

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК 582.657.2/581.19

Г.И. Высочина

G. Vysochina

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ В СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА ГРЕЧИШНЫЕ (POLYGONACEAE Juss.)

Сообщ. I Род ТАРАН – *ACONOGONON* (Meissn.) Reichenb.

PHENOLIC COMPOUNDS IN SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE FAMILY POLYGONACEAE Juss. I. GENUS *ACONOGONON* (Meissn.) Reichenb.

Флавоноловые гликозиды являются основной группой веществ из комплекса фенольных соединений видов рода *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. Представлены “флавоноидные профили” 23 видов. Они видоспецифичны и являются отражением полиморфизма рода и его дифференциации в различных экологических условиях. Таксономическая обособленность, цельность рода проявляется в однородности состава флавоноловых агликонов. Для каждого вида это кемпферол, кверцетин и мирицетин.

Aconogonon alpinum, вероятно, ключевой вид рода. Он обладает не только самым обширным дизъюнктивным ареалом, но и самым большим набором флавоноловых гликозидов, найденных в других видах рода в различных сочетаниях. Из надземной части растений выделены и идентифицированы гликозиды: астрагалин, кверцитрин, авикулярин, гиперозид, кверцетин-3,7-диглюкозид, рутин, мирицитрин.

Polygonaceae Juss. – единственное семейство порядка Polygonales Lindl. Представители его широко распространены преимущественно в умеренно тёплых и субтропических областях. Разные авторы указывают в семействе от 30 до 50 родов и 1000–1750 видов (Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987; Цвелёв, 1989; Mabberley, 1993).

Сложная проблема естественных родов в семействе гречишных, стоящая перед систематиками, в последние годы находит своё решение. После неоднократной постановки вопроса в 1987 и 1988 годах о необходимости пересмотра объёма родов *Polygonum* L. s. l. и *Rumex* L. Н.Н. Цвелёв в 1993 году публикует вариант естественной системы Polygonaceae флоры СССР, принимая менее крупные, но более естественные роды. Процесс выделения новых, более мелких родов, произведенный в семействе, виден на примере материалов двух изданий сводки С.К. Черепанова (1981, 1995). Если в первом издании приведено 11 родов,

то во втором – 19. Полиморфизм рода *Polygonum* L. s. l. дал основание для разделения его на несколько родов.

Успехи систематики в последние десятилетия во многом связаны с изучением фенольных соединений и особенно флавоноидов. К настоящему времени составлены хемотаксономические сводки по всем крупным семействам высших растений, проведена своеобразная ревизия существующих систем. Однако семейство Polygonaceae в этом отношении составляет исключение. Цель настоящего исследования – изучить фенольный комплекс представителей 16 внетропических родов семейства гречишные на территории Евразии, выявить их специфичность по этому признаку и на основании сравнительного анализа таксонов различного уровня уточнить систематическое положение отдельных видов. В первую очередь представлены роды, входившие ранее в состав *Polygonum* s. l.

Род 1. ТАРАН – ACONOGONON (Meissn.) Reichenb. содержит исключительно многолетние виды с метелковидным общим соцветием и постоянным количеством частей цветка. Около 35 видов во внетропической Евразии и в западной части Северной Америки; некоторые виды введены в культуру как декоративные, кормовые и технические растения (Цвелёв, 1993, 1996). В системе рода *Aconogonon* Н.Н. Цвелёва (1993), включающей 31 вид, выделены 3 секции и 11 подсекций.

Только три вида рода *Aconogonon* (*A. alpinum*, *A. diffusum*, *A. riparium*) имеют евразийский ареал, остальные связаны с азиатской частью Евразии и имеют ареалы азиатского типа. Это свидетельствует об особой роли территории Азии и, в частности, Сибири в становлении этого рода. Сибирские виды рода имеют евросибирский, монголо-сибирский и сибирский подтипы ареалов (рис. 1) (здесь и далее приняты подразделения на подтипы ареалов А.В. Положий (1972)). Виды, не заходящие в Сибирь, приурочены к трём регионам бывшего СССР – Средней Азии, Дальнему Востоку и Кавказу. В основе формирования рода лежало мезофильное начало тургайской флоры, а позднейшее развитие происходило сопряжённо с теми глубокими трансформациями, которые пережила южная часть сибирской платформы в поздне-третично-четвертичное время (Соболевская, Высочина, 1977). Экологический спектр достаточно разнообразен и связан с факторами влагообеспеченности и высотой над у. м. В основном это растения скал, каменистых склонов и россыпей высокогорного пояса с различной степенью увлажнения, сухих степей, а также прибрежных песков и галечников. Экологическая дифференциация видов *Aconogonon* шла по нескольким направлениям. Суровые условия севера способствовали развитию по пути приспособления к гольцовым и скальным местообитаниям. В эту группу видов входят: *A. ajanense*, *A. ochreatum*, *A. riparium*, *A. alascanum*, *A. pseudoajanense*, *A. tripterocarpum*, *A. amgense*, *A. savatieri*. По пути ксерофитизации шло развитие южносибирских и северомонгольских видов: *A. valerii*, *A. chlorochryseum*, *A. chaneyi*, *A. divaricatum*, *A. angustifolium*. Центрами интенсивного видообразования рода стали территории высокогорий Прибайкалья, Средней Азии и Кавказа.

