

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 107

№ 12

MOSCOW
2022

Founders:

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
BRANCH OF BIOLOGICAL SCIENCES RAS
RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

Journal is published the algis of the Branch of Biological Sciences RAS

Editor-in-Chief

L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

- O. M. Afonina** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. N. Safronova (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
I. I. Shamrov (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bitjukova (Secretary, St. Petersburg, Russia),
O. G. Baranova (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
S. Volis (PhD, Kunming, China),
A. V. Herman (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),
T. E. Darbayeva (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),
L. A. Dimeyeva (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),
M. L. Kuzmina (PhD, Guelph, Canada),
M. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
Z. Palice (PhD., Prùhonice, Czech Republic),
A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

*Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue A. K. Sytin*

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.gongalskaya@gmail.com

Moscow

2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 12, 2022

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Женский археспорий покрытосеменных растений:
структура, эволюция, биологическая роль

Г. Ю. Виноградова

1125

СООБЩЕНИЯ

Calypso bulbosa (Orchidaceae) в Омской области: распространение,
экология и состояние популяций

А. И. Михальцов, Н. В. Пликина, А. Н. Ефремов, Р. Р. Гизатулин

1147

Флора долины Эркээни (среднее течение р. Лены, Центральная Якутия)

*Е. Г. Николин, П. А. Гоголева, Н. С. Данилова, А. П. Исаев, С. З. Борисова,
А. А. Егорова, Е. П. Постникова, Н. К. Сосина, Е. И. Троева, А. А. Бобров,
П. Р. Ноговицын, Е. А. Афанасьева, А. Д. Громова, Н. Н. Егорова,
В. Е. Кардашевская, В. В. Семёнова, А. П. Слепцова, М. П. Терентьева,
В. А. Филиппова, Е. В. Чемерис, М. М. Черосов, В. В. Якубов*

1156

Особенности строения семян представителей подсекции *Norvegicae*
секции *Abrotanum* рода *Artemisia* (Asteraceae)

О. В. Яковлева, А. А. Коробков, А. Н. Иванова

1166

Морфология плодов новых для флоры Армении видов рода *Alcea* (Malvaceae)

А. С. Алоян, Г. Г. Оганезова

1193

Морфология пыльцевых зерен некоторых видов *Rosa* (Rosaceae)
из коллекции Ботанического сада Петра Великого

В. В. Григорьева, А. И. Капелян, О. А. Гаврилова, Д. А. Брицкий, К. Г. Ткаченко

1200

КОЛЛЕКЦИИ

Типовые образцы названий таксонов семейства Liliaceae s.l.
в гербарии главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА)

Н. Ю. Степанова, С. А. Полуэктов, О. А. Турдибоев

1216

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые виды для лихенофлоры России и Западной Сибири
из Ямало-Ненецкого автономного округа

А. И. Мингалимова, И. Н. Урбанавичене

1236

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Александр Николаевич Швецов (к 70-летию со дня рождения)

*С. А. Сенатор, В. П. Упелниек, В. Г. Шатко, Р. З. Саодатова,
В. В. Джанаева, В. В. Соколова*

1241

Указатель обозначенных типов

1248

Contents

Vol. 107, No. 12, 2022

ORIGINAL ARTICLES

- Female archesporium of angiosperms: structure, evolution, and biological significance
G. Yu. Vinogradova 1125
-

COMMUNICATIONS

- Calypso bulbosa* (Orchidaceae) in the Omsk Region: distribution, ecology and population state
A. I. Mikhaltsov, N. V. Plikina, A. N. Efremov, R. R. Gizatulina 1147
- Flora of Erkeeni Valley (middle reaches of the Lena River, Central Yakutia)
E. G. Nikolin, P. A. Gogoleva, N. S. Danilova, A. P. Isaev, S. Z. Borisova, A. A. Egorova, E. P. Postnikova, N. K. Sosina, E. I. Troeva, A. A. Bobrov, P. R. Nogovitsyn, E. A. Afanasieva, A. D. Gromova, N. N. Egorova, V. E. Kardashevskaya, V. V. Semenova, A. P. Sleptsova, M. P. Terentyeva, V. A. Filippova, E. V. Chemeris, M. M. Cherosov, V. V. Yakubov 1156
- Peculiarities of achene structure in members of genus *Artemisia* section *Abrotanum* subsection *Norvegicae* (Asteraceae)
O. V. Yakovleva, A. A. Korobkov, A. N. Ivanova 1166
- Fruit morphology of the genus *Alcea* (Malvaceae) species new to the flora of Armenia
A. S. Aloyan, G. H. Oganezova 1193
- Pollen grain morphology of some *Rosa* species (Rosaceae) from the collection of Saint-Petersburg Botanical Garden
V. V. Grigoryeva, A. I. Kapelyan, O. A. Gavrilova, D. A. Britski, K. G. Tkachenko 1200
-

COLLECTIONS

- Type specimens of names of Liliaceae s.l. taxa kept in Herbarium of Tsitsin Main Botanical Garden RAS (MHA)
N. Yu. Stepanova, S. A. Poluektov, O. A. Turdiboev 1216
-

FLORISTIC RECORDS

- New species to the lichen flora of Russia and Western Siberia from Yamalo-Nenets Autonomous Area
A. I. Mingalimova, I. N. Urbanavichene 1236
-

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- Aleksander Nikolaevich Shvetsov (on the 70th anniversary)
S. A. Senator, V. P. Upelniek, V. G. Shatko, R. Z. Saodatova, V. V. Dzhanaeva, V. V. Sokolova 1241
-
- Index to designated types 1248
-
-

ЖЕНСКИЙ АРХЕСПОРИЙ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ: СТРУКТУРА, ЭВОЛЮЦИЯ, БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

© 2022 г. Г. Ю. Виноградова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

Поступила в редакцию 11.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Обзор посвящен проблеме формирования одноклеточного и многоклеточного археспория в женских репродуктивных структурах (семязачатках), дифференциации его клеток в мегаспороциты, регуляции этих процессов. Рассмотрена терминология, используемая в отношении археспория, проанализированы различные точки зрения о природе археспория, его месте и времени заложения в семязачатке и трансформации в мегаспороциты. На основании этого сделано заключение, что на ранних стадиях развития семязачатка все его клетки однотипны и меристематичны, позднее одна или несколько клеток в субэпидермальном или глубже расположенных слоях начинают свою дифференциацию как археспориальные (спорогенные) клетки, проявляя отличия от остальных клеток по ультраструктурной организации, составу клеточной стенки, характеристикам хроматина в ядре. Рассмотрены различные механизмы генной и эпигенетической регуляции инициации спорогенной клетки, а также возможные факторы, приводящие к дифференциации нескольких спорогенных клеток в семязачатке растений, для которых типично характерен одноклеточный археспорий (арабидопсис, кукуруза, рис). Обозначена роль каллозы в детерминации лишь одного (реже двух) мегаспороцита в многоклеточном спорогенном комплексе для вступления его в мейоз и формирования единственного гаметофита в семязачатке. Представлены данные анализа эволюции женского археспория, сделано предположение, что множественный археспорий стал производным от одноклеточного в ходе исторического развития покрытосеменных, как адаптация для сохранения их репродуктивного потенциала при появлении барьеров в развитии спорогенной клетки или частой ее гибели, в чем, по-видимому, и заключается его биологическая роль.

Ключевые слова: семязачаток, археспорий, множественный археспорий, спорогенная клетка, мегаспороцит, мегаспорогенез, эволюция археспория

DOI: 10.31857/S0006813622120110

Жизненный цикл растений представляет смену двух поколений: диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. В отличие от споровых растений, у семенных эти поколения не разнесены во времени и пространстве, а очень сближены, так что на материнском спорофите формируются мужские и женские гаметофиты, происходит оплодотворение и развитие нового (дочернего) спорофита. В связи с этим некоторые исследователи предлагают их рассматривать не как поколения, а как фазы развития (Poddubnaуа-Arnoldi, 1976). Смена диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита связана с двумя противоположными процессами: мейотическим делением и оплодотворением; в результате мейоза диплоидных клеток спорофита образуются гаплоидные микро- и мегаспоры; переход обратно в диплоидную фазу происходит после оплодотворения —

слияния мужской (спермия) и женской (яйцеклетки) гамет.

У покрытосеменных растений эти события осуществляются в специализированных репродуктивных органах — цветках, в которых формируются мужские (пыльники) и женские (семязачатки) репродуктивные структуры. На ранних стадиях развития этих структур дифференцируются спорогенные клетки — микро- и мегаспороциты, вступающие в мейоз, после которого образуются микроспоры (в пыльниках) и мегаспоры (в семязачатках). Началом дифференциации спорогенных клеток считается заложение археспориальных клеток (археспория) на самых ранних стадиях развития пыльников и семязачатков (Maheshwari, 1950). В пыльниках археспорий всегда многоклеточный, археспориальные клетки многократно митотически делятся и, соответственно,

дифференцируется много микроспороцитов. В семязчатках, наоборот, чаще всего закладывается одна археспориальная клетка, которая трансформируется в единственный мегаспороцит, дающий начало одному женскому гаметофиту (зародышевому мешку). Однако у некоторых растений археспорий может быть многоклеточным.

Впервые различия в числе клеток археспория были рассмотрены К. Schnarf (1927–1929), который предложил свою классификацию, основанную на двух критериях: числе археспориальных клеток, дифференцирующихся в субэпидермальном слое семязчатка; и их способности к делению перед формированием мегаспороцитов или прямого перехода к мегаспороцитам без каких-либо делений. Он выделил 6 типов археспория (Schnarf, 1927–1929). В дальнейшем типизация археспория неоднократно обсуждалась в литературе (Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Kordyum, 1978; Nikiticheva, Shamrov, 2002; и др.). Сейчас большинство исследователей принимают точку зрения, что существует только два типа археспория — одноклеточный и многоклеточный (множественный). Однако, характеристики археспория, предложенные Schnarf (1927–1929), до сих пор являются предметом терминологической дискуссии: какие же клетки семязчатка действительно являются археспориальными? Особенно актуальным этот вопрос является в отношении множественного археспория. Вместе с этим, в настоящее время с развитием новых подходов и методов, таких как молекулярные и генетические исследования, появляются новые вопросы, связанные с механизмами инициации и дифференциации спорогенных клеток, а также спорогенеза.

Несмотря на значительный успех исследований в этой области (Balasubramanian, Schneitz, 2000; Gross-Hardt et al., 2002; Olmedo-Monfil et al., 2010; Tucker et al., 2012, Lora et al., 2019; Mendes et al., 2020 и др.), данные работы выполнены на видах с одноклеточным археспорием, тогда как вопросы дифференциации клеток множественного археспория, их потенции к трансформации в мегаспороциты и мегаспорогенезу остаются без внимания.

Изучение этих аспектов репродукции также поднимает вопросы, связанные с биологической ролью множественного археспория, в чем смысл формирования многочисленных спорогенных клеток, если в большинстве случаев формируется только один зародышевый мешок. Решение этих вопросов будет связано и с проблемой эволюции археспория у покрытосеменных растений, — в каком направлении она шла — по пути увеличения числа археспориальных клеток или их редукции.

В настоящем обзоре проведено обобщение данных по проблеме формирования археспория,

дифференциации его клеток в мегаспороциты, с особым акцентом на множественный археспорий. Рассмотрены вопросы, связанные с разработкой терминологии, касающейся археспория в целом и множественного археспория в частности, а также с раскрытием механизмов инициации и развития археспория. Также обсуждается проблема филогенетического значения множественного археспория и его биологическая роль (почему развивается только один зародышевый мешок, несмотря на то, что в семязчатке формируется много спорогенных клеток).

ПОНЯТИЕ “АРХЕСПОРИЙ”. СТРУКТУРА, ВРЕМЯ И МЕСТО ЕГО ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Вопрос о дифференциации археспория, о сущности этих клеток остается одним из сложных в эмбриологии растений, поскольку до сих пор нет единого мнения, какие же клетки следует считать археспориальными, где и когда они дифференцируются, следует ли вообще выделять археспориальные клетки. Наиболее ясным вопросом об археспории представляется в тенуинуцеллятных семязчатках, где единственным претендентом на роль археспориальной клетки является субэпидермальная клетка примордия семязчатка, которая уже на самых ранних стадиях отличается от окружающих клеток своими размерами, плотностью цитоплазмы и некоторыми другими клеточными характеристиками (Warming, 1878; Gerassimova-Navashina, 1958; Bajon et al., 1999 и др.). По мере развития семязчатка эта клетка продолжает свой рост и непосредственно трансформируется в мегаспороцит, который дает начало мегаспорам после редукционного деления. В красинуцеллятных семязчатках в ряде случаев археспориальные клетки различить более сложно, особенно если их формируется несколько (множественный археспорий), и к тому же на ранних стадиях в семязчатке начинает формироваться париетальная ткань за счет периклиналильных делений в субэпидермальном слое нуцеллуса, формирующая в будущем его апикальную часть и покрывающая спорогенные клетки. При исследовании ранних стадий развития таких семязчатков многие исследователи подчеркивали сложность определения границ той группы клеток, которые в дальнейшем станут мегаспороцитами (Fagerlind, 1937; Khan, 1942; Berger, 1953; Romanov, 1954; Hjelmqvist, 1962; Czapiк, 1961, 1962; Solntseva, 1965 и др.). Формирование париетальной ткани в красинуцеллятных семязчатках затрудняет определение местоположения археспория.

Термин “археспорий” был предложен К. Goebel (1880) для обозначения клеток, дающих начало спорообразующим клеткам. К. Schnarf (1927–1929) предложил в качестве археспориальных клеток рассматривать клетки (или клетку), распо-

ложенные в субэпидермальном слое примордия семязачатка, способные либо к непосредственному преобразованию в мегаспороциты, либо через ряд делений. Уточняя характеристику археспория, данную Schnarf (1927–1929), K.V.O. Dahlgren (1927) предложил выделять категории “первичного” археспория, клетки которого закладываются изначально в субэпидермальном слое примордия семязачатка, и “вторичного” – клетки которого дифференцируются после отделения париетальных клеток. Эти термины долгое время широко применялись в описании ранних стадий развития семязачатка (Davis, 1966).

Однако некоторые исследователи полагают, что выделять термины “первичный” и “вторичный” археспорий неправомерно, так как клетки субэпидермального слоя и клетки, формирующиеся после их деления, имеют различное происхождение и не могут быть описаны одинаковым термином, т.е. рассматриваться как археспорий (Bouman, 1984; Nikiticheva, Shamrov, 2002). Поэтому было предложено различать в качестве “археспория”, только клетки, которые закладываются в субэпидермальном слое семязачатка, как их обозначил Schnarf (1927–1929), а клетки, которые формируются после отделения париетальных клеток и дают начало мегаспороцитам, предложено называть “спорогенными” клетками (Nikiticheva, Shamrov, 2002). Однако сами авторы утверждают, что в случае отсутствия периклиналильного деления археспориальных субэпидермальных клеток, эти клетки непосредственно становятся спорогенными клетками, хотя критерии этого перехода, по мнению авторов, выделить сложно (Nikiticheva, Shamrov, 2002).

K. Goebel в своей работе “Organographie der Pflanzen...” (1933) попытался дать некоторые объяснения относительно термина “археспорий”. Он считал, что “археспорий... возникает из слоя клеток, лежащих под эпидермой”; в результате деления этих клеток “внутри оказываются клетки археспория, а снаружи – слой клеток, который в дальнейшем может делиться периклиналильно” (с. 55). Данное объяснение, по-видимому, предполагает, что субэпидермальный слой не относится к археспорию. Основываясь на взглядах Goebel (1933), А.Н. Сладков и Н.А. Гревцова (Sladkov, Grevtsova, 1988, 1989) рассматривали субэпидермальный слой лишь как инициальные клетки археспория и париетальных клеток. Собственно к археспорию они относили лишь те клетки, которые дают начало спороцитам (микро- или мегаспороцитам), либо непосредственно становятся ими, либо путем ряда митотических делений с образованием спорогенной ткани (Sladkov, Grevtsova, 1988). При этом местоположение археспория не определяет его сущность – археспорий может формироваться непосредственно в субэпидер-

мальном слое, либо в глубже лежащих слоях под париетальной тканью.

Сложность выявления археспориальных клеток в примордии крассинуцеллятного семязачатка привела некоторых авторов к мнению о тождестве археспория с меристемой (Romanov, 1954; Lodkina, 1971). Авторы полагали, что на ранних стадиях развития семязачатка ни в субэпидермальном, ни в других слоях нет возможности различить клетки археспория; все клетки идентичны и меристематичны, и лишь после ряда периклиналильных делений под париетальными клетками начинают выделяться клетки, которые в дальнейшем дифференцируются в мегаспороциты (спорогенные клетки). Они считали, что в данном случае название “археспорий” и его границы весьма условны, поскольку меристематичность клеток сохраняется и после их деления (один или несколько раз), до момента появления каких-либо отличительных признаков спорогенных клеток (Lodkina, 1971).

Близкую точку зрения высказывала М.П. Солнцева (Solntseva, 1965), исследуя ранние стадии развития семязачатка у земляники. Она предполагала, что термин “археспорий” не приемлем в этом случае, так как центральные клетки примордия семязачатка у земляники развиваются асинхронно, в результате чего формируется комплекс клеток, находящихся на разных стадиях развития (меристематические клетки, мегаспороциты, дианды и тетрады). Она предложила такой комплекс называть “репродуктивной тканью”.

Некоторые исследователи не делают различий между археспориальной клеткой и мегаспороцитом, относя обе к спорогенным клеткам или материнским клеткам мегаспор (megaspore mother cells, ММС) (Sehgal et al., 2011; Armenta-Medina et al., 2011; Bencivenga et al., 2011; Fan et al., 2015 и др.).

В последние годы термины “зародышевая линия” (“germline”) и “зародышевая клетка” (“germ cell”), широко используемые в биологии развития животных, стали применяться и для описания репродуктивных клеток растений (Dickinson, Grant-Downton, 2009; Berger, Twell, 2011; Bai, 2017; Pinto et al., 2019; Hernandez-Lagana et al., 2021 и др.). Унификация концепций о “зародышевой линии” у животных и растений, по мнению некоторых авторов, позволяет провести сравнительный анализ механизмов, лежащих в основе дифференциации репродуктивных клеток этих организмов (Dickinson, Grant-Downton, 2009; Pinto et al., 2019 и др.). Авторы, рассматривающие этот вопрос, отмечают, что в отличие от животных, у которых “зародышевые клетки” (“germ cells”) определяются в раннем эмбриогенезе как особая популяция клеток, сохраняющих всю жизнь и способных продуцировать гаметы (Hayash, Sura-

ni, 2009), у цветковых растений таких очевидных “зародышевых клеток” (“germ cells”) нет. Однако в спорофитной фазе растений всегда сохраняется пул недифференцированных клеток, которые могут дифференцироваться по пути образования клеток репродуктивных органов, содержащих диплоидные спорогенные клетки – инициали гаметофитов, образующих гаметы (Berger, Twell, 2011; Grossniklaus, 2011; Twell, 2011; Schmidt et al., 2015 и др.). Вместе с этим снова появляются терминологические вопросы – на каком этапе появляется “зародышевая линия” (“germline”) и какие клетки могут считаться “зародышевыми клетками” (“germ cells”)? Одни авторы придерживаются точных категорий, что “зародышевая линия” (“germline”) возникает при инициации гаметофита, а клетки, дающие начало гаметофиту – “прародители гамет” (“gamete progenitors”), собственно гаметы (яйцеклетка и спермии) являются истинными “зародышевыми клетками” (“germ cells”) (Berger, Twell, 2011; Twell, 2011). Другие авторы рассматривают “зародышевую линию” (“germline”) более широко, распространяя ее и на спорофитную фазу, предшествующую развитию гаметофита, – заложение археспориальной клетки, дифференциацию мегаспороцита и вступление его в мейоз с образованием гаплоидных спор (Dickinson, Grant-Downton, 2009; Grossniklaus, 2011; Schmidt et al., 2015; Pinto et al., 2019). Pinto et al. (2019) предлагают рассматривать развитие женского гаметофита (споро- и гаметогенез) как определенные этапы “развития женской зародышевой линии” (“female germline development”), где археспориальная клетка приравнена к “germline precursor cell selection”, мегаспороцит – к “primary germline cell”, а собственно женский гаметофит – к “germline maturity with female germ cell”.

Возможно, введение и применение новых терминов актуально для сравнения развития репродуктивных клеток у растений и животных, но следует учитывать, что у растений гораздо больше вариантов, приводящих к образованию гамет (яйцеклеток и спермиев), в том числе и без прохождения мейоза (Koltunow, 1993; Savidan, 2000; Koltunow, Grossniklaus, 2003; Schmidt et al., 2015; Brukhin, 2017 и др.). Вследствие этого, полагаю, что для характеристики развития репродуктивных структур растений лучше использовать более привычные термины, в которых также необходимо внести ясность.

Считаю, что термины “археспориальная клетка” (“археспорий”) и “мегаспороцит” не эквивалентны, это две разные стадии – инициации и развития спорогенной клетки, которые взаимосвязаны и переходят одна в другую. Такой переход хорошо виден на примере одноклеточного археспория некоторых видов (рис. 1, 1–6). На самой ранней стадии развития примордия семязачатка

Agapanthus praecox Willd. все его клетки одинаковые и являются меристематическими (рис. 1, 1), по мере роста примордия, в нем начинает дифференцироваться клетка, которая пойдет по пути спорогенной клетки – археспориальная клетка, вместе с образованием париетальных клеток (рис. 1, 2). Рост археспориальной клетки приводит к ее трансформации в мегаспороцит – клетку, готовую к мейозу (рис. 1, 3). Археспориальная клетка может дифференцироваться и в субэпидермальном слое, как у *Allium ramosum* L. (рис. 1, 4) и далее преобразовываться в мегаспороцит (рис. 1, 5). Иногда у таких видов может дифференцироваться 2 археспориальные клетки и формироваться два мегаспороцита (рис. 1, 6). Аналогичная ситуация наблюдается и в случае многоклеточного археспория. Например, в примордии семязачатка пиона все клетки одинаковы, хотя уже на таких ранних стадиях видны периклиальные деления субэпидермального слоя и образование париетального слоя (рис. 1, 7). С началом инициации интегументов под париетальным слоем начинает выделяться несколько клеток более крупного размера с утолщенной клеточной стенкой, крупными ядрами, расположенными в центре клетки, и слабо вакуолизированной цитоплазмой – археспориальные клетки, которые в дальнейшем продолжают свой рост и дифференцируются в мегаспороциты (рис. 1, 8–9). Множественные археспориальные клетки могут повторно делиться с формированием комплекса археспориальных клеток, как например, у молочаев (рис. 1, 10), но не все из них могут трансформироваться в мегаспороциты. Часть этих клеток, особенно локализованных на периферии клеточного комплекса, остаются покоящимися, окружая дифференцирующиеся мегаспороциты (рис. 1, 11, 12). В таком многоклеточном спорогенном комплексе обычно не все мегаспороциты вступают в мейоз, мегаспорогенез происходит в единственном мегаспороците (Maheshwari, 1950). Археспориальные клетки, не закончившие свою трансформацию в мегаспороциты, предположительно, могут сохранять свои спорогенные свойства, которые могут реализоваться, например, в апомиктичном способе репродукции (апоспории или нуцеллярной эмбрионии) (Kordyum, 1978).

