

РОД *CORYDALIS* VENT.
НА СОВЕТСКОМ ДАЛЬНОМ ВОСТОКЕ

Т. А. БЕЗДЕЛЕВА, Н. Н. КАЧУРА

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР, Владивосток

Необычайно интересный в систематическом и морфологическом отношении род *Corydalis* Vent. с давних времен привлекает к себе внимание ботаников. Одним из первых исследователей этого рода на Дальнем Востоке был В. Л. Комаров. Виды секции *Pes-gallinaceus* Irmisch неоднократно являлись объектами его исследований (Комаров, 1903, 1944).

Род *Corydalis*, насчитывающий более 300 видов на Земном шаре и из них около 73 видов на территории Советского Союза, на советском Дальнем Востоке (СДВ) представлен 19 видами из 7 секций. Одни авторы — Декандоль (*Decandolle*, 1821) — делят род на 3 подрода, другие — М. Г. Попов (1937), Су Джэюнь, У Чжэньи (*Su Zhiyun*, *Wu Chenguih*, 1985) — на 2. Большинство же ботаников (*Endlicher*, 1850; *Fedde*, 1936; *Ryberg*, 1960; Михайлова, 1983) делит род только на секции. М. Рибберг отрицает возможность деления этого рода на подроды в связи с тем, что между этими группами нельзя провести резкой границы, так как имеются переходные группы, в частности, секция *Dactylotuber* M. Pop. Виды этой секции могут быть с типичными клубнями, а также могут иметь подземные органы смешанного характера из настоящих клубней и корневищ. Секцию *Ceratotuber* M. Pop. с единственным видом *C. buschii* Nakai М. Г. Попов (1937) поместил в подрод *Carpites* DC. — подрод клубневых ложнооднодольных хохлаток. Однако изучение онтоморфогенеза этого вида показало, что хохлатка Буша — растение двудольное, развивающее сложную клубне-столонную подземную структуру (КСС), состоящую из клубня с отходящими от него столонами. На этом основании секцию *Ceratotuber* необходимо относить к подроду *Corydalis* — подроду двудольных стержнекорневых и корневищных хохлаток (Безделева, 1975). Таким образом, по структуре подземных органов эта секция, как и секция *Ceratotuber*, носит переходный характер между подродами *Carpites* и *Corydalis*. Вероятно, правы те авторы, ко-

которые не делят род на подроды, однако для решения этого вопроса необходимо рассматривать род в более полном объеме, чем это делаем мы.

Наиболее крупные и полные систематические работы по роду *Corydalis* принадлежат Ф. Федде (Fedde, 1936), обработавшему хохлатки Земного шара, М. Г. Попову (1937) и М. А. Михайловой (1983), рассматривавшим род в пределах нашей страны. Федде ведущими признаками считал форму пестика, особенно рыльца и плодов, но учитывал и форму лепестков, шпорца, форму и степень расчлененности прицветников, характер роста надземного побега и структуру подземных органов. Все хохлатки Земного шара он распределил в 9 секций и 9 подсекций. М. Г. Попов в основу своей системы положил главным образом вегетативные признаки и в меньшей степени — генеративные. Каждая из 12 секций М. Г. Попова представлена видами, имеющими одну жизненную форму, отличную от жизненных форм других секций. При делении же секций на ряды и отдельные виды им использовались наряду с вегетативными признаками и генеративные: такие как форма рыльца и др.

Система М. А. Михайловой в значительной степени отличается от системы М. Г. Попова. Прежде всего, она не делит род на подроды. Ею проведена ревизия секции *Calocarpnos* Spach., на гетерогенность и необходимость расчленения которой указывал еще М. Г. Попов. М. А. Михайлова распределила хохлатки этой группы в 4 секции, одна из которых — *Bilobatae* Mikhailova — описана ею впервые. Кроме того, ряд мелких секций она объединила, придав им ранг подсекций. Следует сразу отметить тот факт, что секции, к которым относятся хохлатки нашего региона, изменений не претерпели. Автор обработки при построении своей системы, в отличие от М. Г. Попова, не умаляя значения структуры вегетативных органов, основное внимание уделила признакам репродуктивной сферы: форме рыльца, чашелистиков, особенно строению семян (форме придатка, его положению на семени, скульптуре семенной кожуры и т. д.) Впервые ею для разграничения близкородственных видов использовались данные палинологии (Михайлова, 1982). На большое значение строения плодов и семян, а также скульптуры семенной кожуры для целей систематики в роде *Corydalis* (на примере секции *Sophogocarpnos* Turch.) указывал японский ботаник Я. Ови (Ohwi, 1943). Наши исследования также подтверждают ведущее значение в систематике рода *Corydalis* признаков морфологической структуры семени и скульптуры его поверхности. При обработке рода *Corydalis* СДВ, как это будет показано в дальнейшем, нами (Безделева, 1982) выявлены отличия в строении нектарников у видов разных секций, которые ранее не принимались во внимание авторами обработок. Это — признак секционного ранга, хотя и внутри секций у разных видов наблюдаются некоторые отличия в строении нектарников.

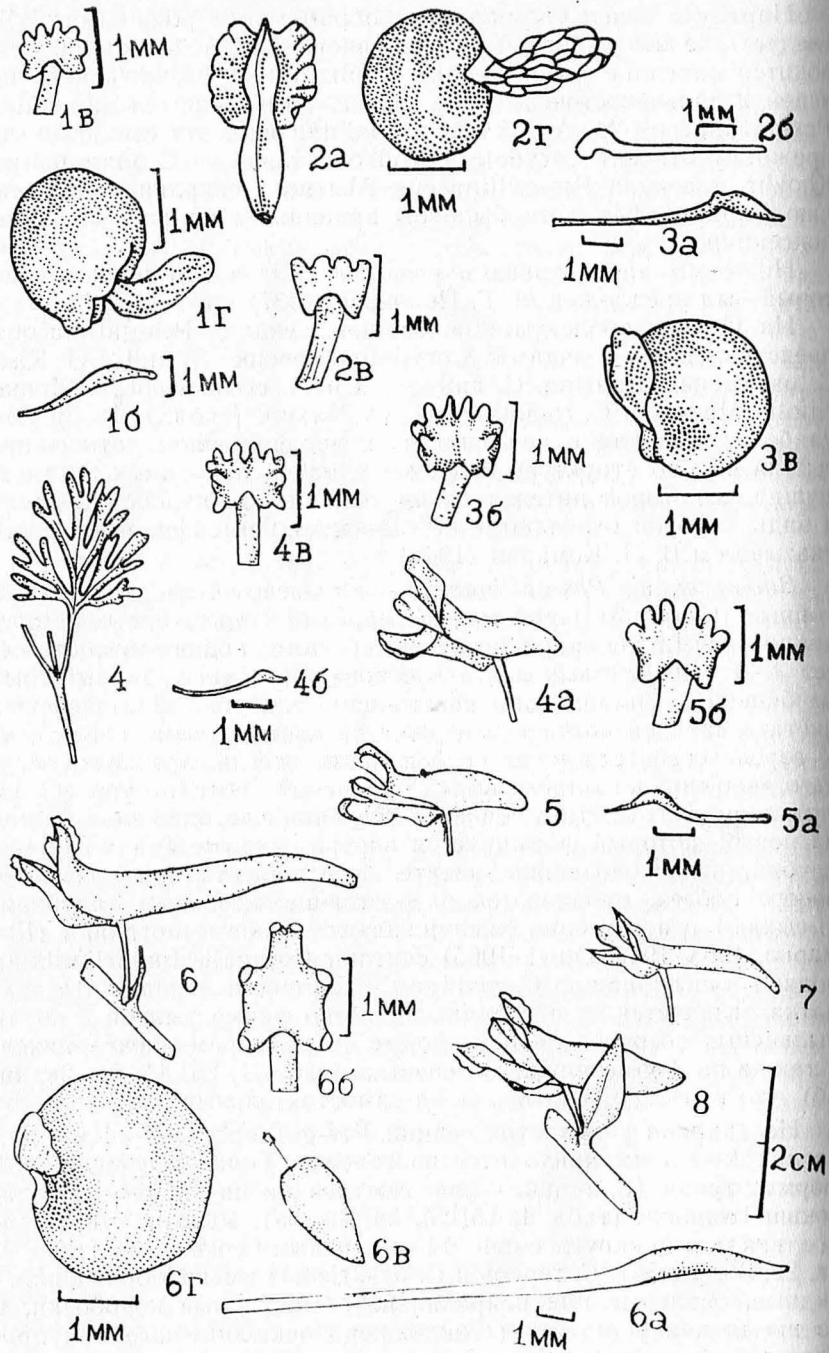
Наряду с выше упомянутыми обработками рода *Corydalis* следует указать работу А. П. Хохрякова (1973), в которой приводится описание новой секции *Raphanituber* Khokhr., включающей 2 дальневосточных вида, ранее относившихся к секции *Pes-gallinaceus*. М. А. Михайлова не признает эту секцию и по-прежнему относит *Corydalis gorodkovii* Karav. и *C. magadanica* Khokhr. к секции *Pes-gallinaceus*. Мы пока сохраняем эту секцию *Raphanituber*, хотя было бы правильнее придать ей ранг подсекции.