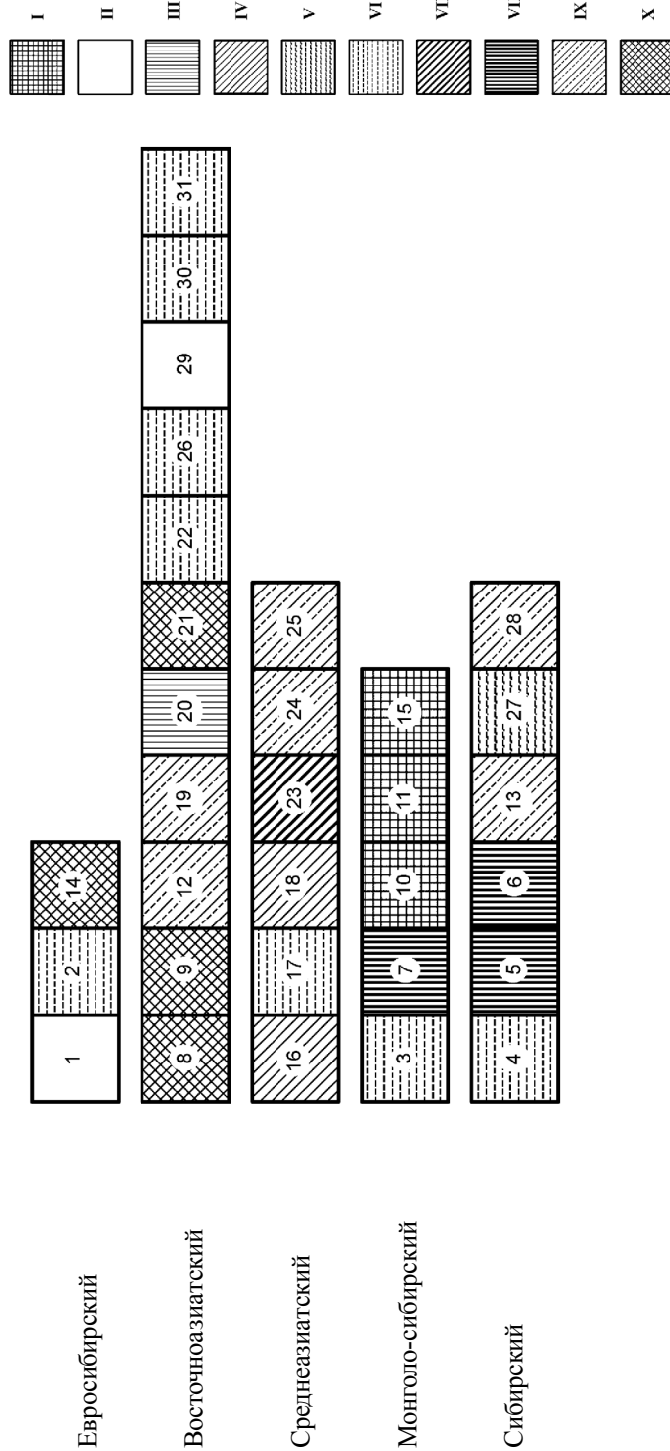


Рис. 1. Экологический спектр видов рода *Asopogon* (Meissn.) Reichenb. на территории России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) в связи с их географическим распространением

Условные обозначения: 1 – *A. alpinum*, 2 – *A. diffusum*, 3 – *A. valerii*, 4 – *A. chlorochryseum*, 5 – *A. subsericeum*, 6 – *A. bargusinense*, 7 – *A. sericeum*, 8 – *A. jurii*, 9 – *A. middendorffii*, 10 – *A. chanevii*, 11 – *A. divaricatum*, 12 – *A. ajanense*, 13 – *A. ochreatum*, 14 – *A. riparium*, 15 – *A. angustifolium*, 16 – *A. coriartum*, 17 – *A. zakitrovii*, 18 – *A. bucharicum*, 19 – *A. panjutinii*, 20 – *A. limosum*, 21 – *A. tzvelevii*, 22 – *A. alascatum*, 23 – *A. songaricum*, 24 – *A. hissaricum*, 25 – *A. zaravschanicum*, 26 – *A. pseudoajanense*, 27 – *A. tripterocarpum*, 28 – *A. amgense*, 29 – *A. relictum*, 30 – *A. savatieri*, 31 – *A. weyrichii*

I – мезоксерофиты, II – мезофиты, III – мезогигрофиты, IV – мезопсихрофиты, V – гигропсихрофиты, VI – ксеропетрофиты, VII – психрофиты, VIII – псаммофиты, IX – психрофиты-петрофиты, X – мезопетрофиты

Специфические условия горных районов стимулировали образование новых видов и форм, экологическая дифференциация которых шла по линии психрофитизации. Сибирские виды *A. sericeum*, *A. subsericeum*, *A. bargusinense* имеют узкую экологическую приуроченность, будучи псаммофитами.

Широкая экологическая амплитуда рассматриваемого рода является базой для возникновения новых видов, разновидностей и экотипов. В целом род *Aconogonon* – достаточно органичная таксономическая единица, цельная по своему происхождению и развитию, представляющая большой интерес для ботанических и биохимических исследований.

Рассмотрим подробнее отдельные виды рода *Aconogonon* в аспекте взаимосвязи их систематического положения и состава фенольных соединений.

Aconogonon alpinum (All.) Schur (*Polygonum alpinum* All., *P. undulatum* Murr., *P. polymorphum* Ledeb.) – таран альпийский, горец альпийский, горный. Встречается в различных растительных поясах на лугах, лесных полянах, каменистых склонах и скалах, в степях, по берегам рек и ручьёв, заходит в горы от лесного до высокогорного пояса.

Имеет обширный дизъюнктивный ареал, охватывающий почти всю территорию бывшего СССР, Монголию, Японию, Китай, горы Западной Европы, по некоторым данным, Северную Америку (Григорьев, 1936). По мнению С.С. Харкевича (1966), столь обширный ареал, включающий все горные сооружения умеренного пояса, безусловно скрывает “ряд географических рас, отличающихся биологическими особенностями, находящими своё выражение также и в морфологии”. На значительный полиморфизм видов секции *Aconogonon* рода *Polygonum* L. s. l. указывал в своё время М.Г. Попов (1959).

О древнем возрасте *A. alpinum* свидетельствует его ареал, ранее, по-видимому, бывший сплошным, а затем подвергшийся регрессу и дизъюнкции в результате ледниковых катастроф четвертичного периода, а также широкая амплитуда его биологической приспособляемости (Соболевская, Высочина, 1970). На территорию Северной Америки этот вид мог проникнуть лишь в какое-то время третичного периода. Третичный возраст *P. alpinum* устанавливают Е.В. Вульф и И.К. Пачосский (цит. по: Кузнецов, 1957). Возникнув, вероятно, на территории Восточноазиатской флористической области, он расселился далее на север и запад по возникшим на территории Сибири поднятиям и вошёл в состав растительности альпийского пояса гор. Широкое распространение этого высокогорного ореофита на территории Евразии в составе луговых и разнотравно-ковыльных степей М.Е. Лавренко (1938) рассматривал как вторичное явление и относил *P. alpinum* к группе гляциальных реликтов – “сниженных альпийцев” (по Д.И. Литвинову), оставшихся на низкогорьях и равнинах после регресса ледников. Это ещё раз подчёркивает тот факт, что к началу четвертичных оледенений рассматриваемый вид был уже сформирован, и его полиморфизм и широкая экологическая амплитуда – явления исторически сложившиеся.