Дифференциация археспориальных клеток не зависит от их местоположения в семязачатке – в субэпидермальном слое или в более глубоких слоях под париетальной тканью, что согласуется с взглядами А.Н. Сладкова и Н.А. Гревцовой (Sladkov, Grevtsova, 1988, 1989). Точка зрения некоторых авторов об облигатном субэпидермальном положении археспориальной клетки и ее возможного деления на спорогенную и париетальную (которая является соматической) клетки (Nikiticheva, Shamrov, 2002) кажется сомнительной. С этим можно согласиться, если рассматривать

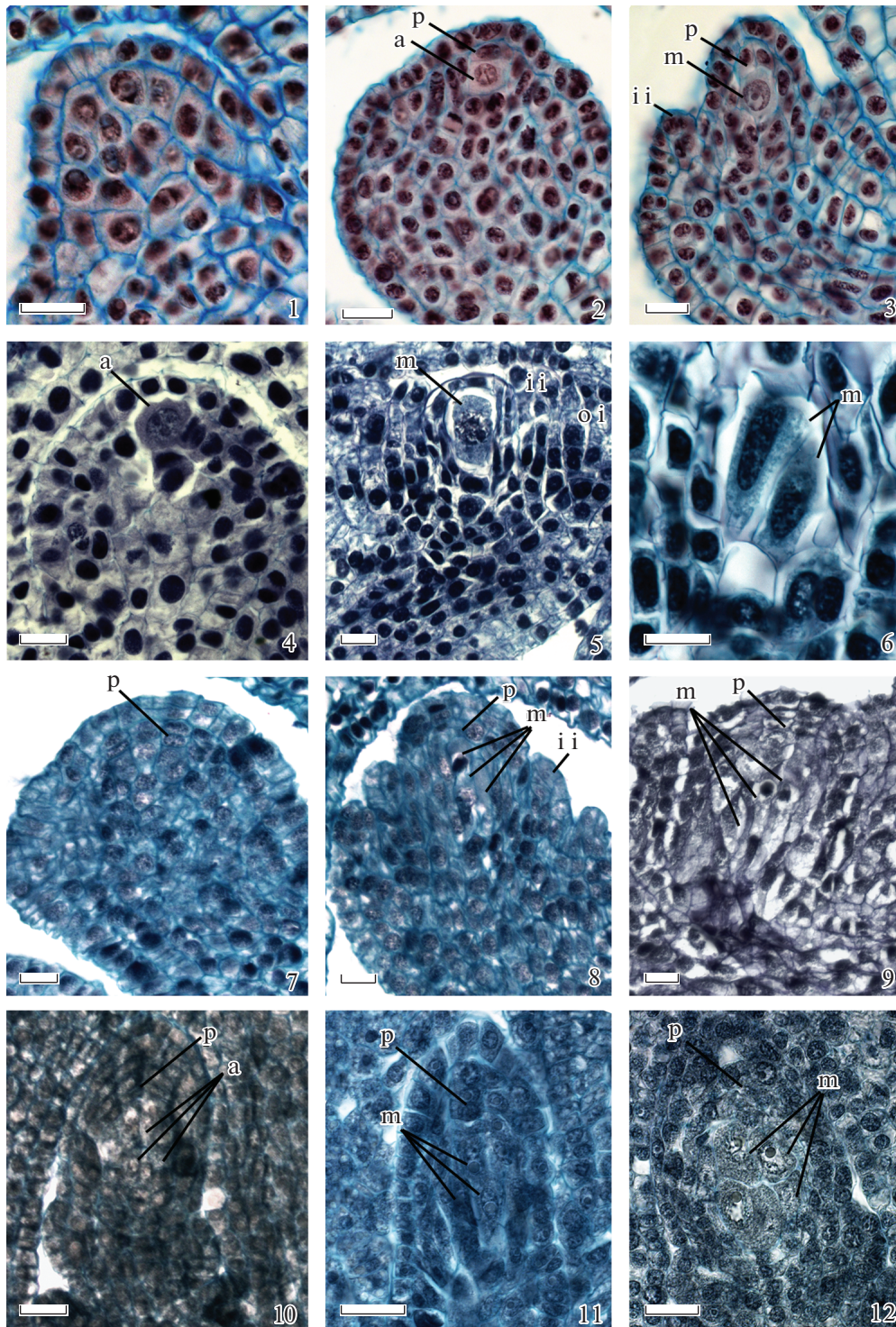


Рис. 1. Развитие и строение одноклеточного (1–6) и многоклеточного (7–12) археспория на примере *Agapanthus praecox* (1–3), *Allium ramosum* (4–6), *Paeonia veitchii* (7, 8), *Paeonia caucasica* (9), *Euphorbia segeriana* (10), *Euphorbia condylocarpa* (11), *Euphorbia petrophila* (12). а – археспориальная клетка, ii – внутренний интегумент, m – мегаспороцит, oi – наружный интегумент, p – парietальные клетки. Шкала: 20 мкм.

Fig. 1. Development and structure of the unicellular (1–6) and multicellular (7–12) archesporium, using the examples of *Agapanthus praecox* (1–3), *Allium ramosum* (4–6), *Paeonia veitchii* (7, 8), *Paeonia caucasica* (9), *Euphorbia segeriana* (10), *Euphorbia condylocarpa* (11), and *Euphorbia petrophila* (12). a – archesporial cell, ii – inner integument, m – megaspore cyte, oi – outer integument, p – parietal cells. Scale bar: 20 μ m.

археспориальную клетку как меристематическую, которая не обладает какой-либо детерминированной судьбой. Тогда эта клетка может делиться на две клетки с различной судьбой – спорогенную и соматическую. Но почему следует использовать термин “археспорий”, если существует термин “меристематическая клетка”? Если рассматривать археспориальную клетку как предшественника мегаспороцита, который уже имеет некоторые признаки или потенции для развития в гаметофит, то эта клетка должна делиться на подобные себе клетки, а не на клетки с другой судьбой – соматические париетальные клетки. Поэтому, археспориальная клетка – это начало дифференциации меристематической клетки в мегаспороцит, клетка, которая уже обладает спорогенными потенциями. Реализация потенций, по-видимому, зависит от каких-то сигнальных факторов, получаемых клеткой извне или продуцируемых ею самой.

Следует также подчеркнуть, что терминологические трудности связаны с отсутствием четких морфологических критериев для археспориальной клетки, как это имеет место для других клеток – мегаспороцитов, мегаспор, клеток зародышевого мешка (Maheshwari, 1950; Vajon et al., 1999). К сожалению, существует немного данных о морфологии археспория. Как правило, археспориальные клетки локализованы в центральной или апикальной части семязачатков и отличаются от соседних клеток более крупными размерами. У *Phaius tankervilleae* (Banks ex L'Hér.) Blume цитоплазма археспориальной клетки содержит много митохондрий, пластид, цистерн эндоплазматического ретикулума, полисом и Гольджи-телл, много микротрубочек и маленьких вакуолей; в ее клеточной стенке присутствуют плазмодесмы (Tung et al., 2000). На самых ранних стадиях развития семязачатков *Annona cherimola* Mill. и *Persea americana* Mill. все их клетки неотличимы друг от друга; позднее, археспориальная клетка начинает дифференцироваться под париетальными слоями клеток. От окружающих клеток она отличается составом своей клеточной стенки, в которой аккумулируются некоторые пектины, арабиногалактаны и экстензины, определенные методами иммулокализации (Lora et al., 2017). Кроме того, показано, что с началом дифференциации археспориальной клетки у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. у нее появляются специфичные черты, отличающие ее от других клеток примордия, в частности присутствие в ее ядре связанного с хроматином гистона H3.1 (HISTONE THREE RELATED 13 – HTR 13) (Hernandez-Lagana, Autran, 2020).

На основании выше изложенного, можно заключить, что все клетки примордия семязачатка на самых ранних стадиях развития однотипны и меристематичны. Позднее, одна клетка (или

несколько клеток), расположенная в субэпидермальном слое у одних видов или в более глубоких слоях у других видов, начинает дифференцироваться, приобретая специфические черты (например, по ультраструктуре или составу клеточной стенки), характеризующие ее как археспориальную клетку(-и) – предшественника мегаспороцита(-ов).

МЕХАНИЗМЫ ИНИЦИАЦИИ АРХЕСПОРИЯ И РАЗВИТИЯ СПОРОГЕННЫХ КЛЕТОК

Молекулярные и генетические исследования показали сходство клеток примордия семязачатка с клетками апикальной меристемы побега (Clark, 2001; Gross-Hardtl, Laux, 2003; Sieber et al., 2004). У *Arabidopsis thaliana* переход клеток примордия семязачатка к дифференциации, как и в апексе побега, обусловлен действием гена *WUSHEL* (*WUS*); в это же время начинается дифференциация археспориальной клетки (Gross-Hardtl et al., 2002; Wyrzykowska, Fleming, 2003). Дифференциация археспориальной клетки во многом обусловлена экспрессией гена *SPORO-CYTELESS/NOZZLE* (*SPL/NZZ*); у мутанта *spl/nzz* спорогенная клетка не формируется (Balasubramanian, Schneitz, 2000), а дополнительная эктопическая экспрессия *SPL/NZZ*, наоборот, приводит к появлению дополнительных клеток, похожих на мегаспороцит (Mendes et al., 2020). Гены *WUS* и *SPL/NZZ* также связаны с генами *WINDHOSE1* (*WIH1*) и *WIH2*, кодирующими малые пептиды. Двойные мутанты *wih1wih2* характеризуются различными нарушениями, связанными с инициацией археспориальной клетки, ее дифференциацией в мегаспороцит и вступлением последнего в мейоз (Lieber et al., 2011).

Функциональная классификация генов, которые экспрессируются в семязачатке на стадии мегаспороцита у риса и ананаса, показала их коррелированность с путями транспорта гормональных сигналов и биосинтеза вторичных метаболитов. Это предполагает, что фитогормоны и активный биосинтез веществ являются критическими для спецификации мегаспороцита у растений (Zhao et al., 2021). Огромную роль в дифференциации клеток семязачатка играют гормоны – ауксин и цитокинин (Bencivenga et al., 2011). Уровень ауксина в клетках регулируется преимущественно активностью белков переносчиков PIN-FORMED (PIN) (Petrasek et al., 2006). В семязачатке *Arabidopsis thaliana* PIN1 обнаружен на самых ранних стадиях развития; его локализация указывает на движение потока ауксина по эпидермальным клеткам от фуникулула к апикальному концу нуцеллуса, где аккумулируется максимальный уровень (Pagnussat et al., 2009). В красиснуцеллятных семязачатках *Annona cherimola* и *Persea americana* PIN экспрессируется как в эпи-

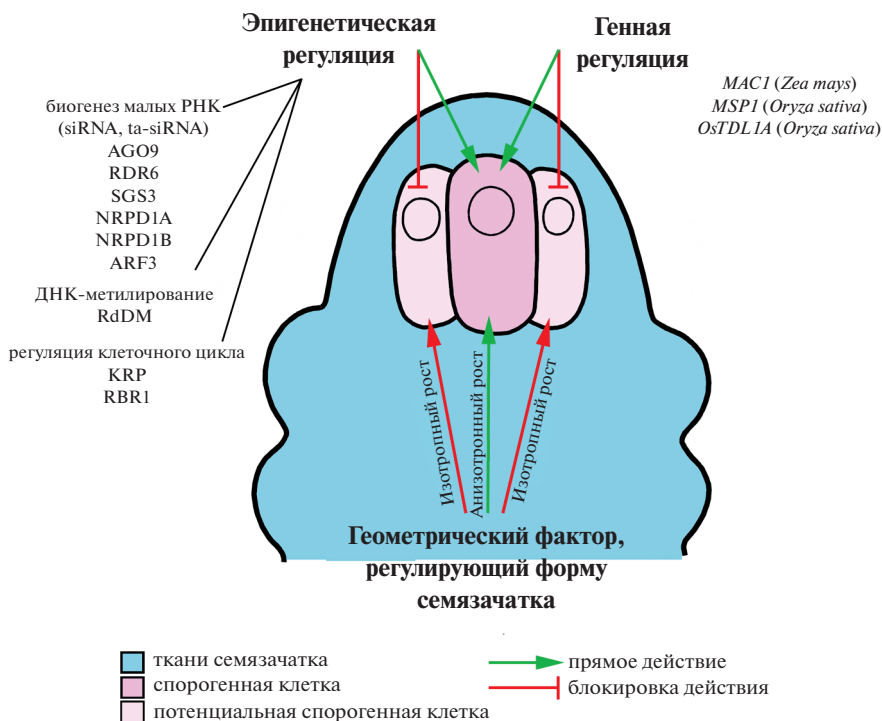


Рис. 2. Возможные факторы, определяющие дифференциацию дополнительных спорогенных клеток и переход к множественному археспорию.

Fig. 2. Possible factors determining the differentiation of additional sporogenous cells and the transition to the multiple archesporium.

дермальном слое, так и в париетальных слоях, расположенных выше археспориальной клетки. Высказано предположение, что ауксин может участвовать в дифференциации археспориальной клетки (Lora et al., 2017).

Поскольку PIN1 связан с геном *SPOROXYT-LESS/NOZZLE (SPL/NZZ)* (Balasubramanian, Schneitz, 2000; Bencivenga et al., 2012), вероятно, спорофитный поток ауксина может контролировать дифференциацию археспориальной клетки и мегаспороцита, а также ранние стадии развития женского гаметофита (Pagnussat et al., 2009; Sescato et al., 2013). Нарушения сигналинга цитокинина в спорофитных тканях семязачатка приводят к снижению регуляции PIN1 и отсутствию формирования спорогенной клетки и гаметофита (Bencivenga et al., 2012).

Значимым фактором для инициации археспориальной клетки (или клеток) является процесс инициации интегументов в примордии семязачатка (Kordyum, 1978). Это подтверждают и молекулярно-генетические исследования. Так, нарушения в экспрессии генов *AINTEGUMENTA (ANT)*, *BELL 1 (BEL1)*, *INNER NO OUTER (INO)*, ответственных за инициацию интегументов у *Arabidopsis thaliana*, оказывают влияние на дифференциацию спорогенной клетки. Мутации *ant*, *bell 1* и *ino* характеризуются как нарушения в

формировании интегументов, так и отсутствием спорогенной клетки или раннего гаметофита (Gross-Hardt et al., 2002; Sieber et al., 2004; Bencivenga et al., 2011).

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ПЕРЕХОД К МНОЖЕСТВЕННОМУ АРХЕСПОРИЮ

Поскольку события заложения одной или нескольких археспориальных клеток происходят на самых ранних стадиях развития семязачатка, несомненно, что их инициация взаимосвязана, т.е. факторы, обуславливающие развитие собственно спорогенной клетки связаны и с регуляцией числа этих клеток. К таким факторам можно отнести следующие:

- 1) мутации по генам, регулирующим дифференциацию спорогенных клеток;
- 2) нарушения в эпигенетической регуляции;
- 3) нарушения в пространственно-временной координации процессов развития семязачатка и позиционной информации (рис. 2).

Рассмотрим подробнее каждый пункт.

1) Генетические исследования последних десятилетий показывают, что в примордии семязачатка несколько клеток могут обладать потенциальными спорогенными клетками. Так, ген *MULTIPLE*

ARCHESPORIAL CELL 1 (MAC1) у кукурузы (*Zea mays* L.) участвует в регуляции судьбы спорогенной клетки семязачатка. У мутантов *mac1* развивается несколько таких клеток, способных вступить в мейоз и формировать тетрады мегаспор (Sheridan et al., 1996; Wang et al., 2012). У риса (*Oryza sativa* L.) ген *MULTIPLE SPOROCYTE 1 (MSP1)*, кодируя рецепторо-подобную киназу, активирует сигнальный путь в группе нуцеллярных клеток вблизи мегаспороцита, который ингибирует их дифференциацию; при мутации *mSP1* действие гена блокируется и в нуцеллусе возникает несколько спорогенных клеток (Nonomura et al., 2003). Также у риса обнаружен ген *OsTDL1A*, который экспрессируется в семязачатке вместе с *MSP1*, при его взаимодействии с интерференционной РНК копирует фенотип *mSP1* с образованием множественных спорогенных клеток (Zhao et al., 2008). Хотя семязачатки *mSP1* и *OsTDL1A*-RNAi содержат множественный археспорий и развивают несколько мегаспороцитов, формируется только один зародышевый мешок (Nonomura et al., 2003; Zhao et al., 2008).

2) В процессах дифференциации спорогенной клетки в семязачатке важную роль играет эпигенетическая регуляция, включающая действие малых РНК, ДНК-метилование и динамическое распределение гистонов, играющих роль в конденсации хроматина (Nonomura, 2018; Jiang, Zheng, 2022). У *Arabidopsis thaliana* ген *ARGONAUTE 9 (AGO9)*, экспрессируемый в клетках субэпидермального слоя семязачатка, отвечает за синтез протеина AGO9. У мутанта *ago9* в семязачатке появляются крупные клетки, похожие на мегаспороциты (Olmedo-Monfil et al., 2010). Показано, что AGO9, вместе с другими представителями семейства AGO – AGO4, AGO6 и AGO8, играют важную роль в биосинтезе малых РНК (малых интерференционных РНК – siRNA и транскрипционных малых интерференционных РНК – ta-siRNA) у *Arabidopsis*, что подтверждает участие малых РНК в становлении судьбы спорогенной клетки. Известно, что, ta-siRNA передвигаются как сигнальные молекулы и вызывают выключение генов до их инициации в клетке (Olmedo-Monfil et al., 2010). Биогенез этих РНК также зависит от транскрипции RNA-DEPENDENT POLYMERASE 6 (RDR6), которая конвертирует одноцепочечные РНК-предшественники в двуцепочечные РНК, а также с SUPPRESSOR OF GENE SILENCING 3 (SGS3) и NUCLEAR RNA POLYMERASE D1A (NRPD1A) и NRPD1B; мутации *rdr6* и *sgs3* показывают аналогичные *ago9* нарушения, приводя к образованию дополнительных мегаспороцито-подобных клеток (Olmedo-Monfil et al., 2010; Hernandez-Lagana et al., 2016). Также транскрипционные малые интерференционные РНК (ta-siRNA) могут ингибировать образование спорогенных клеток при ограничении

экспрессии AUXIN RESPONSIVE FACTOR 3 (ARF3) в нуцеллусе (Su et al., 2017; 2020).

Поскольку малые интерференционные РНК выполняют важную роль в процессе ДНК-метилования, участвуя в сборке ДНК-метилтрансфераз, регулирующих формирование гетерохроматина (Matzke, Moshier, 2014), различные нарушения в процессе их биогенеза могут приводить к выделению дополнительных мегаспороцитов, что подтверждает необходимость RdDM-пути (RNA-directed DNA methylation) в спецификации и дифференциации мегаспороцита (Mendes et al., 2020).

Дополнительные мегаспороциты также появляются у мутантов по генам, контролирующим клеточный цикл. У *Arabidopsis thaliana* установлено, что ингибирование циклин-зависимой киназы CDKA;1 протеинами семейства KIP-RELATED PROTEIN (KRP), RETINOBLASTOMA RELATED 1 (RBR1), РНК-геликазой MNAME (MEM) приводят к переключению клетки с митотического пути развития на мейотический (Zhao et al., 2017; Lora et al., 2019; Cao et al., 2018). Мутанты по соответствующим генам показывают нарушения в спецификации мегаспороцита, как без его образования, так и с увеличением числа мегаспороцитов (Su et al., 2017; Zhao et al., 2017; Yao et al., 2018). Мутанты *kpr4 kpr6 kpr7* и *rbr1* показывают множественные спорогенные клетки (Zhao et al., 2017). У мутанта *rbr1* и тройного мутанта *kpr* обозначенные мегаспороциты подвергаются нескольким митотическим делениям, что приводит к образованию дополнительных мегаспороцитов. Таким образом, уже специализированные мегаспороциты могут подвергаться одному или нескольким митотическим делениям вместо мейотического деления (Zhao et al., 2017).

3) Некоторые исследователи предполагают, что судьба клетки в целом детерминирована позиционной информацией (Poethig, 1989; Dawe, Freeling, 1992; Huala, Sussex, 1993). Позиционно-зависимые коммуникационные процессы, вероятно, происходят между соседними меристематическими клетками, и эти сигнальные события влияют на пути клеточной спецификации, включая становление судьбы спорогенной клетки (Hake, Char, 1997; Clark, 2001).

На основе молекулярно-генетических данных и методов моделирования процессов, происходящих в семязачатке на ранних стадиях, предложена гипотеза о том, что геометрические ограничения во время морфогенеза семязачатка влияют на количество спорогенных клеток и их дифференциацию. Изменение морфологии семязачатка приводит к эктопическим кандидатам спорогенных клеток. Предложенные модели с различным типом роста клеток семязачатка (анизотропным и изотропным) показали, что при анизотропном

росте в семязачатке *Arabidopsis thaliana* может дифференцироваться только одна археспориальная клетка; при изотропном росте формируются более широкие и уплощенные примордии, в которых иницируется несколько археспориальных клеток (Hernandez-Lagana et al., 2021). Отмечены геометрические закономерности обнаружены у мутанта *Arabidopsis kat*, у которого мутация приводит к отсутствию протеина KATANIN, связанного с параллельным выстраиванием кортикальных микротрубочек, что снижает целлюлозо-зависимую механическую анизотропию в клеточных стенках и усиливает изотропный рост клеток (Bichet et al., 2001; Burk, Ye, 2001). У этого мутанта формируются уплощенные примордии семязачатков с дополнительными крупными клетками, подобными археспориальной клетке. Идентификация этих клеток с помощью маркеров, указывающих на переход от соматической к репродуктивной клетке: гистона H3.1 (She et al., 2013) и транскрипционного фактора KNUCKLES (KNU) (Tucker et al., 2012), в ряде случаев указывала их принадлежность к спорогенным клеткам, однако окраска анилиновым синим не выявила в их клеточной стенке каллозы, которая присутствовала у основного мегаспороцита (Hernandez-Lagana et al., 2021).

РОЛЬ КАЛЛОЗЫ В СПЕЦИФИКАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ МЕГАСПОРОЦИТОВ В СПОРОГЕННОМ КОМПЛЕКСЕ

Первичная клеточная стенка клеток высших растений включает структурные целлюлозные микрофибриллы, погруженные в матрикс из нецеллюлозных полисахаридов, включающих ксилан, гетероксилан, маннан, (1,3;1,4)- β -D-глюкан и пектин (в зависимости от типа клетки), а также протеины, встроенные в клеточную стенку, фенольные компоненты и воду (Burton et al., 2010). Неоднородность состава матрикса обеспечивает механическую прочность и пластичность клеточной стенки, а также определенную пористость данной структуры, позволяющую транспортировать малые молекулы через апопласт (Carpita et al., 1979; Burton et al., 2010). Клеточная стенка молодого семязачатка может пропускать воду, гормоны, сахара, олигосахариды, малые РНК, пептиды и некоторые протеины (Bloemen dal, Kuck, 2013; Van Norman et al., 2011). Крупные макромолекулы, включая протеины и РНК, перемещаются между клетками через плазмодесмы, которые обеспечивают цитоплазматический (симпластический) транспорт (Kim et al., 2007; Lucas et al., 2009). Размер плазмодесм может существенно варьировать благодаря отложению каллозы на их стенках, ограничивая транспорт веществ (Lee, Lu, 2011).

