

УДК 581.522.4:635.932(477.62)

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И ПРОГНОЗ УСПЕШНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ВИДОВ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ В СТЕПНУЮ ЗОНУ УКРАИНЫ

Крохмаль И. И.

*ГУ «Институт эволюционной экологии НАН Украины», Киев, Украина
E-mail: dies_iraе78@mail.ru*

Определена зависимость успешности интродукции 463 видов травянистых многолетников от экологической амплитуды их толерантности по отношению к термо-, контрасто-, омбро- и криорежимам. Высокой степенью адаптации, вероятно, обладают виды, ареал которых охватывает районы земного шара со средним значением терморежима $46 \text{ ккал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, контрасторежима – 142 %, омбросрежима – 533 мм осадков, криорежима – $-8,3^\circ\text{C}$. Выявлено, что успешность интродукции видов увеличивается при возрастании амплитуды климатических факторов. Составлен прогноз успешной интродукции видов травянистых многолетников в степную зону Украины. Определены перспективные регионы, экосистемы которых являются донорами для их интродукции: север Каскадных гор (Вашингтон), некоторые территории района Великих озер (Огайо, Пенсильвания); Карпаты, Среднедунайская и Нижнедунайская низменность, запад Большого Кавказа, Западное Закавказье, Предкавказье, полуостров Корея, север острова Хонсю.

Ключевые слова: амплитуда экологической толерантности, адаптация, регионы – доноры успешно интродуцированных видов растений.

ВВЕДЕНИЕ

Воздействие человека на биосферу с течением времени постепенно возрастает, что ставит под угрозу существование биоразнообразия, в частности самого человека. Степенью защиты биосферы являются ее иерархическая структура, разнообразие живых организмов и способность их к адаптации. В связи с этим сохранение биоразнообразия является одной из важнейших проблем человечества. Конвенция по биоразнообразию, принятая представителями мирового сообщества в 1992 году в Рио-де-Жанейро [1], констатирует «...непроходящую ценность биологического разнообразия, а также экологическое, генетическое, социальное, экономическое, научное, воспитательное, культурное, рекреационное и эстетическое значение биологического разнообразия и его компонентов... а также большое значение биологического разнообразия для эволюции и сохранения поддерживающих жизнь систем биосферы...». В настоящее время известны глобальные тенденции увеличения биоразнообразия от полюсов к экватору и от высокогорий к низкогорьям, связанные с увеличением тепла [2–5]. Изучена зависимость видового богатства высших сосудистых растений от климатических ресурсов их местообитаний на различных уровнях организации растительности.

Альфа-разнообразие прямо пропорционально увеличению теплоресурсов при условии нелимитированного увлажнения. С ограничением увлажнения количество видов уменьшается. Для крупных флористических районов видовое разнообразие увеличивается пропорционально увеличению климатописического разнообразия территории [6]. В Донецком ботаническом саду НАН Украины создана уникальная коллекция видов травянистых многолетников мировой флоры, которая может послужить основой изучения возможности существования их разнообразия в степной зоне. Учитывая проблему глобального изменения климата [7], нахождение количественных связей между биологическим разнообразием и климатическими параметрами имеет значение для возможности прогноза. С одной стороны, глобальные изменения климата в сторону потепления будут способствовать сдвигу оптимума видов растений к экологическим факторам в различных регионах интродукции, что может привести к изменению структуры оптимального коллекционного фонда. С другой стороны, сохранение и воспроизводство большого фенотипического и генетического разнообразия растений в техногенной среде помогает в решении вопросов ее оптимизации для существования человека. В связи с этим определение эколого-биологических предпосылок, составление прогноза успешности интродукции видов травянистых многолетников в степную зону довольно актуально.

Создание и всестороннее изучение коллекций видов мировой флоры в ботанических садах позволит расширить ассортимент декоративных травянистых многолетников для создания ландшафтных объектов разного функционального назначения и повысить интродукционный и природоохранный потенциал региона за счет сохранения в коллекциях раритетных видов как местной флоры, так и флоры различных регионов Земли. Одним из классических методов подбора интродукционного материала является метод климатических аналогов [8].

Определение способности видов растений разных экогрупп по отношению к климатическим факторам к адаптации в различных регионах интродукции с сохранением ритма их роста и развития, биопродуктивности, декоративности, позволяет: 1) установить их оптимумы и лимиты по отношению к важным климатическим факторам; 2) выявить закономерности адаптации видов с разной экологической пластичностью; 3) определить перспективные регионы, экосистемы которых являются донорами интродукционного материала. Изучение адаптационного потенциала травянистых многолетников мировой флоры позволит определить возможность существования в степной зоне видов, находящихся на границах распределения климатических факторов, что может послужить базисом для разработки основ сохранения разнообразия растений. Тем более, что активное становление и ускоренное развитие этой отрасли, постоянное увеличение потребности в новых экзотических растениях обуславливают необходимость более интенсивного расширения и обновления ассортимента [9] и более высокой степени презентации его разнообразия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Эколого-биологические особенности и географическое распространение видов приведены согласно литературным источникам [10–21]. Экологическую группу вида по отношению к климатическим факторам определяли в несколько этапов: 1) в компьютерных графических программах наносили ареал вида на физико-географическую карту и карту растительности; 2) совмещали карту ареалов видов с картами распределения значений климатических факторов (термо-, контрасто-, омбро- и криорежимов). Амплитуду толерантности видов по отношению к разным климатическим факторам определяли с использованием фитоиндикационных шкал [22]. Успешность интродукции видов определяли по шкале В. В. Бакановой в течение 10 лет [23]. В степной зоне Украины радиационный баланс – 50–55 ккал*см⁻²*год⁻¹, континентальность климата – 145–155 %, омбродрежим -600 – -400 мм, криорежим – 0–2°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определена успешность интродукции 463 видов травянистых многолетников мировой флоры в зависимости от амплитуды их экологической толерантности по отношению к термо-, контрасто-, омбро- и криорежиму. 115 видов (24,8 %) получили высший балл интродукции (7), 223 вида (48,2 %) – высокий балл (6). 113 видов (24,4 %) оценены 5-ю баллами, 12 видов (2,6 %) – 4-мя баллами.

Терморезим оценивается на основе радиационного баланса – количества тепла, которое на протяжении года приходится на 1 см² поверхности суши. Интродукционный эксперимент продолжался более 40 лет. В этот период были интродуцированы тысячи видов разного эколого-географического происхождения, многие из которых выпали из состава коллекции.

Коллекционный фонд находится в постоянной динамике. В своей работе мы проанализировали именно ядро коллекционного фонда. Поэтому по преобладанию в коллекции видов определенных экогрупп по отношению к климатическим факторам можно судить об успешности интродукции этих видов. По отношению к терморезиму преобладают субмезо- (37,4 %), мезо- (30,2 %) и субмикротермы (21,0 %). Макротермы представлены 7,1 %, микротермы 2,4 %, субмега- и субгекситотермы – менее 2 %. Мезотермы находятся в оптимуме экологического фактора степной зоны Украины, у субмезо- и субмикротермов сдвиг фактора влево от оптимума. На краях распределения группы представлены меньшим количеством видов с низким баллом успешности интродукции (рис. 1). Успешно интродуцированными видами являются те, средние значения терморезима которых в местах их естественного произрастания – 40–60 ккал*см⁻²*год⁻¹. Субмикротермы отличаются высшим баллом успешности интродукции в регионе по сравнению с субмезо- и мезотермами (рис. 2).