Познание исторических корней того или иного вида несёт определённый биологический смысл. Качественный состав и содержание природных

соединений, определяющих направленность метаболизма и полезный потенциал, находятся в прямой связи не только с теми конкретными условиями, в которых растения произрастают сейчас, но и зависят от их экологической природы, сформировавшейся на фоне противоречивых смен климата в прошлом. Несмотря на свой древний возраст, *A. alpinum* прекрасно адаптирован в современной обстановке в различных экологических условиях. Обладая чрезвычайно пластичным типом метаболизма, этот вид способен чутко реагировать на малейшие изменения условий произрастания, что выражается внешне в варьировании его морфологических признаков. В условиях постоянного напряжения физиолого-биохимических процессов фенольные соединения, в частности, флавоноиды, могут быть определённым показателем пластичности, ввиду чего их изучение, связанное с динамикой вида, его дифференциацией в текущий исторический момент, представляет определённый интерес.

Флавонолы являются пигментами, функционально связанными с защитой растительного организма от УФ излучения. Это одна из ведущих групп природных соединений *A. alpinum*, местообитаниями которого часто являются крайние условия существования. В некоторых жизненных обстоятельствах эти растения способны накапливать до 10% флавонолов, при этом диапазон изменчивости их содержания колеблется от 2.04% до 10.35% в цветках, от 1.61% до 7.68% в листьях и от 1.05% до 6.16% в надземной части.

Растения, собранные в Хакасии близ пос. Троицкое на суходольном лугу в фазе массового цветения, были исследованы с целью идентификации агликонов и основных гликозидов флавонолов. Агликонами *A. alpinum* являются кемпферол,

Таблица

Основные флавонолы *Aconogonon alpinum* (All.) Schur и их характеристика

Тривиальное и химическое название	Элементарная формула	УФ спектр в эталоне (нм)	Rf в H ₂ O	Продукты гидролиза
Кемпферол (3,5,7,4'-тетраоксифлаванон)	C ₁₅ H ₁₀ O ₆	365,267	0	-
Кверцетин (3,5,7,3',4'-пентаоксифлаванон)	C ₁₅ H ₁₀ O ₇	374,258	0	-
Мирицетин (3,5,7,3',4',5'-гексаоксифлаванон)	C ₁₅ H ₁₀ O ₈	378,256	0	-
Астрагалин (кемпферол-3-0- B-D-глиукопиранозид)	C ₂₁ H ₂₀ O ₁₁	358,259	0,13	кемпферол + глюкоза
Кверцигрин (кверцетин-3-0- α-L-рамнозид)	C ₂₁ H ₂₀ O ₁₁	354,258	0,19	кверцетин + рамноза
Авикулярин (кверцетин-3-0- α-L-арабинофуранозид)	C ₂₀ H ₁₈ O ₁₁	360,259	0,07	кверцетин + арабиноза
Гиперозид (кверцетин-3-0- B-D-галактопиранозид)	C ₂₁ H ₂₀ O ₁₂	359,254	0,09	кверцетин + галактоза
Кверцетин-3,7-0-диглюкозид	C ₂₇ H ₂₈ O ₁₇	355,265	0,33	кверцетин + глюкоза
Рутин (кверцетин-3-0- B-рутинозид)	C ₂₇ H ₂₉ O ₁₆	361,258	0,23	кверцетин + глюкоза + рамноза
Мирицитрин (мирицетин-3-0-рамнозид)	C ₃₁ H ₃₀ O ₁₇	362,259	0,15	кверцетин + рамноза

кверцетин и мирицетин (табл.).

Основными флавоноловыми гликозидами, идентифицированными нами по Т. Мэбри (Mabry et al., 1970), являются следующие: астрагалин, кверцитрин, авикулярин, гиперозид, 3,7-О-диглюкозид кверцетина, рутин, мирицитрин. Физико-химические характеристики гликозидов приведены на в таблице. Так как гликозиды кемпферола и мирицетина содержатся в незначительном количестве, *A. alpinum* может считаться продуцентом гликозидов кверцетина.

На рисунке 2 представлены схемы двухмерных хроматограмм этанольных экстрактов других доступных нам видов рода в сравнении с *A. alpinum*. Очевидно, что *A. alpinum* обладает не только самым большим набором гликозидов, но, к тому же, почти все его гликозиды мы находим в других видах рода в различных комбинациях.

Образование сходных видов при их географической изоляции подтверждает позицию ряда авторов об исходном положении *A. alpinum* для всех остальных видов рода *Aconogonon* (Кузнецов, 1957; Харкевич, 1966). “Если виды соприкасаются своими ареалами и связываются в полосах соприкосновения промежуточными формами, то они являются генетически близкими между собою” (Кузнецов, 1957). Так как *A. alpinum* имеет самый обширный ареал, включающий в себя ареалы всех остальных видов рода, будучи полиморфным, изобилует множеством переходных форм, он, вероятно, является ключевым в роде *Aconogonon*. Этот вывод, полученный ранее на основании анализа морфологических признаков, подтверждается и биохимическими признаками. В связи с этим вполне вероятным является предположение о том, что *A. alpinum* мог дать под влиянием различных эколого-географических условий среды в различных точках ареала (особенно по периферии и в горных районах) гамму родственных видов, тесно связанных с ним и до сих пор (Соболевская, Высочина, 1970).

