

На правах рукописи



**КНЯЗЕВ Михаил Сергеевич**

**БОБОВЫЕ (FABACEAE LINDL.) УРАЛА: ВИДООБРАЗОВАНИЕ,  
ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ИСТОРИКО-  
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВИТЫ**

**03.02.01 – «Ботаника»**

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург

2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук

**Научный консультант** доктор биологических наук,  
**Сытин Андрей Кириллович**

**Официальные оппоненты:** **Баранова Ольга Германовна**  
доктор биологических наук, профессор  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего  
профессионального образования Удмуртский  
государственный университет, заведующая кафедрой

**Соколов Дмитрий Дмитриевич** доктор  
биологических наук, профессор  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего  
профессионального образования Московский  
государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
профессор

**Саксонов Сергей Владимирович**  
доктор биологических наук, профессор,  
Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Институт экологии Волжского бассейна  
Российской академии наук, заведующий лабораторией

**Ведущая организация** Федеральное государственное бюджетное учреждение  
науки Центральный сибирский ботанический сад  
Сибирского отделения Российской академии наук

Защита состоится 27 мая 2015 г. в 14-00 часов на заседании диссертационного совета  
Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки  
Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,  
по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова д. 2.  
тел/факс (812)-372-54-06/ 372-54-43  
[dissovet.d00221101@binran.ru](mailto:dissovet.d00221101@binran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской  
академии наук

Автореферат разослан

2015 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



О. Ю. Сизоненко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Семейство бобовые (*Fabaceae* Lindl. s. str.) одно из крупнейших семейств мировой флоры – включает 14000-17000 видов (без *Mimosoideae*, *Caesalpinioideae*), в том числе, наиболее крупный род цветковых растений *Astragalus* (более 2500 видов). Во флоре России семейство занимает 3-е место по числу таксонов – 70 родов и 733 вида (Гельтман и др., 1998). Разнообразие, наблюдаемое во многих родах семейства *Fabaceae*, позволяет предполагать процесс активного видообразования, что следует принять во внимание для понимания особенностей филогенеза. Со времени выхода работы П.Л. Горчаковского (1969), посвященной анализу эндемичных и реликтовых видов Урала, в этом регионе описано 23 новых для науки видов и подвидов из сем. *Fabaceae* (Юрцев, Жукова, 1968; Камелин, Юрцев, 1982; Князев, 1999, 2001а, б, в, 2002а, 2003а, 2005а, 2009а, 2011а; Князев, Куликов, 2002, 2004; Князев и др., 2002; Куликов, 1998), восстановлен видовой статус *Astragalus permiansis* С.А.Мей. ex Rupr. (Князев и др., 2006а), найдены новые для флоры Урала *Lathyrus frolovii* Rupr. (Мулдашев, 2011), *Astragalus propinquus* Schischk. (Князев, 2009) и др. Таким образом, за последние десятилетия объем сведений об эндемиках и реликтах бобовых существенно возрос. Поэтому, обновлённый анализ особенностей географической локализации таксонов сем. *Fabaceae*, их флорогенетических связей, происхождения и возраста представляется актуальной задачей. Теоретическая значимость исследования отвечает насущным задачам инвентаризации флоры России, а также разрешению проблем флорогенеза и эволюции бобовых. Практическая его ценность определяется подготовкой определителей и региональных флор, идентификацией представителей бобовых, многие из которых являются лекарственными, кормовыми, декоративными растениями. Роль бобовых в биосфере, связанная со способностью обогащать почву доступным для растений азотом, уникальна. Ряд представителей сем. *Fabaceae*, относящихся к категории редких и вымирающих растений, нуждается в выработке режима и условий их сохранения. Приведенная аргументация позволяет рассматривать выбранную тему исследования как актуальную.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы является изучение систематики, географического распространения, экологических особенностей видов сем. *Fabaceae* на Урале. Изучению полиморфизма, а также установлению вероятного происхождения и возраста эндемичных и реликтовых таксонов уделялось особое внимание. На основе новых подходов предполагается пересмотреть принципы классификации эндемиков и реликтов флоры Урала.

Этой цели исследования соответствовали следующие задачи:

1. Проведение таксономической ревизии родовых комплексов *Astragalus*, *Oxytropis*, *Hedysarum* и др. на Урале и сопредельных равнинных территориях.
2. Изучение распространения и экологических особенностей эндемичных, субэндемичных и реликтовых видов сем. *Fabaceae* в Уральском регионе.
3. Установление филогенетических и флорогенетических связей.
4. Обоснование гипотез о возрасте местных популяций и видов.
5. Составление оригинального варианта классификации эколого-исторических свит эндемиков и реликтов флоры Урала, на примере видов *Fabaceae*.
6. Изучение редких и исчезающих видов *Fabaceae* Урала; разработка рекомендаций по их охране; анализ современного состояния популяций редких видов бобовых в административных областях и республиках региона.

**Положения, выносимые на защиту.**

1. Эндемичные виды и подвиды дифференцировались на Урале, преимущественно на основе родов и секций, для которых характерен интенсивный видообразовательный процесс. Основные очаги видового разнообразия этих групп расположены в Южной Сибири и сопредельных районах Казахстана, реже в Центральной Сибири, Причерноморье и др.
2. Совокупность оригинальных видов сем. *Fabaceae* может быть распределена на историко-экологические (флороценогенетические) свиты, соответствующие четырём палеоклиматическим эпохам позднего плейстоцена (Гричук, 1950, 1961, 2002): ксеро-термической, термо-гигротической, крио-гигротической, крио-ксеротической.
3. Пространственное размещение эндемичных и реликтовых *Fabaceae*, в значительной степени, совпадает с хорологическими особенностями оригинальных видов других семейств. Сходство ареалов объясняется общими

закономерностями флорогенеза, определяемыми местными палеогеографическими, климатическими и геологическими факторами.

4. Конкурентное замещение близких видов (закон Гаузе), во многих случаях, объясняется не прямой конкуренцией за основные природные ресурсы, а опосредованно, через взаимодействие с комплексом сопутствующих видов.

#### **Научная новизна работы.**

1. На территории Урала и сопредельных равнин нами было описано 21 новый для науки вид и подвид семейства Fabaceae (Князев, 1999, 2001а, б, в, 2002а, 2003а, 2005а, 2009а, 2011а), некоторые в сотрудничестве (Князев и др., 2002; Князев, Куликов, 2002, 2004). Описано 14 новых вариации видов Fabaceae. Для *Astragalus permianensis* С.А. Мей. ex Rupr. подтверждён и восстановлен видовой статус (Князев и др., 2006а). Действительно обнаружены названия следующих видов и подвидов: *Astragalus clerceanus* Iljin et Krasch. subsp. *graniticus* Knjasev, *A. neokarelinianus* Knjasev, *A. lagobromus* Knjasev et Kulikov, *A. oropolitanus* Knjasev et Kulikov, *A. pseudomacropus* Knjasev et Kulikov, *A. storozhevae* Knjasev, *A. sylvestraceus* Knjasev, *Hedysarum shellianum* Knjasev, *H. tscherkassovae* Knjasev, *H. smirnovii* Knjasev, *Oxytropis baschkirensis* Knjasev, *O. ivdelensis* Knjasev, *O. kasakorum* Knjasev, *O. kungurensis* Knjasev subsp. *kungurensis*, *O. kungurensis* subsp. *demidovii* (Knjasev) Knjasev, *O. ponomarjevii* Knjasev, *O. tatarica* Knjasev, *O. ×shellianum* Knjasev, *O. sibajensis* Knjasev, *O. wologdensis* Knjasev, *Vicia uralensis* Knjasev. Kulikov et Philippov.

2. 5 видов впервые обнаружены на Урале: *Astragalus arkalycensis* Bunge, *A. propinquus* Schischk., *Ononis intermedia* С.А. Мей. ex Rouy., *Oxytropis campanulata* Vass., *O. teres* Lam.

3. Существенно уточнено распространение оригинальных видов Fabaceae аборигенной флоры. Впервые составлены или существенно обновлены карты ареалов для всех эндемичных, субэндемичных и реликтовых видов региона.

4. Исследованы экологические особенности реликтовых и эндемичных видов Fabaceae Урала, исключая субарктический *Astragalus igoschenae* R.Kam et Jurtz.

5. Разработан оригинальный вариант классификации эндемиков и реликтов флоры Урала, в значительной степени отличающийся от классификации П.Л. Горчаковского (1969).

6. В сотрудничестве с Е.Г. Филипповым и П.В. Куликовым (Филиппов и др., 1998; 2008) впервые установлены числа хромосом большинства эндемиков, субэндемиков, значительной части реликтовых видов Fabaceae Урала.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследования позволили сформулировать ряд гипотез, объясняющих процессы флорогенеза, ценогенеза и эволюции некоторых групп бобовых растений. Полученные данные могут использоваться при разработке мер охраны редких видов и дальнейшем развитии сети охраняемых территорий.

**Степень достоверности и апробация работы.** Данные исследований достоверны. Материалы диссертации освещались в тезисах и устных докладах на совещаниях и конференциях: XI съезде Русского ботанического общества, Новосибирск-Барнаул, 2003; Международной конференции «Изучение флоры Восточной Европы: Достижения и Перспективы» Санкт-Петербург, 2005; XII съезде Русского ботанического общества, Петрозаводск, 2008; V Всероссийской научно-практической конференции «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий», Оренбург, 2010; II Российской научной конференции «Раритеты Флоры Волжского бассейна», 2012, Тольятти); XIII Съезде Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна», Тольятти и др.

**Личный вклад автора.** Большинство данных использованных в данной диссертации получены в ходе собственных полевых исследований автора или критического изучения коллекций фондов LE, MW, MHA, UFA, SVER и др. (личный вклад 100%). Из 21 новых для науки видов 17 описаны лично, 4 вида с частичным участием (личный вклад 85%). Кариологические исследования по определению чисел хромосом видов Fabaceae уральской флоры получены в сотрудничестве с Е.Г. Филипповым и П.В. Куликовым – доля личного участия автора составляет 33%.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 54 работы, из них 21 в реферируемых журналах.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 607 страницах, состоит из Введения, 8 глав, Выводов, Списка литературы, а также 2 приложений.

Список литературы содержит **480** наименований, из них **79** на иностранных языках. Диссертация иллюстрирована 5 таблицами и 91 рисунком.

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботанический сад Уральского отделения Российской Академии наук (Ботанический сад УрО РАН).

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю признательность коллегам (Ботанический сад УрО РАН) за помощь и сотрудничество в выполнении научных проектов, прежде всех, безвременно ушедшему П.В. Куликову; сотрудникам БИН РАН Н.Н. Цвелёву, А.Н. Сенникову, П.Г. Ефимову за консультации и помощь в работе с коллекциями гербария, Р.В. Камелину и А.К. Сытину за плодотворные дискуссии и консультации по теме диссертации. Благодарю Г.П. Яковлева за дружескую поддержку в работе над статьёй «Обзор восточно-европейских и некоторых сибирских копеечников (*Hedysarum*, Fabaceae)», ставшей важным этапом для осмысления итогов данного труда. Благодарю Российский фонд фундаментальных исследований за поддержку грантов, в которых автор участвовал как исполнитель и руководитель.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### **Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.**

В главе 1 даётся краткая характеристика района исследования – Урала, Предуралья, Зауралья, Среднего Заволжья.

#### **1.1 Характеристика района исследований**

**1.1.1 Характеристика современных условий.** Даётся краткая характеристика современных климатических, фитоценологических и др. особенностей Урала.

**1.1.2 Краткая справка о распространении обнажений некоторых горных пород.** На основе данных сводки «Геология СССР» (1964, 1970, 1973) нами составлена карта распространения на Урале: 1) известняков и доломитов, 2) гипсов и ангидритов, 3) мелов, 4) нефелиновых сиенитов – к этим горным породам приурочены местонахождения эндемичных и реликтовых видов Fabaceae.

**1.1.3 Краткая справка о климатических и ценологических изменениях на Урале в плейстоцене-голоцене.** По литературным источникам освещается палеогеографическая история изменений климата и смен доминирующих

формаций в плейстоцене (2,6 – 0,011 млн. лет назад, согласно International Chronostratigraphic Chart), прежде всего, в позднем плейстоцене (100-11 тысяч лет назад) (Гричук, 1961, 2002; Палеогеография Европы..., 1982; Развитие ландшафтов и климат Северной Евразии..., 1992; Эволюция экосистем Европы..., 2006; Mid-Holocene and glacial maximum vegetation..., 2000 и др.)

## **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

### **2.1 Ботанико-географический метод исследования**

Исследование основано на традиционном ботанико-географическом методе, включающем полевые исследования, изучение коллекций и т.д.