Успешность субмикротермов не зависит от их экологической пластичности. Виды этой экогруппы являются высокоадаптированными к условиям региона интродукции. К гемизвритоным субмикротермам с высокой оценкой успешности интродукции относятся виды различных жизненных форм: плотнодерновинные хамефиты-полукустарнички *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn.; корневищные

(*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Tanacetum vulgare* L.), кистекорневые (*Campanula poscharskyana* Degen) и корневищно-кистекорневые (*Stellaria holostea* L., *Pulmonaria mollissima* A. Kern., *Campanula latifolia* L.) гемикриптофиты; корневищные (*Hemerocallis lilio-asphodelus* L., *H. middendorffii* Trautv. et Mey, *H. minor* Mill.) и луковичные (*Camassia cusickii* S. Watson, *C. quamash* (Pursh) Greene) геофиты, эфемероидные клубнекорневые геофиты (*Corydalis marschalliana* Pers., *C. solida* Sw.).

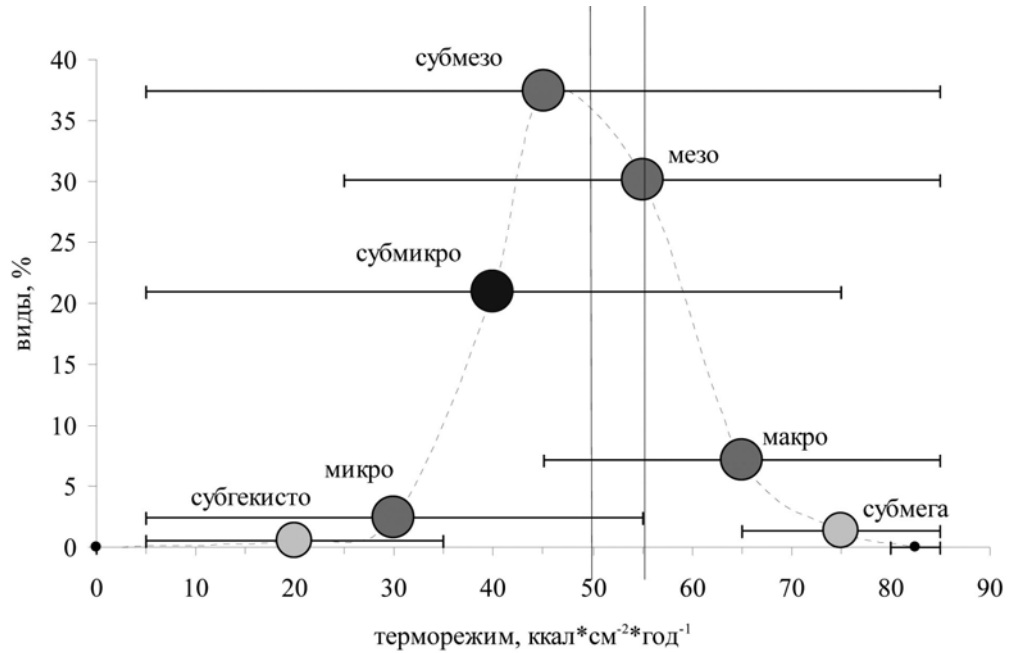


Рис. 1. Распределение экологических групп видов по отношению к терморегиму в коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины. *Примечание здесь и в рисунках 4, 6, 7.* Цвет и размер точки определяет относительную успешность интродукции видов той или иной экогруппы: большой размер и темная окраска свидетельствуют о высокой успешности интродукции. Для средних значений климатического фактора разных экогрупп видов приведена его амплитуда.

К гемистенотопным субмикротермам с высокой успешностью интродукции относятся зимнезеленые хамефиты-полукустарнички (*Herniaria glabra* L., *Sedum acre* L., *S. album* L.); корневищные (*Solidago bicolor* L.), кистекорневые (*Leucanthemum vulgare* Lam., *Lychnis chalconica* L.), корневищно-кистекорневые (*Asarum europaeum* L.), стержнекорневые (*Echinops sphaerocephalus* L., *Campanula glomerata* L.) и стержнекорневищные (*Campanula rapunculoides* L.)

гемикриптофиты; корневищные (*Campanula persicifolia* L.) и корневищно-кистекорневые (*Pulmonaria officinalis* Ced.) геофиты.

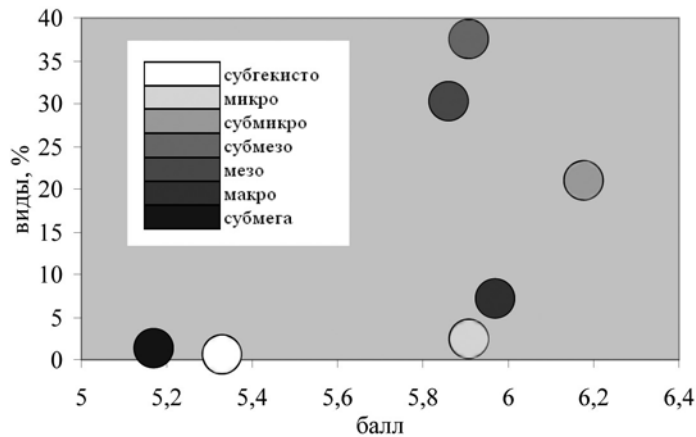


Рис. 2. Успешность интродукции видов в условиях степной зоны Украины в зависимости от отношения их к терморегиму. *Примечание здесь и в рисунках 5, 7, 10.* Цвет точки отображает градиент климатического фактора.

Успешность интродукции субмезо- и мезотермов достоверно не отличается. Внутри этих групп степень адаптации видов с разной экологической пластичностью имеет достоверные отличия. Успешность интродукции гемизвритопных субмезотермов выше гемистенотопных, эвритопных – стено- и гемизвритопных. Высокую оценку успешности интродукции получили эвритопные и гемизвритопные субмезотермы разного географического происхождения (районы земного шара с радиационным балансом 5–85 и 20–75 ккал*см⁻²*год⁻¹ соответственно). Это североамериканские корневищные (*Dendranthema arcticum* (L.) Tzvelev., *Eriophyllum lanatum* (Pursh) J. Forbes, *Helenium autumnale* L., *Solidago sempervirens* L., *S. squarrosa* Nutt., *S. canadensis* L.) и кистекорневые (*Coreopsis grandiflora* Nutt. ex Chapm., *C. lanceolata* L.) гемикриптофиты; корневищные (*Heliopsis scabra* Dunal, *Carex grayi* Carey), стержне-корневищные (*Ratibida pinnata* Barnh.) и кистекорневые (*Gaillardia hybrida* hort.) геофиты; средиземноморско-европейские корневищные (*Inula ensifolia* L.) и кистекорневые (*Anthemis tinctoria* L.) гемикриптофиты, корневищно-кистекорневые геофиты (*Pulmonaria obscura* Rehman); малоазиатско-западно-средиземноморско-европейские луковичные (*Ornithogalum flavescens* Lam., *O. kochii* Parl.) и кистекорневищные (*Erigeron uniflorus* Sm.) геофиты; европейско-малоазиатские зимнезеленые стержнекорневые хамефиты-полукустарнички (*Alyssum murale* M. Bieb.) и корневищные геофиты (*Carex pendula* Geners., *Polygonatum latifolium* Desf.); западно-азиатские стержнекорневые хамефиты-полукустарнички (*Aethionema grandiflorum* Boiss. et Hohen.); евразийские корневищные гемикриптофиты (*Dendranthema zawadskii* (Herbich) Tzvelev) и геофиты

(*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce); северо-африканско-европейские кистекорневые гемикриптофиты (*Aster linoisyris* Bernh.) и луковичные геофиты (*Ornithogalum umbellatum* L.).