Полиморфизм *A. alpinum*, давший основание говорить о вероятном существовании его географических рас, был подтверждён на примере изучения этого вида в природных условиях различных регионов Кавказа и в сравнительной культуре в Киеве С.С. Харкевичем (1966). Этим автором была установлена обособленность кавказских сборов от собственно *P. alpinum* All., распространённого в Западной Европе, описанного Allioni в 1785 году. Оказалось, что на Кавказе произрастают две географические расы, комплекс биологических и морфологических особенностей которых дал основание трактовать их как самостоятельные виды – *Polygonum panjutinii* Charkev. (горец Панютинина) и *P. dshawachischwili* Charkev. (горец Джавахишвили). Как *P. panjutinii* была описана раса с укороченными вертикальными корневищами, не способная к вегетативному размножению (близкая к *P. coriarium* Grig.), как *P. dshawachischwili* – раса с ползучими корневищами, обеспечивающими успешное вегетативное размножение (близкая к *P. alpinum* All.). Кроме того, С.С. Харкевичем было отмечено, что “*P. alpinum* auct. fl. As. Med. не тождествен западноевропейскому виду, из чего следует необходимость восстановить для него наименование *Polygonum undulatum* Murr.”. Именно под этим названием описывал П.Н. Крылов (1930) свои алтайские сборы.

Мы посчитали целесообразным выявить особенности качественного состава флавоноидов кавказских сборов по сравнению со сборами азиатского происхождения и *P. alpinum* auct. fl. Med. Eur., а также выяснить, специфичны ли хроматографические наборы флавоноидных гликозидов для двух кавказских видов, могут ли они характеризовать эти виды так же, как, например, морфологические особенности, отличающие их. Кавказские виды рода *Aconogonon* были любезно предоставлены в наше распоряжение С.С. Харкевичем.

Типичные экземпляры *A. alpinum*, приводимые П.Н. Крыловым под названием *P. undulatum* Murr., собранные нами на субальпийском лугу Курайского хребта на высоте 2350 м, содержали 19 флавоноловых гликозидов (рис. 2). В растениях, выращенных на участке Киевского республиканского ботанического сада из корневых систем, полученных из Пьемонта (Франция), был выявлен значительно сокращённый набор компонентов – 7. Подобная редукция флавонолового состава была отмечена нами для растений, собранных в лиственничном лесу в горно-лесном поясе Курайского хребта на высоте 2050 м. Таким образом, отличие растений, выращенных из корневищ, полученных из Пьемонта, от растений азиатского происхождения находится в пределах их биохимической изменчивости, связанной с условиями произрастания.

Наряду с совокупностью биологических и морфологических признаков каждый из этих видов может быть охарактеризован определённым набором флавоноидных гликозидов. При сравнении хроматограмм (рис. 2) обращает на себя внимание их биохимическое сходство и близость к *A. alpinum*, что вполне естественно, если предположить их происхождение как географических рас последнего. Доказательством таксономической обособленности *A. panjutinii* и *A. dshawachischwilii* является устойчивость качественного состава флавоноидов, сходство всех изученных образцов одного вида. Нам кажется правомерным их выделение в качестве самостоятельных видов. К такому же выводу приходит Д. Исомиддинова (1980) на основании сравнительного изучения анатомического строения семядолей, листа, стебля, плода и семени. Следует сказать, что Н.Н. Цвелёв (1993) не признаёт *A. dshawachischwilii* за самостоятельный вид, относя его в синонимы к *A. alpinum*, тогда как *A. panjutinii*, морфологически близкий к *A. coriarium*, им признан. Сходны эти виды и по составу флавоноидов, хотя есть и отличия: в *A. panjutinii* превалируют гликозиды кверцитрин и авикулярин, в *A. coriarium* – кверцитрин и гиперин; состав гликозидов последнего сокращён.

Развитие видов, относящихся к среднеазиатскому подтипу ареалов – *A. coriarium*, *A. bucharicum*, *A. songaricum*, *A. hissaricum*, связанных с горными системами Средней Азии, шло по линии психрофитизации. В связи с этим обращает на себя внимание их значительная близость, при этом два первых вида совершенно идентичны, одинаковы у них и преобладающие гликозиды: кверцитрин, гиперин и астрагалин (рис. 2). Не всеми признаётся правомерность выделения *A. bucharicum* в самостоятельный вид. В связи с этим мы поддерживаем взгляды А.Д. Ли (1953), А.П. Чукавиной (1961, 1971) и С.Х. Чеврениди (1965) о недостаточности оснований для выделения *A. bucharicum* в самостоя-