**2.1.1 Полевые исследования.** Полевые исследования проводились с 1995 по 2013 гг., охватили все географические зоны и горные пояса региона исследования за исключением Приполярного Урала. Общая протяженность пеших и лодочных маршрутов составила 9000 км; собрано 1800 гербарных листов видов сем. Fabaceae (б.ч. эндемиков и реликтов) и 10000 листов представителей других семейств цветковых растений. Большая часть собранного материала хранится в SVER (при ИЭРиЖ УрО РАН).

**2.1.2 Изучение гербарных коллекций.** Важнейшей составляющей наших исследований являлся критический анализ гербарных коллекций: SVER (11000 листов Fabaceae), PERM (3000 листов Fabaceae), UFA (10000 листов Fabaceae), LE (2000 листов Fabaceae), MW, МНА, MOSP, KW, SYKO, PVB, ORIS и др.

### **2.2 Выделение историко-экологических свит уральской флоры**

В классификации эндемиков и реликтов мы следовали подходам, предложенным И.М. Крашенинниковым (1937, 1939) и П.Л. Горчаковским (1968, 1969, 1975). Понятие «реликтов» также взято у этих авторов, как «географических реликтов» – видов с резко дизъюнктивным распространением. Реликты и эндемики разделили на 4 основные историко-экологические свиты, соответствующие климатическим периодам позднего плейстоцена и голоцена (Гричук, 1961, 2002): элементы ксеро-термической, термо-гигротической, крио-гигротической, крио-ксеротической палеоклиматических эпох.

### **2.3 Подходы к описанию новых вариаций, подвидов и видов**

В основу метода положена концепция «биологического вида», разработанного в парадигме синтетической теории эволюции (далее СТЭ)

(Четвериков, 1924; Симпсон, 1948; Майр, 1968; Грант, 1984). Кариологические и генетические исследования популяций, сочетались с наблюдениями над изменчивостью видов, некоторые виды выращивались в культуре. Таксономические решения, в том числе определение ранга новых таксонов, принимались нами в итоге всесторонних исследований, подтверждавших достоверность различий комплекса морфологических признаков, кариологических или фенологических особенностей в пределах ареала, при этом особое внимание уделялось выявлению признаков гибридизации.

### **Глава 3. ИССЛЕДОВАНИЯ БОБОВЫХ НА УРАЛЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)**

#### **3.1 Флористические и таксономические исследования на Урале и сопредельных территориях, относительно видов семейства Fabaceae**

Освещена история флористических исследований на Урале и сопредельных территориях в XVIII – XXI веках, прежде всего, касающаяся изучения представителей семейства Fabaceae.

#### **3.2 Генетические исследования уральских Fabaceae**

##### **3.2.1 Кариологические исследования.**

Приведены данные о кариологических исследованиях бобовых на Урале с 1960 по 2013 гг., выполнявшиеся различными научными коллективами, в том числе нами в сотрудничестве с П.В. Куликовым, Е.Г. Филипповым (Филиппов и др., 1998; Князев и др., 2002; Князев и др., 2006а; Филиппов и др., 2008).

##### **3.2.2. Молекулярно-генетические исследования (аллозимный анализ и различные варианты ДНК-анализа).**

Приведены данные о молекулярно-генетических исследованиях, выполненных на уральском материале ряда представителей сем. Fabaceae; в том числе, на основе анализа электрофоретических запасных белкам семян, аллозимных (изоферментных) спектров, с использованием различных методов ДНК-анализа (Беляев, Дымшакова, 2012, 2013; Беляев и др., 2012; Супрун, 2012; Шанцер и др., 2012; Schanzer, Suprun, 2012 и др.).

#### **3.3 Эмбриологические и антэкологические исследования бобовых на Урале**

Дан обзор эмбриологических и антэкологических исследований уральских Fabaceae, прежде всего, некоторых эндемичных видов (Круглова

2011, 2012а,б, 2013; Зимницкая, 2009а, б; Кутлунина и др., 2009а, б) и др.

### **3.4 Популяционные исследования и мониторинг состояния популяций**

Дана справка о мониторинге популяций, их возрастных спектрах и др., проведённых различными исследователями на уральских видах Fabaceae.

## **Глава 4. НОВЫЕ ВИДЫ, ПОДВИДЫ И ДРУГИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ НОВАЦИИ, ВАЖНЕЙШИЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ СЕМЕЙСТВА FАBАСЕАЕ**

В главе 4 (подглавы 4.1 –4.3) приводятся общие сведения об описанных нами, новых для науки видах, подвидах (7 видов и подвидов *Astragalus*, 10–*Oxytropis*, 3–*Hedysarum*, 1–*Vicia*) и некоторых вариаций. Для всех новых видов и подвидов приводятся точечные карты ареала, цветные фото (рис. 1), краткие номенклатурные цитаты, типы и место их хранения, приведены важнейшие морфологические отличия и кариотип – для большинства эндемиков числа хромосом определены нами, в сотрудничестве с П.В. Куликовым и Е.Г. Филипповым (Филиппов и др., 1998. 2008).

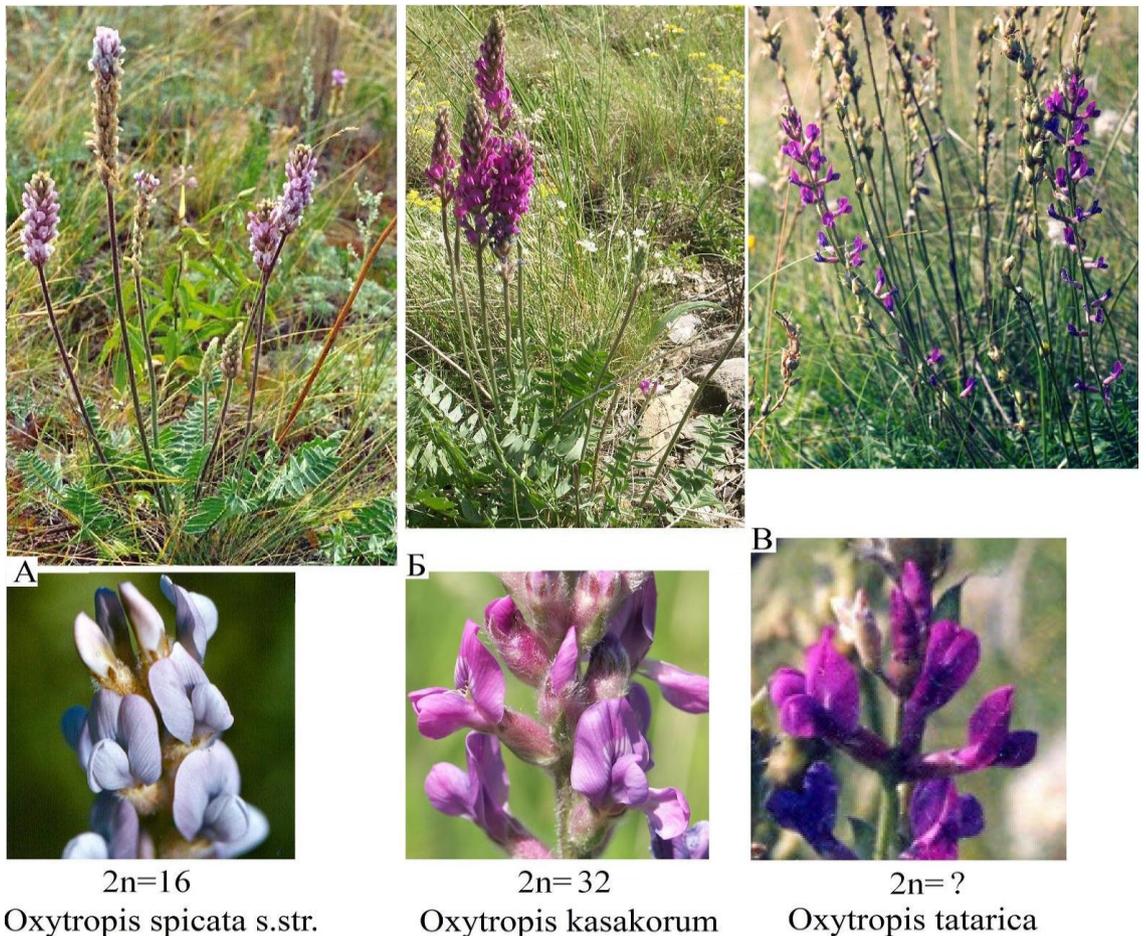


Рисунок 1. – *Oxytropis spicata* s.l. распадается на три географические расы

Для всех видов *Oxytropis* DC. Урала, а также сопредельных территорий дан оригинальный конспект рода, который приведём ниже.

Конспект рода *Oxytropis* DC. Урала, востока Европейской части России и сопредельных районов Казахстана.

Род *Oxytropis* DC. Тип рода. *O. montana* (L.) DC.

Sect. 1. *Orobia* Bunge. 1874, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 22, 1: 73. Тип секции: *O. campestris* (L.) DC.

Ser. 1. *Halleriae* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9: 114. Тип ряда: *O. halleri* Bunge ex Koch. 1. *O. kungurensis* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9: 114; 2. *O. kungurensis* subsp. *demidovii* (Knjasev)Knjasev, 2005, в Бот. журн. 90, 3: 415. – *O. demidovii* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9: 118.

Ser. 2. *Uralenses* Vass. 1948, Флора СССР, 13: 68, descr. ross., p.p.; он же, 1969, в Новости сист. высш. раст.:157, p.p., incl. typo. Тип ряда: *O. ivdelensis* Knjasev (*O. uralensis* in sensu Vass. nec (L.) DC.). 3. *O. wologdensis* Knjasev, 2005, в Бот. журн. 90, 3: 419; 4. *O. ivdelensis* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9: 119.

Ser. 3. *Baschkirenses* Knjasev, 2001, Бот. журн. 86, 1: 126. – (*Ambiguae* Vass. 1948, Фл. СССР, 13:85, descr. ross.; Новости сист. высш. раст., 1969:157, p.p. quoad pl. uralenses). Тип ряда: *O. baschkirensis* Knjasev. 5. *O. baschkirensis* Knjasev, 2001, Бот. журн. 86, 1: 130; 6. *O. ponomarjevii* Knjasev, 2001, Бот. журн. 86, 1: 130.

Ser. 4. *Campanulatae* Knjasev, 1999, Бот. журн. 84, 9: 121. Тип ряда: *O. campanulata* Vass. 7. *O. campanulata* Vass. 1960, в Бот. мат. (Ленинград) 20: 238.

Ser. 5. *Songoricae* Vass., s.str., 1948, Фл. СССР: 98, descr. ross., p.p.; 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6: 157, includ. typo. Тип ряда: *O. uralensis* (L.) DC. (= *O. songorica* (Pall.) DC.). 8. *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. 1906, Consp. Fl. Turk. 1: 188; 9. *O. kasakorum* Knjasev, в 2001, в Бот. журн. 86, 4: 144; 10. *O. tatarica* Knjasev, в 2001, в Бот. журн. 86, 4: 146.

Ser. 6. *Approximatae* Knjasev, 2001, Бот. журн. 86, 2: 79. (*Sordidae* Vass. 1948, Фл. СССР:59, descr. ross.; 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6: 157, p.p. exclud.typo). Тип ряда: *O. approximata* Less. 11. *O. approximata* Less. 1834, Linnaea, 9: 175; 12. *O. gmelinii* Fisch. ex Boriss. 1936, Сов. бот. 4: 120; 13. *O. lessingiana* Knjasev, в 2001, в Бот. журн. 86, 2: 83. – ?*O. gmelinii* × *O.*

*approximata*; 14. *O. sibajensis* Knjasev, 2001, Бот. журн. 86, 2: 85; 15. *O. hippolytii* Boriss.1936, в Сов. бот. 4: 121

Ser.5. *Sordidae* Vass. 1948, Фл. СССР:59, descr. ross., p.p.; 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6: 157, includ. typo. Тип ряда: *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. 16. *O. sordida* (Willd.) Pers. 1807, Syn. pl., 2:332.

Секция 2. *Caeciabia* Bunge, 1874, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 22, 1: 115; Васильченко, 1987, Фл. Европ. части СССР, 6: 81. Тип секции: *O. revoluta* Ledeb.

Ser. 6. *Usva* (Vass.) Knjasev, comb. prov. – Sect. *Usva* Vass. 1978, Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол. Т. 83, 6: 110. Тип ряда: *O. mertensiana* Turcz. 17. *O. mertensiana* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Mosc.: 68.

Секция 3. *Chrysantha* Vass., 1948: Фл. СССР, 13: 541; 1874. Тип секции: *O. pilosa* (L.) DC.