Гемистенотопные мезотермы достоверно более адаптированные к условиям региона интродукции в сравнении со стеноотопными. Это следующие виды: *Centaurea triumfettii* All., *Asclepias purpurascens* Georgy, *A. syriaca* Blanco, *Aster alpinus* L., *Doronicum caucasicum* M. Bieb., *D. macrophyllum* Fisch., *D. plantagineum* C.A. Mey., *Ligularia dentata* (A. Gray) Hara, *Pyrethrum clusii* Tausch, *Santolina chamaecyparissus* L., *S. virens* Mill., *Dianthus seguieri* Vill., *Eremogone kingii* (S. Watson) Ikonn., *Saponaria ocymoides* L., *Hosta plantaginea* Asch., *Amsonia tabernaemontana* Walter, *Asarum canadense* L., *Arenaria grandiflora* L., *Solidago caesia* L., *Leucanthemum maximum* DC., *Eupatorium maculatum* L., *Centaurea montana* L., *Catananche caerulea* L., *Anthericum liliago* L., *Podophyllum peltatum* L., *Silene asterias* Griseb., *S. saxifraga* L., *Helianthemum apenninum* Boiss., *H. canum* (L.) Grosser, *H. nummularium* Mill., *Hylotelephium spectabile* (Boreau) H. Ohba.

Макротермы характеризуется высокой степенью адаптации к условиям региона интродукции, однако из-за небольшого количества средняя оценка успешности их адаптации достоверно не отличается от других групп. Высокая адаптация характерна для гемистенотопных макротермов (районы земного шара с радиационным балансом 45–85 ккал*см²*год⁻¹). Это североамериканские кистекорневые гемикриптофиты (*Rudbeckia fulgida* Aiton), средиземноморские (*Asphodeline liburnica* Rchb.), кавказско-балканско-малоазиатские (*Asphodeline taurica* Kunth) корневищные геофиты, азиатские корневищные хамефиты-полукустарнички (*Sedum sediforme* Raym.-Hamet).

Успешность интродукции видов увеличивается при возрастании амплитуды экологического фактора терморегима (рис. 3).

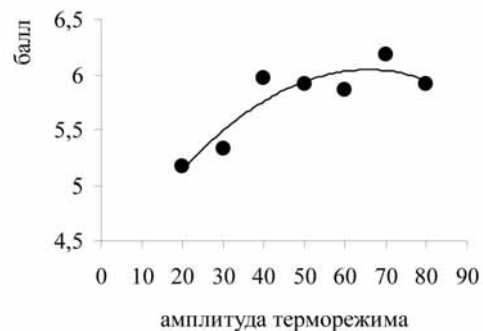


Рис. 3. Зависимость успешности интродукции видов в зависимости от амплитуды терморегима, °C.

На ареал видов растений влияет не только зональность, но и океаничность. Влажность воздуха в океанических районах выше, чем в континентальных. В

океанических районах больше пасмурных дней, туманов, низкие суточные и годовые амплитуды температуры воздуха.

В коллекции травянистых многолетников сада преобладают суб- (33,5 %), геми- (26,8 %) и континенталы (18,6 %) (рис. 4). Они характеризуются сдвигом среднего значения фактора влево от оптимума. Среди этих трех групп достоверных отличий по успешности интродукции не наблюдается. Субконтиненталы оценены достоверно высшим средним баллом успешности интродукции в сравнении с гемиокеанистами и эукоонтиненталами (рис. 5).

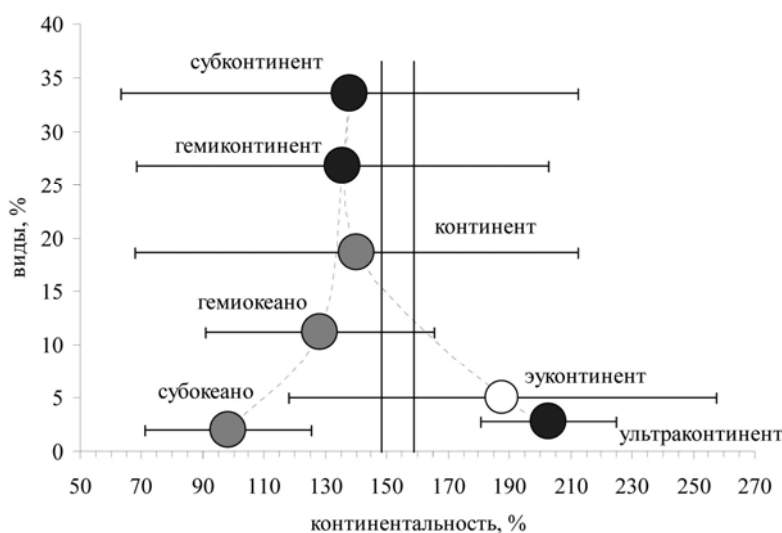


Рис. 4. Распределение экологических групп видов по отношению к контрастности в коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины.

Среди субконтиненталов достоверно высшей успешностью интродукции отличаются гемиэвритопные виды в сравнении со стенотопными. Гемиэвритопные и эвритопные субконтиненталы представлены видами разного географического распространения: 1) североамериканско-евразийскими корневищными геофитами (*Convallaria majalis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All.) и вечнозелеными хамефитами-полукустарничками (*Cerastium arvense* L.); 2) евразийскими корневищными геофитами (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce); 3) североамериканскими хамефитами-полукустарничками (*Opuntia humifusa* Raf.), кистекорневыми (*Coreopsis grandiflora*, *Coreopsis lanceolata*) и корневищными (*Solidago canadensis*, *Dendranthema arcticum*, *Eriophyllum lanatum*) гемикриптофитами, кисте-корневищными (*Asclepias purpurascens*), кистекорневыми (*Gaillardia aristata*) и луковичными геофитами (*Camassia cusickii*, *C. quamash*); 4) европейскими гемикриптофитами (*Dianthus fischeri* Spreng., *Asarum europaeum*, *Campanula persicifolia*); 5) азиатскими зимнезелеными корневищными геофитами (*Sedum sediforme*, *S. kamtschaticum* Fisch. & C.A. Mey);

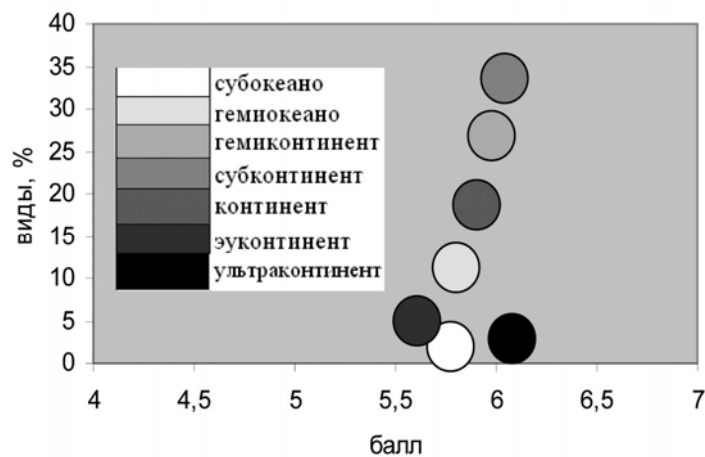


Рис. 5. Успешность интродукции видов в условиях степной зоны Украины в зависимости от отношения их к контрасторежиму.