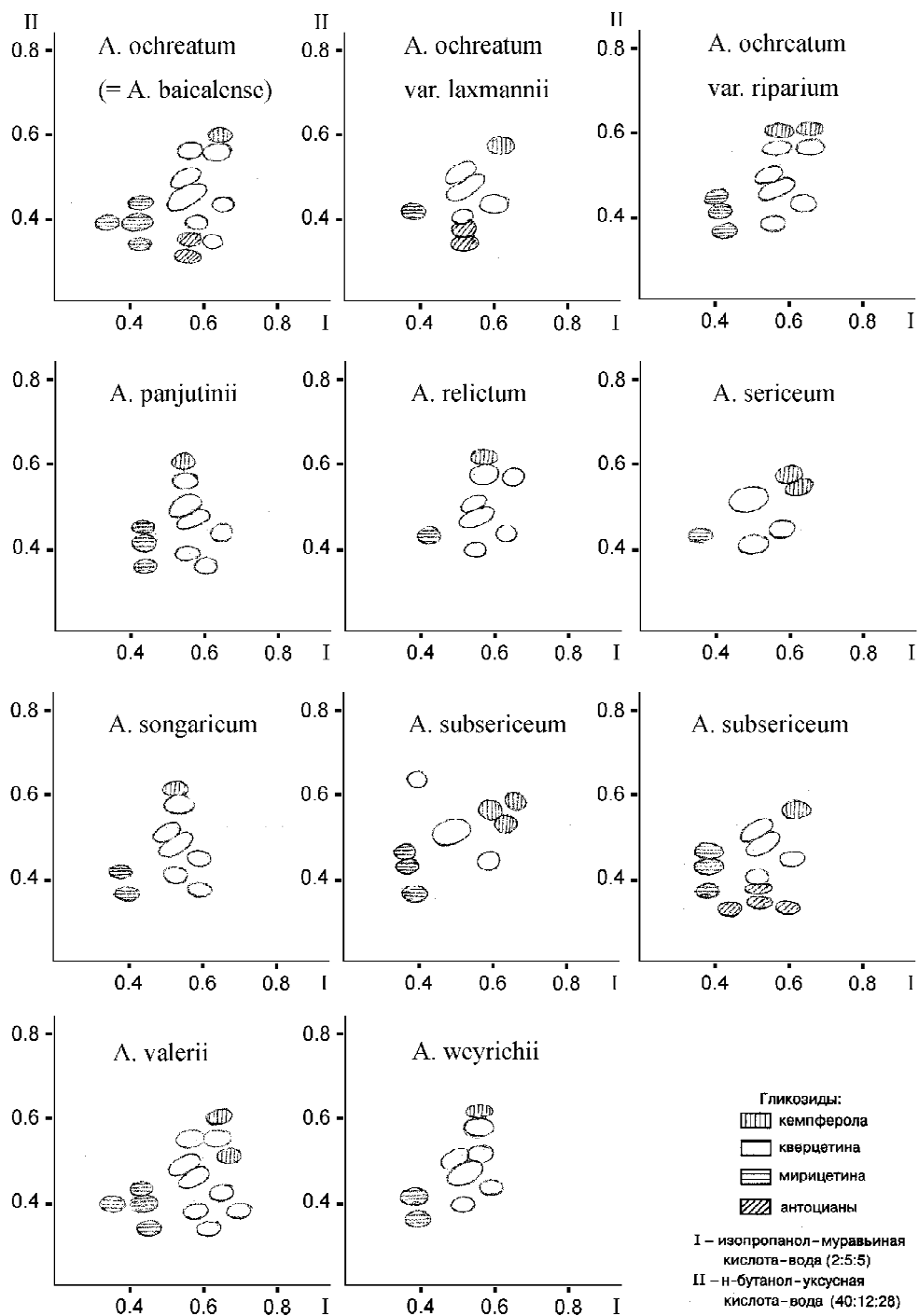
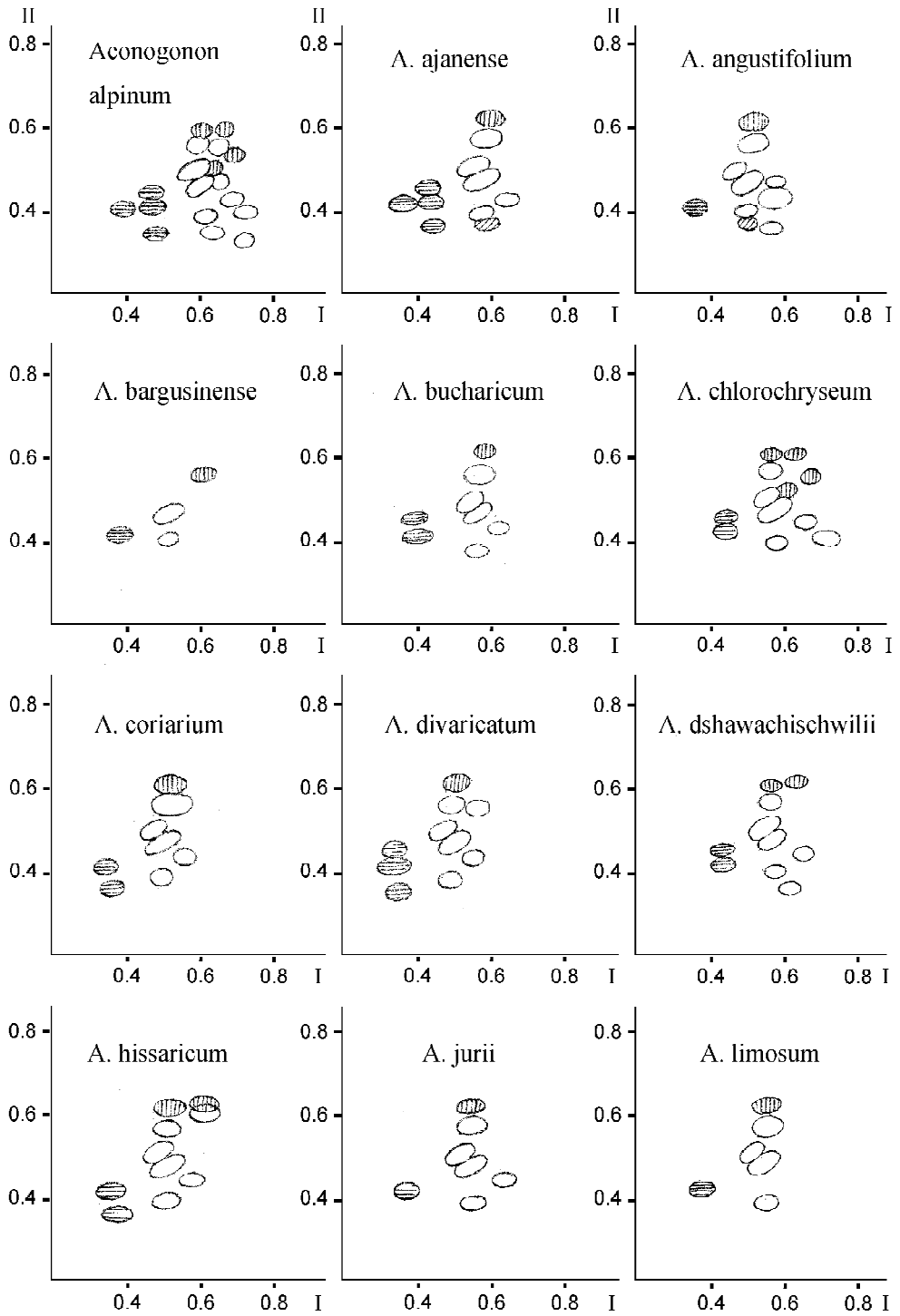


Рис. 2. «Флавоноидные профили» видов рода *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. (Схемы двумерных хроматограмм этанольных экстрактов листьев)



Продолжение рисунка 2.

тельный вид и вместе с ними принимаем более широкий объём полиморфного вида *A. coriarium*. *A. songaricum* отличается от *A. coriarium* наличием добавочного компонента и другой триадой ведущих гликозидов, в состав которой входят авикулярин, кверцитрин и рутин. Из среднеазиатских видов *A. hissaricum* имеет самый большой набор гликозидов, главными гликозидами являются гиперин, астрагалин и авикулярин. Биохимическая близость *A. coriarium* и *A. songaricum* соответствует делению среднеазиатских видов на ряды, предложенному С.Х. Чеврениди (1965).