Ниже мы рассматриваем род *Corydalis* в том порядке, который был предложен М. Г. Поповым (1937).

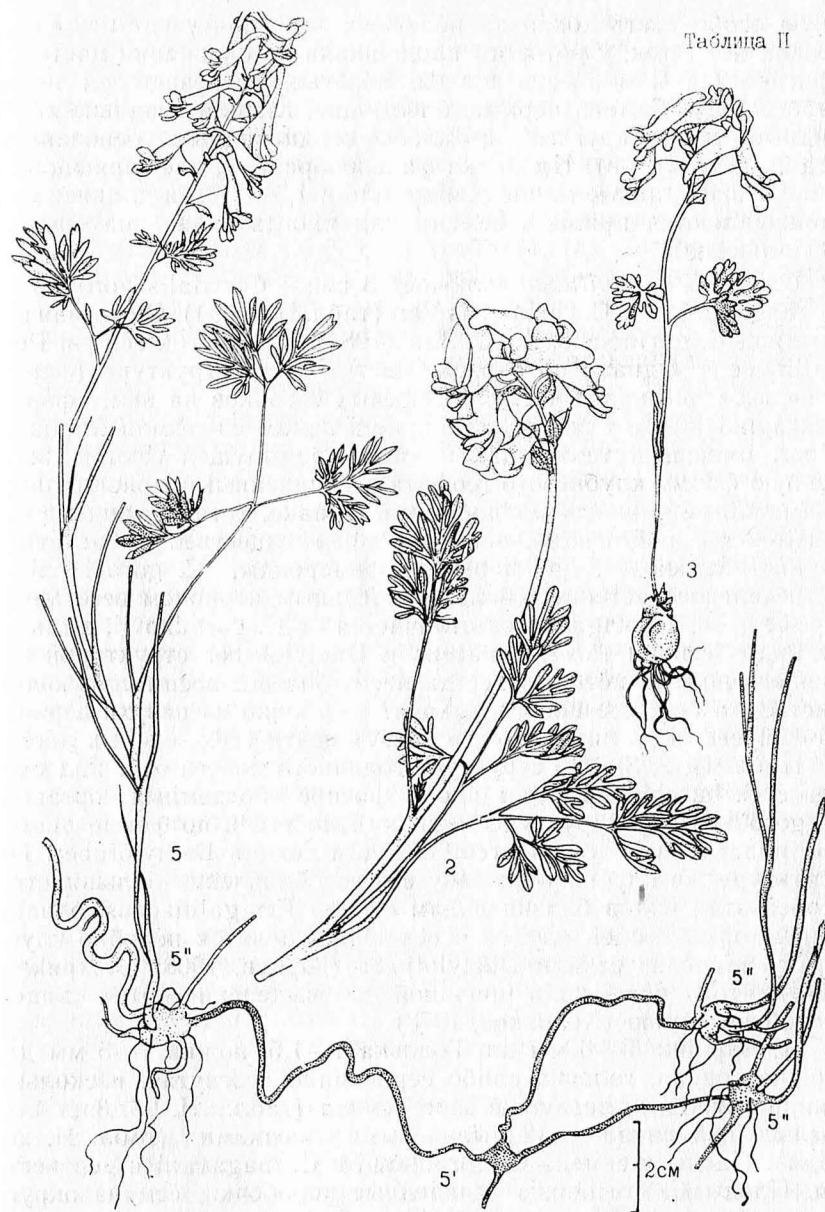
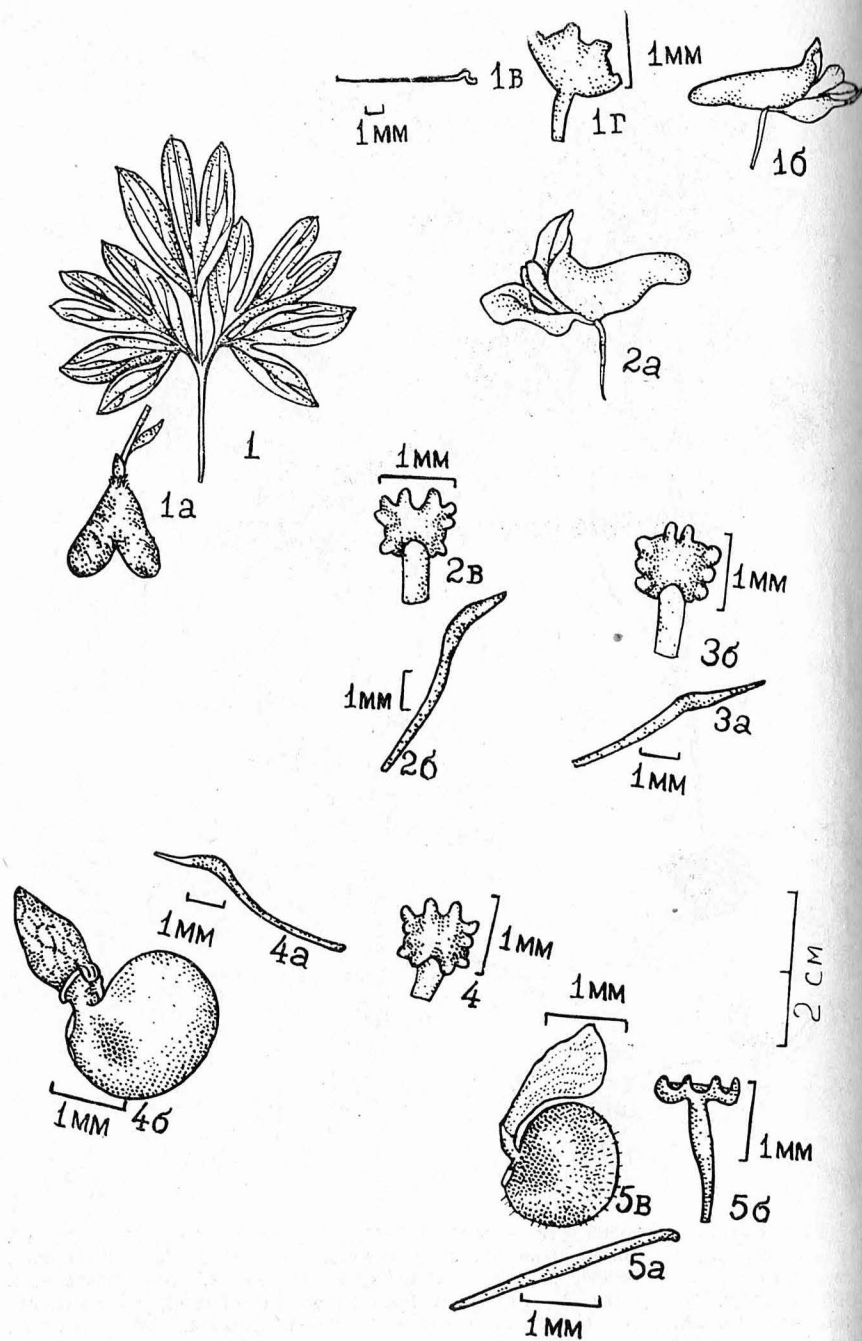
На СДВ наиболее многочисленна секция *Pes-gallinaceus*, представленная 5 видами: *Corydalis repens* Mandl. et Kiss, *C. ussuriensis* Aparina, *C. ambigua* Cham. et Schlecht., *C. fumariifolia* Maxim. и *C. remota* Fisch. ex Maxim. (табл. 1, 1—5). Это наиболее молодая и подвинутая в эволюционном отношении секция как по структуре надземных, так и подземных органов; секция, в которой интенсивно идут процессы видообразования и виды которой отличаются необычным полиморфизмом, на что указывал и В. Л. Комаров (1944).