В развитии спорогенных клеток и мегаспорогенезе каллоза (1,3- β -D-глюкан) играет значимую роль. В ходе подготовки мегаспороцита к выполнению его основной функции – мейоза, на плазматической мембране начинается синтез каллозы, формирующей дополнительный слой в клеточной стенке, который существенно ограничивает транспорт веществ и изолирует мегаспороцит для мейоза и образования спор (Rodkiewicz, 1970; Rodkiewicz, Bednara, 1976; Webb, Gunning, 1990; Newbiggin et al., 2009). Отложение каллозы на стенках мегаспороцита характерно для большинства растений с моноспорическим Polygonum-типом развития зародышевого мешка (Rodkiewicz, 1970). Кроме того, по мнению некоторых исследователей, многие сигнальные компоненты для инициации мегаспороцита к мейозу экспрессируются в соматических нуцеллярных клетках, окружающих спорогенные клетки, причем каллоза является маркером для узнавания этих сигналов (Bencivenga et al., 2011; Tucker, Koltunow, 2014). Это доказывает, что межклеточные взаимодействия являются значимыми для корректной спецификации спорогенной судьбы клетки во время развития семязачатка и обеспечивают дальнейшую функцию этой клетки (Tucker, Koltunow, 2014).

Однако слой каллозы, формирующийся вокруг мегаспороцита, не приводит к полной блокаде транспорта. У многих растений показано, что этот слой часто тоньше на халазальном конце мегаспороцита, также он может быть прерывистым (Rodkiewicz, 1970). Ультраструктура мегаспороцита и мегаспор *Arabidopsis thaliana* показывает сохранение плазмодесм, связывающих репродуктивную клетку с соматическими, во время мегаспорогенеза (Vajon et al., 1999). Исследования сигнальных путей предполагают активные симпластические взаимодействия между соматическими и репродуктивными клетками посредством транспорта малых РНК, синтезируемых в нуцеллярных клетках и перемещаемых в спорогенную клетку для регуляции ее развития (Olmedo-Monfil et al., 2010; Lieber et al., 2011; Tucker et al., 2012; Cheng et al., 2013).

У растений с множественным археспорием, таких как *Paeonia L.*, *Fragaria L.*, где формируется многоклеточный спорогенный комплекс, каллоза синтезируется только одной (реже двумя) клетками, расположенными в центральной части спорогенного комплекса (Leszczuk et al., 2018; Vinogradova, Zhinkina, 2021).

Анализируя тот факт, что у земляники только один мегаспороцит среди многих имеет каллозу, авторы предполагают, что это связано с возможностью апомиктического развития мегаспороцитов, у которых нет каллозных стенок (Leszczuk et al., 2018).

Мы предполагаем, что отложение каллозы лишь у одного мегаспороцита может свидетельствовать об ее участии в регуляции судьбы других клеток спорогенного комплекса (Vinogradova, Zhinkina, 2021), что согласуется с ранее высказанной гипотезой о “латеральном ингибировании” дифференциации клеток в семязачатке (Chevalier et al., 2011). Согласно этой гипотезе, основанной на анализе данных о клеточных взаимодействиях в примордии семязачатка, многие клетки семязачатка обладают потенциями к дифференциации в археспориальные клетки, однако преимущество в дифференциации получает лишь одна, имеющая более выгодное положение и первой получающая сигналы к дифференциации. Эта клетка может запретить дальнейший сигналинг к соседним клеткам, блокируя их спорогенную дифференциацию (Chevalier et al., 2011). Дополняя эту гипотезу, мы предположили, что в многоклеточном спорогенном комплексе клетка, расположенная в центральной части семязачатка имеет преимущества перед соседними клетками в получении сигналов, стимулирующих ее к началу мегаспорогенеза. Каллозная оболочка не пропускает такие сигналы через себя к другим клеткам спорогенного комплекса. Более того, мегаспороцит с каллозными стенками, возможно, сам испускает сигналы для ингибирования дальнейшей дифференциации соседних клеток. В результате только одна (реже две) тетрады мегаспор развиваются и одна функциональная мегаспора дает начало женскому гаметофиту в семязачатке. Все другие мегаспороциты дегенерируют во время развития семязачатка (Vinogradova, Zhinkina, 2021).

ЭВОЛЮЦИЯ АРХЕСПОРИЯ

Как отмечено выше, у покрытосеменных существует два типа археспория – одноклеточный и многоклеточный (множественный). Большинство исследователей, рассматривая вопрос об эволюции этого эмбриологического признака, полагают, что многоклеточный археспорий является примитивным признаком, а одноклеточный – более прогрессивным (Schnarf, 1927–1929, 1931; Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Kordyum, 1978; Shamrov, 2008; Kamelina, 2000, 2009 и др.). К. Schnarf (1927–1929), предлагая свою классификацию типов археспория, считал, что из всех шести типов наиболее примитивным является *Casuarina*-тип, характерный для видов *Casuarina* L. Семязачатки этих растений содержат большое количество археспориальных клеток, которые располагаются длинными рядами. Одноклеточный археспорий рассматривался как производный от многоклеточного через его редукцию. По мнению некоторых исследователей, эта редукция могла идти по двум направлениям: 1) уменьше-

ние числа археспориальных клеток, дифференцирующихся в субэпидермальном слое семязачатка; и 2) уменьшение числа делений в субэпидермальном слое семязачатка, приводящее к отсутствию париетальной ткани и прямого перехода археспориальной клетки в мегаспороцит. В том случае, когда оба направления в редукции женского археспория совпадают во времени, формируется наиболее прогрессивный тип (одноклеточный, без отделения париетальных клеток), завершающий эволюцию женского археспория покрытосеменных (Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Kordyum, 1978).

Kordyum (1978) считает, что эволюция мегаспорангия покрытосеменных шла в направлении редукции как вегетативной, так и спорогенной его части, причем оба направления редукции могли не совпадать во времени. Большую роль в эволюции мегаспорангия играли, по мнению автора, процессы стерилизации. В ходе эволюции мегаспорангия увеличивалась и синхронизация развития материнских клеток мегаспор и интегумента или интегументов, в результате чего интегументы стали играть большую роль в защите редуцированного мегаспорангия на ранних стадиях развития материнских клеток мегаспор.

Однако, возможно, процессы стерилизации могли и не выполнять эволюционной роли. Например, М. Treub (1891), детально исследовавший развитие многоклеточного спорогенного комплекса, включающего до 30 клеток, у видов *Casuarina*, полагал, что уже при его формировании происходит стерилизация части мегаспороцитов, в результате чего не все из них становятся функциональными и могут формировать зародышевые мешки. Кроме того, хотя у этих растений и образуется несколько гаметофитов в семязачатке, пыльцевая трубка входит лишь в один, где и происходит оплодотворение. Вместе с этим, Treub (1891) подчеркивал, что, несмотря на наличие многочисленных спорогенных клеток и халазогамии, виды *Casuarina* не могут быть рассмотрены, как промежуточная группа между голосеменными и покрытосеменными. Исходя из этого, можно предположить, что автор не рассматривал множественный археспорий, как примитивный признак.

Подавляющее число видов покрытосеменных характеризуется одноклеточным типом женского археспория. В ряде семейств, где описаны два типа археспория – одноклеточный и многоклеточный, обычно превалирует первый. Например, среди обширного семейства сложноцветных известно лишь более десятка родов с многоклеточным археспорием. Из 100 видов зонтичных, исследованных в этом отношении, только у 33 описан многоклеточный археспорий (Kordyum, 1978). Некоторые исследователи предполагали,

что такое широкое распространение одноклеточного археспория среди покрытосеменных скорее всего связано с большей экономичностью и скоростью его развития, лучшей обеспеченностью питательными веществами уже на ранних стадиях развития материнской клетки мегаспор, а впоследствии и зародышевого мешка, что, несомненно, является критерием эволюционной продвинутости этого типа археспория (Gerassimova-Navashina, 1958).

Согласно данным “Сравнительной эмбриологии” (Comparative..., 1981–1990), скорректированным с филогенетической системой APG IV (2016), множественный археспорий характерен для представителей семейств Aizoaceae, Altingiaceae, Amaranthaceae, Anacardiaceae, Apiaceae, Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae, Buxaceae, Calycanthaceae, Capparaceae, Caryophyllaceae, Casuarinaceae, Cistaceae, Crossosomataceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Fagaceae, Goodeniaceae, Grossulariaceae, Hypericaceae, Icacinaceae, Irvingiaceae, Juglandaceae, Lardizabalaceae, Lauraceae, Loranthaceae, Lythraceae, Malvaceae, Malpighiaceae, Meliaceae, Metteniusaceae, Muntingiaceae, Myricaceae, Nothofagaceae, Onagraceae, Paeoniaceae, Papaveraceae, Phyllanthaceae, Phytolaccaceae, Proteaceae, Putranjivaceae, Quillajaceae, Rafflesiaceae, Ranunculaceae, Rhamnaceae, Rosaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Salicaceae, Santalaceae, Sapindaceae, Scrophulariaceae, Simaroubaceae, Simmondsiaceae, Siparunaceae, Stemonuraceae.

У большинства представителей этих семейств множественный археспорий формируется внутри крассинуцеллятных семязачатков с массивной париетальной тканью. Также этот тип археспория отмечен и у видов с tenuинуцеллятными и медионуцеллятными (согласно классификации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008)) семязачатками, которые характерны для Asteraceae, Apiaceae, Brassicaceae, Goodeniaceae, Loranthaceae, Rafflesiaceae, Rubiaceae, Santalaceae, Scrophulariaceae. У некоторых видов из последних семейств археспориальные клетки часто способны к повторным делениям с образованием спорогенного комплекса. Однако, как правило, в семязачатках с множественным археспорием обычно развивается только один гаметофит, несмотря на большое число спорогенных клеток. Одна клетка, расположенная в центральной части, дает начало мегаспороциту, который подвергается мейозу и формирует зародышевый мешок; все другие спорогенные клетки дегенерируют (Naumova, 1987; Shamrov, 1997; Vinogradova, 2017; Vinogradova, Zhinkina, 2021). В связи с этим, полиэмбриония, связанная с формированием зародышей из двух зародышевых мешков — достаточно редкий случай (Kordyum, 1978).

Анализ распределения типов археспория (одно- и многоклеточного) среди порядков покрытосеменных, согласно современной филогенетической системе APG IV (2016), показал, что одноклеточный археспорий характерен для порядков базальных двудольных Amborellales, Nymphaeales, Austrobaileyales, Magnoliales, Piperales, Canellales, Chloranthales, а также для порядков однодольных, следующих за ними. Эти растения, как правило, имеют массивные крассинуцеллятные семязачатки с париетальной тканью. Только в семействах Calycanthaceae, Siparunaceae и Lauraceae из порядка Laurales обнаружены представители с множественным археспорием. Множественный археспорий встречается у представителей многих порядков настоящих двудольных (Eudicots), обычно наряду с одноклеточным. Можно отметить лишь несколько порядков, для которых характерен исключительно многоклеточный археспорий (Buxales, Fagales, Metteniusales и Icacinales) (рис. 3).

На основании этих данных, а также литературных обзоров по эволюции семязачатков, предполагающих наличие массивных крассинуцеллятных семязачатков у предков покрытосеменных (Schnarf, 1927–1929; Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Kordyum, 1978; Endress, 2011; Shamrov, 2008; Kamelina, 2009), можно предположить, что в таких семязачатках дифференцировалась лишь одна археспориальная клетка и развивался один мегаспороцит, формировалась одна тетрада мегаспор и один гаметофит, соответственно.

У голосеменных, являющихся близкой эволюционной ветвью к покрытосеменным, но более древней, как правило, формируется массивный семязачаток, в котором также формируется массивная париетальная ткань и дифференцируется единственная спорогенная клетка, погруженная глубоко в нуцеллус (Crepet, Delavoyas, 1972; Sestchi Fiordi et al., 1996; Williams, 2009 и др.). Лишь у некоторых голосеменных (некоторых видов Taxaceae — Dupler, 1917, Taxodiaceae — Konar, Oberoi, 1969; *Gnetum* L. — Vasil, 1959; Friedman, Carmichael, 1998) в нуцеллусе может дифференцироваться 2 или 3 мегаспороцита (т.е. формируется 2–3 археспориальные клетки), однако в мейоз вступает один (реже два).

Исходя из этих данных, можно сделать предположение, что одноклеточный археспорий был изначальным типом, а множественный археспорий — его производным, а не наоборот, как это считали ранее (Schnarf, 1927–1929, 1931; Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Kordyum, 1978; Shamrov, 2008; Kamelina, 2000, 2009; и др.).

У некоторых видов, которые обычно развивают одноклеточный археспорий, отмечены случаи спорадического образования двух или трех

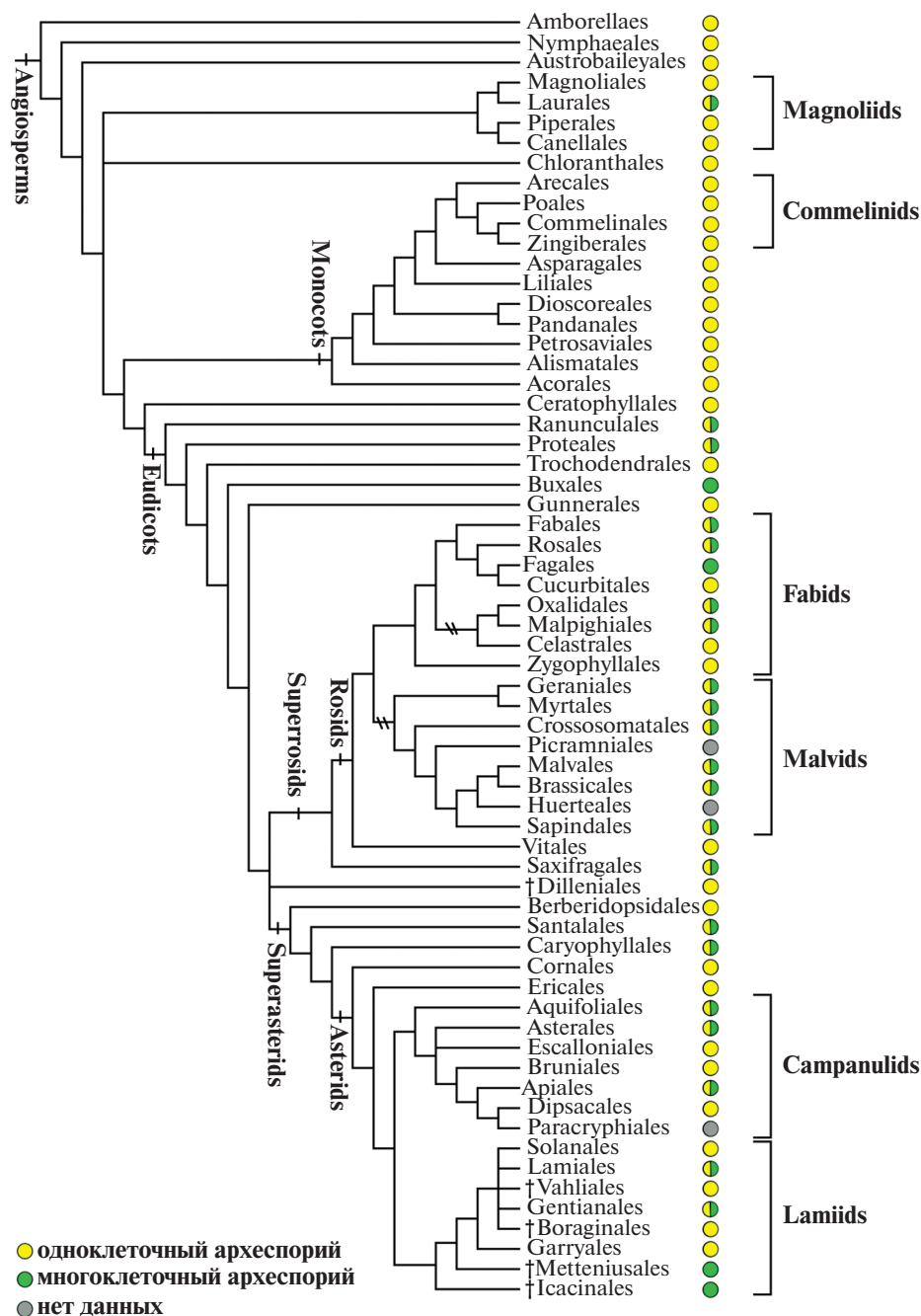


Рис. 3. Распределение признака одноклеточного и многоклеточного археспория среди порядков покрытосеменных растений, согласно молекулярно-филогенетической системе APG IV (2016).

Fig. 3. Distribution of the unicellular and multicellular archesporia among angiosperm orders, according to APG IV phylogenetic system (2016).

археспориальных клеток (Naumova, 1987; Vinogradova, 2009 и др.). Как правило, дополнительные археспориальные клетки не завершают свою дифференциацию в мегаспороциты и не вступают в мейоз, хотя в некоторых случаях возможно развитие двух мегаспороцитов (рис. 1, б). Вероятно, некоторые эндогенные факторы могут стимулировать спорогенную судьбу в двух нуцеллярных

клетках вместо одной. Например, такой эффект вызывает экзогенным ауксином в культуре *in vitro* у развивающихся семязачатков *Allium tuberosum* Rottler ex Spreng. (Vinogradova, 2016).

Эти данные, вместе с современными данными о геной регуляции и молекулярных механизмах, приводящих к появлению дополнительных мегаспороцитов (Sheridan et al., 1996; Nonomura et al.,

2003; Olmedo-Monfild et al., 2010; и др.), позволяя-ют предположить, что во время исторического развития изначально крассинуцеллятный семязачаток древних покрытосеменных, имеющий только одну археспориальную клетку, принимал способность дифференциации нескольких спорогенных клеток в примордии семязачатка, возможно, как результат влияния некоторых внешних или внутренних факторов. Множественный археспорий, возможно, стал следствием некоторой адаптации растительного организма во время эволюционного процесса.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ МНОЖЕСТВЕННОГО АРХЕСПОРИЯ

Относительно образования множественного археспория и дополнительных мегаспороцитов в семязачатке некоторых видов существует несколько довольно близких друг к другу точек зрения.

Изучая особенности репродукции *Paeonia californica* Nutt., J.L. Walters (1962) предположил, что для этого вида характерна высокая гетерозиготность, поддерживаемая образованием множества транслокаций в мейозе. Это приводит к различным нарушениям в репродуктивном процессе, в том числе к стерильности семязачатков. Развитие большого числа спорогенных клеток, по мнению автора, является адаптацией к данным изменениям, направленной на образование, по крайней мере, одного функционирующего гаметофита.

Также изучая размножение пионов, М.С Яковлев и М.Д. Иоффе (Yakovlev, Yoffe, 1965) объясняли существование у них множественного археспория и инициацию множественных зародышей как результат несбалансированности всей репродуктивной системы этих растений, вызванной сохранением примитивных признаков.

Существует мнение, что образование множественного археспория необходимо для функционирования системы надежности организма (Batygina, 2002; 2014). Т.Б. Батыгина считала, что в эволюции репродуктивной системы каждого таксона устанавливаются специальные “резервы” и “отказы”, являющиеся главными элементами системы надежности репродукции. “Работа” механизмов выбора среди множественных спорогенных клеток в семязачатке связана с “конкуренцией” и “отказами”, приводящими к появлению различных аномалий (аббераций, деструкций и др.) у большинства клеток (Batygina, 2002). Вместе с этим дополнительные спорогенные клетки могут быть “резервами” (дублирующими структурами) в системе надежности, так как они уже имеют определенные морфогенетические потенциалы и могут выполнять репродуктивные функции, когда основная репродуктивная клетка (например, мегаспороцит или молодой гаметофит) дегенерируют (Batygina, 2014).

Некоторые исследователи предполагали, что развитие множественного археспория – один из вариантов перехода к апомиктичному пути развития, благодаря формированию инициалей из дополнительных мегаспороцитов, не вступающих в мейоз, но которые могут развиваться в зародышевые мешки без мейоза. Такие случаи отмечены у *msp1* мутантов риса (Nonomura et al., 2003; Zhao et al., 2008), гибридов земляники (Leszczuk et al., 2018) и пиона (Shamrov, 1997). Этот путь также может рассматриваться как резервный путь для сохранения репродукции.

Обобщая все эти точки зрения, можно сделать заключение, что множественный археспорий появился в эволюции видов, как адаптация для сохранения их репродукции при наличии (или появлении) некоторых барьеров для успешного развития спорогенной клетки или частой ее гибели. Возможно, это было вызвано нарушениями в мейозе, согласно мнению Walters (1962), или внешними или внутренними условиями, приводящими к гибели мегаспороцита. Дифференциация меристематических клеток в примордии семязачатка, как дополнительных археспориальных клеток, усиливает шансы для реализации репродуктивной программы. Множественный археспорий современных растений – это “репродуктивный резерв”, так как не все клетки в многоклеточном спорогенном комплексе полностью дифференцируются в мегаспороциты, некоторые из них, особенно расположенные на периферии комплекса, сохраняют состояние археспориальных клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все выше изложенное можно обобщить в 4 положения:

1. Женский археспорий покрытосеменных представлен двумя типами: одноклеточным и многоклеточным (множественным). Множественный археспорий – это группа клеток, дифференцирующихся в примордии семязачатка и обладающих спорогенными потенциями (способностью к трансформации в мегаспороциты). Дифференциация множественного археспория, также как и одноклеточного, по-видимому, приурочена к инициации внутреннего интегумента и, возможно, регулируется экспрессией генов *WUSHEL (WUS)*, *NOZZLE (NZZ)*, *WINDHOSE1 (WIH1)* и *WIH2*, ответственных за дифференциацию клеток в примордии семязачатка, и *AINTEGUMENTA (ANT)*, *BEL1*, *INNER NO OUTER (INO)*, ответственных за инициацию интегументов. Скоррелированность процессов дифференциации археспория и инициации интегумента – более объективная характеристика археспория, чем его происхождение из субэпидермального слоя, как полагали ранее. Современные данные

показали, что у некоторых растений археспориальная(-ые) клетка(-и) могут дифференцироваться под несколькими париетальными слоями, сформированными после повторных делений субэпидермальных клеток.

2. Множественный археспорий – эволюционно более прогрессивный признак, чем одноклеточный. Это подтверждают данные анализа распределения этого признака на молекулярно-филогенетическом древе (APG IV, 2016), показавшего, что порядки базальных двудольных и однодольных, расположенные в основании филогенетического древа, характеризуются одноклеточным археспорием (исключая Laurales). Множественный археспорий характерен, как правило, для более продвинутых порядков настоящих двудольных (Eudicots), но даже в этих порядках и их семействах множественный археспорий не доминирует и появляется у меньшего числа видов, чем одноклеточный. Спорадическое появление дополнительных археспориальных клеток (обычно не развивающихся дальше) у видов с одноклеточным археспорием может доказывать вторичный характер множественного археспория. Молекулярные данные показывают, что образование множественных спорогенных клеток – это результат блокировки экспрессии некоторых генов (*MSP*, *OsTDL1A*) или деятельности малых РНК. Возможно, в эволюционном развитии некоторые растения получили множественный археспорий как мутацию, которая стала полезной и зафиксировалась.