М.Г. Попов, выдающийся исследователь флоры Сибири, изучивший районы, примыкающие к озеру Байкал, считал их крупным центром видообразования рода *Aconogonon*, причём так же, как и другие авторы, связывал прибайкальских представителей с *A. alpinum* (*P. alpinum*). Он писал во “Флоре Средней Сибири” (1959): “5 очень близких, благодаря переходным формам сливающихся друг с другом видов, формальным типом которых является *P. alpinum* All., с широким ареалом, достигающим до Байкала и, по “Флоре СССР”, до Тихого океана. Вокруг Байкала к нему прибавляются 4 других – сперва (на западе, в Предбайкалье) *P. angustifolium* с линейными листьями, у Байкала низкорослый *P. laxmannii*, а в Забайкалье *P. divaricatum* и *P. ajanense*. Арктический сибирский *P. ochreatum* также, видимо, мало отличается от *P. laxmannii*”. *A. ochreatum* var. *laxmannii* связан многочисленными переходными формами с близкородственными расами *A. angustifolium*, *A. divaricatum* и *A. ajanense*. *A. riparium* очень близок к *A. ochreatum*, за разновидность которого часто принимается – *A. ochreatum* var. *riparium* (Цвелёв, 1993; Черепанов, 1995). Отмечается также обилие переходных форм между *A. ochreatum* var. *riparium* – *A. angustifolium*, *A. ochreatum* (= *A. baicalense*) – *A. angustifolium*, *A. divaricatum* – *A. alpinum*, *A. divaricatum* – *A. ochreatum* var. *riparium*, *A. divaricatum* – *A. ajanense* и пр. с совершенно разнообразными вариантами опушения, формы листа и ветвления. Типовые образцы выделяются авторами с учётом характера местообитания. Так, *A. ochreatum* var. *riparium* встречен нами на сыпучих песках и галечниках по берегам оз. Байкал (о. Ольхон). В глубине острова, под пологом лиственничного леса, произрастает типичный *A. angustifolium*, при этом возможно проследить массу переходных форм между этими видами, продвигаясь от берега к лесу. Отличаясь своеобразным “флавоноидным профилем”, *A. ochreatum* var. *riparium* всё же близок к выше названным видам в пределах подсекции *Divaricata* Н.Н. Цвелёва (1993). *A. ajanense*, близкий к *A. ochreatum* var. *riparium*, является, вероятно, гольцовой формой последнего, занимая соответствующие ниши в гольцах, среди скал и осыпей (Попов, Бусик, 1966). На фоне чрезвычайного разнообразия географических и экологических рас проведение чётких морфологических границ в этом комплексе видов затруднительно (Петровский, 1966). Особую роль в образовании множества переходных форм и разновидностей играют процессы гибридизации, однако этот вопрос является совершенно не разработанным. На рисунке 2 представлены “флавоноидные профили” наиболее типичных образцов выше перечисленных видов. Отмечается видоспецифичность этих профилей.

Особо следует отметить эндемичные прибайкальские виды *A. sericeum*, *A. bargusinense* и *A. chlorochryseum*, достаточно ярко выраженные псаммофиты. *A. sericeum* обладает устойчивым флавоноидным комплексом: он практически одинаков у сборов с западного и восточного побережий оз. Байкал. Отличается от других видов рода полным отсутствием авикулярина, имеет значительно сокращённый набор гликозидов (всего 6). *A. bargusinense* считают видом, очень близким к *A. sericeum*. В этом виде сокращение комплекса гликозидов пошло ещё дальше – до 4 компонентов, хотя общая главная закономерность сохраняется: они представляют все три агликона – кемпферол, кверцетин и мирицетин. Что касается *A. chlorochryseum*, то этот вид, несомненно, находится в более близком родстве *A. alpinum* и правильно был помещён Н.Н. Цвелёвым (1993) в подсекцию *Aconogonon*, а не *Sericea*, от видов которой он значительно отличается.

Качественный состав флавоноидов можно успешно использовать при определении сборов. Так, сомнительные сборы с южного побережья о. Большой Ушканый на оз. Байкал (каменистый береговой пляж, 22.07.60 г.) были определены и как *P. riparium*, и как *P. laxmannii* и *P. subsericeum*. По составу флавоноидов очевидно, что они относятся к родству *A. sericeum* и, скорее всего, это *A. subsericeum*. Что касается происхождения этого вида, то его возникновение в результате гибридизации *A. sericeum* с каким-либо родственным видом вполне возможно. По Н.Н. Цвелёву (1993), это может быть *A. chaneyi* или *A. ajanense*, но никак не *Knorringia sibirica*, как считал М.Г. Попов (1959). Мы согласны с этой точкой зрения, *K. sibirica* имеет совершенно иной “биохимический профиль”, с другим составом флавоноидных компонентов, кроме того, содержит антрахиноны.

Что касается деления рода *Aconogonon* на секции и подсекции, предпринятого Н.Н. Цвелёвым (1993), то подтвердить его по изучаемым биохимическим признакам затруднительно: все виды настолько сходны, обнаруживая родство с *A. alpinum* при различной комплектации компонентов его более сложного состава, что провести какие-либо их группировки невозможно. Некоторую автономию, правда, проявляет комплекс видов из подсекции 2. *Sericea* – *A. sericeum*, *A. subsericeum* и *A. bargusinense*.

Сибирские виды, ареалы которых заходят далеко на север, а также сибирский высокогорный вид *A. ochreatum* (= *A. baicalense*) склонны к синтезу антоциановых производных не только в конце или начале вегетации, но и в цветении. В *A. tripterocarpum* это гликозиды цинидина и дельфинидина, в остальных видах – цианидина. В группе психрофильных видов сибирского и восточноазиатского подтипа ареалов количество флавоноловых гликозидов увеличивается в ряду: *A. ochreatum* var. *laxmannii* (6) – *A. tripterocarpum* (8) – *A. ajanense* (10) – *A. ochreatum* (syn. *A. baicalense*) (12).

Виды восточноазиатского подтипа ареалов очень близки по своей экологической природе, обнаруживая своё происхождение от мезофильной тургайской флоры. *A. jurii* произрастает в широколиственных лесах и на лугах. *A. limosum* относится к группе мезогигрофитов, растёт по долинам рек в уреме в условиях большой влажности почвы и воздуха. Типичный мезофит *A. relictum* встречается

по лесным ручьям и в высокоствольной речной уреме. Эти виды, сходные по своей экологии, происхождению и ареалам, близки и по качественному составу флавоноловых гликозидов, что свидетельствует об их близком родстве. В то же время, каждому виду свойственен свой набор гликозидов, отличающий его от двух других. Число компонентов увеличивается в ряду *A. limosum* (6) – *A. jurii* (7) – *A. relictum* (8).