Ser. 7. *Chrysantha*. Тип ряда: тип секции. 18. *O. pilosa* (L.) DC. 1802, Astragal.: 211.

Секция 4. *Mesogea* Bunge, 1874, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 22, 1: 38. Тип секции: *O. glabra* (Lam.) DC.

Ser. 8. *Mesogea* Bunge. – *Ripariae* Vass., 1948, Фл. СССР, 13: 41, descr. ross.; он же, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6: 156. Тип ряда: тип секции. 19. *O. glabra* (Lam.) DC. 1802, Astragal.: 35.

Ser. 9. *Cretaceae* Vass. 1969, в Новости сист. высш. раст., 6: 156. Тип ряда. *O. cretacea* Basil. 20. *O. cretacea* Basil. 1948, в Фл. СССР 13: 544.

Секция 5. *Ortholoma* Bunge, 1874, Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.), ser. 7, 22, 1: 47. Тип секции: *O. floribunda* (Pall.) DC.

Ser. 10. *Ortholoma*. – *Floribundae* Vass., 1948, Фл. СССР, 13: 16, descr. ross.; он же, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6:158. Тип ряда: тип секции. 21. *O. floribunda* (Pall.) DC. 1802, Astragal.: 94; 22. *O. teres* (Lam.) DC. 1802, Astragalogia: 92.

Дан оригинальный ключ определения видов рода *Oxytropis* DC. (раздел 4.1.2).

Также приводятся данные о дифференциации на географические расы (по всей видимости, подвиды) полиморфных *Astragalus zingerii* Korsh., *A. tenuifolius* L. s.l., *Lupinaster pentaphyllus* Moench s.l. – они продолжают изучаться и

намечены к описанию.

В подглаве 4.4 дана краткая информация о важнейших ботанических находках; нами впервые найдены на Урале: *Astragalus arkalycensis* Bunge., *A. propinquus* Schischk., *A. physocarpus* Ledeb., *Chamaecytisus borysthenticus* (Grüner) Klaskova, а также новые местонахождения ряда редких видов.

## **Глава 5. КЛАССИФИКАЦИЯ ЭНДЕМИКОВ И РЕЛИКТОВ ФАВАСЕАЕ ФЛОРЫ УРАЛА И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ НА ИСТОРИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СВИТЫ**

Подход к новой классификационной схеме эндемиков и реликтов (далее Э и Р) основывается на палеогеографической гипотезе В.П. Гричука (Гричук, 1950, 1961; Палеогеография Европы..., 1982), различающей циклические смены 4 основных типов палеоклимата и смены доминирующих типов растительности в плейстоцене. В каждом цикле различают чередование крио-гигротический (холодный и влажный), крио-ксеротический (холодный и сухой), ксеро-термический (теплый и сухой), термо-гигротический (теплый и влажный) варианты палеоклимата. Модель чередующихся 4 вариантов климата позволяет объяснить существование нескольких реликтовых свит аборигенной флоры; принимая эту гипотезу, можно предполагать наличие во флоре Урала 4 основных историко-экологических свит, соответствующих 4 периодам ближайшего климатического цикла (100-120 тысяч лет). Сложная история развития биоты Урала позволяет связывать происхождение своеобразных реликтов черневой тайги с относительно короткими переходными периодами палеоклимата (Камелин и др., 1999). Нами дан обзор оригинальных флористических элементов сем. *Fabaceae*, который базируется на гипотезе В.П. Гричука и др. – их классификация на историко-экологические свиты (флорогенетические комплексы) изложена ниже.

### **5.1 Арктические, гипарктические, альпийские эндемики, субэндемики, географические реликты. Свита, генетически связанная с крио-гигротическими периодами позднего плейстоцена**

**5.1.1 Эндемики среднеазиатского происхождения.** Среди аборигенных бобовых есть один вид этой группы *Astragalus igoschinae* Jurtz. et R.Kam.

**5.1.2 Эндемики сибирского происхождения.** Среди аборигенных *Fabaceae*

есть только один вид этой группы: *Astragalus gorodkovii* Jurtz.

**5.1.3 Географические реликты сибирского происхождения.** Среди Fabaceae есть только один вид этой группы: *Oxytropis mertensiana* Turcz.

**5.1.4 Альпийские реликты европейского происхождения.** Среди Fabaceae есть только один вид этой группы: *A. krajinae* Domin.

**5.1.5 Реликтовые популяции, обособленные к югу от основного арктического ареала (уральского сектора Арктики).** Пример: *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers.

**5.2 Реликты и эндемики, холодной плейстоценовой лесостепи. Свита, генетически связанная с крио-ксеротическими периодами позднего плейстоцена**

**5.2.1 Реликты и эндемики, генетически связанные с открытыми участками плейстоценовой лесостепи**

5.2.1.1 Эндемики среднеазиатского происхождения. Среди Fabaceae есть один представитель этой группы: *Astragalus permiansis* С.А.Мей ex Rupr.

5.2.1.2 Эндемики южно-сибирского (алтайского) происхождения. Среди Fabaceae один представитель группы: *Vicia uralensis* Knjasev, Kulikov et Philippov

5.2.1.3 Эндемики европейского происхождения. Есть несколько представителей группы, в том числе: *Astragalus clerceanus* Iljin et Krasch. subsp. *clerceanus*.

**5.2.2 Обособленные популяции крио-ксерофитных («древнестепных») видов в лесной зоне, по склонам и скальным обнажениям в долинах рек.** Пример: *Onobrychis sibirica* (Širj.) Turcz. ex Grossh.

**5.2.3 Реликты и эндемики, исторически связанные с лиственничными, сосновыми колками плейстоценовой лесостепи**

5.2.3.1 Эндемики, генетически связанные с редколесьями в плейстоценовой лесостепи. Примеры: *Oxytropis approximata* Less.; *O. ivdelensis* Knjasev и др.

5.2.3.2 Реликты, генетически связанные с редколесьями в плейстоценовой лесостепи. Примеры: *Astragalus gorczakovskii* L.Vassil., *Vicia nervata* Sipl. и др. (сибирского); *Astragalus falcatus* Lam. (кавказского происхождения).

**5.2.4 Реликты и эндемики, связанные с сообществами галечников и песков долин крупных рек (аллювиофиты).** Примеры: *Lotus peczoricus* Min. et Ulle,

*Astragalus longipetalus* Podlech., *Chamaecytisus borysthenicus* (Grüner) Klaskova

**5.3 Реликты, эндемики степей и лесостепей.** Свита, генетически связанная с ксеро-термическими периодами позднего плейстоцена

**5.3.1 Обособленные популяции ксерофитных теплолюбивых**

(«новостепных») видов в лесной зоне, по склонам и скальным обнажениям в долинах рек, а также на участках с развитым карстом. Примеры:

*Astragalus onobrychis* L. и др.

**5.3.2 Реликтовые популяции степных видов на севере лесостепной и южной части таёжной зоны.** Примеры: *Astragalus cornutus* Pall. и др.

**5.3.3 Лесостепные эндемики, субэндемики и географические реликты.**

Примеры: *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B.Fedtsch., *O. gmelinii* Fisch. ex Boriss. и др. (эндемики), *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Oxytropis teres* (Lam.) DC. (реликты).

**5.3.4 Степные оригинальные флористические элементы Урала и сопредельных территорий.** Примеры. Эндемики, субэндемики казахстанского:

*Astragalus lagobromus* Knjasev et Kulikov и др., *Hedysarum razoumovianum* Helm et Fisch. и др.; европейского происхождения: *Astragalus zingerii* Korsh., *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. и др. Реликты казахстанского: *Astragalus helmii* Fisch., *A. depauperatus*; европейского: *Astragalus ucrainicus* Popov et Klokov; кавказского происхождения: *Medicago cancellata* Vieb.

**5.3.5 Эндемичные и реликтовые виды полупустынь и южных степей Подуральского плато и северной оконечности Мугоджарских гор.** Примеры: *Astragalus aktjubensis* Sytin и др. (эндемики казахстанского происхождения).

**5.4 Реликты и эндемики широколиственных лесов европейского типа; реликтов черневой тайги (лесов сибирского типа), лугово-лесных и экологически близких сообществ.** Свита, генетически связанная с термо-гигротическими периодами позднего плейстоцена – межледниковьями.

**5.4.1 Неморальные реликты кавказского, реже среднеевропейского происхождения.** Примеры: *Lathyrus miniatus* Vieb. s.l. и др.

**5.4.2 «Квазинеморальные» реликты, сибирского происхождения, связанные с сообществами черневой тайги, лугами, уремными зарослями.** Примеры: *Lathyrus gmelinii* Fritsch., *L. frolovii* Rupr. и др.

## **Глава 6. ОСОБЕННОСТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ В СЕМЕЙСТВЕ FABACEAE НА УРАЛЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ. РАБОЧИЕ ГИПОТЕЗЫ, ОБЪЯСНЯЮЩИЕ НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ**

### **6.1 Некоторые общие особенности видообразования Fabaceae на Урале и сопредельных регионах, рабочие гипотезы.**

**6.1.1 «Внезапное видообразование» в результате гибридизации и полиплоидизации.** Обсуждается роль гибридизации и полиплоидизации представителей Fabaceae на Урале и сопредельных территориях (варианты рассматриваются ниже, в 6.2.2).

**6.1.2 Лабильные и стабильные таксономические группы.** Эндемичные расы Уральского региона относятся к родам, секциям, для которых характерно активное видообразование в центрах разнообразия этих таксонов. Такая закономерность, в той или иной мере, присуща эндемикам других семейств Урала и других территорий Северной Евразии, с молодыми флорами и преобладанием неоэндемиков. На наш взгляд, выявленные закономерности могут быть объяснены с позиции концепции лабильных и стабильных таксонов – массовые процветающие, но практически не эволюционирующие виды или малочисленные, эфемерные популяции, но эволюционирующие быстро (Симпсон, 1948, Майер, 1967; Грант, 1984). Эти соображения поддержаны современными исследованиями (Rutherford, Lidquist, 1998; Sniegowski et al., 1997; Lenski et al., 2003; Barrick et al., 2009); показано, что нарушение «генов-мутаторов» резко увеличивает частоту мутаций большой группы генов. Возрастание частоты мутаций увеличивает полиморфизм и может способствовать более эффективному отбору и ускорению эволюции вида – носителя дефектных «генов-мутаторов».

Нами предложена следующая гипотеза. На Урал спорадически проникали представители лабильных групп – только они порождали местные эндемичные расы. Поскольку из заимствованных флористических элементов на Урале преобладают (Крашенинников, 1937, 1939) мигранты из Сибири, то и уральские эндемики б.ч. представители родов и секций, очаги видового разнообразия которых расположены в Сибири или в сопредельных районах Казахстана.

**6.1.3 Видообразование в процессе преодоления экологического барьера, определяющем границу ареала родительского вида.** Особенности хорологии некоторых групп викарирующих эндемичных рас согласуются с моделью видообразования, согласно которой новые виды возникают из краевых популяций, в процессе преодоления экологического барьера, лимитирующего дальнейшее распространение родительского вида (Майр, 1967). В разделе 6.2.2 обсуждается эта гипотеза, на примере цикла эндемичных рас *Oxytropis ser. approximatae*, aggr. *Hedysarum grandiflorum* и некоторых других групп. Видообразование протекает быстрыми темпами, при условии успешной адаптации новообразовавшихся популяций к экологическим условиям, лежащим за пределами нормы реакции анцестрального вида.

**6.1.4 «Дрейф генов».** Обсуждаются случаи, которые могут трактоваться как примеры проявления эффекта «дрейфа генов» (Дубинин, 1931; Wright, 1932). Например, установлено (Кулунина и др., 2009; 2012), что в группе местонахождений *Astragalus clerceanus*, на гранитном массиве 10 × 5 км западнее Екатеринбурга, каждая локальная популяция отличается хотя бы одним уникальным аллелем по одной из ферментных систем.

## **6.2 Классификация эндемиков по вероятному механизму возникновения**

Нами предложена оригинальная система классификации типов видообразования уральских эндемиков сем. *Fabaceae*, которая изложена в следующих разделах и подразделах.

**6.2.1 Оригинальные эндемичные расы, с неясным родством.** Хорошо обособленный эндемик; диплоид, поэтому может рассматриваться как вероятный анцестральный вид своей секции; родительские виды не установлены. Пример: *Hedysarum razoumowianum* Helm et Fisch. (2n=16). Подобные виды, можно рассматривать как промежуточные между неоэндемиками и палеоэндемиками; для них нельзя предложить вероятный механизм возникновения без глубоких, прежде всего, генетических исследований всех родственных видов.