3. Несмотря на формирование многих мегаспоритов при развитии множественного археспория, в зародышевый мешок, как правило, развивается только один. Сделано предположение, что вступление единственного мегаспорита (редко двух) в мейоз и формирование одного гаметофита во многом обусловлено формированием каллозного слоя на клеточной стенке этого мегаспорита (или двух). Вероятно, каллоза не только изолирует мегаспорит, но создает блок для переноса сигнальных молекул к соседним мегаспоритам, расположенным на периферии спорогенного комплекса, что запрещает их развитие.

4. Биологическая роль множественного археспория состоит, по-видимому, в создании и сохранении репродуктивного потенциала в семязачатке. Существование клеточной гетерогенности множественного археспория, состоящей из получающих развитие центрально расположенных клеток и задерживающихся периферических клеток, может обуславливать появление определенной “ниши” клеток в спорогенном комплексе, остающихся в покоящемся состоянии во время развития гаметофита из основного мегаспорита. При его гибели, заложенные морфогенетические потенциалы периферических клеток могут

включить программу их дальнейшего развития, как по половому пути (мейоз), так и по апомиктичному (апоспория или диплоспория).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (2019–2023 гг.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. – *Bot. J. Linn. Soc.* 181 (1): 1–20.
- Armenta-Medina A., Demesa-Arévalo E., Vielle-Calzada J.P. 2011. Epigenetic control of cell specification during female gametogenesis. – *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 137–147.
- Bai S.N. 2017. Two types of germ cells, the sexual reproduction cycle, and the double-ring mode of plant developmental program. – *Plant Signaling and Behavior*. 12 (7): e1320632.
- Bajon C., Horlow C., Motamayor J., Sauvanet A., Robert D. 1999. Megasporogenesis in *Arabidopsis thaliana* L.: an ultrastructural study. – *Sex. Plant Reprod.* 12 (2): 99–109.
- Balasubramanian S., Schneitz K. 2000. NOZZLE regulates proximal-distal pattern formation, cell proliferation and early sporogenesis in *Arabidopsis thaliana*. – *Development*. 127 (19): 4227–4238.
- Batygina T.B. 2002. Ovule and seed viewed from reliability of biological systems. – *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower.* Enfield (NH, USA). 214–217.
- [Batygina] Батыгина Т.Б. 2014. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб. 764 с.
- Bencivenga S., Colombo L., Masiero S. 2011. Cross talk between the sporophyte and the megagametophyte during ovule development. – *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 113–121.
- Bencivenga S., Simonini S., Benkova E., Colombo L. 2012. The transcription factors BEL1 and SPL are required for cytokinin and auxin signaling during ovule development in *Arabidopsis*. – *Plant Cell*. 24 (7): 2886–2897.
- Berger F., Twell D. 2011. Germline specification and function in plants. – *Annual Review of Plant Biology*. 62: 461–484.
- Berger X. 1953. Untersuchungen über Embryologie partiell apomiktischer Rubusbastarde. – *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*. 63: 224–266.
- Bichet A., Desnos T., Turner S., Grandjean O., Höfte H. 2001. BOTERO1 is required for normal orientation of cortical microtubules and anisotropic cell expansion in *Arabidopsis*. – *Plant J.* 25 (2): 137–148.

- Bloemendal S., Kuck U. 2013. Cell-to-cell communication in plants, animals, and fungi: a comparative review. — *Naturwissenschaften*. 100 (1): 3–19.
- Bouman F. 1984. The ovule. — *Embryology of angiosperms*. Berlin. P. 123–157.
- Brukhin V. 2017. Molecular and genetic regulation of apomixis. — *Russian Journal of Genetics*. 53 (9): 1001–1024.
- Burk D.H., Ye Z.H. 2002. Alteration of oriented deposition of cellulose microfibrils by mutation of a katanin-like microtubule-severing protein. — *Plant Cell*. 14 (9): 2145–2160.
- Burton R.A., Gidley M.J., Fincher G.B. 2010. Heterogeneity in the chemistry, structure and function of plant cell walls. — *Nature Chemical Biology*. 6 (10): 724–732.
- Cao L., Wang S., Venglat P., Zhao L., Cheng Y., Ye S., Qin Y., Datla R., Zhou Y., Wang H. 2018. Arabidopsis ICK/KRP cyclin-dependent kinase inhibitors function to ensure the formation of one megaspore mother cell and one functional megaspore per ovule. — *Plos Genetics*. 14 (3): e1007230.
- Carpita N., Sabulase D., Montezinos D., Delmer D.P. 1979. Determination of the pore size of cell walls of living plant cells. — *Science*. 205 (4411): 1144–1147.
- Ceccato L., Masiero S., Roy D.S., Bencivenga S., Roig-Villanova I., Ditengou F.A., Palme K., Simon R., Colombo L. 2013. Maternal control of PIN1 is required for female gametophyte development in *Arabidopsis*. — *PLoS One*. 8 (6): e66148.
- Cecchi Fiordi A., Mariotti Lippi M., Marini S., Tani G. 1996. Ultrastructural features of megasporogenesis in *Torreya nucifera* (Taxaceae). — *Plant Systematics and Evolution*. 202 (1/2): 13–25.
- Cheng C.Y., Mathews D.E., Schaller G.E., Kieber J.J. 2013. Cytokinin-dependent specification of the functional megaspore in the *Arabidopsis* female gametophyte. — *Plant J*. 73 (6): 929–940.
- Chevalier É., Loubert-Hudon A., Zimmerman E.L., Matton D.P. 2011. Cell-cell communication and signaling pathways within the ovule: from its inception to fertilization. — *New Phytologist*. 192 (1): 13–28.
- Clark S.E. 2001. Cell signalling at the shoot meristem. — *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. 2 (4): 276–284.
- [Comparative...] Сравнительная эмбриология цветковых растений. 1981, 1983, 1985, 1987, 1990. Л. Т. 1–5.
- Crepet W.L., Delevoryas T. 1972. Investigations of North American cycadeoids: Early ovule ontogeny. — *Am. J. Bot.* 59 (2): 209–215.
- Czapik R. 1961, 1962. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. I. *P. crantzii*. — *Acta Biologica Cracoviensia, series Botanica*. 14: 97–119.
- Dahlgren K.V.O. 1927. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckellosen Typen. — *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*. 67: 347–426.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of the angiosperms. New York, London, Sydney. 528 p.
- Dawe R.K., Freeling M. 1992. The role of initial cells in maize anther morphogenesis. — *Development*. 116 (4): 1077–1085.
- Dickinson H.G., Grant-Downton R. 2009. Bringing the generation gap: flowering plant gametophytes and animal germlines reveal unexpected similarities. — *Biol. Rev.* 84 (4): 589–615.
- Dupler A.W. 1917. The gametophyte of *Taxus canadensis* Marsh. — *Botanical Gazette*. 64 (2): 115–136.
- Endress P.K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. — *Ann. Bot.* 107 (9): 1465–1489.
- Fagerlind F. 1937. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie Rubiaceae nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — *Acta Horti Bergiani*. 2: 196–470.
- Fan X., Yuan D., Tang J., Tian X., Zhang L., Zou F., Tan X. 2015. Sporogenesis and gametogenesis in Chinese chinquapin (*Castanea henryi* (Skam) Rehder et Wilson) and their systematic implications. — *Trees*. 29 (6): 1713–1723.
- Friedman W.E., Carmichael J.S. 1998. Heterochrony and developmental innovation: evolution of female gametophyte ontogeny in *Gnetum*, a highly apomorphic seed plant. — *Evolution*. 52 (4): 1016–1030.
- [Gerassimova-Navashina] Герасимова-Навашина Е.Н. 1958. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений. — *Проблемы ботаники*. 3: 125–167.
- Goebel K. 1880. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. — *Botanische Zeitung*. 38: 545–553.
- Goebel K. 1933. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Auf. 3. Teil. 2, 3. Jena. 642 s.
- Gross-Hardt R., Laux T. 2003. Stem cell regulation in the shoot meristem. — *Journal of Cell Science*. 116 (9): 1659–1666.
- Gross-Hardt R., Lenhard M., Laux T. 2002. WUSCHEL signaling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development. — *Genes and Development*. 16 (9): 1129–1138.
- Grossniklaus U. 2011. Plant germline development: a tale of cross-talk, signaling, and cellular interactions. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 91–95.
- Hake S., Char B.R. 1997. Cell-cell interactions during plant development. — *Genes and Development*. 11: 1087–1097.
- Hayashi K., Surani M.A. 2009. Resetting the epigenome beyond pluripotency in the germline. — *Cell Stem Cell*. 4 (6): 493–498.
- Hernandez-Lagana E., Rodriguez-Leal D., Lua J., Vielle-Calzada J.P. 2016. A multigenic network of ARGONAUTE4 clade members controls early megaspore formation in *Arabidopsis*. — *Genetics*. 204 (3): 1045–1056.
- Hernandez-Lagana E., Mosca G., Mendocilla-Sato E., Pires N., Frey A., Giraldo-Fonseca A., Michaud C., Grossniklaus U., Hamant O., Godin C., Boudaoud A., Grimanelli D., Autran D., Baroux C. 2021. Organ geometry channels reproductive cell fate in the *Arabidopsis* ovule primordium. — *eLife*. 10: e66031.
- Hernandez-Lagana E., Autran D. 2020. H3.1 eviction marks female germline precursors in *Arabidopsis*. — *Plants*. 9 (10): 1322.
- Hjelmqvist H. 1962. The embryo sac development of some *Cotoneaster* species. — *Botaniska Notiser*. 115: 209–236.
- Huala E., Sussex I.M. 1993. Determination and cell interactions in reproductive meristems. — *Plant Cell*. 5 (10): 1157–1165.

- Jiang T., Zheng B. 2022. Epigenetic regulation of megaspore mother cell formation. — *Frontiers in Plant Science*. 12: article 826871.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2000. Эмбриологические признаки в филогенетической ситематике цветковых растений. — *Бот. журн.* 85 (7): 22–33.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Khan R. 1942. A contribution to the embryology of *Jussiaea repens* L. — *Journal of the Indian Botanical Society*. 21: 267–282.
- Kim I., Kobayashi K., Cho E., Zambryski P.C. 2007. Regulation of plant intercellular communication via plasmodesmata. — *Genetic Engineering. Principle and Methods*. Vol. 28. New York. P. 1–15.
- Koltunow A.M. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. — *Plant Cell*. 5 (10): 1425–1437.
- Koltunow A.M., Grossniklaus U. 2003. Apomixis: a developmental perspective. — *Annual Review of Plant Biology*. 54: 547–574.
- Konar R.N., Oberoi Y.P. 1969. Recent work on reproductive structure of living conifers and taxads: a review. — *Botanical Review*. 35 (2): 89–116.
- [Kordyum] Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев. 219 с.
- Lee J.Y., Lu H. 2011. Plasmodesmata: the battleground against intruders. — *Trends in Plant Science*. 16 (4): 201–210.
- Leszczuk A., Domaciuk M., Szczuka E. 2018. Unique features of the female gametophyte development of strawberry *Fragaria x ananassa* Duch. — *Scientia Horticulturae*. 234: 201–209.
- Lieber D., Lora J., Schrempp S., Lenhard M., Laux T. 2011. *Arabidopsis* *WIH1* and *WIH2* genes act in the transition from somatic to reproductive cell fate. — *Current Biology*. 21 (12): 1009–1017.
- [Lodkina] Лодкина М.М. 1971. О понятии “археспория”. — *Материалы Всесоюзного совещания по эмбриологии растений*. Кишинев. С. 101–102.
- Lora J., Herrero M., Tucker M.R., Hormaza J.I. 2017. The transition from somatic to germline identity shows conserved and specialized features during angiosperm evolution. — *New Phytologist*. 216 (2): 495–509.
- Lora J., Yang X., Tucker M.R. 2019. Establishing a framework for female germline initiation in the plant ovule. — *Journal of Experimental Botany*. 70 (11): 2937–2949.
- Lucas W.J., Ham B.K., Kim J.Y. 2009. Plasmodesmata — bridging the gap between neighboring plant cells. — *Trends in Cell Biology*. 19 (10): 495–503.
- Mahashwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. New York. 455 p.
- Matzke M.A., Mosher R.A. 2014. RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity. — *Nature Reviews Genetics*. 15 (6): 394–408.
- Mendes M.A., Petrella R., Cucinotta M., Vignati E., Gatti S., Pinto S.C., Bird D.C., Gregis V., Dickinson H., Tucker M.R., Colombo L. 2020. The RNA-dependent DNA methylation pathway is required to restrict *SPO-ROCYTELESS/NOZZLE* expression to specify a single female germ cell precursor in *Arabidopsis*. — *Development*. 147 (23): dev194274.
- [Naumova] Наумова Т.Н. 1987. Family Celastraceae. — *Сравнительная эмбриология цветковых растений*. Л. С. 49–54.
- Newbigin E., Bacic A., Read S. 2009. Callose and its role in pollen and embryo sac development in flowering plants. — *Chemistry, Biochemistry and Biology of (1–3)-β-Glucans and Related Polysaccharides*. New York, London, Oxford, San Diego. P. 465–498.
- Nikiticheva Z.I., Shamrov I.I. 2002. Archesperium. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 112–114.
- Nonomura K.I. 2018. Small RNA pathways responsible for non-cell-autonomous regulation of plant reproduction. — *Plant Reprod.* 31 (1): 21–29.
- Nonumura K., Mioshi K., Eiguchi M., Suzuki T., Miyao A., Hirochika H., Kurata N. 2003. The *MSP1* gene is necessary to restrict the number of cells entering into male and female sporogenesis and to initiate anther wall formation rice. — *Plant Cell*. 15 (8): 1728–1739.
- Olmedo-Monfil V., Duran-Figueroa N., Arteaga-Vazquez M., Demesa-Arevalo E., Autran D., Grimmanelli D., Slotkin R.K., Martienssen R.A., Vielle-Calzada J.P. 2010. Control of female gamete formation by a small RNA pathway in *Arabidopsis*. — *Nature*. 464: 628–632.
- Pagnussat G.C., Alandete-Saez M., Bowman J.L., Sundaresan V. 2009. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte. — *Science*. 324 (5935): 1684–1689.
- Petrasek J., Mravec J., Bouchard R., Blakeslee J.J., Abas M., Seifertova D., Wisniewska J., Tadele Z., Kubes M., Covanova M., Dhonukshe P., Skupa P., Benková E., Perry L., Krecek P., Lee O.R., Fink G.R., Geisler M., Murphy A.S., Luschig C., Zazimalová E., Friml J. 2006. PIN proteins perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux. — *Science*. 312 (5775): 914–918.
- Pinto S.C., Mendes M.A., Coimbra S., Tucker M.R. 2019. Revisiting the female germline and its expanding toolbox. — *Trends in Plant Science*. 24 (5): 455–467.
- [Podubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. 508 с.
- Poethig S. 1989. Genetic mosaics and cell lineage analysis in plants. — *Trends in Genetics*. 5 (8): 273–277.
- Rodkiewicz B., Bednara J. 1976. Cell wall ingrowth and callose distribution in megasporogenesis in some Orchidaceae. — *Phytomorphology*. 26: 276–281.
- Rodkiewicz B., Bednara J. 2002. Megasporogenesis. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 114–115.
- Rodkiewicz B. 1970. Callose in cell walls during megasporogenesis in angiosperms. — *Planta*. 93 (1): 39–47.
- [Romanov] Романов И.Д. 1954. Эмбриологические исследования хлопчатника. I. Развитие споробразующих клеток в семязачатке — Труды Среднеазиатского государственного университета. 53: 3–58.
- Savidan Y. 2000. Apomixis: genetics and breeding. — In: *Plant Breeding Reviews*. New York. P. 13–86.

- Schmidt A., Schmid M.W., Grossniklaus U. 2015. Plant germline formation: common concepts and developmental flexibility in sexual and asexual reproduction. — *Development*. 142 (2): 229–241.
- Schnarf K. 1927–1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 689 s.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embriologie der Angiospermen. Berlin. 354 s.
- Sehgal A., Khurana J.P., Sethi M., Ara H. 2011. Occurrence of unique three-celled megagametophyte and single fertilization in an aquatic angiosperm — *Dalzellia zeylanica* (Podostemaceae-Tristichioideae). — *Sex. Plant Reprod.* 24 (3): 199–210.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1997. Развитие семязачатка и семени у *Paonia lactiflora* (Paeoniaceae). — *Бот. журн.* 82 (6): 24–46.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: структура, функции, происхождение. М. 350 с.
- She W., Grimanelli D., Rutowicz K., Whitehead M.W., Puzio M., Kotlinski M., Jerzmanowski A., Baroux C. 2013. Chromatin reprogramming during the somatic-to-reproductive cell fate transition in plants. — *Development*. 140 (9): 4008–4019.
- Sheridan W.F., Avalkina N.A., Shamrov I.I., Batygina T.B., Golubovskaya I.N. 1996. The *mac1* gene: Controlling the commitment to the meiotic pathway in maize. — *Genetics*. 142 (3): 1009–1020.
- Sieber P., Gheyselinck J., Gross-Hardt R., Laux T., Grossniklaus U., Schneitz K. 2004. Pattern formation during early ovule development in *Arabidopsis thaliana*. — *Developmental Biology*. 273 (2): 321–334.
- [Sladkov] Сладков А.Н., Гревцова Н.А. 1988. О формировании стенки микроспорангия покрытосеменных — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 93 (4): 69–74.
- [Sladkov] Сладков А.Н., Гревцова Н.А. 1989. О формировании стенки мегаспорангия покрытосеменных. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 94 (3): 75–79.
- [Solntseva] Солнцева М.П. 1965. К развитию множественного археспория у земляники. — *Морфология цветка и репродуктивный процесс покрытосеменных растений*. М., Л. С. 189–204.
- Su Z., Zhao L., Zhao Y., Li S., Won S., Cai H., Wang L., Li Z., Chen P., Qin Y., Chen X. 2017. The TNO complex non-cell-autonomously represses female germline specification through the TAS3-ARF3 module. — *Current Biology*. 27 (11): 1597–1609.
- Su Z., Wang N., Hou Z., Li B., Li D., Liu Y., Cai H., Qin Y., Chen X. 2020. Regulation of female germline specification via small RNA mobility in *Arabidopsis*. — *Plant Cell*. 32 (9): 2842–2854.
- Traub M. Sur les Casuarinees et leur place dans le systeme naturel. — *Annales du Jardin Botanique de Buitzenzorg*. 10: 145–219.
- Tucker M.R., Koltunow A.M. 2014. Traffic monitors at the cell periphery: the role of cell walls during early female reproductive cell differentiation in plants. — *Current Opinion in Plant Biology*. 17: 137–145.
- Tucker M.R., Okada T., Hu Y., Scholefield A., Taylor J.M., Koltunow A.M. 2012. Somatic small RNA pathways promote the mitotic events of megagametogenesis during female reproductive development in *Arabidopsis*. — *Development*. 139 (8): 1399–1404.
- Tung S.H., Ye X.L., Zee S.Y., Yeung E.C. 2000. The microtubular cytoskeleton during megasporogenesis in the Nun orchid, *Phaius tankervilleae*. — *New Phytologist*. 146 (3): 503–513.
- Twell D. 2011. Male gametogenesis and germline specification in flowering plants. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 149–160.
- Van Norman J.M., Breakfield N.W., Benfey P.N. 2011. Intercellular communication during plant development. — *Plant Cell*. 23 (3): 855–864.
- Vasil V. 1959. Morphology and embryology of *Gnetum*. — *Phytomorphology*. 9: 167–215.
- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2009. Полиэмбриония у *Allium ramosum* L. и *A. schoenoprasum* L. (Alliaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 18 с.
- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2016. Механизмы дифференциации клеток женских репродуктивных структур *in vivo* и *in vitro* (на примере видов *Allium* species). — *Материалы VII Междунар. науч.-практ. конф. “Биотехнология, как инструмент для сохранения биоразнообразия растений (физиологические, биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)”*, посвященной 30-летию Отдела Биотехнологии Никитского ботанического сада. Симферополь. 352.
- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2017. Морфогенез женских репродуктивных структур у видов *Euphorbia* (Euphorbiaceae), различающихся по типу развития зародышевого мешка. — *Бот. журнал*. 102 (8): 1060–1093.
- Vinogradova G.Yu., Zhinkina N.A. 2021. Why does only one embryo sac develop in the *Paonia* ovule with multiple archesporium? — *Plant Biol.* 23 (2): 267–274.
- Walters J.L. 1962. Megasporogenesis and gametophyte selection in *Paonia californica*. — *Am. J. Bot.* 49 (7): 787–794.
- Wang N., Huang H.J., Ren S.T., Li J.J., Sun Y., Zhang S.Q. 2012. The rice wall-associated receptor-like kinase gene *OsDEES 1* plays a role in female gametophyte development. — *Plant Physiol.* 160 (2): 696–707.
- Warming E. 1878. De l'ovule. — *Annales des sciences naturelles. Botanique. Series 6*. 5: 177–266.
- Webb M.C., Gunning B.E.S. 1990. Embryo sac development in *Arabidopsis thaliana* — I. Megasporogenesis, including the microtubular cytoskeleton. — *Sex. Plant Reprod.* 3 (4): 244–256.
- Williams C.G. 2009. Conifer reproductive biology. Dordrecht, Heidelberg, London, New York. 174 p.
- Wyrzykowska J., Fleming A. 2003. Cell division pattern influences gene expression in the shoot apical meristem. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 100 (9): 5561–5566.
- [Yakovlev] Яковлев М.С., Иоффе М.Д. 1965. Эмбриология некоторых представителей рода *Paonia* L. — *Морфология цветка и репродуктивный процесс покрытосеменных растений*. М., Л. С. 140–176.

- Yao X., Yang H., Zhu Y., Xue J., Wang T., Song T., Yang Z., Wang S. 2018. The canonical E2Fs are required for germline development in *Arabidopsis*. – *Frontiers in Plant Science*. 9: 638.
- Zhao X., de Palma J., Oane R., Gamuyao R., Luo M., Chaudhury A., Herve P., Xue Q., Bennett J. 2008. Os-TDL1A binds to the LRR domain of rice receptor kinase MSP1, and is required to limit sporocyte numbers. – *Plant J*. 54 (3): 375–387.
- Zhao X.A., Bramsiepe J., Van Durme M., Komaki S., Prusicki M.A., Maruyama D., Forner J., Medzihradsky A., Wijnker E., Harashima H., Lu Y., Schmidt A., Guthörl D., Sahún Logroño R., Guan Y., Pochon G., Grossniklaus U., Laux T., Higashiyama T., Lohmann J.U., Nowack M.K., Schnittger A. 2017. RETINOBLASTOMA RELATED1 mediates germline entry in *Arabidopsis*. – *Science*. 356 (6336): 378–379.
- Zhao L., Liu Y., Dou X., Cai H., Aslam M., Hou Z., Jin X., Li Y., Wang L., Zhao H., Wang X., Sicard A., Qin Y. 2021. Characterization of germline development and identification of genes associated with germline specification in pineapple. – *Horticulture Research*. 8: 239.