б) малоазиатско-европейскими зимнезелеными стержнекорневыми хамефитами (*Alyssum murale*, *Helianthemum canum*), стержнекорневыми (*Campanula latifolia*), корневищными (*Centaurea montana*) и кисте-корневищными (*Anthericum liliago*) гемикриптофитами, корневищными (*Poligonatum latifolium*) и луковичными (*Ornithogalum kochii*, *O. flavescens*) геофитами; 7) малоазиатско-балканско-европейскими стержнекорневыми хамефитами-полукустарничками (*Alyssum saxatile*), корневищными гемикриптофитами (*Aster alpinus*) и луковичными геофитами (*Ornithogalum boucheanum* Asch.); 8) балканско-европейскими кисте-корневищными гемикриптофитами (*Pulmonaria dacica* Porcius); 9) балканско-средиземноморскими стержнекорневыми хамефитами-полукустарничками (*Euphorbia cyparissias* L.); 10) кавказско-малоазиатско-балканско-среднеевропейскими корневищно-кисте-корневыми гемикриптофитами (*Doronicum caucasicum*) и корневищными геофитами (*Telekia speciosa* Baumg.); 11) европейско-среднеазиатско-западносибирскими стержнекорневыми гемикриптофитами (*Echinops sphaerocephalus* L., *E. ruthenicus* M. Bieb.); 12) дальневосточно-среднеазиатско-европейскими корневищными геофитами (*Achillea millefolium* L.) и гемикриптофитами (*Antennaria dioica*).

Гемистенотопные субконтиненталы, отличающиеся высокой успешностью интродукции, представлены: 1) североамериканскими корневищными (*Solidago squarrosa* Nutt.) и кисте-корневыми (*Rudbeckia hybrida* hort.) гемикриптофитами, стержнекорневищными (*Ratibida pinnata*) и корневищными (*Heliopsis scabra*) геофитами; 2) европейскими гемикриптофитами (*Dianthus carthusianorum* Sm.) и геофитами (*Carex paniculata* Kunth); 3) балканско-восточноевропейскими корневищными хамефитами-полукустарничками (*Sedum album*); 4) средиземноморскими кисте-корневыми гемикриптофитами (*Asphodelone liburnica*).

и луковичными геофитами (*Hyacinthella azurea* (Fenzl) Chouard); 5) кавказскими весенне-зимнезелеными луковичными геофитами (*Muscari armeniacum* Baker).

Среди континенталов достоверно высшей успешностью интродукции отличаются гемистенотопные и гемизвритопные виды в сравнении со стенофитными: *Inula helenium* L., *Campanula alliariifolia* Willd., *C. rapunculoides*, *Muscari leucostomum* G. Woronov, *M. szovitsianum* Baker. В группе гемиконтиненталов успешность интродукции видов не зависит от их экологической пластичности. Успешно адаптированные гемиконтиненталы с широкой экологической пластичностью представлены: 1) североамериканскими стержнекорневищными гемикриптофитами (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) и кисте-корневищными геофитами (*Erigeron speciosus* DC.); 2) кавказско-восточноевропейскими зимнезелеными хамефитами-полукустарничками (*Sedum acre*); 3) северо-африканско-европейскими кисте-корневыми гемикриптофитами (*Aster linosyris* Bernh., *Campanula trachelium* L.); 4) евразийскими корневищно-кисте-корневыми геофитами (*Pulmonaria obscura*); 5) малоазиатско-западносибирско-европейскими клубнекорневыми геофитами (*Corydalis marschalliana* Pers., *C. solida*), 6) малоазиатско-южно-европейскими (*Ornithogalum refractum* Moris) и 7) балканско-малоазиатско-европейскими луковичными геофитами (*Ornithogalum fimbriatum* Willd). Гемистенотопные гемиконтиненталы, отличающиеся высокой степенью адаптации, представлены: 1) средиземноморскими (*Santolina chamaecyparissus*, *Alyssum spinosum* L.), крымско-кавказско-средиземноморскими (*Santolina virens*, *Vinca major* L.), кавказско-средиземноморскими (*Vinca herbacea* Waldst. & Kit.), средиземноморско-среднеевропейскими (*Helianthemum nummularium*) хамефитами-полукустарничками; средиземноморскими (*Ornithogalum platyphyllum* Boiss.) и монтанными южно-среднеевропейскими (*Muscari botryoides* (L.) Mill.) луковичными геофитами; средиземноморскими гемикриптофитами (*Catananche caerulea*); 2) восточноевропейскими гемикриптофитами (*Gypsophila glomerata* Pall. ex Adams) и западноевропейскими геофитами (*Paradisea liliastrum* (L.) Bertol.), центрально-европейскими монтанными (*Saponaria ocymoides* L.) хамефитами-полукустарничками; 3) североамериканскими геофитами (*Carex grayi*, *Coreopsis verticillata* Lam., *Eupatorium maculatum* L., *Asclepias syriaca*, *Podophyllum peltatum*) и гемикриптофитами (*Asarum canadense*, *Solidago sempervirens*, *S. caesia* L., *S. buckleyi* Torr. & A. Gray, *Liatris spicata* (L.) Willd., *Rudbeckia fulgida*). Среди гемистенотопных гемиконтиненталов с высокой успешностью интродукции отмечены также: 1) крымско-балканско-западноевропейские хамефиты-полукустарнички (*Euphorbia myrsinites*); 2) крымско-балканские клубнелуковичные (*Colchicum ancyrense* V. L. Burt.), крымско-кавказско-балканско-средиземноморско-среднеевропейские клубнекорневые (*Arum maculatum* L.), кавказско-европейские луковичные геофиты (*Muscari racemosum* (L.) Lam. & DC.); 3) монтанные карпатско-балканские (*Pyrethrum clusii* Fisch. ex Rchb.) и крымско-кавказско-восточноевропейские гемикриптофиты (*Dianthus capitatus* Balbis ex DC.).

Среди гемеокеанистов более приспособленными к новым условиям являются виды с гемизвритопной экологической амплитудой (*Achillea ptarmica* L., *Anthemis*

tinctoria, *Leucanthemum maximum*, *Campanula poscharskyana*, *Arenaria grandiflora* L., *Sedum dasyphyllum* L.). Стенотопные ультраконтиненталы представлены небольшим количеством видов, которые характеризуются высокой степенью адаптации к условиям региона интродукции: *Dianthus tianschanicus* Schischk., *Rhodiola kirilowii* Regel ex Maxim., *Sedum middendorffianum* Maxim., *Hemerocallis citrina* Baroni, *Scilla tubergeniana* Hoog.

Следовательно, высокой степенью адаптации к условиям степной зоны Украины обладают виды, среднее значение контрасторезима которых в местах их естественного произрастания составляет 142 %.

Омброрезим является одним из важнейших экологических факторов, который отображает аридность – гумидность климата. Этот фактор характеризует влажность воздуха и связан с количеством осадков, стоком, испарением и транспирацией, влажностью грунта, уровнем грунтовых вод.

В коллекции преобладают субаридо-, субомбро-, мезоаридофиты. На втором месте по количеству видов – семиаридо- и мезоомброфиты (рис. 6). Мезоаридофиты находятся в оптимуме экологического фактора, успешно адаптированные виды семиаридофиты и субаридофиты – сдвиг от оптимума влево и вправо соответственно. Мезоаридофиты отличаются достоверно высшим средним баллом успешности интродукции в сравнении с субомброфитами (рис. 7). Успешность интродукции субаридо, субомбро-, мезоомброфитов не зависит от амплитуды их экологической толерантности.