Особо следует сказать об *A. weyrichii*. Сомнительное систематическое положение этого вида в составе секции *Pleuropterus* (Turcz.) Benth. et Hook. рода *Polygonum* (Комаров, Григорьев, 1936) давало повод различным авторам неоднократно обращаться к этому вопросу. Так, Г.М. Балабас (1961), А.М. Черняева (1966), Д. Исомиддинова (1980) и В.П. Мишуров (1984) оспаривали его принадлежность к этой секции, тем более что ранее А.Н. Steward (1930) включал горец Вейриха в состав секции *Aconogonon* Meissn. Близость *A. weyrichii* к видам секции *Aconogonon* отмечена также на основании палинологических (Hedberg, 1946) и биохимических данных (Hörhammer, Scherm, 1955; Полякова, 1968; Высочина, 1969). В наземной части растений нами обнаружены флавоноловые гликозиды, являющиеся производными трёх типичных для *Aconogonon* агликонов – кемпферола, кверцетина и мирицетина. Кроме того, этот вид не содержит антрахинонов, характерных для двух других видов ряда *Elatae* Kom. секции *Pleuropterus* (ныне род *Reynoutria* Houtt.). Он занял своё законное положение в системе рода *Aconogonon*, предложенной Н.Н. Цвелёвым (1993), выделившим его, однако, вместе с *A. savatieri* в подсекцию *Weyrichia* Tzvel. Это выделение нам кажется обоснованным: *A. weyrichii* является единственным видом, из изученных нами, содержащим кумарины (Левашова, Жданова, 1990).

Подводя итог изложенному, можно сделать заключение, что род *Aconogonon* является автономной, достаточно хорошо обособившейся таксономической единицей, возникшей в азиатской части Евразии и далее распространившейся на другие континенты.

Экологическая дифференциация рода шла по нескольким направлениям: суровые условия севера способствовали развитию по пути приспособления к гольцовым, тундровым и скальным местообитаниям, южно-сибирские и северомонгольские виды формировались по пути ксерофитизации, специфические условия горных районов стимулировали образование новых видов и форм, экологическая эволюция которых шла по линии психрофитизации. Разнообразие экологических типов растений объясняет основную особенность рода – его полиморфизм.

Таксономическая обособленность и цельность рода *Aconogonon* подчёркивается единообразием агликонового состава его флавоноидов – это флавонолы кемпферол, кверцетин и мирицетин для всех видов без исключения. Полиморфизм рода проявляется в разнообразии гликозидного состава флавонолов, знание которого может быть использовано при исследовании степени родства видов и внутривидовой дифференциации. Качественный состав флавоноловых гликозидов видоспецифичен.

Исходной формой для большинства видов рода мог быть чрезвычайно

полиморфный *A. alpinum*, гляциальный реликт, широко распространившийся в северном полушарии ещё до начала четвертичных оледенений. Данные по составу гликозидов подтверждают его ключевое положение: *A. alpinum* обладает не только самым обширным ареалом, но и самым большим набором флавоноловых гликозидов, которые присутствуют в других видах рода в различных сочетаниях, отражая их специфичность.

Место и время сбора образцов, фаза вегетации:

Aconogonon ajanense – Бурятия, Становое нагорье, хр. Южно-Муйский, верховья р. Киндикан, гольцовый пояс, щебнистый склон; 25.07.65; массовое цветение;

A. alpinum – Алтай, окр. пос. Курай, Курайский хр., субальпийский пояс, субальпийский луг на выс. 2350 м; 26.07.63; массовое цветение;

A. angustifolium – Бурятия, окр. г. Кяхта, степной склон сопки; 1.07.65; массовое цветение;

A. bargusinense – Бурятия, Баргузинский район, берег р. Улан-Бурга, песчаные дюны; 21.08.65; конец цветения;

A. bucharicum – Казахская ССР, г. Алма-Ата, опытный участок Ботанического сада АН Каз. ССР, выс. 800 м; 03.06.68; начало цветения;

A. chlorochryseum – Читинская область, Становое нагорье, Чарская котловина, в 7.5 км к юго-западу от с. Чара, урочище “Пески”; 01.08.64; конец цветения;

A. coriarium – Северный склон Гиссарского хр., русло р. Джиджикрут, влажно; 28.06.66; массовое цветение;

A. divaricatum – Бурятия, окр. пос. Хоринск, долина р. Уда, остепнённый луг на выс. 550 м; 08.08.65; конец цветения;

A. dshawachischwillii – Ставропольский край, Зеленчукский район, ущелье Большого Дука, каменистый южный склон; 30.07.64; массовое цветение;

A. hissaricum – Южный склон Гиссарского хр., бассейн р. Варзоб, окр. верхнего рудника на выс. 3600 м; 6.07.64; массовое цветение;

A. jurii – Московская область, г. Москва, экспозиция ГБС АН СССР; 1.07.65; массовое цветение;

A. limosum – Приморский край, Шкотовский район близ с. Сеинбар, пойма реки; июль 1968 г.; массовое цветение;

A. ochreatum (syn. *A. baicalense*) – Иркутская область, Маломорское побережье оз. Байкал, долина р. Сарма, крутой степной склон; 01.09.99; плодоношение;

A. ochreatum var. *laxmannii* – Бурятия, Кабанский район, восточный берег оз. Байкал близ с. Посольское; 14.07.40; массовое цветение;

A. ochreatum var. *riparium* – Маломорское побережье оз. Байкал, о. Ольхон, в 1 км севернее пос. Хужир, песчаный берег; 02.07.81; массовое цветение;

A. panjutinii – Кавказ, Средне-Эрманское ущелье, восточная экспозиция, выс. 2350 м; 06.07.54; массовое цветение;

A. relictum – Московская область, г. Москва, опытный участок ГБС АН СССР; 09.07.65; массовое цветение;

A. sericeum – Бурятия, окр. пос. Подлопатки, в долине р. Хилок, песчаная степь; 15.07.65; массовое цветение;

A. songaricum – Киргизия, хребет Каракатты, средняя часть р. Кичик-Туз, влажные

луговины; 14.07.65; массовое цветение;