FEMALE ARCHESPORIUM OF ANGIOSPERMS: STRUCTURE, EVOLUTION, AND BIOLOGICAL SIGNIFICANCE

G. Yu. Vinogradova

*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia*

e-mail: vinogradova-galina@binran.ru

The review is devoted to the formation of unicellular and multicellular archesporium in female reproductive structures (ovules), differentiation of its cells into megasporocytes, and regulation of these processes. The terminology used in relation to the archesporium is considered, various points of view on the archesporium nature, its place and time of initiation in the ovule and transition into megasporocytes have been analyzed. Based on this, it was concluded that at the early stages of the ovule development, all its cells are identical and meristematic; later, one or more cells in the subepidermal or deeper layers start to differentiate as archesporial (sporogenous) cells, showing differences from other nucellar cells in terms of ultrastructural organization, composition cell wall, characteristics of chromatin in the nucleus.

The differentiation of unicellular and, apparently, multiple archesporium is probably timed to the initiation of the inner integument and is regulated by the expression of the *WUSHEL (WUS)*, *NOZZLE (NZZ)*, *WINDHOSE1 (WIH1)*, and *WIH2* genes responsible for cell differentiation in the ovule primordium, and *AINTEGUMENTA (ANT)*, *BEL1*, *INNER NO OUTER (INO)*, responsible for the integument initiation. Possible factors leading to the differentiation of several sporogenous cells in the ovule of plants, which are typically characterized by unicellular archesporium (*Arabidopsis*, maize, rice), are considered. These include: mutations in the genes that regulate the differentiation of sporogenous cells; disturbances in epigenetic regulation including the action of small RNAs, DNA methylation and cell cycle mechanisms; as well as irregularities in spatio-temporal coordination of the processes of the ovule development and positional information.

The role of callose in the determination of only one (rarely two) megasporocyte in a multicellular sporogenous complex for its entry into meiosis and the formation of a single gametophyte in the ovule is indicated. It has been suggested that callose not only isolates the megasporocyte for megasporogenesis, but creates a block for the transfer of signaling molecules to neighboring megasporocytes located on the periphery of the sporogenous complex, which stops their development.

The data of the analysis of the evolution of the female archesporium are presented. It has been suggested that the multiple archesporium derived from the unicellular one in the historical development of angiosperms. This is evidenced by the analysis of the distribution of different types of the archesporium among the orders on the APG IV phylogenetic system (2016). The orders of Basal Dicots and Monocots, located at the base of the phylogenetic tree, are characterized by unicellular archesporia (excluding Laurales). The multiple archesporium is characteristic, as a rule, of more advanced orders of Eudicots, but even in these orders and their families, the multiple archesporium does not dominate and appears in fewer species than unicellular one. Sporadic appearance of additional archesporial cells (usually not developing further) in species with the unicellular archesporium, as well as their appearance as a result of mutations, may indicate the secondary nature of multiple archesporium. Probably, multiple archesporium originated as a result of adaptation to preserve reproductive potential of plants, when barriers to the development of a sporogenous cell appear or its frequent death that, apparently, is its biological role.

Keywords: ovule, archesporium, multiple archesporium, sporogenous cell, megasporocyte, megasporogenesis, evolution of the archesporium

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment № AAAA-A18-118051590112-8 of the Komarov Botanical Institute RAS.

REFERENCES

- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — *Bot. J. Linn. Soc.* 181 (1): 1–20.
- Armenta-Medina A., Demesa-Arévalo E., Vielle-Calzada J.P. 2011. Epigenetic control of cell specification during female gametogenesis. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 137–147.
- Bai S.N. 2017. Two types of germ cells, the sexual reproduction cycle, and the double-ring mode of plant developmental program. — *Plant Signaling & Behavior.* 12 (7): e1320632.
- Bajon C., Horlow C., Motamayor J., Sauvanet A., Robert D. 1999. Megasporogenesis in *Arabidopsis thaliana* L.: an ultrastructural study. — *Sex. Plant Reprod.* 12 (2): 99–109.
- Balasubramanian S., Schneitz K. 2000. NOZZLE regulates proximal-distal pattern formation, cell proliferation and early sporogenesis in *Arabidopsis thaliana*. — *Development.* 127 (19): 4227–4238.
- Batygina T.B. 2002. Ovule and seed viewed from reliability of biological systems. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower.* Enfield (NH, USA). P. 214–217.
- Batygina T.B. 2014. *Biology of plant development.* Life Symphony. Saint Petersburg. 764 p. (In Russ.).
- Bencivenga S., Colombo L., Masiero S. 2011. Cross talk between the sporophyte and the megagametophyte during ovule development. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 113–121.
- Bencivenga S., Simonini S., Benkova E., Colombo L. 2012. The transcription factors BEL1 and SPL are required for cytokinin and auxin signaling during ovule development in *Arabidopsis*. — *Plant Cell.* 24 (7): 2886–2897.
- Berger F., Twell D. 2011. Germline specification and function in plants. — *Annual Review of Plant Biology.* 62: 461–484.
- Berger X. 1953. Untersuchungen über Embryologie partiell apomiktischer Rubusbastarde. — *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft.* 63: 224–266.
- Bichet A., Desnos T., Turner S., Grandjean O., Höfte H. 2001. BOTERO1 is required for normal orientation of cortical microtubules and anisotropic cell expansion in *Arabidopsis*. — *Plant J.* 25 (2): 137–148.
- Bloemendal S., Kuck U. 2013. Cell-to-cell communication in plants, animals, and fungi: a comparative review. — *Naturwissenschaften.* 100 (1): 3–19.
- Bouman F. 1984. *The ovule.* — *Embryology of angiosperms.* Berlin. P. 123–157.
- Brukhin V. 2017. Molecular and genetic regulation of apomixis. — *Russian Journal of Genetics.* 53 (9): 1001–1024.
- Burk D.H., Ye Z.H. 2002. Alteration of oriented deposition of cellulose microfibrils by mutation of a katanin-like microtubule-severing protein. — *Plant Cell.* 14 (9): 2145–2160.
- Burton R.A., Gidley M.J., Fincher G.B. 2010. Heterogeneity in the chemistry, structure and function of plant cell walls. — *Nature Chemical Biology.* 6 (10): 724–732.
- Cao L., Wang S., Venglat P., Zhao L., Cheng Y., Ye S., Qin Y., Datla R., Zhou Y., Wang H. 2018. Arabidopsis ICK/KRP cyclin-dependent kinase inhibitors function to ensure the formation of one megaspore mother cell and one functional megaspore per ovule. — *Plos Genetics.* 14 (3): e1007230.
- Carpita N., Sabulase D., Montezinos D., Delmer D.P. 1979. Determination of the pore size of cell walls of living plant cells. — *Science.* 205 (4411): 1144–1147.
- Ceccato L., Masiero S., Roy D.S., Bencivenga S., Roig-Villanova I., Ditengou F.A., Palme K., Simon R., Colombo L. 2013. Maternal control of PIN1 is required for female gametophyte development in *Arabidopsis*. — *PLoS One.* 8 (6): e66148.
- Cecchi Fiordi A., Mariotti Lippi M., Marini S., Tani G. 1996. Ultrastructural features of megasporogenesis in *Torreya nucifera* (Taxaceae). — *Plant Systematics and Evolution.* 202 (1/2): 13–25.
- Cheng C.Y., Mathews D.E., Schaller G.E., Kieber J.J. 2013. Cytokinin-dependent specification of the functional megaspore in the *Arabidopsis* female gametophyte. — *Plant J.* 73 (6): 929–940.
- Chevalier É., Loubert-Hudon A., Zimmerman E.L., Matton D.P. 2011. Cell-cell communication and signaling pathways within the ovule: from its inception to fertilization. — *New Phytologist.* 192 (1): 13–28.
- Clark S.E. 2001. Cell signalling at the shoot meristem. — *Nature Reviews Molecular Cell Biology.* 2 (4): 276–284.
- Comparative embryology of flowering plants. 1981, 1983, 1985, 1987, 1990. Vol. 1–5. Leningrad (In Russ.).
- Crepet W.L., Delevoryas T. 1972. Investigations of North American cycadeoids: Early ovule ontogeny. — *Am. J. Bot.* 59 (2): 209–215.
- Czapik R. 1961–1962. Embryological studies in the genus *Potentilla* L. I. *P. crantzii*. — *Acta Biologica Cracoviensia, series Botanica.* 14: 97–119.
- Dahlgren K.V.O. 1927. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der deckzellosten Typen. — *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik.* 67: 347–426.
- Davis G.L. 1966. *Systematic embryology of the angiosperms.* New York, London, Sydney. 528 p.
- Dawe R.K., Freeling M. 1992. The role of initial cells in maize anther morphogenesis. — *Development.* 116 (4): 1077–1085.
- Dickinson H.G., Grant-Downton R. 2009. Bringing the generation gap: flowering plant gametophytes and animal germlines reveal unexpected similarities. — *Biol. Rew.* 84 (4): 589–615.
- Dupler A.W. 1917. The gametophyte of *Taxus canadensis* Marsh. — *Botanical Gazette.* 64 (2): 115–136.

- Endress P.K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. — *Ann. Bot.* 107 (9): 1465–1489.
- Fagerlind F. 1937. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie Rubiaceae nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — *Acta Horti Bergiani*. 2: 196–470.
- Fan X., Yuan D., Tang J., Tian X., Zhang L., Zou F., Tan X. 2015. Sporogenesis and gametogenesis in Chinese chinquapin (*Castanea henryi* (Skam) Rehder et Wilson) and their systematic implications. — *Trees*. 29 (6): 1713–1723.
- Friedman W.E., Carmichael J.S. 1998. Heterochrony and developmental innovation: evolution of female gametophyte ontogeny in *Gnetum*, a highly apomorphic seed plant. — *Evolution*. 52 (4): 1016–1030.
- Gerassimova-Navashina E.N. 1958. O gametofite i ob osnovnykh chertakh razvitiya i funktsionirivaniya vosproizvodyaschikh elementov u pokrytosemennykh rasteniy [About gametophyte and main signs of development and functioning reproductive elements in Angiosperms]. — *Problemy botaniki*. 3: 125–167 (In Russ.).
- Goebel K. 1880. Beitrage zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. — *Botanische Zeitung*. 38: 545–553.
- Goebel K. 1933. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Auf. 3. Teil. 2, 3. Jena. 642 s.
- Gross-Hardt R., Laux T. 2003. Stem cell regulation in the shoot meristem. — *Journal of Cell Science*. 116 (9): 1659–1666.
- Gross-Hardt R., Lenhard M., Laux T. 2002. WUSCHEL signaling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development. — *Genes and Development*. 16 (9): 1129–1138.
- Grossniklaus U. 2011. Plant germline development: a tale of cross-talk, signaling, and cellular interactions. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 91–95.
- Hake S., Char B.R. 1997. Cell-cell interactions during plant development. — *Genes and Development*. 11: 1087–1097.
- Hayashi K., Surani M.A. 2009. Resetting the epigenome beyond pluripotency in the germline. — *Cell Stem Cell*. 4 (6): 493–498.
- Hernandez-Lagana E., Rodriguez-Leal D., Lua J., Vielle-Calzada J.P. 2016. A multigenic network of ARGONAUTE4 clade members controls early megaspore formation in *Arabidopsis*. — *Genetics*. 204 (3): 1045–1056.
- Hernandez-Lagana E., Mosca G., Mendocilla-Sato E., Pires N., Frey A., Giraldo-Fonseca A., Michaud C., Grossniklaus U., Hamant O., Godin C., Boudaoud A., Grimanelli D., Autran D., Baroux C. 2021. Organ geometry channels reproductive cell fate in the *Arabidopsis* ovule primordium. — *eLife*. 10: e66031.
- Hernandez-Lagana E., Autran D. 2020. H3.1 eviction marks female germline precursors in *Arabidopsis*. — *Plants*. 9 (10): 1322.
- Hjelmqvist H. 1962. The embryo sac development of some *Cotoneaster* species. — *Botaniska Notiser*. 115: 209–236.
- Huala E., Sussex I.M. 1993. Determination and cell interactions in reproductive meristems. — *Plant Cell*. 5 (10): 1157–1165.
- Jiang T., Zheng B. 2022. Epigenetic regulation of megaspore mother cell formation. — *Frontiers in Plant Science*. 12: article 826871.
- Kamelina O.P. 2000. Embryological features in phylogenetic systematics of flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 85 (7): 22–33 (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Khan R. 1942. A contribution to the embryology of *Jussiaea repens* L. — *Journal of the Indian Botanical Society*. 21: 267–282.
- Kim I., Kobayashi K., Cho E., Zambryski P.C. 2007. Regulation of plant intercellular communication via plasmodesmata. — In: *Genetic Engineering. Principle and Methods*. Vol. 28. New York. P. 1–15.
- Koltunow A.M. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. — *Plant Cell*. 5 (10): 1425–1437.
- Koltunow A.M., Grossniklaus U. 2003. Apomixis: a developmental perspective. — *Annual Review of Plant Biology*. 54: 547–574.
- Konar R.N., Oberoi Y.P. 1969. Recent work on reproductive structure of living conifers and taxads: a review. — *Botanical Review*. 35 (2): 89–116.
- Kordyum E.L. 1978. Evolutionary cytoembryology of angiosperms. Kiev. 219 p. (In Russ.).
- Lee J.Y., Lu H. 2011. Plasmodesmata: the battleground against intruders. — *Trends in Plant Science*. 16 (4): 201–210.
- Leszczuk A., Domaciuk M., Szczuka E. 2018. Unique features of the female gametophyte development of strawberry *Fragaria x ananassa* Duch. — *Scientia Horticulturae*. 234: 201–209.
- Lieber D., Lora J., Schrempf S., Lenhard M., Laux T. 2011. *Arabidopsis WIH1* and *WIH2* genes act in the transition from somatic to reproductive cell fate. — *Current Biology*. 21 (12): 1009–1017.
- Lodkina M.M. 1971. O ponyatii “archesporiya” [On the term “archesporium”]. — *Proceedings of V All-Union Session on the Plant Embryology*. Kishinev. P. 101–102 (In Russ.).
- Lora J., Herrero M., Tucker M.R., Hormaza J.I. 2017. The transition from somatic to germline identity shows conserved and specialized features during angiosperm evolution. — *New Phytologist*. 216 (2): 495–509.
- Lora J., Yang X., Tucker M.R. 2019. Establishing a framework for female germline initiation in the plant ovule. — *Journal of Experimental Botany*. 70 (11): 2937–2949.
- Lucas W.J., Ham B.K., Kim J.Y. 2009. Plasmodesmata — bridging the gap between neighboring plant cells. — *Trends in Cell Biology*. 19 (10): 495–503.
- Mahashwari P. 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. New York. 455 p.
- Matzke M.A., Mosher R.A. 2014. RNA-directed DNA methylation: an epigenetic pathway of increasing complexity. — *Nature Reviews Genetics*. 15 (6): 394–408.
- Mendes M.A., Petrella R., Cucinotta M., Vignati E., Gatti S., Pinto S.C., Bird D.C., Gregis V., Dickinson H., Tucker M.R., Colombo L. 2020. The RNA-dependent DNA methylation pathway is required to restrict *SPO-ROCYTELESS/NOZZLE* expression to specify a single

- female germ cell precursor in *Arabidopsis*. – Development. 147 (23): dev194274.
- Naumova T.N. 1987. Family Celastraceae. – Comparative embryology of flowering plants. Leningrad. P. 49–54 (In Russ.).
- Newbigin E., Bacic A., Read S. 2009. Callose and its role in pollen and embryo sac development in flowering plants. – In: Chemistry, Biochemistry and Biology of (1–3)- β -Glucans and Related Polysaccharides. New York, London, Oxford, San Diego. P. 465–498.
- Nikiticheva Z.I., Shamrov I.I. 2002. Archesporium. – Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 112–114.
- Nonomura K.I. 2018. Small RNA pathways responsible for non-cell-autonomous regulation of plant reproduction. – Plant Reprod. 31 (1): 21–29.
- Nonumura K., Mioshi K., Eiguchi M., Suzuki T., Miyao A., Hirochika H., Kurata N. 2003. The *MSP1* gene is necessary to restrict the number of cells entering into male and female sporogenesis and to initiate anther wall formation rice. – Plant Cell. 15 (8): 1728–1739.
- Olmedo-Monfil V., Duran-Figueroa N., Arteaga-Vazquez M., Demesa-Arevalo E., Autran D., Grimanelli D., Slotkin R.K., Martienssen R.A., Vielle-Calzada J.P. 2010. Control of female gamete formation by a small RNA pathway in *Arabidopsis*. – Nature. 464: 628–632.
- Pagnussat G.C., Alandete-Saez M., Bowman J.L., Sundaresan V. 2009. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte. – Science. 324 (5935): 1684–1689.
- Petrasek J., Mravec J., Bouchard R., Blakeslee J.J., Abas M., Seifertova D., Wisniewska J., Tadele Z., Kubes M., Covanova M., Dhonukshe P., Skupa P., Benková E., Perry L., Krecek P., Lee O.R., Fink G.R., Geisler M., Murphy A.S., Luschnig C., Zazimalová E., Friml J. 2006. PIN proteins perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux. – Science. 312 (5775): 914–918.
- Pinto S.C., Mendes M.A., Coimbra S., Tucker M.R. 2019. Revisiting the female germline and its expanding toolbox. – Trends in Plant Science. 24 (5): 455–467.
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1976. Tsitoembriologiya pokrytosemennyykh rasteniy. Osnovy i perspektivy [Cytoembryology of angiosperms. Basis and perspectives]. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Poethig S. 1989. Genetic mosaics and cell lineage analysis in plants. – Trends in Genetics. 5 (8): 273–277.
- Rodkiewicz B., Bednara J. 1976. Cell wall ingrowth and callose distribution in megasporogenesis in some Orchidaceae. – Phytomorphology. 26: 276–281.
- Rodkiewicz B., Bednara J. 2002. Megasporogenesis. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 1. Generative organs of flower. Enfield (NH, USA). P. 114–115.
- Rodkiewicz B. 1970. Callose in cell walls during megasporogenesis in angiosperms. – Planta. 93 (1): 39–47.
- Romanov I.D. 1954. Embriologicheskie issledovaniya hlochatnika. I. Razvitiye sporoobrazuyuschih kletok v semyazchatke [Embryological studies of cotton. I. Spore-formed cells development in the ovule]. – Proceeding Middle-Asian State University. 53: 3–58 (In Russ.).
- Savidan Y. 2000. Apomixis: genetics and breeding. – In: Plant Breeding Reviews. New York. P. 13–86.
- Schmidt A., Schmid M.W., Grossniklaus U. 2015. Plant germline formation: common concepts and developmental flexibility in sexual and asexual reproduction. – Development. 142 (2): 229–241.
- Schnarf K. 1927–1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 689 s.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embriologie der Angiospermen. Berlin. 354 s.
- Sehgal A., Khurana J.P., Sethi M., Ara H. 2011. Occurrence of unique three-celled megagametophyte and single fertilization in an aquatic angiosperm – *Dalzellia zeylanica* (Podostemaceae–Tristichioideae). – Sex. Plant Reprod. 24 (3): 199–210.
- Shamrov I.I. 1997. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). – Bot. Zhurn. 82 (6): 24–46 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- She W., Grimanelli D., Rutowicz K., Whitehead M.W., Puzio M., Kotlinski M., Jerzmanowski A., Baroux C. 2013. Chromatin reprogramming during the somatic-to-reproductive cell fate transition in plants. – Development. 140 (9): 4008–4019.
- Sheridan W.F., Avalkina N.A., Shamrov I.I., Batygina T.B., Golubovskaya I.N. 1996. The *mac1* gene: Controlling the commitment to the meiotic pathway in maize. – Genetics. 142 (3): 1009–1020.
- Sieber P., Gheyselinck J., Gross-Hardt R., Laux T., Grossniklaus U., Schneitz K. 2004. Pattern formation during early ovule development in *Arabidopsis thaliana*. – Developmental Biology. 273 (2): 321–334.
- Sladkov A.N., Grevtsova N.A. 1988. O formirovaniy stenki mikrosporangiya pokrytosemennyykh [On the formation of microsporangium wall in angiosperms]. – Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otdelenie Biologicheskoe. 93 (4): 69–74 (In Russ.).
- Sladkov A.N., Grevtsova N.A. 1989. O formirovaniy stenki megasporangiya pokrytosemennyykh [On the formation of megasporangium wall in angiosperms]. – Byulleten Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody Otdelenie Biologicheskoe. 94 (3): 75–79 (In Russ.).
- Solntseva M.P. 1965. On the development of the multicellular archesporium in strawberry. – In: Flower morphology and reproductive process of Angiosperms. Moscow, Leningrad. P. 189–204 (In Russ.).
- Su Z., Zhao L., Zhao Y., Li S., Won S., Cai H., Wang L., Li Z., Chen P., Qin Y., Chen X. 2017. The THO complex non-cell-autonomously represses female germline specification through the TAS3-ARF3 module. – Current Biology. 27 (11): 1597–1609.
- Su Z., Wang N., Hou Z., Li B., Li D., Liu Y., Cai H., Qin Y., Chen X. 2020. Regulation of female germline specification via small RNA mobility in *Arabidopsis*. – Plant Cell. 32 (9): 2842–2854.