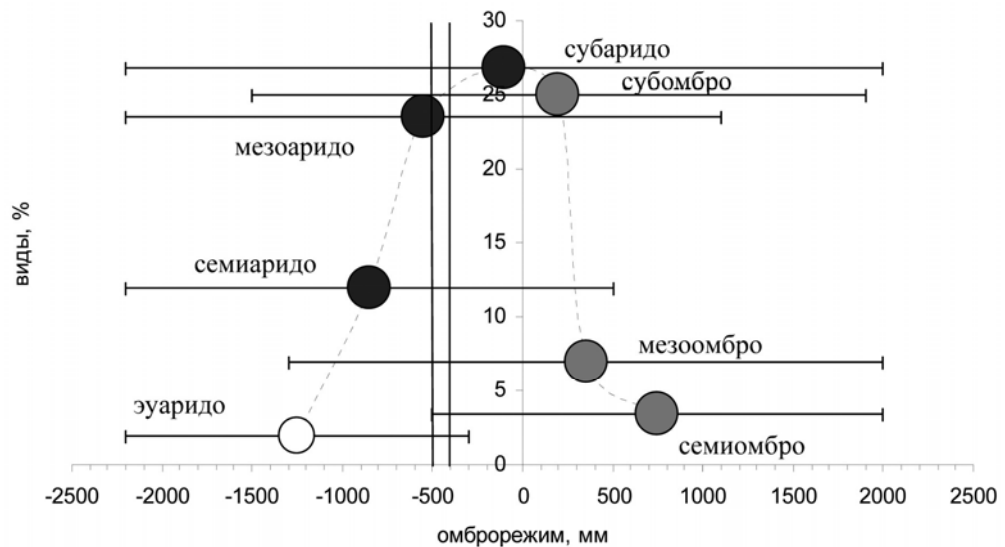


Рис. 6. Распределение экологических групп видов по отношению к омброрезиму в коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины.

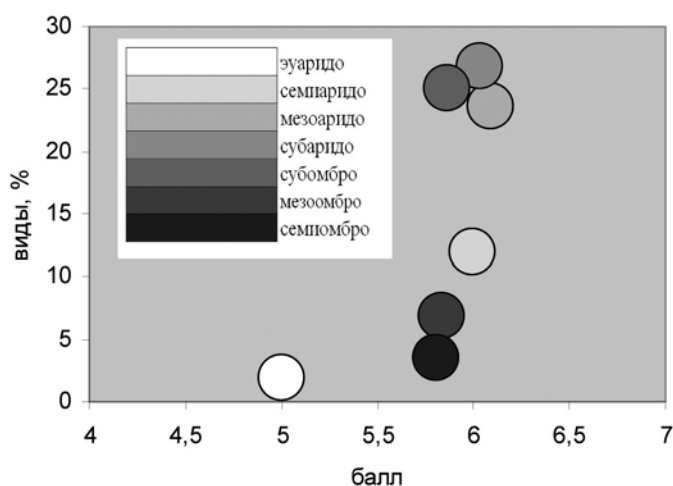


Рис. 7. Успешность интродукции видов в условиях степной зоны Украины в зависимости от отношения их к омброрежиму.

Среди мезоаридофитов гемистенотопные виды (омброрежим (-2000 – -1800) – (400–600) мм) отличаются достоверно большей успешностью интродукции в сравнении с гемизвритопными. Возможно, данный факт обусловлен некоторыми эколого-биологическими особенностями этих видов: жизненной формой (суккуленты; весеннезеленые луковичные геофиты), феноритмотипом (клубнелуковичные эфемероидные растения) и ценотипом (петрофанты). Среди гемистенотопных мезоаридофитов адаптированными видами явились 1) юго-восточно-азиатские (*Aster farreri* W.W. Sm. & Jeffrey), малоазиатско-кавказские (*Scabiosa caucasica* M. Bieb., *Muscari szovitsianum* Rupr. ex Boiss.) и малоазиатско-средиземноморские (*Chionodoxa lucilia*) альпмонтанты; 2) балканские (*Dianthus pinifolius* Sm.), малоазиатско-балканские (*Sedum pallidum* M. Bieb.), крымско-малоазиатско-западноевропейские (*Helianthemum canum*), среднеазиатско-крымско-кавказские (*Muscari leucostomum*), дальневосточные (*Sedum kamtschaticum*) петрофанты; 3) средиземноморско-малоазиатские (*Vinca minor*), кавказско-малоазиатские (*Epimedium colchicum* hort. ex Grossh. & Schischkin), кавказские (*Hylotelephium spectabile*), кавказско-среднеевропейские (*Campanula rapunculoides*), малоазиатско-западносибирско-европейские (*Corydalis marschalliana*, *C. solida*), евразийские (*Inula helenium*) силванты; 4) среднеазиатско-сибирско-восточноевропейские (*Eremogone saxatilis*), малоазиатско-западноевропейско-европейские (*Ornithogalum flavescens*), центральноазиатско-западноевропейско-кавказские (*Leucanthemum vulgare*), кавказские (*Muscari armeniacum*), дальневосточно-центральноазиатско-западносибирские (*Heimerocallis minor*), евразийские пратанты. Среди успешно интродуцированных гемистенотопных мезоаридофитов встречаются крымско-балканские (*Colchicum ancyrense* B.L. Burt), малоазиатско-южноевропейские

(*Ornithogalum refractum*), восточно-средиземноморские степанты (*Hyacinthella azurea* (Fenzl) Chouard); европейско-малоазиатско-западноевропейские (*Ornithogalum kochii*) пратопетростепанты; восточноевропейские (*Ornithogalum platyphyllum*) петростепанты; малоазиатско-крымско-кавказские опушечно-кустарниково-степные виды (*Achillea filipendulina* Lam.); малоазиатско-балканско-европейские (*Ornithogalum boucheanum*) и среднеазиатско-сибирско-европейские (*Campanula glomerata*) опушечно-кустарниковые виды.

Субаридо- и семиаридофиты отличаются также высокой успешностью интродукции. Субаридофиты – это эвритопные (*Poligonatum odoratum*, *Hemerocallis fulva* L.) и гемистенотопные виды. Среди последних южно-западноевропейские виды разной ценотической приуроченности: сиванты (*Doronicum plantagineum*, *Leucanthemum maximum*), петрофанты (*Sedum dazyphyllum*), альпмонтанты (*Paradisea liliastrum* Bertol.) и степанты (*Catananche caerulea*); средиземноморско-малоазиатско-южно-западноевропейские (*Helianthemum apenninum*), средиземноморско-малоазиатско-кавказские (*Arabis caucasica* Willd.) и балканско-южноевропейские (*Campanula poscharskyana*) петрофанты. Среди семиаридофитов достоверно наиболее адаптированы виды с широкой экологической амплитудой: северо-африканско-европейские сиванты (*Campanula trachelium*) и степопратанты (*Ornithogalum umbellatum*); северо-африканско-западноазиатские псаммопетрофанты (*Sedum sediforme*); малоазиатско-балканско-западноевропейско-среднеевропейские (*Erigeron uniflorus*), малоазиатско-балканско-кавказско-западноазиатские (*Asphodeline taurica* (Pall.) Endl.), южно-кавказско-западноазиатские (*Aethionema grandiflorum*) и кавказские (*Doronicum macrophyllum*) альпмонтанты.

Успешность интродукции видов возрастает при увеличении амплитуды омброрежима (рис. 8). Наибольшей степенью адаптации к условиям степной зоны Украины обладают виды, среднее значение омброрежима которых в их ареале составляет - 533 мм.