Виды секции Pes-gallinaceus — клубневые или клубне-столонные (*C. remota*) геофиты, эфемероиды с удлиненными монотрихными монокарпическими побегами. Годичный побег несет 3—4 чешуевидных листа в основании, 1 чешуевидный лист на большем или меньшем расстоянии от клубня, 2(3) зеленых листа в средней части и завершается кистевидным соцветием. У взрослых генеративных особей почти всегда из пазухи верхнего чешуевидного листа выходит боковой побег, несущий 2 ассимилирующих листа и соцветие. Клубень ежегодно замещается на новый, который формируется внутри старого. Ткани старого клубня, израсходовавшие питательные вещества на развитие нового побега, оттесняются разрастающимся новым клубнем, высыхают и постепенно смелушиваются. Многие ботаники (Комаров, 1903, 1944; Ohwi, 1965) считают *Corydalis fumariifolia* за подвид или вариацию *C. ambigua* и *C. remota*. Однако эта хохлатка отличается от последних видов по форме рыльца и числу пыльцевых сосочков на нем, форме и размерам нектарников, а также по форме нижнего лепестка (табл. 1, 2б, 4б, 5а, 2в, 4в, 5б), что позволяет считать ее за самостоятельный вид.

Нектарники у хохлаток секции *Pes-gallinaceus* 3—4 мм дл., из них 1—1,5 мм приходится на головку. Головка серповидной формы, тупая (*C. remota*) или заостренная на конце. Ножка тоньше головки (табл. 1, 1б, 2б, 3а, 4б, 5а). Рыльце уплощенное, квадратно-округлое с 4—14 пыльцевыми сосочками (табл. 1, 1в, 2в, 3б, 4в, 5б). *C. repens* и *C. ussuriensis* имеют обратнойщелевидные, овальные или неправильно ромбовидные коробочки, в то время как у остальных видов коробочки линейные или продолговатоланцетные. Следует отметить интересную биологиче-



1 — *Corydalis repens* (1а — часть побега, 1б — нектарник, 1в — рыльце, 1г — семя), 2 — *C. gemota* (цветок, 2а — нижний лепесток, 2б — нектарник, 2в — рыльце, 2г — семя), 3 — *C. ussuriensis* (соцветие, 3а — нектарник, 3б — рыльце, 3в — семя), 4 — *G. fumariifolia* (лист, 4а — цветок, 4б — нектарник, 4в — рыльце), 5 — *C. ambigua* (цветок, 5а — нектарник, 5б — рыльце), 6 — *S. gigantea* (цветок, 6а — нектарник, 6б — рыльце, 6в — плод, 6г — семя), 7 — *C. multiflora* (цветок), 8 — *C. raconiiifolia* (цветок)



1 — *Corydalis arctica* (лист, 1а — клубень, 1б — цветок, 1в — нектарник, 1г — рыльце), 2 — *S. magadanica* (часть побега с соцветием, 2а — цветок, 2б — нектарник, 2в — рыльце), 3 — *C. gorodkovii* (3а — нектарник, 3б — рыльце), 4 — *C. goginensis* (4а — нектарник, 4б — семя), 5 — *C. buschnii* (5' — старая КСС, 5'' — новая КСС, 5а — нектарник, 5б — рыльце, 5в — семя)

скую особенность хохлатки ползучей: это единственный вид из наших хохлаток, у которого плодоножка по окончании цветения пригибается к земле, и плоды, полегая, созревают на почве (табл. I, 1). Семена черные, блестящие, гладкие, овально-яйцевидные или округлые с плоско-сердцевидным основанием (табл. I, 1г, 2г, 3в). Придатки факелообразные, расширяющиеся к верхушке, равные длине семени или в 1,5—2 раза длиннее его, прикрепляются прямо к семени или иногда сидят на ножке (*C. ambigua*).

Секция *Raphanituber* включает 3 вида: *Corydalis gorodkovii*, *C. magadanica* и *C. gorinensis* Van (табл. II, 2, 3, 4). Описывая новый вид *C. gorinensis*, В. М. Ван (1984) отнес его к секции *Pes-gallinaceus*. Однако по окраске цветка и его структуре (форме лепестков, рыльца и числу пыльцевых сосочков на нем, форме нектарников) этот вид стоит ближе к видам из секции *Raphanituber*, имеющим также как и виды предыдущей секции, жизненную форму клубневого геофита с удлинёнными моноциклическими монокарпическими побегами. Однако, хотя эти виды и относятся к одной секции, они имеют ряд существенных отличий: *C. magadanica* и *T. gorinensis* — эфемероиды, *C. gorodkovii* — летнезеленое растение с более длительным периодом вегетации. Кроме того, *C. magadanica* отличается от *C. gorodkovii*, а также от видов секции *Pes-gallinaceus* и *Dactylotuber* структурой годичного побега, который всегда несет более 2 ассимилирующих листьев, а боковые побеги выходят не только из пазух верхнего чешуевидного листа, но и из пазух почти всех зеленых листьев (табл. II, 2, 3). По структуре годичного побега этот вид сходен с *C. buschii*, но имеет иное строение подземных органов. *C. gorodkovii* по структуре годичного побега и по форме листовой пластинки более тяготеет к видам секции *Dactylotuber*. По структуре же клубня и способу его возобновления большинство особей этих видов близки видам секции *Pes-gallinaceus*, однако у некоторых особей клубни в основании делятся подобно клубням у видов из секции *Dactylotuber* (Юрцев, 1968; Хохряков, 1973), что и послужило причиной для выделения этих видов в особую секцию (Хохряков, 1973).

Нектарники 5—6 мм дл. Головка 1—1,5, ножка 4—5 мм дл. Ножка тонкая, головка слабо серповидно изогнутая, несколько толще ножки, на верхушке заостренная (табл. II, 2б, 3а, 4а). Рыльце квадратное с 12 пыльцевыми сосочками (табл. II, 2в, 3б, 4). Плоды и семена *C. gorodkovii* и *C. magadanica* неизвестны. Плоды *C. gorinensis* — линейные коробочки; семена округлые, с боков сжатые, черные, блестящие, гладкие, с факелообразным, к верхушке сужающимся, придатком, сидящим на мощной ножке — выросте семени (табл. II, 4б).

Секция *Dactylotuber* на СДВ представлена 1 видом — *Corydalis arctica* М. Поп. (табл. II, 1). Некоторые исследователи (Ворошилов, 1985) не признают самостоятельности этого вида

и объединяют его с сибирским видом *C. pauciflora* (Steph.) Pers.

C. arctica — летнезеленый клубневый геофит с удлинёнными моноциклическими монокарпическими побегами. Годичный побег имеет в основании 2—3 чешуевидных листа, выше которых располагаются 2(3) ассимилирующих листа, и заканчивается плотным малоцветковым соцветием. Ветвление годичного побега практически не наблюдается. Клубень многолетний, не замещающийся, а постепенно нарастающий в длину и толщину, в основании разделен на 2—3 доли (табл. II, 1а). Длина нектарников 8—9 мм: головка 1—1,5 мм, ножка 6,5—7,5 мм дл. Ножка намного тоньше головки. Головка изогнута почти под прямым углом, на конце тупая. Рыльце овальное (вытянуто в горизонтальной плоскости) с небольшой выемкой на верхушке (иногда без выемки) и с 4 пыльцевыми сосочками (табл. II, 1в, 1г). Придаток очень маленький, плоский, плотно прилегающий к семени. Судя по придатку, этот вид может быть баллистом.

Секция *Ceratotuber* — монотипная секция с 1 видом *C. buschii*, имеющим своеобразную жизненную форму. Это весенне-летнезеленый клубне-столонный геофит, вегетативный однолетник, с удлинёнными дициклическими монокарпическими побегами. Клубень с отходящими от него столонами ежегодно замещается на 1—4 новые КСС, которые формируются в основании побегов, развивающихся на концах столонов клубне-столонной структуры предыдущего года (табл. II, 5). Годичный побег несет 3 чешуевидных листа выше новой КСС, формирующейся в его основании, и 3—4(5) ассимилирующих. В пазухах всех этих листьев могут развиваться боковые побеги. Заканчивается годичный побег кистевидным соцветием. На концах некоторых столонов развиваются вегетативные годичные побеги. Нектарники без ножки, 1,5—2 мм дл. и одинакового диаметра (0,2—0,3 мм) по всей длине, близ верхушки в большей или меньшей степени изогнуты (табл. II, 5а). Рыльце в виде тонкой (0,1—0,2 мм) палочки, 1,5—2 мм дл., от которой вверх отходят 4 пыльцевых сосочка (табл. II, 5б). Семена 1,5—2 мм в диаметре, уплощенно-округлые с шиповатой поверхностью. Подобные выросты на семенной коже среди наших хохлаток встречаются только у *C. buschii*. Придаток в 1,5—2 раза длиннее семени, факелообразный, на ножке (табл. II, 5в).