### **6.2.2 Эндемики гибридного происхождения.**

6.2.2.1 В результате интрогрессивного поглощения контактирующих популяций родительских видов может возникнуть гибридная популяция, при этом уровень плоидности совпадает у родительских видов и их дочернего производного.

Пример: *Hedysarum* × *polychromum* Kulikov.

6.2.2.2 Стабилизировавшийся гибридогенный вид, возникший в результате интрогрессивной гибридизации. Один или оба родительских вида викарирующие – присутствуют на сопредельных территориях.

Пример: *Astragalus lagobromus* Knjasev et Kulikov.

6.2.2.3 Видообразование в результате однократного возникновения фертильного, гибрида, с последующим освоением новой территории или вытеснением родительских видов из части их ареала. Гибридная природа не может утверждаться уверенно. Пример: *Astragalus sylvisteppaceus* Knjasev.

### **6.2.3 Виды, возникшие в результате автополиплоидии**

6.2.3.1 Предполагаемый родительский вид встречается в сопредельных районах Урала. Пример 1: *Astragalus permiensis* С.А.Мей. ex Rupr. Этот вид имеет набор хромосом  $2n=64$ , тогда как наиболее близкий *A. depauperatus* Ledeb. –  $2n=32$ .

6.2.3.2 Ареал предполагаемого родительского вида географически обособлен от аборигенного дочернего вида. Пример: *Astragalus oropolitanus* Knjasev et Kulikov. Имеет гексоплоидный набор хромосом  $2n=48$ ; возможно, происходит от *A. suffruticosus* DC, для которого показано  $2n=16, 32$ .

### **6.2.4 Географическое видообразование не связанное с изменением числа хромосом или гибридизацией**

6.2.4.1 На Урале первичный ареал эндемичного вида (автохтонный вид, возникший на Урале или в сопредельных районах).

6.2.4.1.1 На Урале возник цикл эндемичных рас – отмечается современное видообразование на рассматриваемой территории. Пример: *Oxytropis approximata*, *O. hippolyti*, *O. gmelinii*, *O. lessingiana*, *O. sibajensis*.

6.2.4.2 Широко распространенный полиморфный вид, в разных фрагментах своего ареала образует местные расы – одна из таких рас на Урале.

6.2.4.2.1 Эндемичный вид (подвид) происходит от предкового вида, встречающегося на сопредельных территориях. Пример: *Hedysarum argrophyllum* Ledeb. – происходит от *H. grandiflorum* Pall.

6.2.4.2.2 Родительский вид местной эндемичной расы обособлен резко географически, но слабо морфологически от предполагаемого предка. Пример: *Vicia uralensis* Knjasev, Kulikov et Philippov – близок к *V. multicaulis* Ledeb.

## **Глава 7. ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНДЕМИЧНЫХ И РЕЛИКТОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ФАВАСЕАЕ НА УРАЛЕ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

### **7.1 Наиболее общие экологические особенности**

И.М. Крашенинников (1937, 1939) отмечал, что эндемичные и реликтовые виды Урала в большинстве – петрофиты. Заметим, что среди апомиктических рас доля петрофитов меньше 50%. Напротив, из 110 амфимиктических эндемичных и субэндемичных видов растений Урала, лишь для 9-10 скальные и щебнистые местообитания нехарактерны. Нами установлено, что все эндемичные бобовые Урала б.м. выраженные петрофиты (из них 67% обитатели петрофитных вариантов степных сообществ).

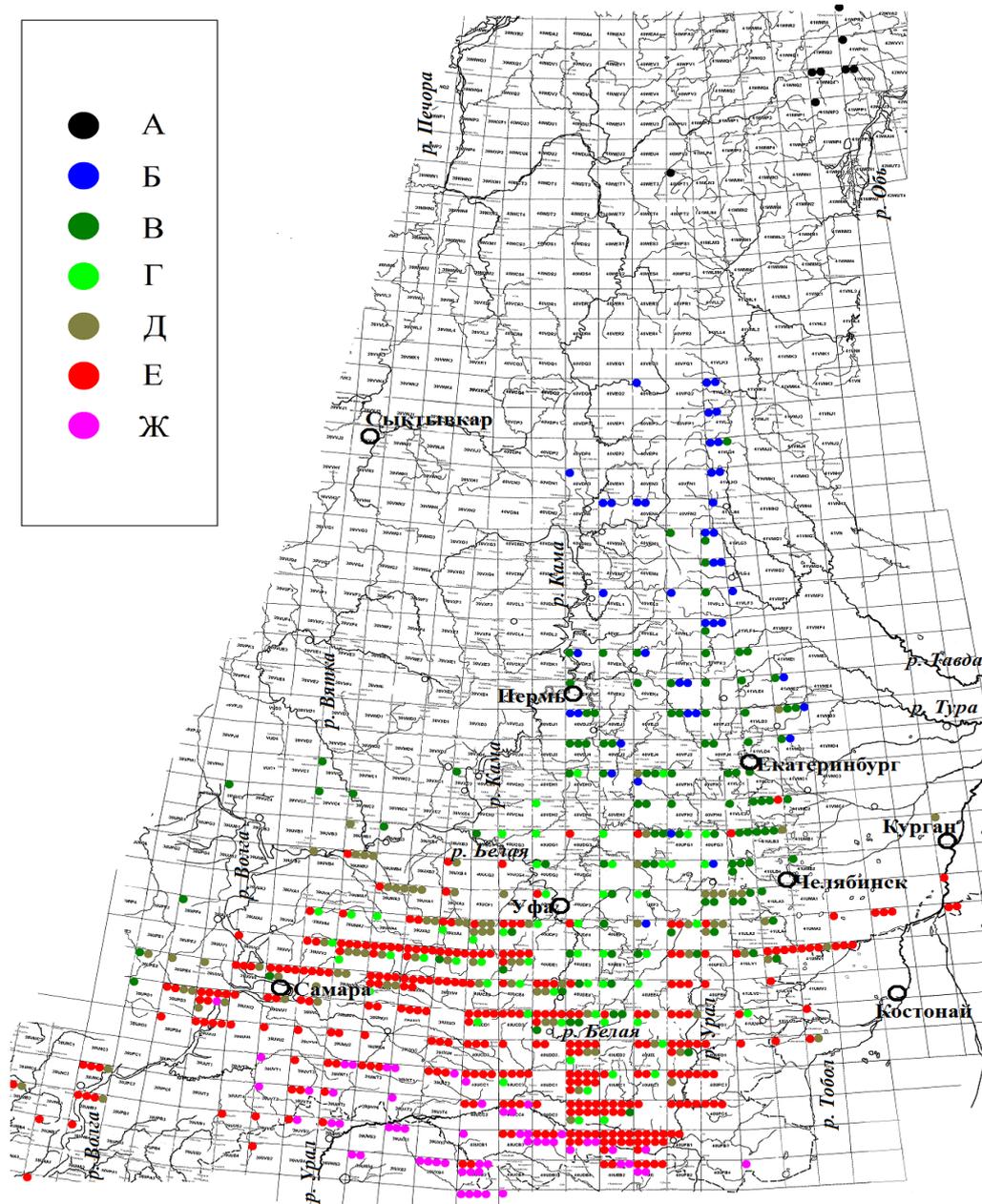
### **7.2 Основные закономерности пространственного размещения эндемичных и реликтовых видов сем. Fabaceae в регионе**

**7.2.1 Широтное распределение реликтовых и эндемичных бобовых на Урале и сопредельных территориях.** По широтной составляющей эндемичные, субэндемичные, реликтовые виды сем. Fabaceae Урала упрощённо можно разделить на 8 эколого-географических групп: 1) арктические, 2) гиппоарктические, 3) бореальные, 4) суббореальные, 5) неморальные, 6) лесостепные и горно-степные, 7) степные, 8) южностепные.

Для горных тундр Урала представители Fabaceae мало характерны; это лишь широко распространённые *Astragalus norvegicus*, *A. subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Oxytropis sordida* и др.; альпийских эндемичных бобовых на Урале нет. Среди неморальных видов эндемичные Fabaceae также отсутствуют. Это объясняется тем, что сообщества неморальных и альпийских видов Урала неоднократно уничтожались в плейстоцене. Полагаем, что возраст большинства местных популяций видов этих групп датируется голоценом, и лишь немногие имеют позднеплейстоценовый возраст (Князев, Куликов, 1994).

**7.2.2 Закономерности распределения эндемичных и реликтовых видов в связи с макро- и мезорельефом.** Общие хорологические особенности распространения эндемичных и реликтовых Fabaceae наглядно демонстрирует сеточный метод, используемый в Atlas Florae Europaea (рис. 2). Данные о нахождении эндемичных и реликтовых видов заносились в ячейки

топографических карт МGRS 1: 100000 (около 50 × 50 км); цветом меток виды подразделяли на 7 эколого-географических групп: арктические, субарктические (черным цветом); бореальные (синим); суббореальные (тёмно-зелёным); неморальные (светло-зелёным); лесостепные (коричневым); степные (красным); южностепные (пурпурным).

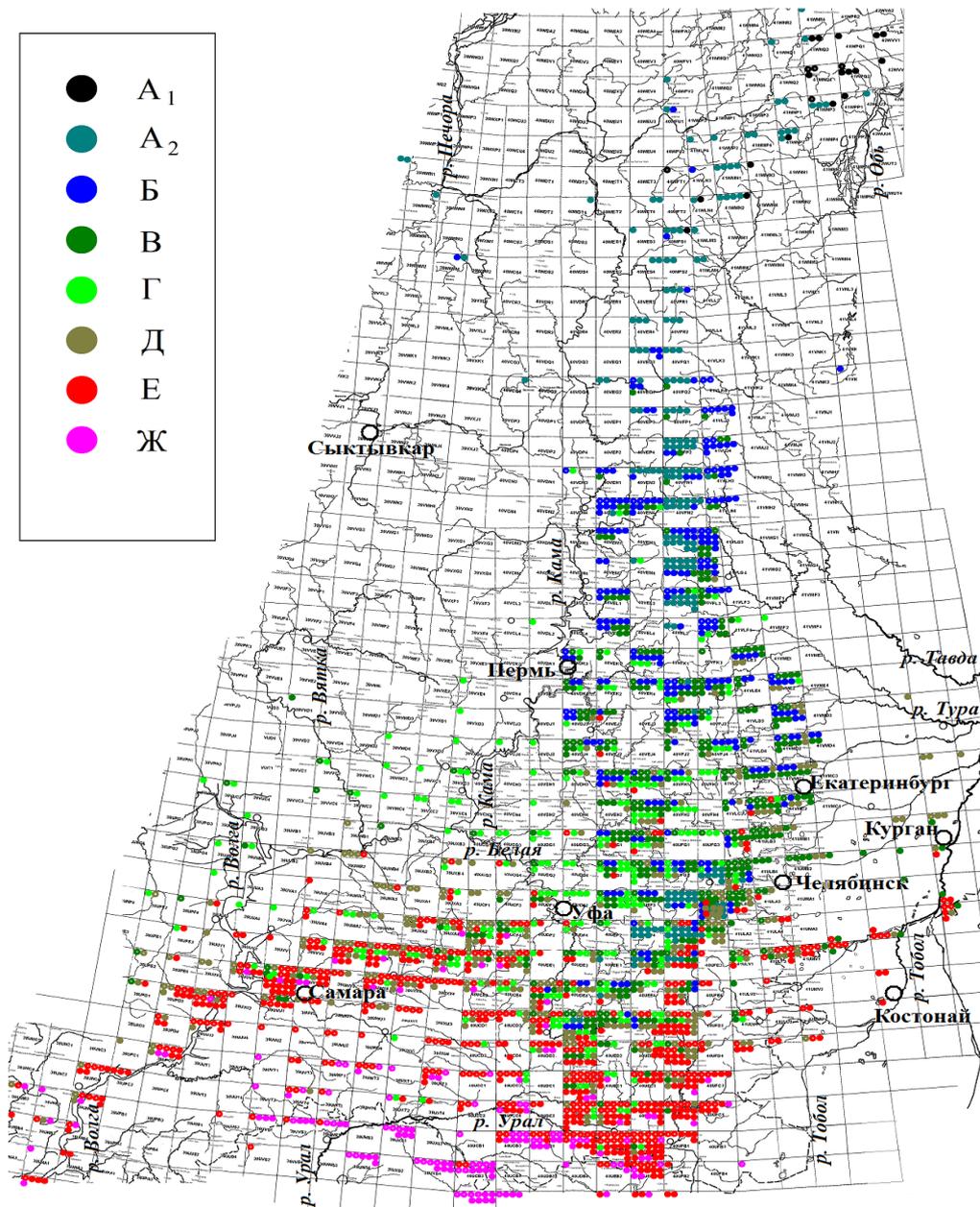


а – арктические и субарктические виды; б – бореальные; в – суббореальные г – неморальные; д – лесостепные; е – степные; ж – южностепные.