Высокой степенью адаптации к условиям степной зоны Украины обладают гемистенотопные мезоаридофиты и субаридофиты. Среди первых альпмонтанты Юго-Восточной Азии, Малой Азии, Средиземноморья, Кавказа; опушечно-кустарниковые виды и сиванты-альпмонтанты сибирско-европейского происхождения; петрофанты Балкан, Малой Азии, Крыма; сиванты Малой Азии, Средиземноморья, Кавказа; пратанты с обширным ареалом. Среди вторых западноевропейские виды разной ценотической приуроченности, петрофанты Балкан, Средиземноморья, Малой Азии; сиванты с обширным ареалом.

Определена пластичность видов по отношению к величине и положению на градиенте криорежима (Cr). Криорежим отображает морозность климата. В ходе эволюции у растений холодных климатических поясов развилась морозостойкость, которая дает им возможность выдерживать холодный период года. Морозостойкость растений – результат продолжительного исторического развития в определенных физико-географических условиях [22].

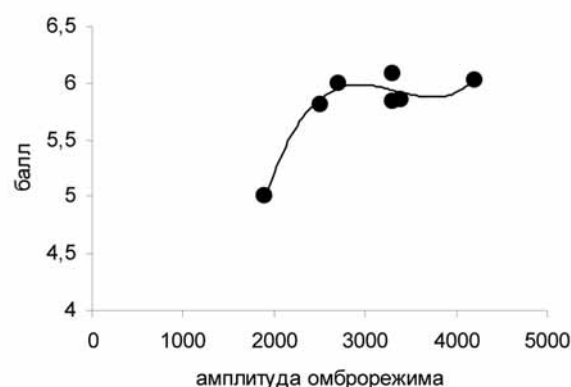


Рис. 8. Зависимость успешности интродукции видов в зависимости от амплитуды омброрежима, мм.

Основными метеорологическими элементами, которые влияют на перезимовку растений, являются температура воздуха и снежный покров (в определенных соотношениях этих элементов). В коллекции преобладают гемикрио- (36,5 %), акрио- (30,7 %) и субкриофиты (20,3 %) (рис. 9). На втором месте по численности находятся криофиты (8,2 %). Небольшим количеством представлены субтермо- (2,2 %), перкрио- (0,9 %), гиперкрио- (0,9 %) и термофиты (0,4 %).

Среднее значение криорежима акриофитов находится в оптимуме экологического фактора региона интродукции. Гемикрио- и субкриофиты смещены влево от оптимального значения. Криофиты оценены достоверно высшей успешностью интродукции в сравнении с гемикриофитами и акриофитами (рис. 10).

Среди криофитов наиболее устойчивы гемистенотопные и гемизвритопные гемикриптофиты (*Dianthus fischeri* Spreng., *Campanula glomerata* L., *C. latifolia*, *C. rapunculoides*, *Antennaria dioica*, *Pulmonaria mollissima*), геофиты (*Hemerocallis middendorfii*, *H. lilio-asphodelus*, *H. minor*, *Achillea nobilis*, *Convallaria majalis*), хамефиты-полукустарнички (*Vinca pubescens* d'Urv., *Eremogone saxatilis*) разного географического происхождения.

Субкриофиты достоверно более адаптированы к условиям степной зоны Украины в сравнении с акриофитами. Гемизвритопные и эвритопные субкриофиты отличаются высшей успешностью интродукции в сравнении со стенофитными. Это 1) европейские корневищные геофиты и гемикриптофиты (*Achillea ptarmica*, *Campanula persicifolia*); 2) малоазиатско-западносибирско-европейские эфемероиды (*Corydalis marschalliana*, *C. solida*), стержнекорневые (*Echinops ruthenicus*) и кисте-корневищные (*Stellaria holostea*) гемикриптофиты; 3) сибирско-европейские кисте-корневищные гемикриптофиты (*Campanula rotundifolia* L.); 4) среднеазиатско-западносибирско-европейские хамефиты-полукустарнички (*Herniaria glabra* L.); 5) евразийские корневищные гемикриптофиты (*Inula helenium*) и геофиты (*Poligonatum odoratum*); 6) западноазиатские стержнекорневые хамефиты-полукустарнички (*Aethionema grandiflorum*); 7) дальневосточно-

североамериканские гемикриптофиты (*Dendranthema arcticum*); 8) североамериканские геофиты (*Gaillardia aristata*); 9) североамериканско-евразийские хамефиты-полукустарнички (*Cerastium arvense* L.) и геофиты (*Polygonatum multiflorum*).

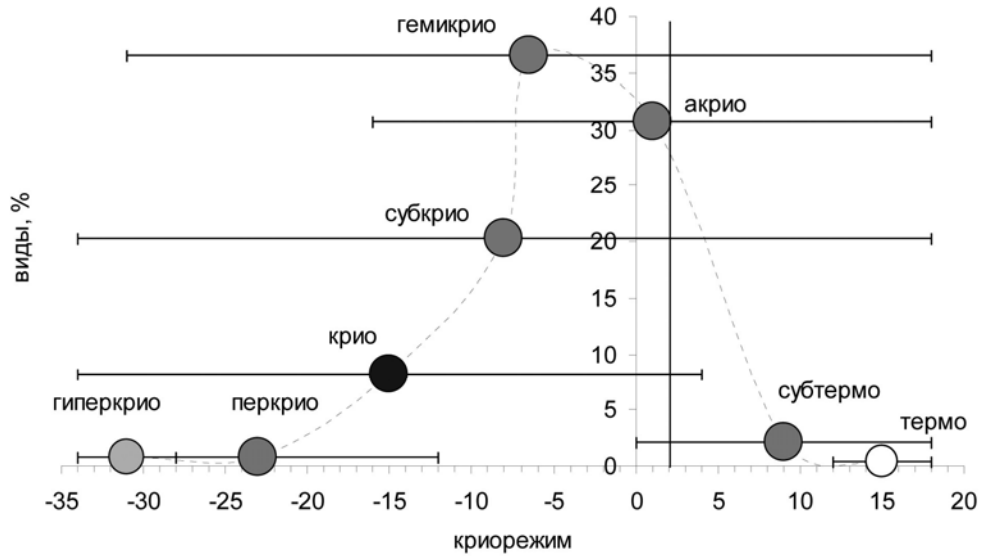


Рис. 9. Распределение экологических групп видов по отношению к криорежиму в коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины.

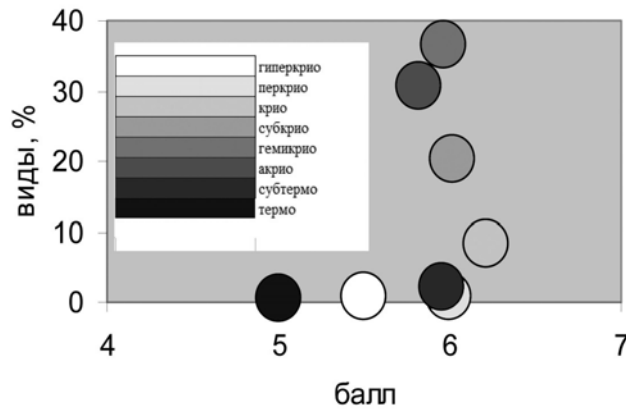


Рис. 10. Успешность интродукции видов в условиях степной зоны Украины в зависимости от отношения их к криорежиму.

Успешность интродукции акриофитов не зависит от амплитуды их экологической толерантности. Успешно интродуцированы стенотопные, гемистенотопные и гемиэвритопные.