Секция *Archaeocarpus* (М. Поп.) Михайлова, по данным разных авторов, насчитывает от 2 до 5 видов (Попов, 1937; Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Михайлова, 1982, 1983). Мы склонны приводить для СДВ 3 вида: *Corydalis gigantea* Trautv. et Mey., *C. multiflora* Михайлова, *C. peoniifolia* (Steph. ex Willd.), Pers. (табл. I, 6, 7, 8). Это летнезеленые корневищно-стержнекорневые поликарпические с полурозеточными полициклическими монокарпическими побегами. На годичном генеративном побеге развивается 2—3 сближенных чешуевидных и 5 (2 крупных и 3 гораздо более мелких) ассимилирующих листа и кистевидное

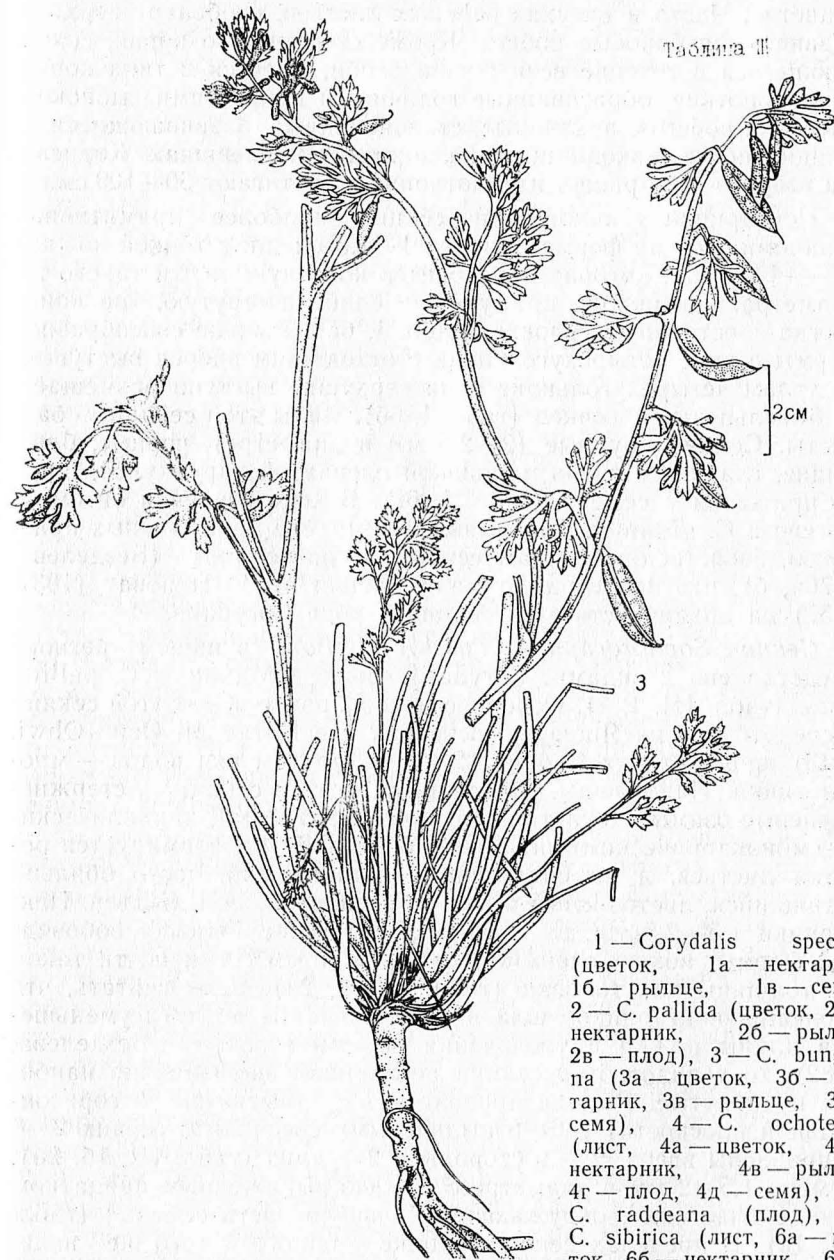
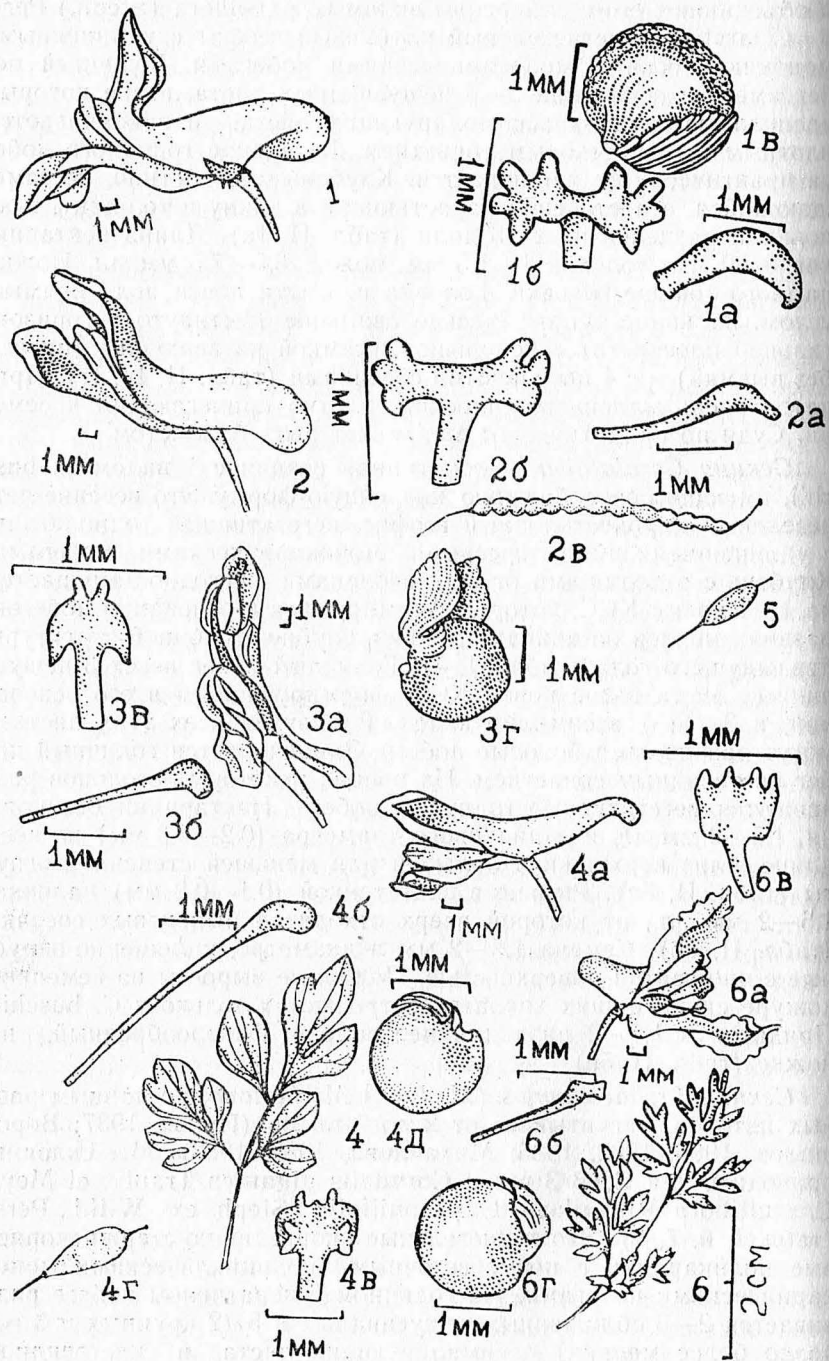


Таблица II

1 — *Corydalis speciosa* (цветок, 1а — нектарник, 1б — семя), 1с — рыльце, 1д — семя), 2 — *C. pallida* (цветок, 2а — нектарник, 2б — рыльце, 2в — плод), 3 — *C. bungeana* (3а — цветок, 3б — нектарник, 3в — рыльце, 3г — семя), 4 — *C. ochotensis* (лист, 4а — цветок, 4б — нектарник, 4в — рыльце, 4г — плод, 4д — семя), 5 — *C. raddeana* (плод), 6 — *C. sibirica* (лист, 6а — цветок, 6б — нектарник, 6в — рыльце, 6г — семя)

соцветие. Часто в пазухах зеленых листьев, особенно верхних, развиваются боковые побеги. Кроме стержневого корня, сохраняющегося в течение всей жизни особи, имеется 2 типа корневищ: короткие, образованные годичными приростами монокарпических побегов, и длинные, столоновидные, развивающиеся из спящих почек, находящихся на коротких корневищах. Корневища второго типа растут плагиотропно и достигают 60—100 см дл.