A. subsericeum – Оз. Байкал, южное побережье о. Большой Ушканий, каменистый береговой пляж; 22.07.60; массовое цветение;

A. tripterocarpum – Бурятия, Становое нагорье, хр. Удокан, выс. 1540 м, в подгольцовом поясе на речном галечнике; 20.06.64; массовое цветение;

A. valerii – Тува, нагорье Сангилен, верховья р. Сольбельдер (приток р. Балыктыг-Хем), выс. 2400 м, южный склон, разнотравно-овсянищевый луг; 17.07.79; массовое цветение;

A. weyrichii – Новосибирская область, г. Новосибирск, экспозиция ЦСБС СО РАН; июль 1997 г.; массовое цветение.

ЛИТЕРАТУРА

Балабас Г.М. Горец Вейриха (*Polygonum weyrichii* F. Schmidt.) и его биология в Ленинградской области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1961. – 17 с.

Высочина Г.И. Флавоноиды сибирских видов рода *Polygonum* L. в связи с систематикой рода. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1969. – 23 с.

Исомиддинова Д. Сравнительное морфологическое и анатомическое изучение некоторых видов рода *Polygonum* L. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук – Л., 1980. – 18 с.

Комаров В.Л., Григорьев Ю.С. Род *Polygonum* L. – Горец // Флора СССР. – М., 1936. – Т. 5. – С. 594–701.

Кузнецов В.М. Горец забайкальский и перспективы его введения в культуру. – М. 1957. – 90 с.

Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР, 1938. – 464 с.

Левашова И.Г., Жданова В.П. Кумарины и флавоноиды некоторых видов *Polygonum* // Химия природных соединений, 1990. – № 4. – С. 551–552.

Ли А.Д. Таран в Узбекистане и Южной Киргизии. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ташкент, 1953. – 19 с.

Мишууров В.П. Внутривидовая изменчивость горца Вейриха и горца итурупского. – Л., 1984. – 132 с.

Петровский В.В. Род *Polygonum* L. // Арктическая флора СССР. Вып. 5. – М.-Л., 1966. – С. 163–179

Положий А.В. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской области // История флоры и раст. Евразии. – Л., 1972. – С. 136–144

Полякова Л.В. Дубильные вещества некоторых представителей рода *Polygonum* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Томск, 1968. – 20 с.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. Т. 2. – М.-Л., 1958. – 368 с.

Попов М.Г., Бусик В.В. Конспект флоры побережий оз. Байкал. – М.-Л., 1966. – 216 с.

Соболевская К.А., Высочина Г.И. Об изменчивости качественного состава флавоноидов горца горного (*Polygonum alpinum* All.) в связи с его экологической природой и условиями произрастания // Известия СО АН СССР, 1970. – Вып. 3, № 15. – С. 55–62.

Соболевская К.А., Высочина Г.И. Материалы к эколого-историческому анализу сибирских видов рода *Polygonum* L. // Растит. ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. – Новосибирск, 1977. – С. 24–33.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов – Systema magnoliophytorum. – Л., 1987. – 483 с.

Харкевич С.С. К изучению *Polygonum alpinum* auct. fl. Cauc. // Нов. сист. высш. раст., 1966. – С. 81–86.

Цвелёв Н.Н. Сем. 56. Гречиховые – Polygonaceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. – Л., 1989. – С. 25–12.

Цвелёв Н.Н. Род *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. (Polygonaceae) в Восточной Европе и Северной Азии // Нов. сист. высш. раст., 1993. – Т. 29. – С. 55–65.

Цвелёв Н.Н. Сем. 56. Polygonaceae Juss. – Гречиховые (кроме *Rumex*) // Флора Восточной Европы. – СПб., 1996. – Т. IX. – С. 98–157.

Чевренюди С.Х. Дубильные растения Средней Азии. – Ташкент, 1965. – 330 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. – Л., 1981. – 510 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб., 1995. – 990 с.

Черняева А.М. К систематике гречиши Вейриха // Растения и факторы внешней среды. – Южно-Сахалинск, 1966. – Вып. 17. – С. 171–179.

Чукавина А.П. Таран дубильный (*Polygonum coriarium* Grig.) в Таджикистане // Изв. отд. сельхоз. и биол. наук АН Тадж. ССР, 1961. – 2/5. – С. 8–17.

Чукавина А.П. Род *Polygonum* // Определитель растений Средней Азии. 2. – Ташкент, 1971. – С. 46–85.

Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering plants. – NY., 1981. – 1262 p.

Hedberg O. Pollen morphology in the genus *Polygonum* L. s. lat. and its taxonomical significance // Svensk. Bot. Tidskrift., 1946. – Bd. 40, H. 4. – P. 371–404.

Hörhammer L., Scherm A. Über das vorkommen zyklischer Pflanzensäuren bei einigen Polygonaceen und Betulaceen // Arch. Pharm., 1955. – Bd. 288/60, N 10. – S. 441–447.

Mabberley D.J. The Plant - Book. A portable dictionary of the higher plants. – Cambridge, 1993. – 707 p.

Mabry T.Y., Markham K.R., Thomas M.B. The systematic identification of flavonoids. – Berlin, Heidelberg, NY., 1970. – 345 p.

Steward A.N. The Polygoneae of Eastern Asia. // Contr. Gray Herb. Harvard. Univ. 88. – Cambridge, 1930.

SUMMARY

Flavonol glycosides are the main group of phenolic compounds complex of species *Aconogonon* (Meissn.) Reichenb. “Flavonoid profiles” are presented for 23 species. They are specific for species and reflect genera polymorphism and differentiation in different ecological conditions. Systematic isolation and objectivity manifest in the uniformity of flavonol aglycons. It is kaempferol, quercetin and myricetin for each of species by itself.

Aconogonon alpinum is probably the key species of the genus. It has not only the largest disjunctive area of distribution, but also the largest set of flavonol glycosides, which were found in other species of the genus in different combinations. Astragalín, quercitrín, avicularín, hyperosid, quercetin-3,7-diglucoside, rutin, myricitrín were isolated and identified from the overground parts of plants.