Рисунок 2. – Обобщение распространения 52 эндемичных, реликтовых Fabaceae Урала и сопредельных территорий, с учётом широтной составляющей биогеографических координат (а – е). Сеточный метод картирования.

Наиболее общие закономерности распространения эндемиков и реликтов

Fabaceae следующие: севернее  $63^{\circ}$  с.ш. Э и Р исчезают; южнее  $52^{\circ}$  с.ш. уральская флора, с комплексом эндемиков, распространённых вдоль хребта, сменяется степной флорой, Э и Р которой распространены от Урала до Жигулей– «западная дуга» и северному фасу степной зоны в Зауралье – «восточная дуга». Мозаика размещения эндемичных и реликтовых Fabaceae, близка к таковой, получаемой при учёте Э и Р всех семейств (рис. 3).



$a_1$  – арктические и субарктические виды;  $a_2$  – альпийские; б – бореальные; в – суббореальные; г – неморальные; д – лесостепные; е – степные; ж – южностепные.

Рисунок 3. – Распространение 129 эндемичных, реликтовых видов и подвидов Урала и сопредельных территорий, с учётом широтной составляющей биогеографических координат (а – е). Сеточный метод картирования.

По Э и Р всех семейств выделялась группа а<sub>2</sub> (голубые метки), соответствующая «высокогорным» эндемикам и реликтам у П.Л. Горчаковского (1969).

Сравнение хорологических мозаик эндемиков и реликтов сем. Fabaceae и всех семейств флоры Урала выявляет их замечательное сходство, но среди Fabaceae почти нет Э и Р на Приполярном и Полярном Урале (из немногих исключений *Astragalus igoschenae* и *A. gorodkovii*).

### **7.2.3 Смена видового состава эндемичных, субэндемичных, реликтовых бобовых, протекает синхронно со сменой комплексов петрофитных ценофлор.**

Замещение характерного набора Э и Р видов Fabaceae на другой протекает синхронно со сменой петрофитных ценофлор на Урале с севера на юг (Белковская, Князев, 2011; Князев и др., 2012). Севернее 63° с.ш. Э и Р Fabaceae практически отсутствуют. Южнее этого рубежа петрофитная ценофлора испытывает серию характерных изменений.

7.2.3.1 Петрофитная ценофлора Северного Урала (к югу от 63° с.ш.) и северной части Среднего Урала. Э и Р виды Fabaceae этой территории следующие: *Astragalus gorczakovskii*, *A. permianse*, *Oxytropis ivdelensis* Knjasev, *Vicia uralensis*, *Lathyrus humilis*. Здесь выделяется подгруппа петрофитов, предпочитающих затененные участки – редколесья на скалах (подчёркнуты).

7.2.3.2 Петрофитная ценофлора Среднего Урала, северных районов Южного Урала (на западном склоне к югу до 53° с.ш.; на восточном склоне – до 54° с.ш.). Новая смена петрофитной растительности происходит ассиметрично по западному и восточному склону. На западном склоне на участке 58°–59° с.ш.; на восточном склоне – 59°–60° с.ш. (Князев и др, 2012). Э и Р Fabaceae: *Astragalus clerceanus* ssp. *graniticus*, *A. sylvisteppeaceus*, *A. kungurensis*, *Oxytropis kungurensis*, *O. spicata*, *O. ponomarevii*, *O. approximata* (эндемики); *Astragalus propinquus*, *Lathyrus gmelinii*, *L. frolovii*, *Vicia nervata* (реликты). Подчеркнуты умеренно тенелюбивые петрофиты. В отличие от предыдущего участка, довольно большое число Э и Р отмечается не только по хребту, но и в лесостепи– в Предуралье и в Зауралье.

7.2.3.3 Петрофитная ценофлора Южного Урала, Южного Предуралья и

Зауралья (на восточном склоне южнее 54° с.ш.; на западном макросклоне южнее 53° с.ш.). Новая смена отмечается в южной подзоне лесостепной зоны: в Зауралье к югу от 54° с.ш., в Предуралье к югу от 53° с.ш. В горных районах Южного Урала мы отметили подобную смену комплекса петрофитных видов по р. Белая ниже с. Байназарово (южнее 53°10' с.ш.). Э и Р Fabaceae: *Astragalus clerceanus*, *A. helmii*, *A. austrouralensis*, *A. neokarelinianus*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Oxytropis gmelinii*, *O. sibajensis*, *O. lessingiana*, *O. bashkirensis*. Подчёркнуты виды, распространённые б.ч. западнее уральского хребта. Отметим характерную асимметричность восточного и западного макросклонов Южного Урала – почти нет общих Э и Р видов Fabaceae.

7.2.3.4 Петрофитная ценофлора в степной зоне от Среднего Поволжья до Тобола, включая мелкосопочки, обрамляющие южную оконечность Урала. В степи, обрамляющей Урал, комплекс петрофитных видов вновь меняется; Э и Р здесь концентрируются по северному фасу степной зоны «западной дуге» между Уралом и Поволжьем и по «восточной дуге» в Зауралье. Приведём Э и Р Fabaceae «западной дуги» (заходящие севернее степной зоны подчеркнуты; звёздочкой обозначены виды, встречающиеся только или преимущественно в Поволжье-Заволжье): *Astragalus karelinianus*, *A. storozhevae*, *A. oropolitanus*, *A. tenuifolius*, \**A. zingeri*, \**Hedysarum gmelinii*, *Oxytropis kasakorum*, \**O. hippolyti*. Оригинальные Fabaceae «восточной дуги» – северного фаса степной зоны Зауралья (подчёркнуты виды заходящие севернее степной зоны): *Astragalus lagobromus* (субэндемик), *A. arkalycensis*, *A. depauperatus*, *A. tenuifolius*, *Hedysarum shellianum* (реликты). Близ южной окраины Уральской горной страны мы выделяем петрофитную ценофлору Подуральского плато.

7.2.3.5 Петрофитная ценофлора Подуральского плато. Э и Р Подуральского плато: *Astragalus temirensis*, *A. aktjubensis*, *Hedysarum tscherkassovae*, *Oxytropis cretaceum*, *Lathyrus komarovii* (эндемики, субэндемики), *Astragalus buchtarmensis* var. *fuscescens*, *A. physocarpus* (реликты).

### 7.3 Сравнение флористических выделов (ФВ) Уральской горной страны с некоторыми азиатскими ФВ, на основании распространения эндемичных, субэндемичных, реликтовых видов сем. Fabaceae

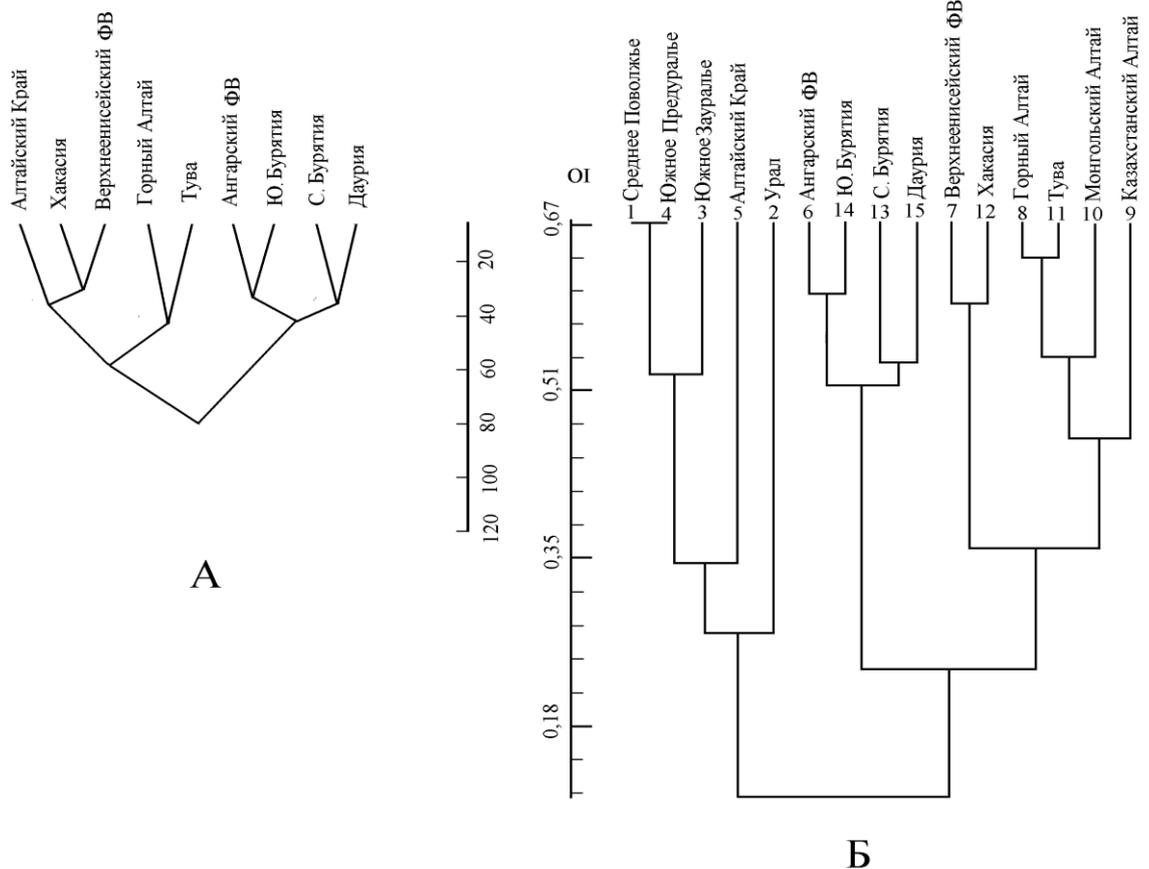
Для целей флористического районирования Азиатской России Л.И.

Малышев (2007) использовал особенности хорологии представителей единственного, хотя и многовидового рода *Oxytropis*, при этом кластерный анализ флористических выделов (далее ФВ), б.ч. совпал с результатами, полученными по полному списочному составу ФВ Азиатской России (Малышев и др., 2000); в анализе были исключены как не репрезентативные ФВ, содержавшие менее 6 видов *Oxytropis*, в том числе, и Урал. За последние 15 лет, были описаны новые для науки виды, а также сделан ряд находок (Князев, 1999, 2001а, б, 2005 а), в результате общее число *Oxytropis* на Урале и сопредельных регионах возросло до 20, а поэтому уральские ФВ, согласно условию метода, могут быть использованы в подобном сравнении. Приведём новый вариант анализа ФВ по видовому составу *Oxytropis*. В кластерном анализе Л.И. Малышева (2007), ФВ Азиатской России сравнивались по эвклидовым расстояниям и методе кластеризации Варда (Ward, 1963). Мы сравнивали ФВ по индексу сходства Охай-Баркмана (OI) (Barkman, 1958), с использованием метода кластеризации UPGMA (Sneath, Sokal, 1973). Предпочтение индексу Охай-Баркмана было отдано, в силу его меньшей чувствительности при сравнении разновеликих выборок (Barkman, 1958). Метод UPGMA, по экспертной оценке Л.И. Малышева и др. (2000) рассматривается как альтернатива методу Варда. В отличие от анализа Л.И. Малышева, мы исключили восточные ФВ Азиатской России, но привлекли 4 ФВ Урала и Поволжья, а также ФВ Монгольского и Казахстанского Алтая. Кластерный анализ и графическое представление результатов выполнялись с помощью программы NTSYSpc 2.10 e.

Всего нами проведено сравнение 15 ФВ: 1) Уральский ФВ (лесная зона); 2) азиатская часть Южного Урала, Южное Зауралье; 3) европейская часть Южного Урала, Предуралье; 4) Среднее Поволжье, Заволжье; 5) Алтайский край; 6) Ангарский ФВ; 7) Верхнеенисейский ФВ; 8) Республика Алтай; 9) Казахстанский Алтай; 10) Монгольский Алтай; 11) Республика Тыва; 12) Республика Хакассия; 13) Северная Бурятия; 14) Южная Бурятия; 15) Даурия.

Несмотря на различие индексов отличия-сходства и методов кластеризации, результаты анализов сопоставимы. Единственное резкое отличие – ФВ Алтайского края в нашем анализе перешёл в кластер «уральских»

ФВ. Отчасти, это объясняется наличием общих видов, частично, отсутствием в ФВ Алтайского края и Урала видов, типичных для горной Южной Сибири. Наконец, при небольшом числе *Oxytropis* в «уральских» ФВ и Алтайского края репрезентативность в этой части анализа недостаточна. Поэтому, мы повторили сравнение ФВ, с привлечением представителей двух близких родов *Oxytropis* и *Astragalus*. На рис. 5 дана дендрограмма сходства 15 ФВ по видовому составу *Oxytropis* и *Astragalus*, на рис. 6 – по всей совокупности аборигенных бобовых.