Нектарники у видов этой секции наиболее примитивные и напоминают по форме палочку 1—1,5 см дл. с тонкой ножкой 8,5—14 мм дл., которая переходит в короткую, почти такого же диаметра, как ножка, прямую или слабо изогнутую, на конце слегка заостренную головку (табл. I, 6а). Рыльце своеобразной формы в виде четырехугольника с отходящим вперед выступом; по углам четырехугольника и на верхушке выступа размещается 6 пыльцевых сосочков (табл. I, 6б). Виды этой секции — баллисты. Семена крупные (2—2,5 мм в диаметре), черные, блестящие, гладкие с очень маленькой пленчатой карункулой, плотно прижатой к семеню (табл. I, 6г). В ходе изучения онтоморфогенеза *C. gigantea* был выявлен комплекс примитивных признаков, свойственных видам секции *Archaeosarpnos* (Безделева, 1976а, б), что подтвердило точку зрения М. Г. Попова (1937, 1957) на архантность этой секции в роде *Corydalis*.

Секция *Sophorocarpnos* (Turch.) M. Pop. в нашем регионе представлена 2 видами: *Corydalis speciosa* Maxim. и *C. pallida* Pers. (табл. III, 1, 2). Основное разнообразие видов этой секции сосредоточено на Японских островах и в Китае. Я. Ови (Ohwi, 1943) приводит для Японии 12 видов, причем ряд видов — многолетники. Наши виды, относящиеся к этой секции, — стержнекорневые озимые двулетники с полурозеточными, дициклическими, монокарпическими побегими. В первый год формируется розетка листьев, а на следующий — удлиненный, часто обильно ветвящийся, цветonoсный побег с большим числом листьев. Нектарники 1,5—2,5 мм дл. и 0,3—0,5 мм толщ. Головка бобовидной формы, ножка очень короткая, до 1 мм дл. и почти такой же толщины как головка (табл. II, 1а, 2а). Если считать, что эволюция нектарников шла в роде *Corydalis* по пути уменьшения длины ножки и увеличения объема головки (Безделева, 1982), то у видов этой секции нектарники эволюционно наиболее подвинутые. Рыльце продолговатое (вытянуто в горизонтальной плоскости) с 6—8 пыльцевыми сосочками: из них 2—4 направлены вверх, 2 — в стороны и 2 — вниз (табл. III, 1б, 2б). Семена 1,5—2 мм в диаметре с хорошо выраженным придатком в виде пластинки, окружающей большую часть семеню (табл. III, 1в). В пределах секции и даже у одного и того же вида, в частности у *Corydalis speciosa*, форма и окраска придатка варьируют. Корреляция этого признака с другими пока не выявлена.

Виды секции *Sophogocarpnos* часто ведут себя как пионер-

ные растения, первыми появляясь на свежевзрыхленной почве, обочинах дорог, в лесу на вывалах. По прошествии 2—3 лет они полностью исчезают, оставляя значительный запас семян в почве.

Секция *Corydalis* (= *Microcapnos* M. Pop., 1937) в нашем регионе насчитывает 4 вида: *Corydalis ochotensis* Turcz., *C. raddeana* Regel, *C. sibirica* (L. f.) Pers. и *C. bungeana* Turcz. (табл. III, 3, 4, 5, 6). Это стержнекорневые однолетники или озимые двулетники с удлиненными или полурозеточными моноили дициклическими монокарпическими побегими. Растения зацветают и отмирают в первый год жизни или же в первый год формируют розетку листьев, а на следующий — обильно ветвящийся цветonoсный побег. Для видов этой секции характерны булавовидные нектарники 1,5—2 мм дл. с прямой или слегка изогнутой на конце тупой головкой 0,5—1,5 мм дл. и четырехугольное (квадратное) рыльце с 4—8 пыльцевыми сосочками (табл. III, 4б, 6б, 4в, 6в). Однако у *C. bungeana* нектарники 7—7,5 мм дл. с головкой в 2 раза короче и незначительно толще ножки, рыльце же полукруглое со стреловидным основанием и 2 вверх направленными пыльцевыми сосочками (табл. III, 3б, 3в). *C. ochotensis*, *C. raddeana* и *C. sibirica* — баллисты. Семена уплощенно-округлые, черные с очень мелкими (доли миллиметра дл.) плотно прижатыми к семеню придатками (табл. III, 4л, 6г). Семена *C. bungeana*, напротив, имеют крупный лировидной формы придаток (табл. III, 3г). Таким образом, *C. bungeana* по структуре рыльца и семеню стоит особняком в рассматриваемой секции. П. Г. Горовой и Д. Д. Басаргин (1981), впервые нашедшие этот вид на территории СССР, выделили его в подсекцию *Chinenses* Gorovoi.

Род *Corydalis* — наиболее широко распространенный род в семействе *Fumariaceae*, встречающийся главным образом в умеренных широтах северного полушария. Представляет интерес изолированное местонахождение некоторых видов рода в горах Юго-Восточной Африки. В других областях Африки род не найден. В Северной Америке он распространен на западном побережье вплоть до Калифорнии. В Средней и Южной Америке, на Малайском архипелаге, в Австралии и Южной Индии хохлатки полностью отсутствуют.

Наибольшее видовое богатство рода *Corydalis* сосредоточено в Евразии, особенно в Гималаях и Китае, где насчитывается около 150 видов. Н. А. Буш (1913), Ф. Федде (Fedde, 1936) и М. Рибберг (Ryberg, 1960) отмечают два центра видового разнообразия в роде *Corydalis*: Восточную Азию и Средиземноморскую область, причем большинство секций рода являются абригенами Китайско-японской флористической области, распространяясь оттуда вдоль Гималаев к Центральной Азии (Памир, Алтай). В Европе встречаются представители четырех секций, а в Северной Америке — трех.

Большинство секций рода имеет небольшие ареалы и лишь некоторые (*Pes-gallinaceus*, *Dactylotuber* и *Ramoso-sibirica*) распространены очень широко (Попов, 1937; Ryberg, 1960).

Исходя из географического распространения семейства *Ranunculaceae* (в широком смысле), Ф. Федде (Fedde, 1936) делает вывод о бореальном характере происхождения семейства. Автор предполагает, что до ледникового периода это семейство распространилось веером на юг, при этом предпочитались горы тропических и субтропических областей. Наступившее оледенение уничтожило многих представителей маковых на севере от Пиринеев до Гималаев. По его мнению, особенно разнообразное развитие семейства было в Средиземье, откуда после ледникового периода вновь образовавшиеся формы распространились на север. В Восточной Азии, в связи с незначительными изменениями климата, миграции не происходили, а шло непрерывное развитие рода, которое в Юго-Восточной Азии до сих пор не закончено. Федде указывает на то, что в семействе *Ranunculaceae* и в настоящее время проявляется большая склонность к видообразованию и бывает трудно отличить один вид от другого. В роде *Corydalis* отмеченное явление особенно проявляется в Китае и граничащих с ним областях Северо-Западной Индии, а также в Гималаях. Интенсивные процессы видообразования наблюдаются в секции *Pes-gallinaceus* (Попов, 1937).

М. Г. Попов (1957) считает, что начало рода *Corydalis* было заложено в Арктике третичного времени, откуда он распространился в Восточную Азию, где и получил вторичное развитие.

Подчеркивая, что основное видовое богатство рода *Corydalis* сосредоточено в Евразии, М. Г. Попов (1953) обращает внимание на произрастание незначительного числа видов этого рода в Северной Америке, что, по его мнению, имеет особенный флорогенетический интерес. Остановившись на отношении хохлаток Северной Америки и Евразии, М. Г. Попов замечает, что своеобразие строения цветка в роде *Corydalis* не позволяет предположить дитопное, независимое на каждом из двух континентов их возникновение из какого-нибудь предкового рода. Поэтому он полагает, что здесь имела место миграция рода с одного континента на другой (из Азии в Америку) через Берингов пролив, или так называемую берингийскую сушу.

Советский Дальний Восток — один из центров видового разнообразия хохлаток в СССР. Виды этого рода в той или иной степени встречаются во всех флористических районах региона (рис. 1).