Среди гемикриофитов более адаптированы в новых условиях произрастания гемистенотопные: 1) летне-зимнезеленые (*Alyssum montanum* L., *A. murale* M. Bieb., *Euphorbia myrsinites*) хамефиты-полукустарнички; 2) весенне-зимнезеленые (*Muscari botryoides*) и весенне-осенне-зимнезеленые (*Ornithogalum umbellatum*) луковичные геофиты. Также гемиэвритопные и эвритопные североамериканские виды (*Rudbeckia hybrida*, *Coreopsis grandiflora*, *C. lanceolata*, *Solidago canadensis*, *S. sempervirens*, *S. squarrosa*, *Eriophyllum lanatum*, *Liatris spicata*). Среди гемикриофитов некоторые стенотопные виды оценены высшим баллом успешности интродукции: 1) весенне-зимнезеленые (*Muscari armeniacum*, *M. leucostomum*, *M. racemosum*) и весенне-зеленые (*Hyacinthella pallasiana* (Steven) Losinsk., *Muscari szovitsianum* Baker, *Scilla tubergeniana*) луковичные геофиты; 3) летне-зимнезеленые (*Alyssum saxatile*, *Dianthus hypanicus* Andr.) и зимнезеленые (*Sedum spurium* M. Bieb.) хамефиты-полукустарнички.

Следовательно, высокой степенью адаптации среди гемистенотопных и стенотопных гемикриофитов и акриофитов отличаются летне-зимнезеленые и зимнезеленые хамефиты-полукустарнички; весенне-зимнезеленые, весенне-осенне-зимнезеленые и весеннезеленые луковичные геофиты.

Успешность интродукции видов повышается при возрастании амплитуды криорежима (рис. 11).

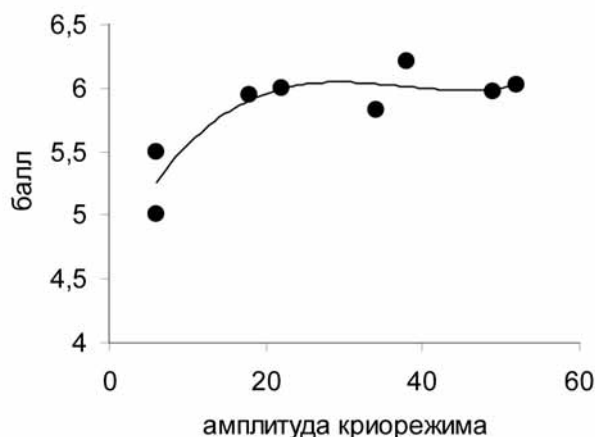


Рис. 11. Зависимость успешности интродукции видов в зависимости от амплитуды криорежима, °С.

Определены перспективные регионы, экосистемы которых являются донорами травянистых многолетников для успешной интродукции их в степную зону Украины. В сочетании двух экологических факторов – термо- и омборежима –

такими регионами являются Каскадные горы в Северной Америке (север Калифорнии, Вашингтон, Орегон), район Великих озер (Индиана, Пенсильвания, Нью-Йорк, Иллинойс, Айова, Северная Дакота, Южная Дакота, Огайо); юг Франции, северная и центральная часть Апеннинского полуострова, север Балканского полуострова, южные и восточные Карпаты, Среднедунайская низменность, Нижнедунайская низменность, юг Среднерусской возвышенности, Средиземноморское побережье Турции, Предкавказье, Западное Закавказье, Большой Кавказ, северо-восточный Китай, север острова Хонсю, север полуострова Корея, Шаньдунский полуостров, юг Сихотэ-Алиня.

С учетом термо-, омбро- и криорежимов перспективными регионами являются север Каскадных гор (Вашингтон), некоторые территории района Великих озер (Огайо, Пенсильвания); Карпаты, Среднедунайская и Нижнедунайская низменность, Среднерусская возвышенность, запад Большого Кавказа, Западное Закавказье, Предкавказье, полуостров Корея, север острова Хонсю. С учетом четырех экологических факторов перспективными географическими регионами являются все перечисленные выше, кроме Среднерусской возвышенности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, определена зависимость успешности интродукции 463 видов травянистых многолетников от экологической амплитуды их толерантности по отношению к термо-, контрасто-, омбро- и криорежимам. Выявлено, что высокой степенью адаптации обладают по отношению: 1) к терморегиму – субмезо-, мезо- и субмикротермы; 2) контрасторежиму – суб-, геми- и континенталы; 3) омброрежиму – субаридо-, субомбро-, мезоаридофиты и 4) криорежиму – гемикрио-, акрио- и субкриофиты.

Выявлено, что успешность интродукции видов увеличивается при возрастании амплитуды климатических факторов.

Составлен прогноз успешности интродукции видов травянистых многолетников в степную зону Украины. Высокой степенью адаптации, вероятно, обладают виды, ареал которых охватывает районы земного шара со средним значением терморегима $46 \text{ ккал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, контрасторежимом – 142 %, омброрежимом – -533 мм осадков, криорежимом – $-8,3^\circ\text{C}$.

С учетом четырех климатических факторов перспективными регионами для успешной интродукции травянистых многолетников в степную зону Украины являются север Каскадных гор (Вашингтон), некоторые территории района Великих озер (Огайо, Пенсильвания); Карпаты, Среднедунайская и Нижнедунайская низменность, запад Большого Кавказа, Западное Закавказье, Предкавказье, полуостров Корея, север острова Хонсю.

Список литературы

1. Конвенция по Биоразнообразию, (Рио-де-Жанейро, 3-14 июня 1992 года) – 32 с.
2. Малышев Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов / Л. И. Малышев // Ботан. журн. – 1969. – Т. 54. – № 8. – С. 1137–1146.

3. Малышев Л. И. Прогноз пространственного разнообразия и изученность флоры Сибири / Л. И. Малышев // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности: докл. всесоюз. совещ. – М.: Наука, 1994. – С. 42–52.
4. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Логос, 2001. – 327 с.
5. Миркин Б. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг – М., 1983. – 134 с.
6. Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю. И. Чернов // Успехи совр. биол. – 1991. – Т. 111. – Вып. 4. – С. 499–507.
7. Chapin III F. S. Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century / III F. S. Chapin, O. E. Sala, E. Huber-sannwald. – Springer-Verlag, New York, 2001. – P. 351–367.
8. Mayer H. Walbau auf naturgeschichtlicher Grundlage / H. Mayer. – Berlin: Pareyd, 1909. – 568 p.
9. Музичук Г. М. Нові підходи до розробки програм інтродукції та організації впровадження декоративних рослин у садівництво України / Г. М. Музичук // Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. “Досягнення та проблеми інтродукції рослин в степовій зоні України” (Нова Каховка, 18-20 жовтня 2007 р.). – Херсон: Айлант, 2007. – С. 89–91.
10. Флора СССР: В 30 – ти т. – М.; Л.: Наука, 1935. – Т. 4. – 760 с.; М.; Л.: Наука, 1936. – Т. 6. – 956 с.; М.; Л.: Наука, 1937. – Т. 7. – 792 с.; М.; Л.: Наука, 1939. – Т. 8. – 696 с.; М.; Л.: Наука, 1939. – Т. 9. – 542 с.; М.; Л.: Наука, 1941. – Т. 10. – 675 с.; М.; Л.: Наука, 1949. – Т. 14. – 790 с.; М.; Л.: Наука, 1949. – Т.15. – 742 с.; М.; Л.: Наука, 1950. – Т. 16. – 648 с.; М.; Л.: Наука, 1952. – Т. 18. – 802 с.; М.; Л.: Наука, 1954. – Т. 20. – 556 с.; М.; Л.: Наука, 1954. – Т. 21. – 704 с.; М.; Л.: Наука, 1955. – Т. 22. – 861 с.; М.; Л.: Наука, 1957. – Т. 24. – 502 с.; М.; Л.: Наука, 1959. – Т. 25. – 630 с.; М.; Л.: Наука, 1961. – Т. 26. – 940 с.; М.; Л.: Наука, 1963. – Т. 28. – 657 с.
11. Flora Europaea – Volume 1. Lycopodiaceae to platanaceae. – Cambridge at the University press, 1964.
12. Flora Europaea – Volume 4. Plantaginaceae to compositae (and) Rubiaceae. – Cambridge London New York Melbourne, 1976.
13. Flora Europaea Volume 3. Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge at the University Press, 1972.
14. Полетико О. М. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Справочник по номенклатуре родов и видов / О. М. Полетико, А. П. Мишенкова. – Л.: Наука, 1967. – 208 с.
15. Декоративные травянистые растения для открытого грунта: в 2-х т. – Т. 2. – Л.: Наука, 1977. – 458 с.
16. Интродукция растений природной флоры СССР. Справочник. – М.: Наука, 1979. – 431 с.
17. Декоративные растения СССР. – М.: Мысль, 1986. – 320 с.
18. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: справочник. – М.: Агропромиздат, 1988. – 223 с.
19. Луговые травянистые растения. Биология и охрана: справочник. – М.: Агропромиздат, 1990. – 183 с.
20. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 126 с.
21. Flora of North America. (www.efloras.org/flora).
22. Екофлора України. – Т. 1. Київ: Фітосоціоцентр, 2000. – 284 с.
23. Баканова В. В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта / В. В. Баканова. – Киев: Наук. думка, 1983. – С. 56–57.

ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL PREREQUISITES AND FORECAST OF INTRODUCTION SUCCESS OF HERBACEOUS PERENNIALS IN UKRAINE STEPPE

Krokhmal I. I.

*Institute for evolutionary ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, Ukraine
E-mail: dies_irae78@mail.ru*

The analysis of 463 species of herbaceous perennials of the world flora was performed and ecological and biological determinants of their introduction success in the Ukraine steppe were defined. High adaptation to the climatic conditions of the Ukrainian

steppe is characteristic for the following species: with life-forms of rosetteless hemicryptophytes and rosette geophytes; those with rhizomatous and bulbous roots; for xerophytic, subxerophytic and submesophytic by hydrotype species; for steppe and petrophyte by their coenotype species, and according to phenorhythm type for spring green ephemeroïds with summer-autumn-winter dormancy, long growing autumn-winter-spring green plants with summer dormancy and long growing spring-summer-autumn green plants with winter dormancy. It is revealed that Caucasian-West Asian, West Asian, European, European-Mediterranean, North American and Eurasian grassy perennial species are most adapted to the conditions of Ukrainian steppe.

Successful introduction of herbaceous perennials depends on their ecological amplitude relative to climatic factors: thermoregime, ombroregime, kontrastoregime and cryoregime. A high degree of adaptation is characteristic of the species whose range covers the areas of the globe with an average value of thermal regime making $46 \text{ kcal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$, contrast regime of 142 %, ombroregime of -533 mm precipitation, crioregime of $-8,3^{\circ}\text{C}$. Introduction success of the species turned out to be increasing with amplitude of the climatic factors.

We prognosticated introduction success of herbaceous perennials in the steppe zone of Ukraine. Regions – donors for their introduction are North Cascade Mountains (Washington), some areas of the Great Lakes (Ohio, Pennsylvania), the Carpathians, the Pannonian Plain and the Lower Danube, west of the Greater Caucasus, Western Transcaucasia, Ciscaucasia, Korean Peninsula, north of the Honshu island.

Keywords: amplitude of ecological tolerance, adaptation, regions-donors successfully introduced plant species.

References

1. The Convention on Biological Diversity, (Rio de Janeiro, 3-14 June 1992), 32 p.
2. Malyshev L. I., The dependence of the floristic richness on the external conditions and historical factors, *Botan. journ.* **54**, 1137 (1969).
3. Malyshev L. I., Forecast spatial diversity and studying the flora of Siberia, *Biodiversity: the degree taxonomic scrutiny: reports all-union conference.* (Science, Moscow, 1994).
4. Uitteker R., *Communities and ecosystems*, 327 (Logos, Moscow, 2001).
5. Mirkin B. M., Rozenberg G. S., *Explanatory dictionary of modern phytocenology*, 134 (Moscow, 1983).
6. Chernov Yu. I., Biological diversity: the essence and problems, *Successes of modern biology*, **111(4)**, 499 (1991).
7. Chapin III F., Sala S. O. E., Huber-sannwald E., *Global Biodiversity in a Changing Environment: Scenarios for the 21st Century* (Springer-Verlag, New York, 2001).
8. Mayer H., *Walbau auf naturgeschichtlicher Grundlage*, 568 (Pareyd, Berlin, 1909).
9. Muzychuk G. M., New approaches to programming introduction and implementation of ornamental plants in horticulture Ukraine, *Materials Intern. scientific-practic. conf. "Achievements and Challenges of plant introduction in the steppe zone of Ukraine"* (Aylant, Kherson: 2007).
10. *Flora USSR: in 30 v.* (Science, Moscow; Leningrad): **4**, 760 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1935); **6**, 956 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1936); **7**, 792 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1937); **8**, 696 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1939); **9**, 842 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1939); **10**, 675 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1941); **14**, 790 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1949); **15**, 742 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1949); **16**, 648 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1950); **18**, 802 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1952); **20**, 556 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1954); **21**, 704 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1954); **22**, 861 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1955); **24**, 502 p. (Science,

- Moscow; Leningrad, 1957); **25**, 630 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1959); **26**, 940 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1961); **28**, 657 p. (Science, Moscow; Leningrad, 1961).
11. *Flora Europaea* – Volume 1. Lycopodiaceae to platanaceae. (Cambridge at the University press, 1964).
 12. *Flora Europaea* – Volume 4. Plantaginaceae to compositae (and) Rubiaceae. (Cambridge London New York Melbourne, 1976).
 13. *Flora Europaea* Volume 3. Diapensiaceae to Myoporaceae. (Cambridge at the University Press, 1972).
 14. Poletiko O. M., Mishenkova A. P., *Ornamental herbaceous plants of open ground. Handbook of nomenclature of genera and species*, 208 (Science, Leningrad, 1967).
 15. *Ornamental herbaceous plants for open ground*, **2**, 458 (Science, Leningrad, 1977).
 16. *Introduction of plants of the natural flora of the USSR. Handbook*, 431 (Science, Moscow, 1979).
 17. *Ornamental plants of the USSR*, 320 (Thought, Moscow, 1986).
 18. *Forest herbaceous plants. Biology and conservation: handbook*, 223 (Agropromizdat, Moscow, 1988).
 19. *Meadow herbaceous plants. Biology and Conservation: handbook*, 183 (Agropromizdat, Moscow, 1990).
 20. Golubev V. N., *The biological flora of Crimea*, 126 (Publishing house «NBG-NSC», Yalta, 1996).
 21. *Flora of North America*. (www.efloras.org/flora).
 22. *Ekoflora Ukraine*. **1**, 284 (Fitosotsiotsentr, Kiev, 2000).
 23. Bakanova V. V., *Floral and ornamental perennials of open ground*, 56 (Scientific Thought, Kiev, 1983)