- Traub M. Sur les Casuarinees et leur place dans le systeme naturel. — *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*. 10: 145–219.
- Tucker M.R., Koltunow A.M. 2014. Traffic monitors at the cell periphery: the role of cell walls during early female reproductive cell differentiation in plants. — *Current Opinion in Plant Biology*. 17: 137–145.
- Tucker M.R., Okada T., Hu Y., Scholefield A., Taylor J.M., Koltunow A.M. 2012. Somatic small RNA pathways promote the mitotic events of megagametogenesis during female reproductive development in *Arabidopsis*. — *Development*. 139 (8): 1399–1404.
- Tung S.H., Ye X.L., Zee S.Y., Yeung E.C. 2000. The microtubular cytoskeleton during megasporogenesis in the Nun orchid, *Phaius tankervilleae*. — *New Phytologist*. 146 (3): 503–513.
- Twell D. 2011. Male gametogenesis and germline specification in flowering plants. — *Sex. Plant Reprod.* 24 (2): 149–160.
- Van Norman J.M., Breakfield N.W., Benfey P.N. 2011. Intercellular communication during plant development. — *Plant Cell*. 23 (3): 855–864.
- Vasil V. 1959. Morphology and embryology of *Gnetum*. — *Phytomorphology*. 9: 167–215.
- Vinogradova G.Yu. 2009. Poliembrioniya y *Allium ramosum* L. i *A. schoenoprasum* L. (Alliaceae) [Polyembryony in *Allium ramosum* L. and *A. schoenoprasum* L. (Alliaceae)]. — PhD thesis. Saint Petersburg. BIN RAS. 18 p. (In Russ.).
- Vinogradova G.Yu. 2016. Mechanisms of cell differentiation of the female reproductive structures *in vivo* and *in vitro* (for example *Allium* species). — Proceedings of the VII International Scientific and Practical Conference “Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation (physiological, biochemical, embryological, genetic and legal aspects)”, devoted to the 30th anniversary of Biotechnology Department in Nikita Botanical Gardens. Simpheropol. 352 p. (In Russ.).
- Vinogradova G.Yu. 2017. Morphogenesis of the female reproductive structures in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) species different by the embryo sac development type. — *Bot. Zhurn.* 102 (8): 1060–1093 (In Russ.).
- Vinogradova G.Yu., Zhinkina N.A. 2021. Why does only one embryo sac develop in the *Paeonia* ovule with multiple archesporium? — *Plant Biol.* 23 (2): 267–274.
- Walters J.L. 1962. Megasporogenesis and gametophyte selection in *Paeonia californica*. — *Am. J. Bot.* 49 (7): 787–794.
- Wang N., Huang H.J., Ren S.T., Li J.J., Sun Y., Zhang S.Q. 2012. The rice wall-associated receptor-like kinase gene *OsDEES 1* plays a role in female gametophyte development. — *Plant Physiology*. 160 (2): 696–707.
- Warming E. 1878. De l’ovule. — *Annales des sciences naturelles. Botanique. Series 6*. 5: 177–266.
- Webb M.C., Gunning B.E.S. 1990. Embryo sac development in *Arabidopsis thaliana* — I. Megasporogenesis, including the microtubular cytoskeleton. — *Sex. Plant Reprod.* 3 (4): 244–256.
- Williams C.G. 2009. Conifer reproductive biology. Dordrecht, Heidelberg, London, New York. 174 p.
- Wyrzykowska J., Fleming A. 2003. Cell division pattern influences gene expression in the shoot apical meristem. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 100 (9): 5561–5566.
- Yakovlev M.S., Yoffe M.D. 1965. Embryology of some representatives of the genus *Paeonia* L. — Flower morphology and reproductive process of Angiosperms. Moscow, Leningrad. P. 140–176.
- Yao X., Yang H., Zhu Y., Xue J., Wang T., Song T., Yang Z., Wang S. 2018. The canonical E2Fs are required for germline development in *Arabidopsis*. — *Frontiers in Plant Science*. 9: 638
- Zhao X., de Palma J., Oane R., Gamuyao R., Luo M., Chaudhury A., Herve P., Xue Q., Bennett J. 2008. OSTDL1A binds to the LRR domain of rice receptor kinase MSP1, and is required to limit sporocyte numbers. — *Plant J.* 54 (3): 375–387.
- Zhao X.A., Bramsiepe J., Van Durme M., Komaki S., Prusicki M.A., Maruyama D., Forner J., Medzihradzsky A., Wijnker E., Harashima H., Lu Y., Schmidt A., Guthörl D., Sahún Logroño R., Guan Y., Pochon G., Grossniklaus U., Laux T., Higashiyama T., Lohmann J.U., Nowack M.K., Schnittger A. 2017. RETINOBLASTOMA RELATED1 mediates germline entry in *Arabidopsis*. — *Science*. 356 (6336): 378–379.
- Zhao L., Liu Y., Dou X., Cai H., Aslam M., Hou Z., Jin X., Li Y., Wang L., Zhao H., Wang X., Sicard A., Qin Y. 2021. Characterization of germline development and identification of genes associated with germline specification in pineapple. — *Horticulture Research*. 8: 239.

CALYPSO BULBOSA (ORCHIDACEAE) В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2022 г. А. И. Михальцов^{1,*}, Н. В. Пликина^{2,**},

А. Н. Ефремов^{2,***}, Р. Р. Гизатулин^{1,****}

¹ Детский эколого-биологический центр
ул. Маршала Жукова, 109, Омск, 644046, Россия

² Омский государственный педагогический университет
наб. Тухачевского, 14, Омск, 644099, Россия

*e-mail: anatol05@yandex.ru,

**e-mail: tele-text@yandex.ru,

***e-mail: stratitotes@yandex.ru,

****e-mail: 244grr@gmail.com

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.

После доработки 21.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Впервые для Омской области выполнена оценка состояния ценопопуляций редкого, недавно обнаруженного в регионе вида, *Calypso bulbosa*. Средняя площадь местообитаний вида составляет от 50 до 2360 м², численность — от 12 до 105 экз., средняя плотность — 0.005–0.600 экз./м². Ценопопуляции имеют правосторонний онтогенетический спектр. Анализ основных морфологических характеристик побега и цветка выявил значимые различия между исследованными ценопопуляциями по высоте и длине листа генеративных побегов. Оценка региональной категории угрозы исчезновения позволяет отнести *C. bulbosa* к категории “уязвимый вид”.

Ключевые слова: *Calypso bulbosa*, Омская область, численность, охрана, категория угрозы исчезновения

DOI: 10.31857/S0006813622120067

Представители семейства Orchidaceae Juss. являются одними из наиболее уязвимых компонентов растительных сообществ, поскольку отличаются недифференцированным зародышем, длительным ювенильным периодом и микосимбиотрофизмом (Averyanov, 2000). Мониторинг состояния популяций таких видов является важнейшим этапом сохранения биоразнообразия. В 2019–2021 гг. авторами были реализованы работы по поиску и оценке состояния *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (калпосо луковичная). Этот многолетний, клубнеобразующий поликарпик, гемикриптофит, гигромезофит, микосимбиотроф (Krasnaya ..., 2008; Vakhrameeva et al., 2014) реликт третичного периода (Vlinova, Kulikov, 2006), обычно рассматривают в рамках подсемейства Epidendroideae Lindl. (Chase et al., 2015).

Calypso bulbosa имеет циркумполярный boreальный ареал, растет в Скандинавии, на севере Европейской и Азиатской России, в Монголии, Японии, Китае, Корее и Северной Америке. На территории России ареал состоит из двух больших частей: западной (от Крайнего Севера евро-

пейской части России до Центральной России и Северного Урала) и восточной (охватывающей южную половину Восточной Сибири и Дальнего Востока). В восточной части ареала вид встречается в Красноярском крае, Иркутской и Читинской областях (единично), Якутии, Бурятии, Хабаровском и Приморском краях, на Сахалине (Krasnaya ..., 2008; Vakhrameeva et al., 2014; Efimov, 2020). На территории Западной Сибири местонахождения изолированы: в Курганской, Омской, Томской и Тюменской областях, Ханты-Мансийском автономном округе — Югра (Ivanova, 1987).

C. bulbosa встречается повсеместно редко, популяции малочисленные, лишь изредка — до нескольких сотен особей. Растения малоустойчивы к антропогенным воздействиям, гибнут при нарушении мохового покрова и лесной подстилки, вырубках, сильном осветлении участков и осушении, выдерживают слабое вытаптывание. Вид занесен в Красные книги Российской Федерации (категория охраны — 3б) и многих регионов (Tatarenko, 1996; Krasnaya ..., 2008; Naumenko, Vaseeva, 2012; Vakhrameeva et al., 2014), в том числе и Ом-

ской области (категория охраны – 1 (Е)) (Krasnaya ..., 2015).

В Омской области *C. bulbosa* впервые обнаружена в 2009 г. в окрестностях с. Павловка Седельниковского района (Lashchinsky et al., 2010). При выполнении специальных исследований в 2019–2021 гг. авторами было обнаружено несколько новых ценопопуляций (далее – ЦП), что расширяет ранее известные сведения о ее распространении. Целью настоящего исследования явилась оценка современного состояния *C. bulbosa* на территории Омской области для последующей организации охранных мероприятий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа характера распространения и оценки состояния ЦП *C. bulbosa* проанализированы данные открытых информационных платформ (iNaturalist, 2022; Biodiversity Information, 2002) и опубликованных источников (Ivanova, 1987; Lashchinsky et al., 2010; Naumenko, Vaseeva, 2012).

При полевых исследованиях по поиску новых местонахождений в 2019–2021 гг. координатная привязка и определение площади выполнено посредством GPS-навигатора “Garmin GPSMAP 64st”. В качестве методической основы для оценки ЦП использованы следующие публикации: “Ценопопуляции растений” (Tsenopulyatsii..., 1976), “Охрана растительного мира Сибири” (Okhrana..., 1981). Основными контролируемыми показателями состояния ценопопуляций являлись: численность (абсолютная или относительная), площадь местообитания, экологическая приуроченность (биотоп), фенологическая фаза. Так как в полевых условиях не всегда возможно дифференцировать границы отдельных особей, то численность определена в парциальных побегах первого порядка. Онтогенетические состояния установлены по публикациям И.В. Борисовой (Borisova, 1972) и И.В. Татаренко (Tatarenko, 1996). Некоторые из участков обследованы несколько раз в течение года для учёта основных фенологических фаз и динамики численности. Региональный статус охраны определен с использованием методологии, предложенной Международным союзом охраны природы (IUCN, 2012) и национального опыта использования данных критериев (Zavarzin, Muchnik, 2005).

Морфометрия *C. bulbosa* выполнена 19–20 V 2021 г. для ЦП 1 и ЦП 2 (подробно в разделе “Результаты и их обсуждение”), измерения проведены с помощью цифрового штангенциркуля “Matrix 3161”. Статистический анализ (описательные статистики, t-критерий Стьюдента для сравнения средних) выполнен средствами Statistica 6.1. Поперечные срезы корня выполнены с

помощью ручного микротома “Euromex”, для детализации использован метод полихромной окраски (Mikhaltsov, 2012). Микроскопия проведена в светлом поле с помощью микроскопов “Jenamed 2”, “Motic B3-225PL”. Для фотосъемки использована цифровая камера “Canon 6D Mark II” с оптико-механическим адаптером. Обработка фотографий осуществлялась с помощью программы Adobe Photoshop.

В пробах почв, отобранных из ЦП 1 и ЦП 2, было определено содержание органического вещества по ГОСТ 26213-91 (GOST, 1992), pH солевой вытяжки (GOST, 1985) и гранулометрический состав (GOST, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате выполненных исследований в Омской области выявлено три ЦП *C. bulbosa*. ЦП 1 обнаружена в Седельниковском районе, в окрестностях с. Павловка, в долине ручья без названия (приток р. Исас), ~56°47' с.ш., ~75°08' в.д., в ельнике мелкотравном (кисличном, кислично-осочковом) зеленомошном, 25 V 2019, 01 VI 2019, 11 V 2020, 19–20 V 2021, площадь местообитания 50 м². ЦП 2 обнаружена в Седельниковском районе, в окрестностях сс. Андреевка и Голубовка, в долине р. Исас, ~56°52' с.ш., ~75°16' в.д. Данная ЦП приурочена к пихтово-ельнику мелкотравному (кисличному, хвощевому (*Equisetum scirpoides*)) зеленомошному, 12 V 2020, 19–20 V 2021, площадь местообитания 1870 м². ЦП 3 в Муромцевском районе находится в 1.1 км западнее с. Алексеевка, в долине р. Ириска, ~56°36' с.ш., ~75°12' в.д., в ельнике-пихтовнике мелкотравном зеленомошном, 19 V 2021, площадь местообитания 2360 м². Результаты оценки состояния ЦП приведены в табл. 1.

В Мурманской области в сосняках зеленомошных *C. bulbosa* растет группами по 5–25 особей, в Кировской области численность популяций небольшая, плотность составляет 2.6–7.5 экз./м² (по Vakhrameeva et al., 2014). Взрослые вегетативные особи составляют в популяциях вида ~40% (по Vakhrameeva et al., 2014). На территории Омской области изученные ЦП *C. bulbosa* занимают площадь от 50 до 2360 м², численность в них составляет 12–105 экз., а плотность в среднем – 0.248 экз./м² (табл. 1). В течение вегетации побеги появляются неодновременно, за вегетационный сезон плотность изменяется на 22–50%. Скопления особей приурочены к обочинам лесных тропинок (например, в ЦП 1). Уменьшение количества особей в июле 2021 г. возможно связано с тем, что при сезонной потере листа учет численности в природных условиях затруднен.

Calypso bulbosa обычно растет в тенистых лесах, реже – в полутени (освещенность не более 10% от

Таблица 1. Оценка состояния популяций *Calypso bulbosa* в Омской области
Table 1. Estimation of the state of *Calypso bulbosa* populations in the Omsk Region

Ценопопуляция Соенорopulation (ЦП)	Дата наб- людения Date of observation	Фенофаза Phenophase	Числен- ность, экз. Number of plants	Плотность, экз./м ² Density, plants/m ²	Доля гене- ративных растений, % Percentage of generative plants
ЦП 1	25.V.2019	Окончание цветения End of flowering	16	0.320	—
ЦП 1	01.VI.2019	Начало плодоношения, вегетация после цветения Beginning of fruiting, vegetation after flowering	16	0.320	—
ЦП 1	11.V.2020	Цветение Flowering	15	0.300	54.5
ЦП 1	12.V.2021	Бутонизация Budding	29	0.580	—
ЦП 1	21.V.2021	Цветение Flowering	30	0.600	45.4
ЦП 1	01.VII.2021	Плодоношение Fruiting	15	0.300	—
ЦП 1	21.VII.2021	Созревание семян, вскрытие плодов Seed ripening, fruit dehiscence	15	0.300	—
ЦП 2	11.V.2020	Цветение Flowering	73	0.039	73.2
ЦП 2	12.V.2021	Бутонизация Budding	73	0.039	—
ЦП 2	20.V.2021	Цветение Flowering	105	0.056	68.5
ЦП 2	01.VII.2021	Плодоношение Fruiting	105	0.056	—
ЦП 3	19.V.2021	Цветение Flowering	12	0.005	—

полной), на влажных, преимущественно слабo-кислых или нейтральных, довольно богатых гумусом почвах. Встречается в зеленомошных хвойных (сосновых и еловых, реже лиственничных) лесах, изредка — в редколесьях (Krasnaya..., 2008; Vakhrameeva et al., 2014).

В Омской области вид отмечен во влажных долинных еловых (*Picea obovata*), елово-пихтовых (*Abies sibirica*) мелкотравных (кисличных, кислочно-осочковых, хвощевых) и зеленомошных лесах, иногда со значительным участием сосны сибирской (*Pinus sibirica*) и березы (*Betula pubescens*), с сомкнутостью крон 0.6–0.8 (рис. 2 А, В). Общее проективное покрытие травяного яруса достигает 40–50%. С высоким обилием и константностью присутствуют *Equisetum scirpoides* Michx., *Oxalis acetosella* L., *Carex macroura* Meinsh., *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Linnaea borealis* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Viola mirabilis* L. Общее проек-

тивное покрытие мохово-лишайникового яруса достигает 90–100%. Основными доминантами являются *Dicranum polysetum* Sw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Bryum* sp., *Sphagnum teres* (Schimp.) Ångstr. По результатам лабораторных исследований в выявленных местообитаниях почвы отличаются высоким содержанием органического вещества 14.9–71.3%, близки к нейтральным (рН солевой вытяжки 5.6–6.9), по механическому составу — суглинки легкие крупнопылевато-песчаные.

По сезонному ритму развития побегов *C. bulbosa* относится к осенне-зимне-весенне-зеленым растениям с периодом летнего покоя (Borisova, 1972), по ритму цветения — к весенне-раннелетним растениям (Tatarenko, 2016). Появление листа у молодых вегетативных особей растянуто во времени, зеленый лист отмирает после цветения

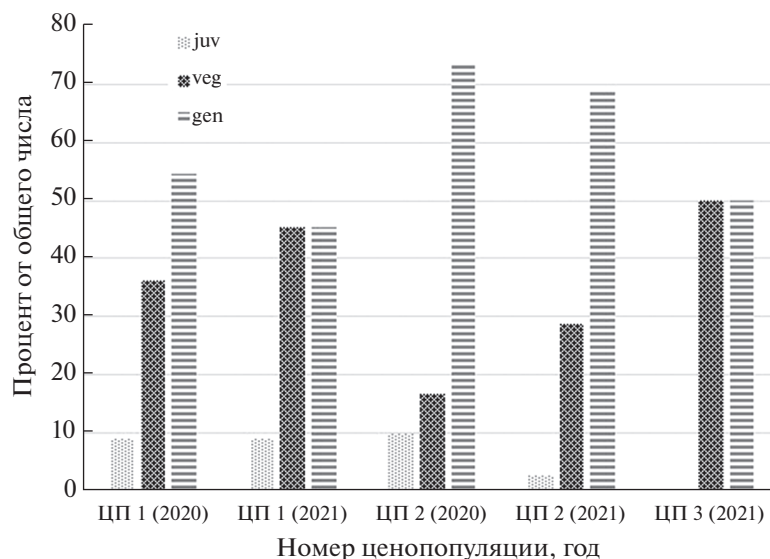


Рис. 1. Возрастные спектры изученных ценопопуляций *Calypso bulbosa* в Омской области.

Fig. 1. Age spectra of the studied *Calypso bulbosa* coenopopulations in the Omsk Region.

Abscissa – number of coenopopulation (year), ordinate – per cent of total number.

и наблюдается перерыв в надземной вегетации, лист нового годовичного прироста появляется над землей в августе (Vakhrameeva et al., 2014). Цветение *C. bulbosa* в Омской обл. начинается 11–25 мая, плоды созревают во второй половине июля – августе (табл. 1).

Возрастные спектры нормальные, одновершинные, правосторонние (Chuprakova, Savinykh, 2012), аналогичную асимметрию имеют и популяции в Омской области (рис. 1). В изученных ЦП присутствуют особи всех возрастных групп и высокий процент участия генеративных особей (45–73%), что указывает на высокую жизненность.

Стебель *C. bulbosa* достигает 8–20 см, при основании утолщенный в продолговато-яйцевидный клубень, одетый влагилищами. Из верхней части клубня отходит одиночный, расположенный на черешке лист с широкояйцевидной заостренной пластинкой 3–5 см длиной, 1.5–3 см шириной. Выше листа стебель несет два длинных перепончатых влагилища и на верхушке – один цветок с ланцетовидным прицветником (Vakhrameeva et al., 2014; Ivanova, 1987). Листочки околоцветника линейно-ланцетные, почти одинаковые по размерам (длина около 2.5 см, ширина 0.3 см). Губа до 2 см длиной. Коробочка до 2.5–3 см длиной, прямая, продолговатая (Vakhrameeva et al., 2014; Ivanova, 1987). Статистически значимые различия между ЦП 1 и ЦП 2 при уровне значимости $\alpha = 0.05$ установлены для высоты и длины листа генеративных побегов (табл. 2). Однако стоит отметить, что в наблюдаемых ЦП у побегов в генеративной стадии листья более круп-

ные. Некоторые морфологические особенности приведены на рис. 2 С–F, 3 А, В.

Размножение растений происходит сравнительно интенсивно как семенным, так и вегетативным путем (Vakhrameeva et al., 2014). В цветках нет нектара и они опыляются за счет обманной аттракции перезимовавшими самками шмелей (Mamaev et al., 2004; Tatarenko, 2016). В популяциях вблизи Екатеринбурга ежегодно появляется лишь 2–4% ювенильных особей семенного происхождения. Вегетативных особей приблизительно в два раза больше, эти побеги на следующий год уже могут цвести (Mamaev et al., 2004). На Урале вегетативное размножение обеспечивает 36–50% ежегодного прироста популяции (Kulikov, 1997). У *C. bulbosa* на Среднем Урале лишь 35–55% генеративных растений образуют цветоносы два года подряд, доля временно нецветущих особей в популяции достигает 20% (Kulikov, 1997; Mamaev et al., 2004; Vakhrameeva et al., 2014). Плодообразование составляет 12–45% на Южном Урале, в Архангельской области доля плодоносящих растений от общего числа цветущих составляет 6–43%, в Башкирии – 11.5–50% (Kulikov, 1997; Vakhrameeva et al., 2014), в Омской области – 2–10%, формируются полноценные семена (рис. 3 С, F).

Имеется ряд особенностей жизненного цикла, определяющих малочисленность и ограниченность распространения вида. Для *C. bulbosa* характерна невысокая интенсивность микоризной инфекции в корнях (Tatarenko, 1996). Пелотоны локализованы преимущественно в клетках мезодермы корня (рис. 3 Е).



Рис. 2. Типичные места обитания и общий вид *Calypso bulbosa*: А–В – типичные места обитания; С–F – общий вид отдельных растений.

Fig. 2. Habit and typical habitats of *Calypso bulbosa*: А–В – typical habitats; С–F – habit of individual plants.

Протокормы в природных условиях развиваются подземно в течение 3–4 лет, первый цветок появляется на 5–6-й год. Некоторые растения остаются ювенильными долгие годы и имеют замедленный онтогенез. Отдельные особи могут цвести 2–6 лет подряд или с перерывами в 1–2 года (Vakhrameeva et al., 2014).

Оценка текущего регионального статуса *C. bulbosa* позволяет отнести его к категории (статус угрозы исчезновения) – уязвимый вид VU (D₂). Согласно Приказу Минприроды России от 24.03.2020 № 161 (Приказ..., 2020) категория степени и первоочередности принимаемых и планируемых к принятию природоохранных мер (приро-

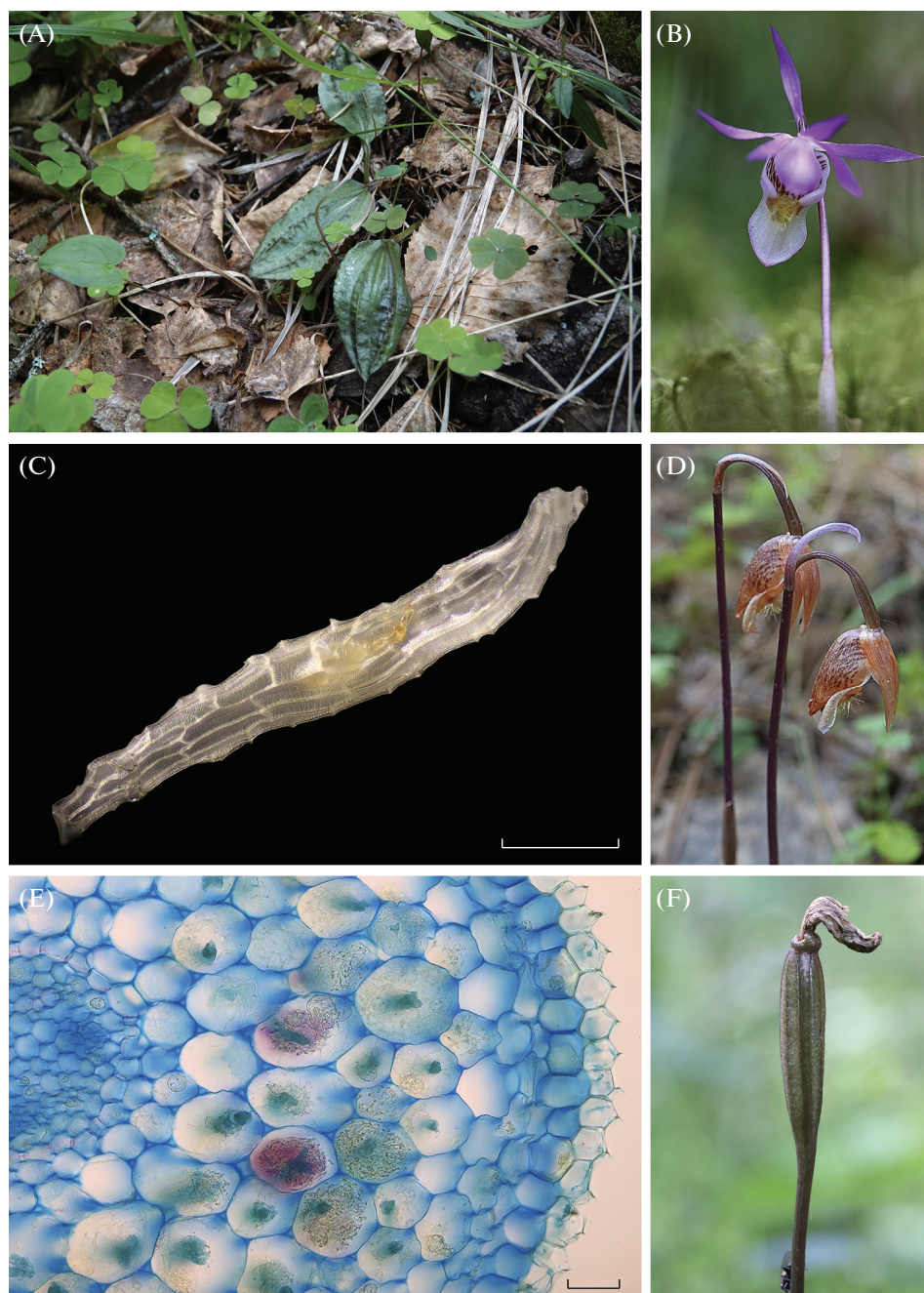


Рис. 3. Некоторые морфолого-анатомические особенности *Calypso bulbosa*: А – общий вид листа; В – общий вид цветка, фаза полного цветения; С – общий вид семени, масштабная линейка = 120 мкм; D – общий вид цветка, окончание цветения; E – локализация пелотонов в клетках мезодермы корня, масштабная линейка = 100 мкм; F – общий вид плода.