Секция *Pes-gallinaceus*

C. герпс. Для региона отмечено (по гербарным материалам) 16 местонахождений. Обычна в лесах юга Уссурийского флористического района. Северная граница распространения — с. Михайловка (среднее течение р. Раковка) и восточная —

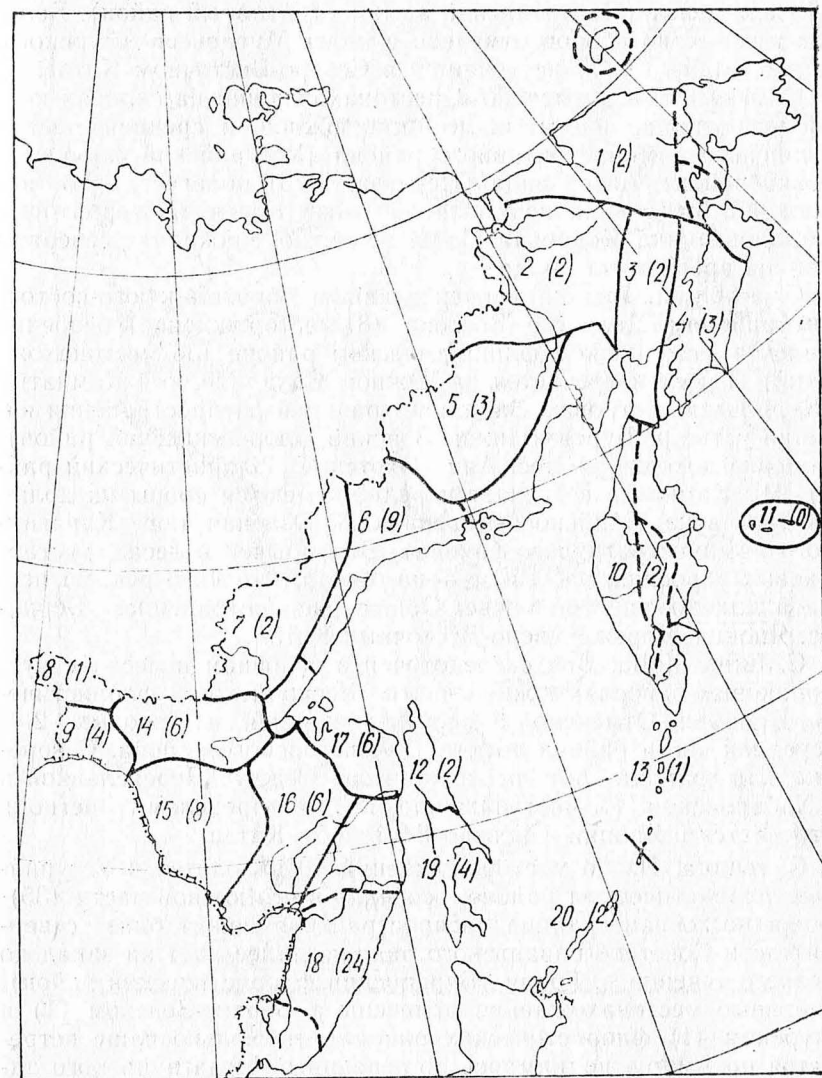


Рис. 1. Количество видов (в скобках — количество вариантов) рода *Corydalis* Vent. в районах советского Дальнего Востока. 1 — Чукотский (Чук.), 2 — Анюйский (Ан.), 3 — Анадырско-Пенжинский (Анад.-Пенж.), 4 — Корякский (Кор.), 5 — Колымский (Кол.), 6 — Охотский (Охот., с — северный, ц — центральный, ю — южный), 7 — Алданский (Алд.), 8 — Нюкжинский (Нюкж.), 9 — Даурский (Даур.), 10 — Камчатский (Камч.), 11 — Командорский (Ком.), 12 — Северо-Сахалинский (Сев.-Сах.), 13 — Северо-Курильский (Сев.-Кур.), 14 — Верхне-Зейский (Верхне-Зей.), 15 — Нижне-Зейский (Нижне-Зей.), 16 — Буренский (Бур.), 17 — Амгунский (Амг.), 18 — Уссурийский (Уссур., с — северный, ц — центральный, ю — южный), 19 — Южно-Сахалинский (Южно-Сах.), 20 — Южно-Курильский (Южно-Кур.)

с. Углекаменск (Партизанский административный район). Большое количество сборов отмечено с п-ова Муравьева-Амурского. За пределами СССР встречается в Северо-Восточном Китае.

C. ussuriensis. Отмечено 8 местонахождений на склонах южной экспозиции, покрытых лесом, в южной и средней частях Хасанского административного района (Уссурийский флористический район). Автор вида (Нечаева, 1973) полагает, что нахождение этого вида возможно на п-ове Корея, на территории же запсведника Кедровая Падь, вероятно, проходит северная граница ареала этого вида.

C. ambigua. Вид приручен главным образом к юго-восточным районам Дальнего Востока (81 месторождение), особенно обилел в Уссурийском флористическом районе (36 местонахождений). Также встречается на Южном Сахалине, юге Камчатки и Курильских островах. Западной границей распространения является устье р. Бурея (Нижне-Зейский флористический район). На север доходит до пос. Аян (Охотский флористический район). На Камчатке встречается редко: имеются сборы из долин рек Камчатка (Мильково-Кирганик) и Озерная (юг Карагинского административного района). Вид обычен в лесах, кустарниковых зарослях, на севере — по берегам морей и рек, на песчаной или каменистой почве. Общее распространение: Берингия, Япония, Корея, Северо-Восточный Китай.

C. fumariifolia. Вид сосредоточен в основном в лесах и кустарниковых зарослях южной части Уссурийского флористического района. Отмечено 9 местонахождений, из которых 2 — в средней части района до юга Дальнегорского района. Северо-западная граница ареала находится между Переяславкой и г. Хабаровском (1 местонахождение). За пределами региона встречается в Японии и Северо-Восточном Китае.

C. remota. Из 66 местонахождений 40 находятся в Уссурийском флористическом районе, особенно в его южной части (35). Северо-восточная граница распространения лежит близ северной части Советско-Гаваньского района, далее идет на запад до среднего течения р. Горин (Буренинский флористический район), отдельные местонахождения отмечены в Верхне-Зейском (1) и Даурском (1) флористических районах, несколько чаще встречается по Амуру, поднимаясь до середины Магдагачинского административного района (Нижне-Зейский флористический район — 11 местонахождений). Вид обычен в лесах, на опушках, полянах, в кустарниковых зарослях. Вне региона отмечается в Восточной Сибири, Корее, Северо-Восточном Китае и Японии. На основании исследования географического распространения видов установлено, что *C. remota* больше приручена к западной части региона, а *C. ambigua* — к восточной (рис. 2, 3).

Секция *Raphanituber*

Corydalis gorodkovii. Распространение вида ограничено центральной и северной частями Охотского флористического района

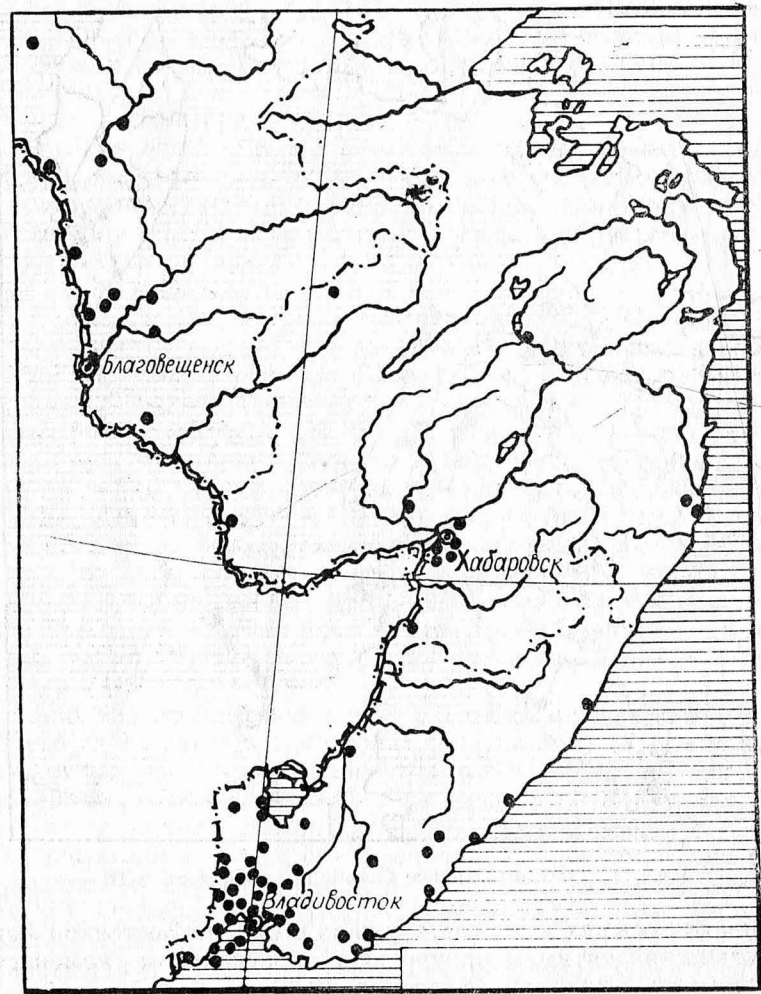


Рис. 2. Распространение *Corydalis remota* на СДВ

(6 местонахождений) и западной частью Колымского нагорья (5 местонахождений). Обычна на голых осыпях, достигая оптимума там, где слой мелкозема залегает не слишком глубоко и осыпи покрыты редкой растительностью (Хохряков, 1973). Древний реликт. Элемент альпийской флоры, очевидно, плейстоцена или конца плиоцена, сохранившийся в местах, избежавших оледенения (Караваев, 1957).