а – Часть дендрограммы (кластеры II и III), сравнения флористических выделов (ФВ) Сибири, представленной в работе Л.И. Малышева (2007); эвклидово расстояние, метод кластеризации Варда. б – Выполненное нами сравнение тех же ФВ, а также ФВ Монгольского Алтая, Казахского Алтая, Урала, Предуралья, Зауралья, Среднего Поволжья; показатель сходства Охай-Баркмана; метод кластеризации не взвешенных, парно-групповых связей (UPGMA).

Рис. 4. – Дендрограмма сходства некоторых флористических выделов Сибири и Уральской горной страны по видовому составу рода *Oxytropis*. Слева – часть дендрограммы из статьи Л.И. Малышева (2007); справа дендрограмма, построенная нами.

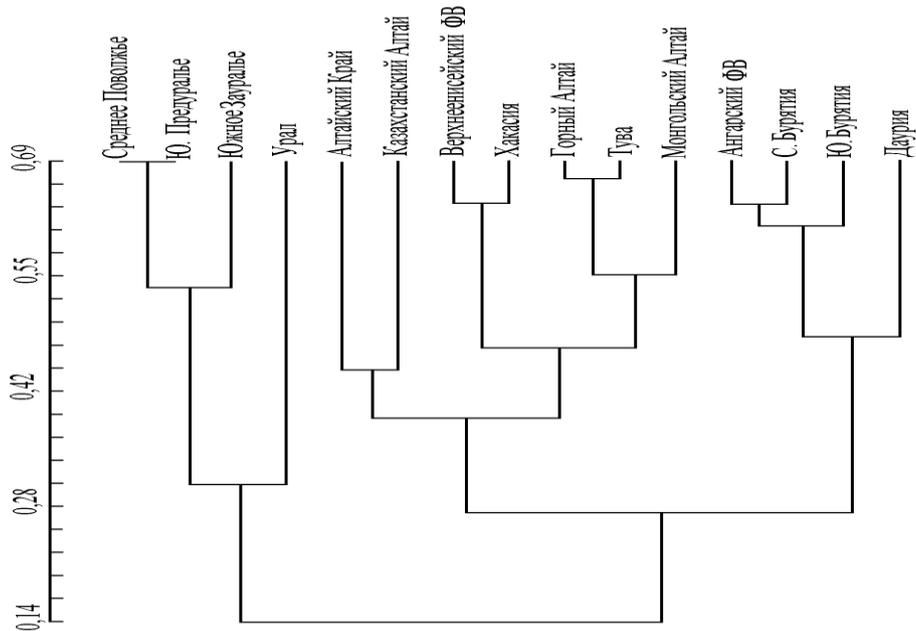


Рис. 5. – Дендрограмма сходства флористических выделов Урала и Среднего Поволжья, некоторых ФВ Азиатской России, Монгольского и Казахстанского Алтая по видовому составу родов *Astragalus* и *Oxytropis*. Индекс сходства Охай-Баркмана (Barkman, 1958). Метод построения дендрограмм UPGMA.

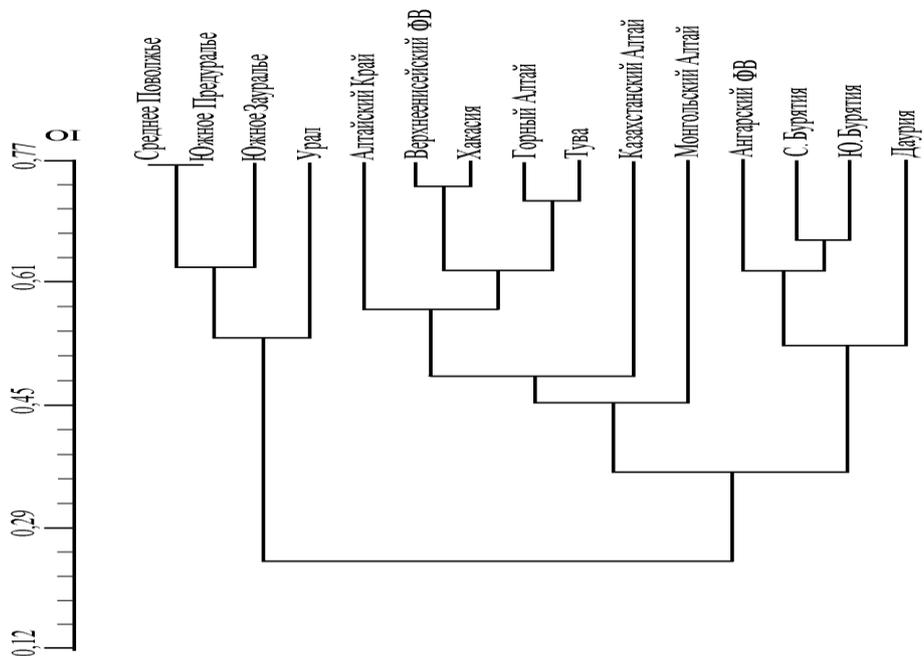


Рис. 6. – Дендрограмма сходства флористических выделов (ФВ) Урала и Среднего Поволжья, некоторых ФВ Азиатской России, Монгольского и Казахстанского Алтая по видовому составу аборигенных Fabaceae. Индекс сходства Охай-Баркмана (Barkman, 1958). Метод построения дендрограмм UPGMA.

UPGMA.

Дендрограмма сходства флористических выделов мало изменилась при добавлении в анализ представителей *Astragalus* (рис. 5); отметим, что наиболее заметное отличие заключалось в том, что ФВ Алтайского края перешёл из кластера «уральских ФВ» в кластер западносибирских ФВ. Такой результат анализа более соответствует традиционному флористическому делению. Включение всех видов Fabaceae (рис. 6) мало меняет конфигурацию кластера ФВ. Таким образом, установлено, что группа родов *Oxytropis* и *Astragalus* оказалась достаточно репрезентативной для анализа системы фитохорий.

#### **7.4 Опыт флористического деления Урала, на основании распространения эндемичных, субэндемичных, реликтовых видов сем.**

##### **Fabaceae**

В системе флористического деления А.Л. Тахтаджяна (1978) флора Урала разделяется Арктической, Североевропейской, Восточноевропейской, Западносибирской провинциям Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства флоры Земли. В системе Р.В. Камелина (2002, 2004) флора Урала относится к Арктической подобласти (Атлантико-Арктической провинции), Евросибирской подобласти (Североевропейско-Уралосибирская и Восточно-Европейская провинции) и Степной подобласти (Понтическая и Казахская провинции) Циркумбореальной области Бореального подцарства Голарктического царства флоры Земли. Уточнение границ и ранга ряда фитохорий (рис. 7) на основе распространения Э и Р видов бобовых мы предприняли, опираясь на систему флористического районирования Р.В. Камелина (2002, 2004), что изложено ниже, в разделах 7.4.1 –7.4.5. Слабо выраженный видовой эндемизм позволяет выделить **Полярно-Уральский** округ Североевропейско-Уральской подпровинции Североевропейско-Уралосибирской провинции. Рис.7, карта А. Флора более южных районов Урала, особенно, южнее 63° с.ш. отличается значительно большим флористическим богатством, в том числе наличием многочисленных эндемиков и реликтов, относящихся к различным семействам, в том числе, Fabaceae.



рассматривает как Южно-Уральскую подпровинцию. Здесь наблюдается увеличение числа европейских неморальных видов и обеднение уральскими флористическими элементами. Среди Э и Р Fabaceae Уральской подпровинции: *Oxytropis ponomarevii* Knjasev, *O. ivdelensis*, *O. approximata*, *O. kungurensis*, *Astragalus permiensis*, *A. clerceanus* subsp. *graniticus*, *A. silvisteppaceus*, *A. kungurensis*, *A. gorczakovskii* (2/3 уральских местонахождений), *Vicia uralensis*.

**7.4.2 Восточно-Южноуральская подпровинция (Сакмарско-Уральского междуречья) Казахской провинции.** Рис. 7, карта Б (горизонтальная штриховка). Фитохория соответствует зоне концентрации Э и Р по северному фасу степной зоны к востоку от Урала – «восточной дуге». Э и Р Fabaceae: *Astragalus austrouralensis*, *A. neokarelinianus*, *A. lagobromus*, *Oxytropis lessingiana*, *O. gmelinii*, *O. sibajensis*, *O. kungurensis* subsp. *demidovii*; 2/3 местонахождений *Oxytropis spicata* s.str.

**7.4.3 Средневожско-Предуральская подпровинция в составе Понтической провинции Степной подобласти.** Рис. 7, карта Б (вертикальная штриховка). Фитохория соответствует зоне концентрации Э и Р по северному фасу степной зоны между Жигулями и Уралом – «западной дуге». Характерной чертой этой фитохории являются дуговидные контуры ареалов субэндемичных и реликтовых видов, протягивающиеся от Губерлинских гор до Волги. Подпровинция делится нами на **Самарский** и **Губерлинский** флористические округа. Оригинальные Fabaceae (подчёркнуты названия видов, свойственные Губерлинскому округу; отмечены звёздочкой\* – Самарскому флористическому округу): \**Astragalus zingerii*, *A. oropolitanus*, *A. karelinianus* s. str., *A. wolgensis*; большая часть местонахождений *A. helmii*, *A. macropus*, *A. tenuifolius*, *Oxytropis tatarica*, *O. kasakorum*, *Hedysarum razoumovianum*; 2/3 местонахождений *Astragalus storozhevae*, 1/2 местонахождений *H. argyrophyllum*, 2/3 местонахождений *Medicago cancellata*.

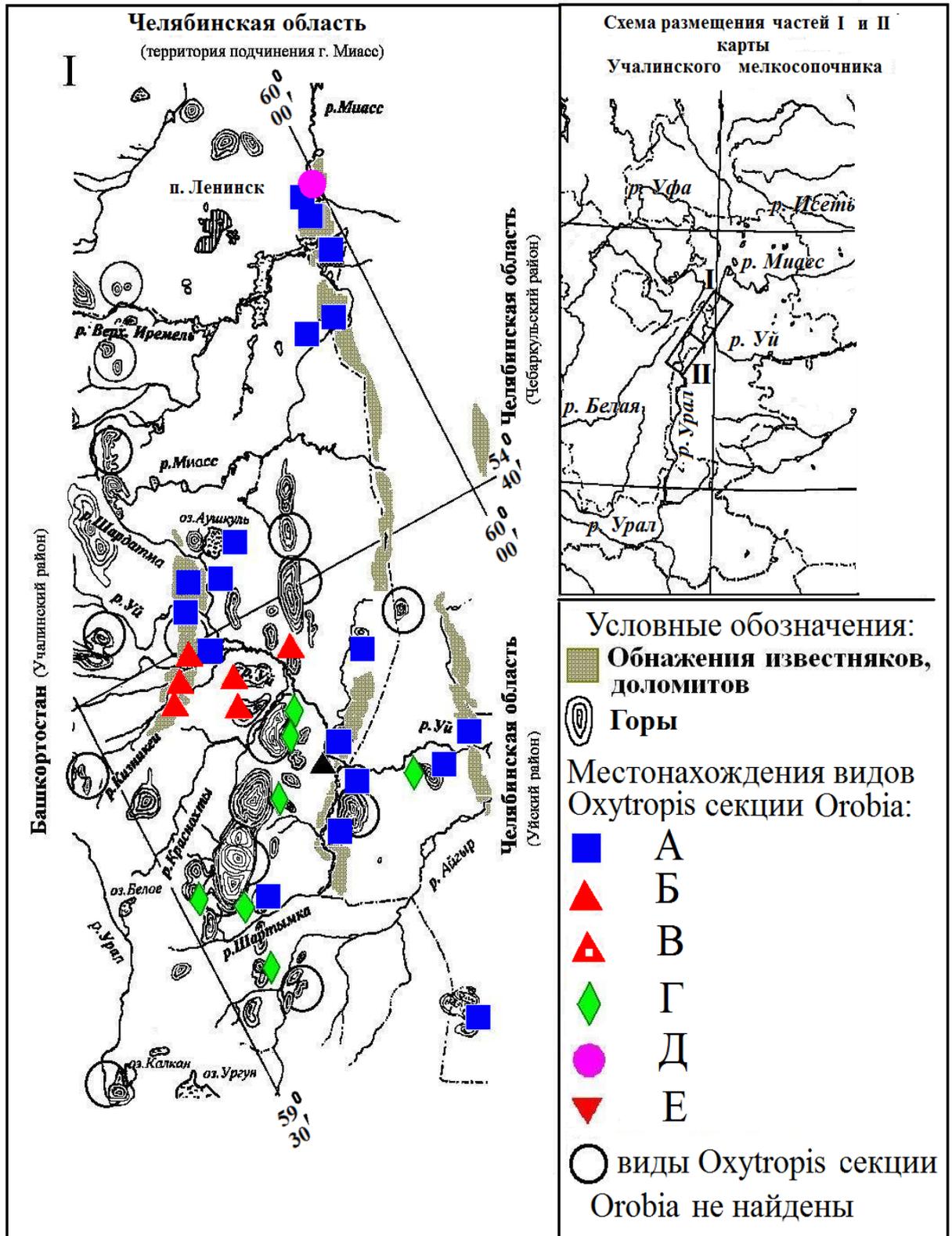
**7.4.4 Татаро-Башкирская (Южноуральская) подпровинция Восточно-Европейской провинции.** Рис. 7, карта Б (заливка). Татаро-Башкирская подпровинция представляется вариантом Южноуральской подпровинции в понимании Р.В. Камелина (2002, 2004), но в несколько изменённых нами границах. Целесообразность выделения Татаро-Башкирской подпровинции мы

видим в характерных чертах европейской флоры, наиболее заметно здесь выраженных, в частности, богаче представленном комплексе неморальных видов. Здесь произрастает *Astragalus clerceanus* s.str., сосредоточено около 3/4 местонахождений *Oxytropis hippolyti* и половина *O. baschkirensis*, также находится основной ареал уральского анклава *Lathyrus miniatus* s.l. (incl. *L. litvinovii*).