Fig. 3. Some morphological and anatomical features of *Calypso bulbosa*: A – general view of a leaf; B – general view of a flower, stage of full flowering; C – general view of a seed, scale bar = 120 µm; D – general view of a flower, end of flowering; E – localization of pelotons in root mesoderm cells, scale bar = 100 µm; F – general view of a fruit.

доохранный статус) – II приоритет, необходима реализация одного или нескольких специальных мероприятий по сохранению объектов животного или растительного мира. Для сохранения вида в естественных местообитаниях необходимы контроль за состоянием популяций, выявление но-

вых локалитетов и организация региональной особо охраняемой природной территории ботанического профиля в месте произрастания крупной выявленной ЦП 2 (Седельниковский район, окрестности сс. Андреевка и Голубовка, долина р. Исас).

Таблица 2. Некоторые морфологические показатели *Calypso bulbosa* в Омской области
Table 2. Some morphological characters of *Calypso bulbosa* in the Omsk Region

Тип побега Shoot type	Признак / Character				
	Длина листа, см Leaf length, cm	Ширина листа, см Leaf width, cm	Высота растения, см Plant height, cm	Длина губы, см Labium length, cm	Ширина губы, см Labium width, cm
ЦП 1					
Вегетативный побег Vegetative shoot (n = 19)	3.3 ± 1.0	1.6 ± 0.5	–	–	–
Генеративный побег Genetative shoot (n = 10)	*3.9 ± 0.6	2.4 ± 0.5	**7.8 ± 1.3	1.9 ± 0.3	0.9 ± 0.2
ЦП 2					
Вегетативный побег Vegetative shoot (n = 19)	3.6 ± 1.6	1.9 ± 0.7	–	–	–
Генеративный побег Genetative shoot (n = 10)	*4.9 ± 0.7	2.7 ± 0.6	**11.9 ± 2.8	2.0 ± 0.2	1.0 ± 0.2

Примечание. Указаны средние арифметические значения и стандартные отклонения. Признаки с достоверными отличиями при уровне значимости $\alpha = 0.05$ отмечены “*/*”.

Note. Arithmetic averages and standard deviations are given. Characters with significant differences at the significance level $\alpha = 0.05$ are marked as “*/*”. ЦП – коенопопуляция.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Омской области установлено три местонахождения *Calypso bulbosa* в пределах двух муниципальных районов правобережья р. Иртыш. Местобитания имеют площади от 50 до 2360 м², численность в них составляет 12–105 экз., средняя плотность составляет 0.005–0.600 экз./м². Популяции стабильные, полночленные, возрастные спектры правосторонние. Статистически значимые различия по высоте и длине листа генеративных побегов обнаружены между ЦП 1 и ЦП 2.

Calypso bulbosa отмечена в регионе во влажных долинных еловых (*Picea obovata*), елово-пихтовых (*Abies sibirica*) мелкотравных (кисличных, кислично-осочковых, хвощевых) и зеленомошных лесах. Вероятно обнаружение новых местонахождений вида при специальных исследованиях, так как северо-восток Омской области труднодоступен и слабо изучен.

Выполненные оценки позволяют определить региональный статус угрозы исчезновения *C. bulbosa* как “уязвимый вид – VU”. Лимитирующими факторами являются нарушение и уничтожение местообитаний: вырубку лесов, выпас скота (например, ЦП 1), сбор цветущих растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Averyanov] Аверьянов Л.В. 2000. Орхидные (Orchidaceae) Средней России. – Turczaninowia. 3 (1): 30–53.
- Biodiversity Information Facility. 2020. <https://www.gbif.org/ru/> (accessed: 25.02.2022).
- [Blinova, Kulikov] Блинова И.В., Куликов П.В. 2006. Характеристика онтогенеза *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). – Бот. журн. 91 (6): 903–916.
- [Borisova] Борисова И.В. 1972. Сезонная динамика растительного сообщества. – В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л. С. 5–94.
- Chase M., Cameron K., Freudenstein J., Pridgeon A., Salazar G., van den Berg C., Schuiteman A. 2015. An updated classification of Orchidaceae. – Bot. J. Linn. Soc. Vol. 177 (2): 151–174. <https://doi.org/10.1111/boj.12234>
- [Chuprakova, Savinykh] Чупракова Е.И., Савиных Н.П. 2012. Биоморфология и особенности ценопопуляции *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) в подзоне южной тайги. – Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология. 28(25): 102–118.
- Efimov P.G. 2020. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution. – Nat. Conserv. Res. 5 (1.1): 1–18. <https://doi.org/10.24189/ncr.2020.018>

- [GOST] ГОСТ 12536–2014. 2015. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава. М. 22 с.
- [GOST] ГОСТ 26213–91. 1992. Почвы. Методы определения органического вещества. М. 6 с.
- [GOST] ГОСТ 26483–85. 1985. Почвы. Определение рН солевой вытяжки, обменной кислотности, обменных катионов, содержания нитратов, обменного аммония и подвижной серы методами ЦИНАО. М. 4 с.
- iNaturalist Network. 2022. <https://www.inaturalist.org/home> (accessed: 25.02.2022).
- IUCN Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels. 2012. Version. 4.0. 41 p.
- [Ivanova] Иванова Е.В. 1987. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes – Калипсо луковичная. – В кн.: Флора Сибири. Т. 4. Новосибирск. С. 145.
- [Krasnaya...] Красная книга Омской области. 2015. Омск. 636 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Kulikov] Куликов П.В. 1997. Биологические особенности, воспроизведение и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) на Среднем Урале. – Бюл. МОИП. Отдел биологический. 102 (5): 61–67.
- [Lashchinsky et al.] Лашинский Н.Н., Королюк А.Ю., Лашинская Н.В., Королюк Е.А. 2010. Находки редких и заносных видов сосудистых растений в Омской, Новосибирской и Тюменской областях и Алтайском крае. – Turczaninowia. 13 (1): 117–123.
- [Mamaev et al.] Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. 2004. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург. 122 с.
- [Mikhaltsov] Михальцов А.И. Модификация нового метода полихромной окраски тканей растений. 2012. – В кн.: Природные ресурсы, биоразнообразие и перспективы естественнонаучного образования. Омск. С. 57–59.
- [Naumenko, Vaseeva] Науменко Н.И., Васеева М.А. 2012. Калипсо луковичная – *Calypso bulbosa* (L.) Oakes 1842. – В кн.: Красная книга Курганской области. Курган. С. 218.
- [Okhrana...] Охрана растительного мира Сибири. 1981. Новосибирск. С. 13–85.
- [Prikaz...] Приказ Минприроды России № 161 “О внесении изменений в Порядок ведения Красной книги Российской Федерации, утвержденный приказом Минприроды России от 23 мая 2016 г. № 306” от 24.03.2020 г. (зарег. в Минюсте России 02.04.2020 № 57941).
- [Tatarenko] Татаренко И.В. 1996. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М. 207 с.
- [Tsenopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Vakhrameeva et al.] Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. 2014. Орхидные России (биология, экология и охрана). М. 437 с.
- [Zavarzin, Muchnik] Заварзин А.А., Мучник Е.Э. 2005. Возможность применения глобальных категорий и критериев Красного списка Всемирного союза охраны природы на региональном уровне. – Бот. журн. 90 (1): 105–118.

CALYPSO BULBOSA (ORCHIDACEAE) IN THE OMSK REGION: DISTRIBUTION, ECOLOGY AND POPULATION STATE

A. I. Mikhaltsov^{a,#}, N. V. Plikina^{b,##}, A. N. Efremov^{b,###}, and R. R. Gizatulin^{a,####}

^a Children’s Ecological and Biological Center
Marshal Zhukov Str., 109, 644046, Omsk, Russia

^b Omsk State Pedagogical University
Tukhachevsky Str., 14, 644099, Omsk, Russia

[#]e-mail: anatol05@yandex.ru

^{##}e-mail: tele-text@yandex.ru

^{###}e-mail: stratiotes@yandex.ru

^{####}e-mail: 244gr@gmail.com

For the first time in the Omsk Region, the state of coenopopulations of *Calypso bulbosa*, a rare species recently discovered in the region, was estimated. The average area of the species habitats ranges from 50 to 2360 m², with the number of its plants from 12 to 105, and the average density 0.005–0.600 plants/m². The coenopopulations have a right-sided ontogenetic spectrum.

The analysis of main morphological characteristics of the shoots and flowers revealed significant differences between the studied populations in the height of generative shoots and the length of the leaf of generative shoots. The estimation of a regional threat of extinction allows to classify *C. bulbosa* as a vulnerable species.

Keywords: *Calypso bulbosa*, Omsk Region, abundance, protection, extinction threat category

REFERENCES

- Averyanov L.V. 2000. Orchids (Orchidaceae) of Central Russia. — Turczaninowia. 3 (1): 30–53 (In Russ.).
- Biodiversity Information Facility. 2020. <https://www.gbif.org/ru/> (accessed: 25.02.2022).
- Blinova I.V., Kulikov P.V. 2006. Characteristics of the ontogeny of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae). — Bot. Zhurn. 91 (6): 903–916 (In Russ.).
- Borisova I.V. 1972. Sezonnaya dinamika rastitel'nogo soobshchestva [Seasonal dynamics of the plant community]. — In: Poleyeva geobotanika. Vol. 4. Leningrad. P. 5–94 (In Russ.).
- Cenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura). 1976. [Cenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Chase M., Cameron K., Freudenstein J., Pridgeon A., Salazar G., van den Berg C., Schuiteman A. 2015. An updated classification of Orchidaceae, — Bot. J. Linn. Soc. Vol. 177 (2): 151–174. <https://doi.org/10.1111/boj.12234>
- Chuprakova E.I., Savinyh N.P. 2012. Biomorfologiya i osobennosti tsenopopulyatsii *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) v podzone yuzhnoy taygi [Biomorphology and peculiarities of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) cenopopulation in the southern taiga subzone]. — Vestnik TvGU. Seriya Biologiya i ekologiya. 28 (25): 102–118 (In Russ.).
- Efimov P.G. 2020. Orchids of Russia: annotated checklist and geographic distribution. — Nature Conservation Research. 5 (1.1): 1–18. <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.018>
- GOST 12536-2014. 2015. Grunty. Metody laboratornogo opredeleniya granulometricheskogo (zernovogo) i mikroagregatnogo sostava [Soils. Methods for laboratory determination of granulometric (grain) and microaggregate composition]. Moscow. 22 p. (In Russ.).
- GOST 26213-91. 1992. Pochvy. Metody opredeleniya organicheskogo veshchestva [Soils. Methods for Determining Organic Matter]. Moscow. 6 p. (In Russ.).
- GOST 26483-85. 1985. Pochvy. Opredelenie rN solevoj vytyazhki, obmennoj kislotnosti, obmennyy kationov, sodержaniya nitratov, obmennogo ammoniya i podvizhnoj sery metodami CINAO [Soils. Determination of pH of Salt Extract, Exchangeable Acidity, Exchangeable Cations, Content of Nitrates, Exchangeable Ammonium and Mobile Sulfur by TsINAO Methods]. Moscow. 4 p. (In Russ.).
- iNaturalist Network. 2022. <https://www.inaturalist.org/home> (accessed: 25.02.2022).
- IUCN 2012. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels. Gland, Switzerland and Cambridge, Ver. 4.0. 41 p.
- Ivanova E.V. 1987. *Calypso bulbosa* (L.) Oakes — Kalipso lukovichnaya. [*Calypso bulbosa* (L.) Oakes] — In: Flora Sibiri. Vol. 4. Novosibirsk. P. 145 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Omskoy oblasti. 2015. [Red Book of the Omsk Region]. Omsk. 636 p. (In Russ.).
- Kulikov P.V. 1997. Biologicheskie osobennosti, vosproizvedenie i populyatsionnaya dinamika *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) na Srednem Urale [Biological Features, Reproduction, and Population Dynamics of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (Orchidaceae) in the Middle Urals]. — Byull. MOIP. Otdel biologicheskoy. 102 (5): 61–67 (In Russ.).
- Lashchinsky N.N., Korolyuk A.Yu., Lashchinskaya N.V., Korolyuk E.A. 2010. Finds of rare and alien species of vascular plants in the Omsk, Novosibirsk and Tyumen regions and Altai region. — Turczaninowia. 13 (1): 117–123 (In Russ.).
- Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. 2004. Orhidnye Urala: sistematika, biologiya, ohrana [Orchids of the Urals: Systematics, Biology, Protection]. Ekaterinburg. 122 p. (In Russ.).
- Mihaltsov A.I. 2012. Modifikatsiya novogo metoda polikhromnoy okraski tkaney rasteniy [Modification of a New Method of Polychrome Dyeing of Plant Tissues]. — In: Prirodnye resursy, bioraznoobrazie i perspektivy estestvennonauchnogo obrazovaniya. Omsk. P. 57–59 (In Russ.).
- Naumenko N.I., Vaseeva M.A. 2012. Kalipso lukovichnaya — *Calypso bulbosa* (L.) Oakes 1842 [*Calypso bulbosa* (L.) Oakes 1842]. — In: Krasnaya kniga Kurganskoy oblasti. Kurgan. P. 218. (In Russ.).
- Okhrana rastitel'nogo mira Sibiri. 1981. [Protection of the flora of Siberia]. Novosibirsk. P. 13–85 (In Russ.).
- Prikaz Minprirody Rossii N 161 “O vnesenii izmeneniy v Poryadok vedeniya Krasnoy knigi Rossiyskoy Federatsii, utverzhdenyy prikazom Minprirody Rossii ot 23 maya 2016 g. N 306” [“On Amendments to the Procedure for Maintaining the Red Book of the Russian Federation, approved by Order of the Ministry of Natural Resources of Russia dated May 23, 2016 No. 306”], 24.03.2020. (zareg. v Minyuste Rossii 02.04.2020 #57941) (In Russ.).
- Red Book of the Russian Federation (Plants and Fungi). Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Tatarenko I.V. 1996. Orkidnye Rossii: zhiznennyye formy, biologiya, voprosy okhrany [Orchids of Russia: Life Forms, Biology, Conservation Issues]. Moscow. 207 p. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Varlygina T.I., Tatarenko I.V. 2014. Orhidnye Rossii (biologiya, ekologiya i ohrana) [Orchids of Russia (Biology, Ecology and Protection)]. Moscow. 437 p. (In Russ.).
- Zavarzin A.A., Muchnik E.E. 2005. Possibilities of applying global categories and criteria of the Red List of the World Conservation Union at the regional level. — Bot. Zhurn. 90 (1): 105–118 (In Russ.).

ФЛОРА ДОЛИНЫ ЭРКЭЭНИ (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ Р. ЛЕНЫ, ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)

© 2022 г. Е. Г. Николин^{1,*}, П. А. Гоголева^{2,**}, Н. С. Данилова¹, А. П. Исаев¹, С. З. Борисова², А. А. Егорова¹, Е. П. Постникова¹, Н. К. Сосина¹, Е. И. Троева¹, А. А. Бобров^{3,***}, П. Р. Ноговицын^{5,****}, Е. А. Афанасьева¹, А. Д. Громова⁵, Н. Н. Егорова^{1,2}, В. Е. Кардашевская², В. В. Семёнова¹, А. П. Слепцова¹, М. П. Терентьева¹, В. А. Филиппова¹, Е. В. Чемерис³, М. М. Черосов¹, В. В. Якубов^{4,*****}

¹ Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
пр. Ленина, 41, Якутск, 677890, Россия

² Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова
ул. Белинского, 58, Якутск, 677000, Россия

³ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

⁴ Федеральный научный центр биоразнообразия ДВО РАН
Пр. 100-летия Владивостока, 159, 690022, Владивосток, Россия

⁵ Ойская средняя общеобразовательная школа им. А.В. Дмитриева
ул. Горького, 56, с. Ой, Хангаласский улус, Республика Саха (Якутия), 678012, Россия

*e-mail: enikolin@yandex.ru

**e-mail: sedum@mail.ru

***e-mail: bobrov@ibiw.ru

****e-mail: oyskaya-school@yandex.ru

*****e-mail: yakubov@biosoil.ru

Поступила в редакцию 16.02.2022 г.

После доработки 19.08.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Левобережная долина среднего течения р. Лены – Эркээни расположена между г. Покровск (Хангаласский улус Республики Саха (Якутия)) и Табагинским мысом (ГО г. Якутск). Вместе с примыкающими к ней островами охватывает площадь ок. 200 км². Это одна из наиболее плотно заселенных территорий Якутии. Общая численность проживающего здесь населения ок. 7 тыс. чел. Преобладающие площади земель имеют сельскохозяйственное назначение. Данная местность длительное время многосторонне исследовалась ботаниками, однако сводный список растений для нее до настоящего времени отсутствовал и приводится впервые. Рассматриваемая территория относится к Центрально-Якутскому флористическому району Тунгусско-Ленской бореальной провинции. В состав флоры долины Эркээни входит 566 видов, 7 подвидов, 1 разновидность и 2 формы, объединенных в 297 родов и 82 семейства. Чужеродные элементы представлены 13 видами. В результате повышенного антропогенного воздействия на природные объекты, во флоре выявлено значительное доленое участие сорных растений (132 вида – 23%). В том числе 62 вида (11%) агрессивных сорных элементов флоры Якутии. Потенциал полезных растений в долине Эркээни достаточно высок (225 видов – 40% флоры), что может способствовать поддержанию экономики сельского хозяйства. Выявлено распространение 22 видов, занесенных в региональную Красную книгу Якутии. В целях сохранения естественного разнообразия растений и возможностей их хозяйственного использования, рекомендуется оптимизировать антропогенную нагрузку на природные ландшафты этой территории.

Ключевые слова: Якутия, р. Лена, долина Эркээни, биоразнообразие, сосудистые растения, полезные, сорные, инвазионные, ядовитые, Красная книга, Черная книга

DOI: 10.31857/S0006813622120080

Одна из крупнейших рек мира и Евразии, р. Лена, в своем среднем течении подмывает мягкие породы правого берега и, смещаясь к востоку, с западной стороны, на левобережье, образует

3 крупных пойменных участка, которые вошли в перечень географических названий как долины Эркээни, Туймаада и Энсиэли. На этих участках русло Лены отступает от своего левого коренного

берега на 15–20 км, образовав весьма богатые сельскохозяйственные угодья. Протяженность этого участка р. Лены от южной оконечности долины Эркээни до ленских протоков севернее пос. Маймага (в долине Энсиэли) более 200 км. Климат этих долин сходен с показателями г. Якутска, расположенного в средней части рассматриваемого участка. Так, многолетняя среднегодовая температура воздуха в Якутске -10.2°C , абсолютная минимальная температура воздуха -64.0°C , абсолютная максимальная температура воздуха $+38.0^{\circ}\text{C}$; общее годовое количество осадков 234.0 мм; средняя глубина снега 32.0 см (Spravochnik ..., 1966, 1968). В силу более южного положения климат в долине Эркээни немного мягче, чем в долине Туймаада. Многолетняя среднегодовая температура воздуха в г. Покровске -9.3°C , а в последние годы, в связи с тенденцией к потеплению климата, заметно повышается и за 2020 г. среднегодовая температура воздуха составила -6.7°C (www.pogodaiklimat.ru).

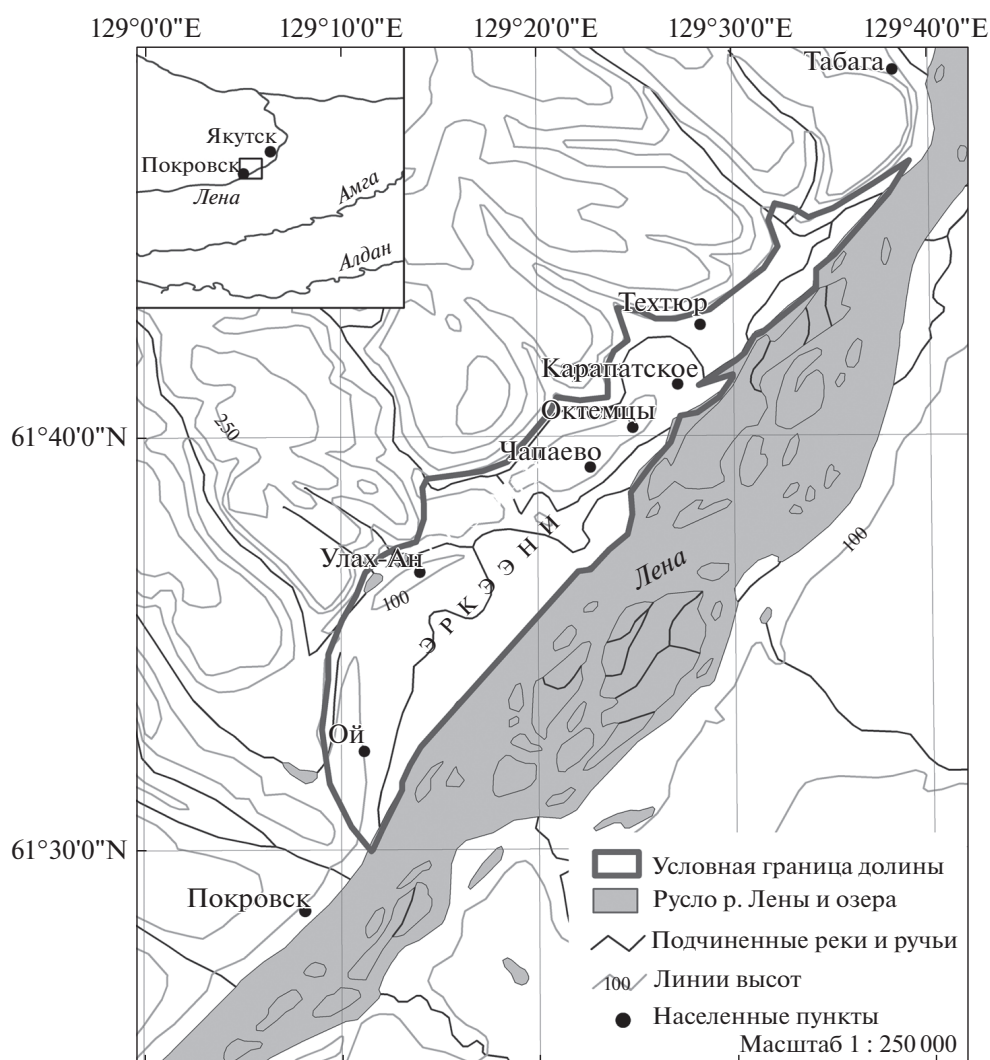
Несмотря на суровые условия засушливого резко континентального климата, в этих долинах сконцентрирована значительная часть коренного населения Республики Саха (Якутия), которая исторически занималась традиционными способами сельского хозяйства: животноводством (в основном разведением крупного рогатого скота и табунным коневодством), собирательством растений, а позднее и растениеводством. В XX веке в этих долинах развивались крупные аграрные комплексы, сопровождавшиеся распашкой и сельскохозяйственным освоением земель. Увеличивалось и поголовье скота. В постсоветский период большая часть пахотных земель перешла в категорию залежей, поголовье животных снизилось, большое количество ценных сельхозугодий попало под жилищное строительство. Вследствие этого сильно возросла техногенная нагрузка на природные объекты. Тенденции освоения данной территории за последние два века не могли не отразиться на составе флоры и растительности, которые, как и во многих других местах, стали деградировать, появилось большое количество чужеродных, сорных, ядовитых, малопродуктивных и малопоедаемых домашними животными растений. Не вызывает сомнения, что процессы дигрессии растительного покрова этих долин необходимо остановить, стабилизировать, а эксплуатацию территории вывести на новый экологически оправданный, щадящий природу уровень. Одним из важнейших факторов такой стабилизации должно стать ограничение застройки долин, снижение антропогенного прессинга, глубоко продуманная аграрная практика, исключая дальнейшую экспансию распашки земель, ввод в эксплуатацию ранее выведенных из оборота пахотных участков (залежей), ограниче-

ние развития в долинных комплексах крупных промышленных предприятий.