C. magadanica. Ареал этого вида пока ограничен районом г. Магадан с небольшим уклоном к северу и востоку (до среднего течения р. Ланковая) (10 местонахождений). Обитает на

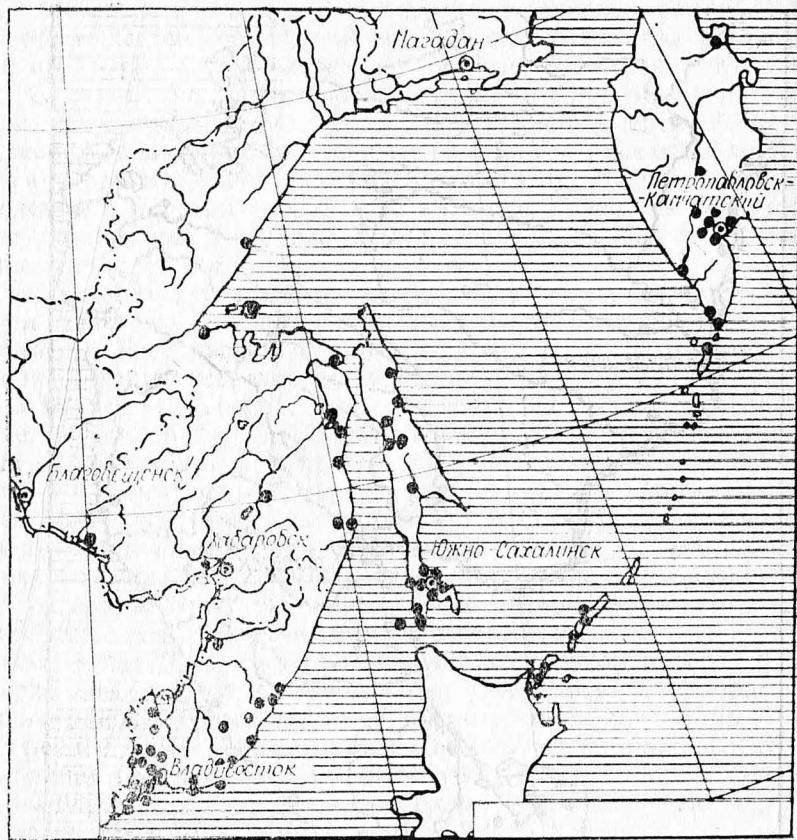


Рис. 3. Распространение *Corydalis ambigua* на СДВ

каменистых осыпях и лесных опушках в Северо-Восточной Азии. Экологический оптимум приурочен к зарастающим каменисто-мелкоземистым склонам (Хохряков, 1973).

C. gorinensis. Отмечен в русле р. Горин на территории Комсомольского заповедника (север Уссурийского флористического района) в трех пунктах на левом крутом берегу реки (эндем?). Растет на частично задернованных щебнистых и глинисто-щебнистых осыпях берегового обрыва реки Горин, лишенных древесной растительности, или под пологом дубового леса (Ван, 1984).

Секция Dactylotuber

Corydalis arctica. Для региона отмечено 68 местонахождений. Вид приурочен к северо-восточным районам СДВ до самых северо-восточных границ Чукотского полуострова. К юго-западу доходит до Даурского (1 местонахождение) флористического района. На Камчатке южная граница распространения вида ле-

жит в районе г. Петропавловск-Камчатский. Растет по берегам морей, рек, на лужайках. Вне региона встречается в Арктике, Восточной Сибири, Лено-Колымском районе, Берингии и Северной Америке.

Секция Ceratotuber

Corydalis buschii. Встречается во влажных лесах, на влажных полянах и мокрых лугах в южной и средней частях Уссурийского флористического района, севернее пос. Терней и верхнего течения р. Усури не заходит. Общее распространение: Корея, Северо-Восточный Китай.

Секция Archaeocarpus

C. gigantea. Отмечено 57 местонахождений. Основной ареал — юго-восток южной и средней частей Уссурийского флористического района (по линии Владивосток, бассейн р. Бикин — в средней и верхней частях до устья р. Тумнин — юг Ванинского административного района). Далее к северу вид доходит до Шантарских островов и юго-восточной части бассейна р. Уда (Амгунский и южная оконечность Охотского флористического района). Немногочисленные местонахождения вида имеются в Бурейском и Нижне-Зейском флористических районах (левобережье среднего и верхнего течений р. Бурей). *C. gigantea* обитает в различных лесных формациях (чаще в елово-широколиственных), по берегам рек и ручьев, поднимаясь высоко в горы, вплоть до высокогорий. За пределами региона отмечается для КНР.

C. multiflora. Основной ареал — о-в Сахалин, на юге доходит до Чеховского района; 2 местонахождения вида отмечено в Амгунском флористическом районе: на побережье Татарского пролива (район бухты Чихачева) и Амурского лимана (устье Амура). Также растет в лесах по берегам рек и ручьев.

C. raconifolia. Вид с северо-западным ареалом. Чаще всего встречается в Верхне-Зейском (13 местонахождений), Амгунском (9), Охотском (7), Нижне-Зейском и Даурском (по 4 местонахождения) флористических районах. Восточной границей распространения является север Уссурийского флористического района, по левобережью р. Амур, в районе д. Киселево Ульяновского административного района. За пределами СДВ вид отмечен в Восточной Сибири.

Секция Sophorocarpus

Corydalis speciosa. Основное скопление вида отмечено в Уссурийском (79 местонахождений) и Амгунском (8 местонахождений) флористических районах. Далее на запад число местонахождений резко сокращается: в Бурейском — 6, Нижне-Зейском — 7, Даурском — 1. Растет на лесных прогалинах, ветровалах, пожарищах, опушках и полянах, среди леса, а также на каменистых осыпях и галечниках вдоль ручьев и рек. Вне региона встречается на п-ве Корея и в Северо-Восточном Китае.

Распространение видов рода *Gorydalis* Vent. по флористическим

№ п/п	Вид	Число местона- хождений	Нюкж.	Даур.	Верхне-Зей.	Нижне-Зей.	Бур.	Уссур.		
								ю	ц	с
1.	<i>Colydalis bun- geana</i> Turcz.	1						1	—	—
2.	<i>C. ussuriensis</i> Aparina	8						8	—	—
3.	<i>C. fumarifolia</i> Maxim.	12						10	2	—
4.	<i>C. repens</i> Mandl et Muehd.	16						16	—	—
5.	<i>C. buschii</i> Nakai	25						21	4	—
6.	<i>C. remota</i> Fisch. ex Maxim.	66		1	1	11	3	35	11	4
7.	<i>C. raddeana</i> Re- gel	5						—	—	—
8.	<i>C. ochotensis</i> Turcz.	65			2	1	3	35	15	4
9.	<i>C. gigantea</i> Tra- utv. et Mey.	57			1	4	7	18	16	5
10.	<i>C. paeoniifolia</i> (Steph.) Pers.	40		4	13	4		—	—	1
11.	<i>C. sibirica</i> (L. fil.) Pers.	55	1	5	7	6	2	—	—	2
12.	<i>C. speciosa</i> Ma- xim.	102		1		7	6	40	17	22
13.	<i>C. ambigua</i> Cham. et Schlecht.	81				1		24	7	5
14.	<i>C. multiflora</i> Mikchailova	15								
15.	<i>C. pallida</i> Ma- xim.	30								
16.	<i>C. magadanica</i> A. Khokhr.	10								10
17.	<i>C. gorodkovii</i> Karav.	11								6
18.	<i>C. arctica</i> M. Pop.	68			1					2

C. pallida. Вид островной. Основной ареал — юг Сахалина (26 местонахождений). Северной границей распространения является г. Александровск-Сахалинский (1 местонахождение). Три сбора отмечено с о-ва Кунашир (Южно-Курильский флористический район).