**7.4.5 Флористическая подпровинция Подуральского плато (Уральско-Эмбинского плато).** Рис. 7, карта Б (косая сетка). Флора Подуральского плато – территории между широтными участками р. Урал и р. Эмба отличается, от выше рассмотренных, значительным числом северо-туранских видов. Есть местонахождения представителей родов (почти) эндемичных для Ирано-Туранской флоры. Вне зависимости от подчиненности, очевидна достаточная оригинальность флоры Подуральского плато для придания ей статуса подпровинции. Из эндемичных и субэндемичных бобовых здесь имеются: *Astragalus aktjubensis*, *Oxytropis cretacea* (Дарбаева, 2003), *Hedysarum tscherkassovae*; сосредоточено более половины местонахождений *Medicago komarovii*, *Astragalus storozhevae* var. *longiracemosa*; имеются обособленные местонахождения, *Astragalus unilateralis* (Камелин, 2005, Айпейсова, 2009), *A. kasachstanikus* (Дарбаева, 2003), *Hedysarum cretaceum*.

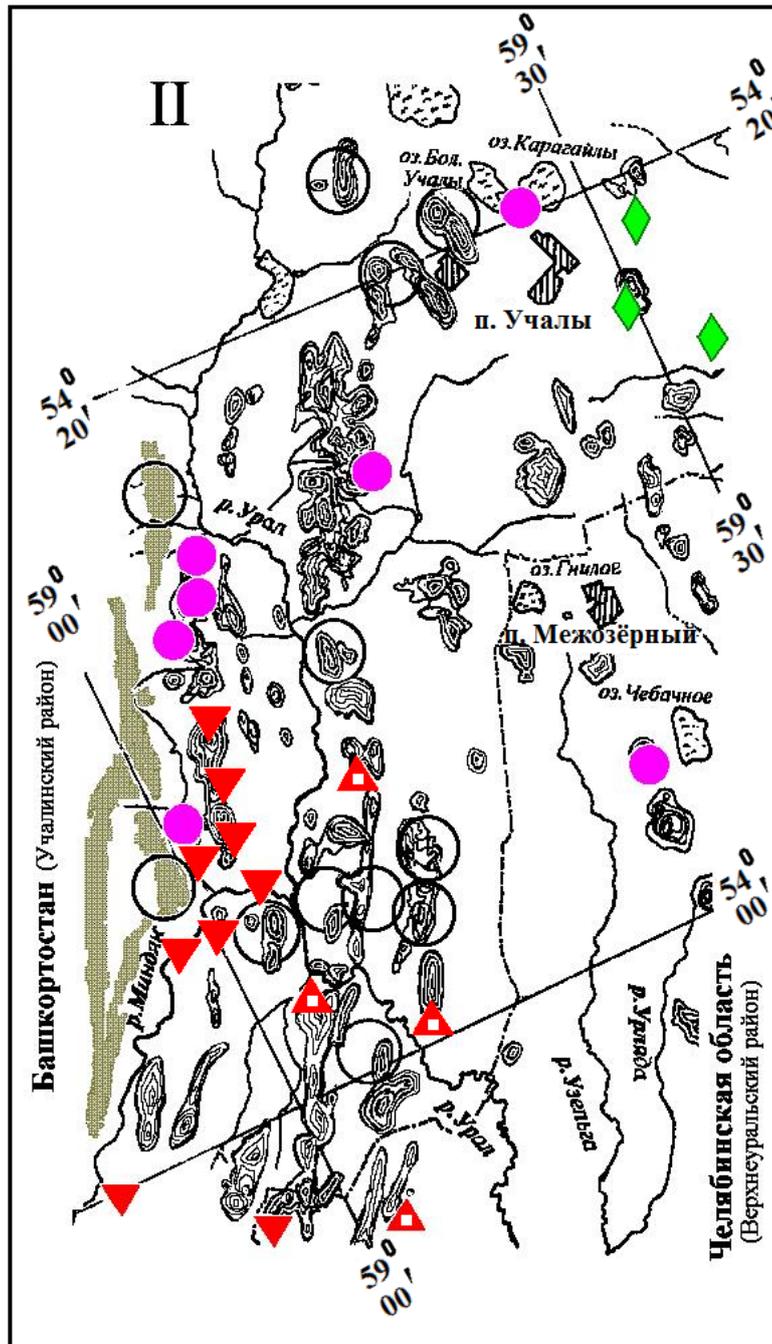
#### **7.5 Раздельное и совместное обитание таксономически и экологически близких видов в одних сообществах**

Нами отмечен ряд нетривиальных случаев, объяснение которых может быть полезно для понимания процесса флорогенеза. Выявленный феномен может быть продемонстрирован на примере пространственного распределения видов *Oxytropis* DC секции *Orobia* Bunge. в Учалинском мелкосопочнике (район истоков рек Урал, Уй, Миасс) (рис. 8, 9). Здесь произрастает 6 видов рода *Oxytropis* секции *Orobia*: *Oxytropis kungurensis* subsp. *demidovii*, *O. baschkiriensis*, *O. approximata*, *O. gmelinii*, *O. lessingiana*; *O. spicata* s.str. Несмотря на сходство экологии, эти виды практически не произрастают совместно. Из 56 местонахождений *Oxytropis* секции *Orobia*, выявленных нами в Учалинском мелкосопочнике, лишь один раз – близ ж.д. ст. Шартымка отмечено совместное обитание *O. kungurensis* subsp. *demidovii* и *O. spicata*.



а – *Oxytropis kungurensis* subsp. *demidovii*; б – *O. approximata*; в – *O. lessingiana*; г – *O. spicata*; д – *O. baschkiriensis*; е – *O. gmelinii*

Рис. 8. – Распространение видов рода *Oxytropis* секции *Orobia* в северной части Учалинского мелкосопочника (восточный склон Южного Урала)



Обозначения как на рис. 8

Рис. 9. – Распространение видов рода *Oxytropis* секции *Orobia* в южной части Учалинского мелкосопочника (восточный склон Южного Урала)

Такое пространственное распределение носит настолько качественный характер, что не нуждается в проверке статистическими методами. Выявленный феномен нельзя связывать с «принципом конкурентного исключения» (Hardin, 1960) или «законом Гаузе» (Гаузе, 1934), так как полная элиминация одного из видов может происходить лишь при жесткой конкуренции за основные ресурсы, а аборигенные *Oxytropis* представляют редкий компонент сообществ.

В некоторых случаях, разобщение может быть связано с отношением видов к различным подстилающим породам. Однако переоценивать этот фактор нельзя. Если рассматривать только южный участок Учалинского мелкосопочника (рис. 9), то рассматриваемые виды *Oxytropis* здесь отмечаются только на изверженных основных породах (андезитах, базальтах). Подобные случаи раздельного произрастания близких видов в условиях перекрывающихся ареалов отмечены нами для представителей некоторых других родов.

Наиболее непротиворечивое объяснение наблюдаемому феномену не конкурентное вытеснение одного вида другим в связи с дефицитом основных ресурсов, а в результате взаимодействия вид – биоценоз. Возможны два основных последствия: вид-мигрант встраивается в биоценоз или отторгается им. Вероятные механизмы отторжения – адаптации рассмотрены ниже.

#### **7.5.1 Гипотеза: пространственное разобщение (сегрегация) или концентрация экологически близких видов как результат взаимодействия с комплексом сопутствующих видов**

7.5.1.1 Вариант «А». Отторжение вида мигранта. У многих бобовых, в том числе у видов родов *Oxytropis*, *Hedysarum*, *Astragalus*, существенное влияние на количество полноценных семян оказывают зерноядные насекомые. Отмечено видоспецифичное повреждение семян, совместно выращиваемых *Astragalus*, зерноядными насекомыми *Gonioctena formicata*, *Laspeyresia medicaginis*, *Etiella zinchenella*, *Bruchophagus* sp., а также различная устойчивость к мучнистой росе *Leveillula leguminosarum* (Разживина, Таккель, 2003; Разживина, 2008). Нами отмечен аналогичный случай при совместном выращивании нескольких видов *Oxytropis* в Ботаническом саду УрО РАН (Князев, 2003б); в течении ряда лет наблюдалось трахиомикозное увядание *O. spicata*, *O. hippolytii*, *O. kungurensis*, *O. ponomarevii*, вызываемое почвенным грибом (*Fusarium oxysporum* s.l.); *O. spicata* был наименее устойчив (выпад 90-100% генеративных особей за сезон); наиболее устойчив (10-25% выпад) – *O. hippolytii*. Таким образом, мы имеем модель вероятного механизма сегрегации видов. *Oxytropis hippolytii*, относительно устойчивый к *Fusarium* sp., поддерживал состояние инфицированности экспериментального участка патогенным грибом; в результате совместное выращивание менее устойчивых видов *Oxytropis*

оказалось невозможным. Различный уровень устойчивости к фитопатогенным грибам, к повреждению семян насекомыми и т.п. может быть фактором сегрегации видов. Очевидно, если вид устойчиво существует в биоценозе, то имеет место равновесие между растением-хозяином и кормящимся видом (видами, расами) – они взаимно адаптированы друг к другу. Вид-мигрант может останавливаться на начальных этапах инвазии, поскольку в биоценозе присутствуют специализированные паразиты и фитофаги. Роль болезней как одного из механизмов конкуренции обсуждалась ещё J. Holdane (1949).

7.5.1.2 Вариант «Б». Неограниченная экспансия вида-мигранта. Вид-мигрант может получать исключительные преимущества по сравнению с аборигенными видами, находящимися под постоянным прессом фитофагов и фитопатогенных микроорганизмов. Он будет почти неограниченно распространяться, вытесняя аборигенные виды, пока местные насекомые-фитофаги и др. не адаптируются к чужеродному виду (пример: *Acer negundo*).

Вариант «В». Концентрация экологически близких видов в одном сообществе. Популяции *Astragalus kungurensis* отличаются крайней малочисленностью, б.ч. до 100 генеративных особей. Несомненно, *A. kungurensis* не может обеспечить поддержание популяций насекомых-опылителей. Устойчивость системы: малочисленный и цветущий короткое время энтомофильный вид – опылители возможна лишь при наличии в сообществе многочисленного, схожего по экологии опыления, длительно цветущего вида (видов). Показательно, что во всех популяциях *A. kungurensis* мы отметили наличие более многочисленных бобовых, с близкими размерами цветков, но более длительным цветением: в Кунгурской лесостепи видом-спутником был *Oxytropis kungurensis*; на севере Республики Башкортостан, в Месягутовской островной лесостепи – *Hedysarum gmelinii*, в урочище Курыгаз на р. Белая – *Chamaecytisus ruthenicus*.

### **7.6 Фактор случайности в распространении видов**

Один из первых обратил внимание на роль случайности в хорологии растений был известный шведско-финский ботаник Alvar Palmgren (1927, 1929). Нами разбираются некоторые подобные случаи на примере видов Fabaceae уральской флоры. Фактор случайности может проявляться во время освоения видом новых территорий и в период его вымирания.

