы, посвященные экологии человека (физиология, психогенетика, адаптивные способности организма человека).

Для публикации принимаются научные статьи, отражающие результаты оригинальных исследований, а также обзоры и рецензии, информация о программах и совещаниях, о деятельности учреждений, общественных организаций и отдельных специалистов в России и за ее пределами.

Редакционная политика

Редакции журнала не интересны материалы, основанные на компиляции давно известных фактов! Это не может считаться научной статьей!

Все присланные материалы проверяются при помощи программы «Антиплагиат». В разделах «Результаты», «Выводы» оригинальность должна превышать 80%. Специфика разделов «Введение», «Материалы и методы» позволяет снизить этот показатель до 60%.

Журнал строго следит за соблюдением следующих положений этики научных публикаций

Автор не должен публиковать рукопись, по большей части посвященную одному и тому же исследованию, более чем в одном журнале как оригинальную публикацию.

Представление одной и той же рукописи одновременно более чем в один журнал воспринимается как неэтичное поведение и неприемлемо.

Авторами публикации могут выступать только лица, которые внесли значительный вклад в формирование замысла работы, разработку, исполнение или интерпретацию представленного исследования. Все те, кто внес значительный вклад, должны быть обозначены как соавторы. В тех случаях, когда участники исследования внесли существенный вклад по определенному направлению в исследовательском проекте, они должны быть указаны как лица, внесшие значительный вклад в данное исследование (в сноске).

Нельзя представлять в качестве соавторов те, кто не участвовал в исследовании. Все соавторы должны одобрить окончательную версию работы и согласиться с представлением ее к публикации.

Рецензирование

Помогает членам редакционной коллегии принять решение о публикации и, при соответствующем взаимодействии с автором, также может помочь ему повысить качество работы. Таким образом, рецензирование – не просто инструмент отбора, но и средство, повышающее научный уровень статьи.

Кроме того, рецензент выявляет значимые опубликованные работы, соответствующие теме и не включенные в библиографию к рукописи. На любое утверждение (наблюдение, вывод или аргумент), опубликованное ранее, в рукописи должна быть соответствующая библиографическая ссылка. Рецензент также обращает внимание редакционной коллегии на обнаружение существенного сходства или совпадения между рассматриваемой рукописью и любой другой опубликованной работой, находящейся в сфере его научной компетенции.

Авторы доклада об оригинальном исследовании должны предоставлять достоверные результаты проделанной работы, как и объективное обсуждение значимости исследования. Данные, лежащие в основе работы, должны быть представлены безошибочно. Работа должна содержать достаточно деталей и библиографических ссылок для возможного воспроизведения. Ложные или заведомо ошибочные утверждения воспринимаются как неэтичное поведение и неприемлемы.

Обзоры также должны быть объективными, точка зрения автора должна быть четко обозначена.

Плата за публикацию

Редакция не взимает с авторов плату за подготовку, размещение и печать материалов.

Язык публикаций

Журнал принимает к рассмотрению и публикует материалы на русском и английском языках.

Издание
подготовили
к печати:
редактор
А. А. Козаренко,
корректор
А. А. Алексеева,
обложка, макет,
компьютерная
верстка
Н. А. Попова

СОЦИАЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ
ТЕХНОЛОГИИ

2024. Т. 14. № 1

Сайт журнала: soc-ecol.ru
E-mail: izdat_mgopu@mail.ru

Авторы статей несут полную ответственность за точность приводимой информации, цитат, ссылок и списка литературы.

Перепечатка материалов, опубликованных в журнале, невозможна без письменного разрешения редакции.

Подписано в печать 29.03.2024.
Формат 60×90 1/16. Гарнитура «Liberation Serif».
Объем 10,13 п. л. Тираж 1000 экз.