Секция *Corydalis*

Corydalis ochotensis. Основной ареал вида находится в Уссурийском флористическом районе (54 местонахождения), осо-

районам советского Дальнего Востока

Амг.	Охот.			Южно-Сах.	Сев.-Сах.	Южно-Кур.	Сев.-Кур.	Алд.	Кол.	Камч.	Ан.	Анад.-Пенж.	Кор.	Чук.	Ком.
	ю	ц	с												
	4	1	—												
5	1	—	—												
2	7	—	—					9							
1	—	—	2					2	13	—	5	4	1	4	
8	—	—	—	1											
—	2	—	—	12	4	5	1			15					1
2				10	3										
				26	1	3									
								10							
								6							
	2	1	12						5						
									8	4	3	8	10	19	

бенно обилён он в южной части Хасанского района. К северо-западу вид не заходит севернее г. Уссурийск и верховьев р. Усури, далее идет на северо-восток, охватывая Кавалеровский, Тернейский, Советско-Гаваньский (в основном по побережью) и Ивановский (по р. Тумнин) районы. В северо-западных флористических районах региона вид встречается довольно редко: в Буреинском — 3 местонахождения, Нижне-Зейском — 1, Верхне-Зейском — 2, Охотском (устье р. Уды и окрестности

г. Охотск) — 5. Растет в тенистых лесах скал по ручьям и речкам. Общее распространение: Япония и северный Китай.

C. raddeana. Вид приурочен к западным районам Дальнего Востока. Отмечено 2 местонахождения в лесах Бурейнского и 3 — Нижне-Зейского флористических районов. Общее распространение: Япония, Китай (окр. г. Пекин).

C. sibirica. Вид довольно широко распространенный по районам материковой части региона. На овах Курильской гряды, Командорских островах, Сахалине и о-ве Камчатка он не обнаружен. Наиболее полно вид представлен в Колымском флористическом районе, по 1 местонахождению найдено в Нюкжинском и Корякском районах, в остальных — по 2—5 (7). Небольшое число местонахождений, вероятнее всего, связано с недостаточной изученностью этих районов. В основном это материковый вид, встречающийся по речным галечникам, в лесах, на вырубках у дорог, выходящий к морю только в 3 пунктах — в районе Пенжинской и Чаунской губ и Анаского лимана. В Уссурийском флористическом районе вид найден только в окрестностях Хабаровска и Комсомольска-на-Амуре (юго-восточная граница распространения вида). Общее распространение: Монголия, Европейская часть СССР (Волжская), Западная Сибирь (Алтай) и Восточная Сибирь (Енисей, Ангаро-Саян. Лен.-Кол., Даурия).

C. bungeana. Отмечено 1 местонахождение на юге Уссурийского флористического района (Октябрьский административный район). Общее распространение: Северный и Средний Китай и Юго-Восточная Монголия.

Таким образом, на территории СДВ произрастает 19 видов из рода *Corydalis*, которые распределяются в 7 секций и представлены 7 жизненными формами.

По типу ареалов среди хохлаток СДВ преобладают собственно дальневосточные виды (15), из которых 5 (*C. repens*, *C. buschii*, *C. gorinensis*, *C. gorodkovii* и *C. sagadanica*) — эндеми СДВ. Сибирско-дальневосточных видов — 2 (*C. paeoniifolia* и *C. remota*), евро-азиатских — 1 (*C. sibirica*) и азиатско-американских — 1 (*C. arctica*).

Наиболее широко распространенным видом на СДВ является *C. sibirica*, отмеченная для 13 флористических районов. *C. ambigua* встречается в 9 флористических районах, причем тяготеет к восточным районам. Далее вид распределяется в следующем порядке: *C. arctica* — в 8 (главным образом северных районах), *C. paeoniifolia* — 6, *C. remota* и *C. ochotensis* — 5, *C. speciosa* — 4, *C. gigantea*, *C. multiflora*, *C. pallida* — 3, *C. gorodkovii* и *C. raddeana* — 2, остальные 7 видов — в 1 районе, причем *C. repens*, *C. ussuriensis*, *C. fruticosa*, *C. buschii* и *C. bungeana* приурочены только к югу Уссурийского флористического района.

Анализ распределения видов *Corydalis* по флористическим

районам показал, что наибольшее число видов (12 из 19) встречается в Уссурийском флористическом районе, по 7 — в Охотском, Нижне-Зейском, 6 — в Амгунском, 5 — в Верхне-Зейском, по 4 — в Колымском, Бурейском и Северо-Сахалинском и Даурском, по 2 — в Чукотском, Аноийском, Анадырско-Пенжинском, Камчатском и Южно-Курильском, по 1 — в остальных.

Анализ географического распределения видов рода *Corydalis* позволил выделить 2 группы *Corydalis*, из которых одна сосредоточена в основном в Уссурийском флористическом районе и далее распространяется к западу и к северо-западу от него, вторая тяготеет к восточным и северо-восточным флористическим районам (см. табл.).

ЛИТЕРАТУРА

- Безделева Т. А. Морфогенез жизненной формы *Corydalis buschii* Nakai и ритм ее развития // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 56—67.
- Безделева Т. А. Морфогенез жизненной формы хохлатки гигантской (*Corydalis gigantea* Trautv. et Mey.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976а. Т. 81, вып. 2. С. 118—131.
- Безделева Т. А. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм рода *Corydalis* Vent. // Материалы пятого московского совещания по филогении растений. М.: Наука. 1976б. С. 16—18.
- Безделева Т. А. Значение нектарников в систематике рода *Corydalis* Vent. // Тез. докл. на VII сессии Дальневосточного регионального научного совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Петропавловск-Камчатский. 1982. С. 15.
- Буш Н. А. Семейство Papaveraceae // Флора Сибири и Дальнего Востока. 1913. Вып. 1. С. 1—80.
- Ван В. М. Новый вид рода *Corydalis* (Papaveraceae) из Хабаровского края // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 4. С. 544—547.
- Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 476 с.
- Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука. 1982. 672 с.
- Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139—200.
- Горовой П. Г., Басаргин Д. Д. Новый для флоры СССР вид *Corydalis bungeana* и новая подсекция рода *Corydalis* (Fumariaceae) // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 9. С. 1329—1332.
- Караваяев М. Н. Новые виды Якутской флоры // Ботан. материалы гербария. Ботан. ин-та АН СССР. 1957. Т. 18. С. 7—12.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии // Тр. Ботанического сада. 1903. Т. 20. 787 с.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л.: АН СССР, 1944. 245 с.
- Михайлова М. А. Критический обзор хохлаток (*Corydalis* Vent., Fumariaceae) секции *Archaeosarpnos* M. Pop. // Новости сист. высш. раст. 1982. Т. 19. С. 98—104.
- Михайлова М. А. Род *Corydalis* Vent. во флоре СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 20 с.
- Нечаева Т. И. О некоторых редких растениях южной части Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1973. Т. 7. С. 337—339.
- Попов М. Г. Семейство Papaveraceae // Флора СССР. М.; Л.: АН СССР. 1937. Т. 7. С. 573—716.

- Попов М. Г. Заметка о роде *Corydalis* DC.//Ботан. материалы/АН СССР. Гербарий Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. 1953. Т. 15. С. 47—53.
- Попов М. Г. О взаимоотношениях и истории родов *Papaver* и *Roemeria*// Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 9. С. 1389—1397.
- Хохряков А. П. Новая секция рода *Corydalis* Vent.//Новости сист. высш. раст. 1973. Т. 10. С. 152—155.
- Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука. 1968. 235 с.
- Decandolle A. *Corydalis*//Regni vegetabilis systema naturale. 2. Paris, 1821. P. 112—129.
- Endlicher S. *Mentissa botanica sistens Generum Plantarum. Supplementum 4, № 3. Vindobonae, 1850.*
- Fedde F. *Papaveraceae*//Engler, Prantl Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Leipzig. 1936. B. 17. 145 S.
- Kitagawa M. *Neo-Lineamenta Florae Manchuricae. J. Cramer. 1979. 715 p.*
- Ohwi J. *Corydalis pallida* and its allies of Japan//Acta phytotaxonomica et geobotanica Phytogeographica. 1943. № 13. P. 174—178 (Яп. яз.).
- Ohwi J. *Papaveraceae*//Flora of Japan. Washington, 1965. P. 475—479.
- Ryberg M. A morphological study of the Fumariaceae and taxonomic significance of the characters examined//Acta Horti Bergiani. 1960. B. 10. № 4. 248 p.
- Su Zhiyn, Wu Chenguih. Классификация, распространение, пути эволюции и использование китайских *Corydalis* подрода *Carnites*//Acta Botanica Yunnanica. 1985. 7, № 3, P. 253—276 (Кит. яз.).