## Глава 8. ПРОБЛЕМА ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ FАBАСЕАЕ В РОССИИ И НА УРАЛЕ

### 8.1 Охрана редких видов бобовых на федеральном уровне

10 видов Fabaceae, уральской флоры охраняется на федеральном уровне, но их подбор представляется не удачным. Спорно включение в Красную книгу РФ (2008) *Hedysarum grandiflorum*, *H. razoumowianum*, *Glycyrrhiza korshinskyi*, так как каждый из них представлен 100-200 устойчивыми популяциями. На Урале есть ряд видов бобовых, охрана которых более актуальна на федеральном уровне: *Astragalus austrouralensis*, *A. gorczakovskii*, *A. gorodkovii*, *A. temirensis*, *A. karelinianus*, *A. subarcuatus*, *A. neokarelinianus*, *A. oropolitanus*, *A. pseudomacropus*, *A. storozhevae*, *Hedysarum schellianum*, *H. tscherkassovae*, *Medicago komarovii*, *Oxytropis approximata*, *O. baschkirensis*, *O. gmelinii*, *O. kungurensis* s.l., *O. ponomarevii*, *O. sibajensis*, *O. teres*.

### 8.2 Охрана редких видов на региональном уровне. Региональные Красные книги региона (критический анализ списков охраняемых видов)

В региональные Красные книги Уральского региона включено 63 вида бобовых (без приложений), но упущен ряд, несомненно, нуждающихся в охране. В разделах 8.2.2 -8.2.10 нами представлены рекомендации для оптимизации Красных книг, относительно представителей Fabaceae: *Oxytropis kungurensis*, *Astragalus propinquus*, *A. falcatus*, *A. uliginosus* (Свердловская область); *Astragalus cornutus*, *A. arenarius*, *Hedysarum gmelinii* (Пермский край); *Astragalus uliginosus*, *Hedysarum gmelinii*, *H. schellianum*, *Oxytropis sibajensis* (Челябинская область); *Astragalus aktjubensis*, *A. arkalyensis*, *A. brachylobus*, *A. cornutus*, *A. karelinianus*, *A. medius*, *A. neokarelinianus*, *A. physocarpus*, *A. pseudomacropus*, *A. storozhevae*, *A. subarcuatus*, *A. ucrainicus*, *A. zingerii*, *Hedysarum argyrophyllum*, *H. gmelinii*, *H. tscherkassovae*, *Oxytropis gmelinii*, *O. hippolytii* (Оренбургская область); *Astragalus depauperatus*, *A. medius*, *A. oropolitanus*, *A. pallescens*, *A. storozhevae*, *A. uliginosus*, *Oxytropis sibajensis*, *O. teres*, *Vicia uralensis* (Республика Башкортостан); *Astragalus igoschenaе*, *A. umbellatus* (Республика Коми); *Astragalus uliginosum*, *A. umbellatus*, *Oxytropis mertensiana* (ЯНАО); *Melilotoides platycarpus*, *Lathyrus gmelinii* (ХМАО).

### **8.3 Оптимизация сети особо охраняемых территорий в различных АО Уральского региона, в связи с проблемой охраны редких видов Fabaceae**

Одной из мер сохранения редких видов растений и животных признается создание системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Нами выявлен ряд перспективных ботанических ООПТ в Уральском регионе. В разделах 8.3.1 –8.3.5 мы вносим предложение по включению в систему ООПТ Свердловской, Челябинской, Оренбургской областей, Пермского края, Республики Башкортостан 36 природных объектов, на территории которых нами выявлены популяции редких и исчезающих видов бобовых.

#### **ВЫВОДЫ**

1. На Урале и сопредельных территориях произрастают 37 эндемичных и субэндемичных Fabaceae (16 *Astragalus*; 14 *Oxytropis*; 4 *Hedysarum*; 1 *Vicia*; 1 *Lotus*; 1 *Lupinaster*); почти все они таксономически слабо обособлены, соответственно, возникли относительно недавно. На основании косвенных данных, их возраст может быть оценен как позднеплейстоценовый или несколько старше (менее 150 тыс. лет). По экологическим особенностям эндемичные и реликтовые Fabaceae могут быть разделены на 4 основные историко-экологические свиты (отличающиеся экологически и по возрасту), хорошо укладывающиеся в концепцию четырёх основных палеоклиматических эпох позднего плейстоцена (Гричук, 1950, 1961, 2002).

2. На Урале эндемики возникали преимущественно в многовидовых родах и секциях: в роде *Oxytropis* – только в секции *Orobia* (все из важнейшего сибирского центра видообразования); в роде *Astragalus* в наибольшем числе возникли в секции *Xiphidium* (б.ч. происходят из вторичного алтайского центра видообразования секции); в роде *Hedysarum* – лишь в пределах двух крупнейших секций: *Subacaulia* (происходят из вторичного кавказского центра видообразования) и *Multicaulia* (скорее всего, восточно-казахстанского происхождения).

3. Наши исследования позволили определить механизмы видообразования большей части эндемичных бобовых Урала: некоторые возникли в результате интрогрессивной гибридизации (*Hedysarum*

*tscherkassovae*), гибридизации и последующей полиплоидизации; часть в результате автополиплоидизации (*Astragalus permienensis*). Установлены серии викарирующих видов, при отсутствии дизъюнкции между ними (*Oxytropis* ser. *Approximatae* и др.), которые хорошо согласуются с концепцией видообразования Э. Майр'а (1967), согласно которой новые виды возникают из краевых популяций, в процессе преодоления экологического барьера, лимитирующего распространение родительского вида. По нашей оценке, так могло возникнуть до трети эндемичных Fabaceae Урала. На наш взгляд, важнейшие следствия концепции Э. Майр'а: а) экологический барьер препятствует повторному смешению родительской и дочерних рас, даже при отсутствии дизъюнкции между ними; б) перспективные мутанты обособляются от родительской популяции, перемещаясь по экологическому градиенту, что резко повышает эффективность отбора и снимает остроту дилеммы Холдейна.

4. Показано, что пространственное размещение эндемичных и реликтовых Fabaceae на Урале, б.ч. совпадает с хорологическими особенностями эндемиков и реликтов (Э и Р) других семейств. Имеются следующие общие закономерности: а) значительная часть Э и Р распространена вдоль хребта от 63° с.ш. до 52° с.ш.; б) также Э и Р концентрируются по северному фасу степной зоны между южной оконечностью Урала и Жигулями («западной дуге»); в) по северному фасу степи в Зауралье («восточной дуге»). Каждая из этих зон (а, б, в) отличается своим набором Э и Р, но есть и общие субэндемичные и реликтовые виды.

5. Отмечены случаи раздельного произрастания (сегрегации) таксономически и экологически близких видов – почти обязательные для представителей *Oxytropis* секции *Orobia* (рис. 8, 9) и, в большинстве случаев, для *Astragalus* секции *Helmia*; *Hedysarum* секций *Subacaulia* и *Multicaulia*. Их нельзя объяснить «законом Гаузе», поскольку эти виды редкие элементы сообществ и не могут вступать в прямую конкуренцию за основные биоресурсы. Ряд литературных данных, а также наших собственных наблюдений, в качестве причины сегрегации, скорее предполагают косвенную конкуренцию из-за различной приспособленности к геохимическому составу породы, опылителям, фитофагам, фитопатогенным организмам.

## Список работ, опубликованных автором по теме диссертации

### Главы и разделы в коллективных монографиях:

1. Князев, М.С. Остролодочник - *Oxytropis* DC./ М.С. Князев// Определитель высших растений Башкирской АССР (сем. Brassicaceae-Asteraceae). – М.: Наука, 1989. – С.103-106.
2. Князев, М.С. Сем. Fabaceae Lindl. (Leguminosae Juss., Papilionaceae Giseke) – Бобовые (Мотыльковые)/ М.С. Князев// Определитель сосудистых растений Среднего Урала. – М., 1994. – С. 277–300.
3. Князев, М.С. Флористический список сосудистых растений/ М.С. Князев, Л.М. Морозова, Е.А. Шурова//Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. – Екатеринбург: изд-во УрГУ, 2006. – С. 42-159.
4. Князев, М.С. Fabaceae Lindl. (Leguminosae Juss., Papilionaceae Giseke) – Бобовые, Мотыльковые/ М.С. Князев// Определитель сосудистых растений Оренбургской области/ З.Н. Рябинина, М.С. Князев. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – С. 375-417.

### Статьи в периодических изданиях, рекомендованных ВАК РФ:

5. Филиппов, Е.Г. Числа хромосом рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале/ Е.Г. Филиппов, П.В. Куликов, М.С. Князев// Бот. журн. – 1998. – Т. 83, №6. – С.138-139.
6. Князев, М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. I/ М.С. Князев // Бот. журн. – 1999а. – Т. 84, №9. – С. 113-122.
7. Князев, М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. II/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2001а.– Т.86, №1. – С.126-134.
8. Князев, М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. III. / М.С. Князев// Бот. журн.– 2001б. – Т.86, №2. – С.79-87.
9. Князев, М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. IV/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2001в. – Т.86, №4. – С.140-

148.

10. Князев, М.С. Новый вид рода *Astragalus* (Fabaceae) на Южном Урале и Северном Казахстане/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2002. – Т.87, №.4. – С. 148-152.

11. Князев, М.С. Новый вид рода *Astragalus* (Fabaceae) на Южном Урале/ М.С.Князев, П.В. Куликов// Бот. журн. – 2002. –Т.87, №.2. – С.136-140.

12. Князев, М.С. *Vicia multicaulis* s. l. (Fabaceae) на Урале/ М.С.Князев, П.В. Куликов, Е. Г. Филиппов// Бот. журн. – 2002. –Т. 87 Vol., № 8. – С. 84–90.

13. Князев, М.С. Новый вид рода *Hedysarum* (Fabaceae) из Северного Казахстана и Оренбургской области России/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2003. – Т.88, №.4. – С.100-105.

14. Князев, М.С. Астрагалы (*Astragalus* L., Fabaceae) секции *Xiphidium* Bunge во флоре Урала/ М.С.Князев, П.В. Куликов// Новости систематики высших растений. – СПб.: изд-во Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии, 2004. – Т. 36. – С. 123-148.

15. Князев, М.С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (Fabaceae) на Урале. V. / М.С. Князев // Бот. журн. – 2005. – Т.90, №3. – С.415-422.

16. Князев, М.С. Секция *Helmia* рода *Astragalus* (Fabaceae) во флоре Урала/ М.С.Князев, П.В. Куликов, Е. Г. Филиппов// Бот. журн. – 2006. – Т. 91. № 2. – С. 278–290.

17. Князев, М.С. Астрагалы (*Astragalus*, Fabaceae) секции *Craccina* на Урале/ М.С. Князев // Бот. журн. – 2007. – Т.92, №.8. – С. 1215-1226.

18. Князев, М.С. Реликтовые сообщества и популяции петрофильных видов на территории северных районов Свердловской области и проблемы их охраны/ М.С. Князев, С.А. Мамаев, В.Э. Власенко// Экология. – 2007. – №5. – С. 343-349.

19. Филиппов, Е.Г. Числа хромосом *Astragalus* и *Hedysarum* (Fabaceae) флоры России/ Е.Г. Филиппов, П.В. Куликов, М.С. Князев// Бот. журн. – 2008. – Т. 93. №10. – С.1614-1619.

20. Князев, М.С. Виды родства *Astragalus karelinianus* (Fabaceae) на Урале/ М.С. Князев // Бот. журн.– 2009. – Т.94, №.9. – С.1371-1378.

21. Князев, М.С. Заметки по хорологии и систематике рода *Hedysarum* (Fabaceae) на Урале и в Казахстане/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2011а. – Т.96, №.11. – С. 1458-1464.
22. Князев, М.С. Новый гибридогенный вид *Hedysarum* (Fabaceae) из Восточной Европы/ М.С. Князев// Бот. журн. – 2011б. – Т.96, №.8. – С. 1122-1126.
23. Князев, М.С. Астрагалы (*Astragalus*, Fabaceae) секции *Myobroma* на Урале и в Предуралье/ М.С.Князев, П.В. Куликов// Бот. журн. –2011. –Т.96, №.10. – С. 1357-1369.
24. Князев, М.С. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье/ М.С. Князев, Н.В. Золотарёва, Е.Н. Подгаевская// Бот. журн. – 2012. – Т.97, №.10. – С.28-44.
25. Князев, М.С. Обзор восточно-европейских и некоторых сибирских копеечников (*Hedysarum*, Fabaceae)/ М.С. Князев // Бот. журн. – 2013. – Т.98, №.10. – С.1261-1273.