Долина Эркээни расположена южнее двух других долин, находится в интервале координат $61^{\circ}31'00''$ с.ш., $129^{\circ}12'00''$ в.д. — на юге и $61^{\circ}46'30''$ с.ш., $129^{\circ}40'00''$ в.д. — на севере (рис. 1, 2). На юге она ограничена примыкающим к реке мысом, на котором расположен г. Покровск, а на севере — Табагинским мысом (севернее к Табагинскому мысу примыкает долина Туймаада). Протяженность долины в меридиональном направлении 38 км, в широтном — 6–8 км. Со стороны левого коренного берега надпойменную террасу и долину Эркээни пересекают небольшие речки и ручьи — Суон-Юрях, Сытыган, Улах, Бьянгый, Кулланы. В долине расположены небольшие озера, которые в высокой пойме сильно минерализованы. Вдоль русла р. Лены вытянуты старичные озера и узкие, местами пересыхающие, протоки, такие как Беденкей, Каландаришвили. Ниже с. Чапаево главное русло Лены делает изгиб к востоку, и несколько второстепенных протоков слабо обособляются от долины Эркээни сеть островов: Ынах-Ар, Намтагар, Мастыр, Ынах-Ары, Табысханнах, Саты-Таллах, Большой Эселях. По административному делению преобладающая часть долины Эркээни входит в Хангаласский улус Республики Саха (Якутия), но склоны надпойменной террасы Табагинского мыса относятся уже к ГО г. Якутск. Население в долине сконцентрировано в нескольких селах, относящихся к Немюгинскому (с. Ой), Жерскому (с. Улах-Ан), Октемскому (с. Октемцы, с. Чапаево) и Техтюрскому (с. Техтюр, с. Карапатское) наслегам. Общая численность населения этих поселков по данным Комплексного атласа (Respublika ..., 2009) на 01.01.2008 г. составляла 6.71 тыс. чел.

В долине Эркээни расположен крупный зоопарк “Орто-Дойду” и сеть культурно-развлекательных центров. Посещение этих объектов жителями городов Якутск, Покровск и гостями республики увеличивает рекреационную нагрузку на территорию. Этому же способствует и автомобильная дорога “Покровский тракт”, по которой перемещается транспорт не только жителей ближайших населенных пунктов, но и смежных регионов РФ, расположенных южнее. Значительную долю в транспортном движении занимает и перевозка строительных материалов, щебня, горных пород от Мохсоголлохского цементного завода (АО ПО “Якутцемент”) и др. объектов горнодобывающей промышленности.

В силу близкого расположения долины Эркээни от научных учреждений Республики Саха (Якутия), локализованных в г. Якутске, флора и растительный покров этой территории изучены довольно тщательно, хотя полная флористическая сводка долины до настоящего времени от-



©Е.И. Троева, 2022

Рис. 1. Схема локализации долины Эркээни.

Fig. 1. Scheme of Erkeeni Valley locality.

Условная граница долины – conventional boundary of the valley, русло р. Лены и озера – bed of the Lena River and lakes, подчиненные реки и ручьи – subordinate rivers and streams, линии высот – contour lines, населенные пункты – human settlements. Масштаб – scale.

существовала. Гербарии SASY и СВФУ им М.К. Аммосова содержат многочисленные образцы, собранные разными специалистами в долине. Нет сомнений, что большое количество сборов хранится и во многих других гербарных коллекциях РФ и за рубежом. Практически все участники великих экспедиций XVIII–XIX и начала XX вв. – Р.И. Аболин, М.Ф. Адамс, И.Г. Гмелин, В.П. Дробов, С.П. Крашенинников, А.К. Каяндер, Г.И. Лангсдорф, Р.К. Маак, Г.К. Майдель, А.Ф. Миддендорф, Э.Р.Г. Регель, Ю.И. Штубендорф и многие др. имели возможность делать сборы гербария и вести наблюдения в этой местности, что в данное время трудно достоверно подтвердить или опровергнуть.

История ранних ботанических исследований хорошо описана в обзорной работе В.Л. Комарова (Комаров, 1926). После публикации этой сводки в разные годы XX в. в долине Эркээни работали В.Н. Андреев, А.М. Бойченко, Т.Ф. Галактионова, Л.А. Добрецова, В.И. Душечкин, А.П. Ефимова, В.И. Захарова, В.П. Иванова, М.Н. Караваев, К.Е. Кононов, В.Б. Куваев, Л.В. Кузнецова, А.Н. Лукичева, А.А. Макаров, В.М. Михалева, С.Ф. Нахабцева, А.А. Пермякова, В.И. Перфильева, Т.А. Работнов, Ю.В. Рыкова, З.П. Савкина, С.З. Скрябин, А.Я. Тарабукин, П.А. Тимофеев, Е.Р. Труфанова, Л.Н. Тюлина, Г.С. Угаров, Р.В. Чугунова, В.А. Шелудякова, И.Ф. Шурдук, И.П. Щербаков и многие др. ботаники, в т.ч. и ав-



Рис. 2. Участок высокой поймы и надпойменной террасы долины Эркээни близ с. Ой. Фото Н.Н. Егоровой.

Fig. 2. Part of Erkeeni Valley (high floodplain and terrace above floodplain) in the vicinities of Oй settlement. Photo by N.N. Egorova.

торы данной статьи. Материалы этих работ дополнили гербарные коллекции, легли в основу многочисленных статей, тезисов и таких обобщающих трудов, как Полевые травы Якутии... (Tagabukin, 1932), Конспект флоры Якутии (Karavaev, 1958; Konspekt..., 2012), Растительный мир Якутии (Karavaev, Skryabin, 1971), Определитель высших растений Якутии (Opredelitel'..., 1974, 2020), Луга Якутии (Luga..., 1975), Леса Якутии (Timofeev, 1980), Луга поймы реки Лены... (Kononov, 1982), Основные особенности растительного покрова Якутской АССР (Osnoynuue..., 1987), Синантропная растительность Якутии (Cherosov, 2005), Синтаксономия синантропной растительности Якутии (Cherosov et al., 2005), Экологическая оценка растительности сенокосов и пастбищ Центральной Якутии (Troeva, 2005), The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia (Troeva et al., 2010), Степные сообщества коренных берегов в долине Эркээни (Sosina, Zakharova, 2009), Леса долины Средней Лены... (Efimova, 2011), Разнообразии сосудистых растений Центральной Якутии (Zakharova, 2014), Красные книги Якутии (Krasnaya..., 1987, 2000, 2017), учебные пособия В.П. Ивановой (Ivanova, 1986; 1990) и П.А. Гоголевой (Gogoleva, 2003) и многие другие значительные публикации.

В соответствии с геоботаническим районированием Якутии, долина Эркээни лежит в подзоне среднетаежных лесов и входит в Центральную якутскую подпровинцию, охватывая пограничную часть Вилюйского и Алдано-Ленского округов (Osnoynuue..., 1987). Растительность

надпойменной террасы представлена чередованием лиственных и сосновых лесов, в которые вкрапливаются березняки, осинники, ерниковые сообщества, фрагменты болот. Склоны надпойменной террасы покрыты травянистой растительностью, обычно относящейся к реликтовым проявлениям степных сообществ, исторически связанных с забайкальскими и монгольскими степями. Аналогичные сообщества широко распространены и в высокой пойме р. Лены, на речных гривах (кырдалах). По распадкам надпоймы, вдоль речек и ручьев тянутся лиственничники, березняки, заросли кустарников, суходольные луга. Собственно в долине небольшие площади занимают лиственных, сосновые и березовые леса. На их опушках узкой полосой располагаются кустарники. Вдоль водотоков распространены ивняки. Большие площади занимают мезофитные и гигрофитные травянистые сообщества – луга, болота, прибрежно-водная растительность озер и речных стариц. Небольшие озера, как правило, сильно засолены. Водная растительность в них представлена зарослями рдестов, ряски, урути, пузырчатки и др. Близ населенных пунктов травянистая растительность сильно выбита интенсивным выпасом крупного рогатого скота и лошадей. Выбитые участки занимает галофитная растительность из сведовых, солеросовых, маревых сообществ на солончаках; на приподнятых местах разрастаются полыни, льнянка, гетеропоппус, соссурия, пижма и др. непоедаемые или малопоедаемые растения. В населенных пунктах, на скотных дворах, пустырях,

залежах и др. развиваются бурьянные сообщества.

По флористическому районированию рассматриваемая территория относится к Центрально-Якутскому (Karavaev, 1958) или Вилюйско-Верхнеленскому (Flora..., 1987) флористическому району Тунгусско-Ленской бореальной провинции (Malyshev et al., 2000).

Материалы и методы. Нами исследован левобережный участок поймы р. Лены, расположенный между г. Покровском на юге и Табагинским мысом на севере, который включает примыкающие острова до главных судоходных проток Лены, а также надпойменную террасу и долины впадающих в Лену речек и ручьев на удалении до 5 км от основания склонов левого коренного берега Лены. Площадь изученного участка ок. 200 км².

Состав флоры представлен по итогам исследований, проведенных в долине Эркээни в течение длительного периода времени, как обобщенные сведения соавторов данной работы и ранее опубликованных ботанических источников, упомянутых выше. Часто списки растений базируются на геоботанических описаниях, составленных авторами. Сомнительные случаи выверялись по материалам гербария SASU.

Номенклатура растений принята в соответствии со 2-м изданием Определителя высших растений Якутии (Opredelitel'..., 2020). Хозяйственная оценка видов приведена с учетом наших наблюдений и литературных данных (Kormovye..., 1951, 1956; Kormova..., 1964; Trufanova, 1967; Minaeva, 1970; Telyat'ev, 1971; Brezhnev, Kovovina, 1980; Nikitin, 1983; Rastitel'nye..., 1984–1994, 1994–1996; Dikorastushchie..., 2001; Dikie..., 2005, 2014; Yadovitye..., 2009; Chernaya..., 2016; Cherepnin, 2016; Nikolin, 2016; Vinogradova et al., 2021).

Результаты и обсуждение. Во флоре долины Эркээни выявлено 566 видов из 297 родов и 82 семейств. Семь видов представлены 2 подвидами, 1 вид – 2 разновидностями и 2 вида – 2 формами. Конспект флоры приводится в электронном приложении (доступно онлайн по адресу: <https://doi.org/10.31857/S0006813622120080>).

Ведущую роль в разнообразии флоры занимают семейства Poaceae – 65 видов, Asteraceae – 60, Cyperaceae – 44, Ranunculaceae и Rosaceae – по 29, Cruciferae – 24, Fabaceae – 22, Caryophyllaceae – 20, Chenopodiaceae – 19, Polygonaceae и Scrophulariaceae – по 17, Umbelliferae и Lamiaceae – по 15, Salicaceae – 12. Остальные 68 семейств состоят из 10 и менее видов. На первый десяток семейств приходится 329 видов (58.1% состава флоры). В целом спектр ведущих семейств данной долины почти такой же, как и во всей Центральной Якутии (Zakharova, 2014). Первая пятерка их отличается лишь несколько заниженным в долине

Эркээни разнообразием Fabaceae (4.0% против 5.4%). Обращает внимание более высокая роль здесь Chenopodiaceae (3.4% против 2.7%), что является следствием высокого антропогенного прессинга на аборигенную растительность.

В спектре родов ведущее положение занимают: *Carex* – 36 видов, *Potentilla* и *Artemisia* – по 13, *Salix* – 11, *Ranunculus* – 8, *Astragalus* – 7, *Equisetum*, *Elymus*, *Poa*, *Allium*, *Pedicularis*, *Galium* и *Taraxacum* – по 6. Остальные роды состоят из 5 и менее видов. Ведущие 10 родов объединяют 112 видов (19.8%). Первая пятерка ведущих родов отличается от таковой в спектре родов Центральной Якутии (Zakharova, 2014) заниженной ролью *Salix* (четвертое ранговое место (2.0%) против второго (2.3%)) и *Potamogeton* (вне ранга (4 вида – 0.7%) против пятого места (1.5%)).

Аборигенная фракция флоры составляет ее преобладающую часть – 553 вида (97.7%). Чужеродные элементы представлены 8 видами дикой флоры (*Elodea canadensis*, *Eriochloa villosa*, *Amaranthus retroflexus*, *Cerastium holosteoides*, *Oberna behen*, *Stellaria media*, *Leptopyrum fumarioides*, *Chelidonium majus*) и 5 видами культурных растений, которые иногда проявляются как сорные малолетники (*Avena sativa*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale*, *Triticum aestivum*, *Brassica campestris*) – всего 13 видов (2.3%).

Обращает внимание высокая доля в составе флоры сорных растений – 132 вида (23.3%). К наиболее опасным и агрессивным сорным компонентам флоры на территории Якутии относятся 154 вида сосудистых растений, обладающих повышенной активностью в данных природных условиях, занимающих участки выбитой растительности, подворья, сады, огороды, техногенно-нарушенные и др. подобные места (Nikolin, 2016). Из этой категории сорных растений, обладающих высокой активностью, в долине Эркээни выявлено 62 вида, таких как *Elytrigia repens*, *Phragmites australis*, *Cannabis sativa*, *Geum aleppicum*, *Potentilla anserina*, *Trifolium repens*, *Asperugo procumbens*, *Lappula consanguinea*, *L. squarrosa*, *Plantago depressa*, *Artemisia jacutica*, *A. mongolica*, *A. vulgaris*, *Bidens radiata*, *Carduus crispus*, *C. nutans*, *Mulgedium sibiricum*, *Saussurea amara*, *Tanacetum vulgare* и др.

На рассматриваемой территории отмечено 9 видов, внесенных в Черную книгу Сибири (Chernaya..., 2016), и 26 видов – в Черную книгу Дальневосточного федерального округа (Vinogradova et al., 2021). Необходимо отметить, что природные условия Сибири и Дальнего Востока достаточно разнообразны и многие нежелательные и чужеродные для флоры некоторых субъектов Российской Федерации растения не являются инвазионными во флоре Якутии. Поэтому количество их в Черных книгах Сибири и ДФО

несколько превышает таковое собственно инвазионных растений, отмеченных в долине Эркээни. Среди растений, внесенных в упомянутые Черные книги, можно назвать *Hordeum jubatum*, *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Lepidium densiflorum*, *Thlaspi arvense*, *Potentilla multifida*, *P. norvegica*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Carum carvi*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Cuscuta europaea*, *Linaria vulgaris*, *Odontites vulgaris*, *Cirsium setosum*, *Crepis tectorum*, *Sonchus arvensis*, *S. oleraceus*, *Taraxacum officinale* и др. Часть из них входит в ту или иную территориальную Черную книгу, а часть включена в обе монографии.

Во флоре выявлено 56 видов ядовитых и подозреваемых на ядовитость (*Calla palustris*, *Veratrum lobelianum*, *Zigadenus sibiricus*, *Aconitum barbatum*, *A. kusnezoffii*, *Anemone sylvestris*, *Atragene sibirica*, *Delphinium elatum*, *D. grandiflorum*, *Pulsatilla angustifolia*, *Ranunculus propinquus*, *R. repens*, *R. sceleratus*, *Erysimum cheiranthoides*, *Linum komarovii*, *Euphorbia esula*, *Impatiens noli-tangere*, *Hypericum attenuatum*, *Ledum palustre*, *Hyoscyamus niger*, *Linaria vulgaris* и др.). Все эти показатели достаточно негативны и являются следствием повышенного антропогенного прессинга на аборигенную растительность.

Наряду с этим, потенциал полезных растений в долине Эркээни достаточно высок – 225 видов (40.1% флоры). К этой категории мы отнесли только особенно ценные пищевые, лекарственные, кормовые, технические растения, которые используются или могут использоваться населением в хозяйственных целях. Кроме того, в составе флоры есть еще значительное число видов, которые известны как декоративные, либо применяемые в народной, тибетской и др. медицине и т.п. Некоторые из этих растений, обладая полезными свойствами, могут входить в число сорных или ядовитых.

Большое значение в составе флоры имеют 22 вида, внесенные в региональную Красную книгу – *Ephedra monosperma*, *Sagittaria sagittifolia*, *Cleistogenes squarrosa*, *Elytrigia villosa*, *Helictotrichon krylovii*, *Gagea pauciflora*, *Lilium pensylvanicum*, *Allium ramosum*, *Iris laevigata*, *Cypripedium calceolus*, *C. guttatum*, *C. macranthon*, *Krascheninnikovia ceratoides* и др. (Krasnaya..., 2017). Эти виды нуждаются в особом внимании и охране.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые составлена флористическая сводка одной из важных в хозяйственном отношении и наиболее массово заселенных коренным населением Якутии долин среднего течения р. Лены – долины Эркээни. В составе флоры этой террито-

рии выявлено 566 видов, 7 подвидов, 1 разновидность и 2 формы, входящих в состав 297 родов и 82 семейств.

В этой работе приняло участие значительное число специалистов, хорошо осведомленных в разнообразии флоры Хангаласского улуса и долины Эркээни. Несмотря на это, мы не исключаем вероятность новых находок на этой территории. Известно, что ряд видов встречается на реке Лене выше и ниже по течению от долины Эркээни, возможно они будут найдены и в данной долине. В целях сохранения естественного разнообразия растений и возможностей их хозяйственного использования авторский коллектив рекомендует несколько снизить антропогенную нагрузку на природные ландшафты долины, ограничить экспансию строительства пределами уже застроенных и действующих населенных пунктов; ограничить пахотные угодья ранее отведенными на это землями, включая залежи; ограничить прирост населения за счет переселенцев из др. местностей; оптимизировать поголовье сельскохозяйственных животных с учетом емкости кормовых угодий. На отдельных участках, занятых солонцами, провести работы по их рекультивации, расселению или изменению направления их использования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБПК СО РАН “Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование” (регистрационный номер: АААА-А21-121012190038-0); ЦКП ФИЦ ЯНЦ СО РАН, грант № 13.ЦКП.21.0016; ИБВВ РАН “Разнообразие, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод” (регистрационный номер: 121051100099-5).

Выражаем глубокую признательность за организационно-техническое содействие координатору работ по экосистемным исследованиям реки Лены, члену корреспонденту РАН Н.Г. Соломонову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Brezhnev, Korovina] Брежнев Д.Д., Коровина О.Н. 1980. Дикие родичи культурных растений флоры СССР. Л. 376 с.
- [Cherepnin] Черепнин В.А. 2016. Пищевые растения Сибири. Новосибирск. 188 с.
- [Chernaya...] Черная книга флоры Сибири. 2016. Новосибирск. 440 с.

- [Cherosov et al.] Черосов М.М., Слепцова Н.П., Миронина С.И., Гоголева П.А., Пестряков Б.Н., Гаврильева Л.Д. 2005. Синтаксономия синантропной растительности Якутии. Якутск. 575 с.
- [Cherosov] Черосов М.М. 2005. Синантропная растительность Якутии. Якутск. 160 с.
- [Dikie...] Дикие родичи культурных растений России. 2005. — В кн.: Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 766. СПб. 54 с.
- [Dikie...] Дикие родичи культурных растений Якутии и их охрана. 2014. Новосибирск. 248 с.
- [Dikorastushchie...] Дикорастущие полезные растения России. 2001. СПб. 663 с.
- [Efimova] Ефимова А.П. 2011. Леса долины Средней Лены (Центральная Якутия): Синтаксономический и динамический анализ. Новосибирск. 160 с.
- [Flora...] Флора Сибири. 1987–2003. Новосибирск. Т. 1–14.
- [Gogoleva] Гоголева П.А. 2003. Конспект флоры высших сосудистых растений Центральной Якутии: Справочное пособие. Якутск. 64 с.
- [Ivanova] Иванова В.П. 1986. Высшие растения окрестностей г. Якутска (определитель). Учебное пособие. Якутск. 76 с.
- [Ivanova] Иванова В.П. 1990. Двудольные растения окрестностей г. Якутска (определитель). Учебное пособие. Якутск. 160 с.
- [Karavaev] Караваев М.Н. 1958. Конспект флоры Якутии. М.; Л. 192 с.
- [Karavaev, Skryabin] Караваев М.Н., Скрябин С.З. 1971. Растительный мир Якутии. Якутск. 125 с.
- [Komafov] Комаров В.Л. 1926. Введение в изучение растительности Якутии. — В кн.: Труды комиссии по изучению Якутской АССР. Т. 1. Л. 168 с.
- [Konofov] Кононов К.Е. 1982. Луга поймы реки Лены: (Эколого-фитоценологический анализ). Якутск. 216 с.
- [Konspekt...] Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения. 2012. Новосибирск. 272 с.
- [Kormovaya...] Кормовая характеристика растений Крайнего Севера. 1964. М.; Л. 483 с.
- [Kormovye...] Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2. Двудольные (Хлорантовые — Бобовые). 1951. М.; Л. 947 с.
- [Kormovye...] Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 3. Двудольные (Гераниевые — Сложноцветные). Общие выводы и заключения. 1956. М.; Л. 879 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2017. М. 412 с.
- [Luga...] Луга Якутии. 1975. М. 176 с.
- [Malyshev et al.] Малышев Л.И., Байков К.С., Доронкин В.М. 2000. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков. — *Krylovia*. 2(1): 3–16.
- [Minaeva] Минаева В.Г. 1970. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск. 272 с.
- [Nikitin] Никитин В.В. 1983. Сорные растения флоры СССР. Л. 454 с.
- [Nikolin] Николлин Е.Г. 2016. Сорные растения Якутии: Наиболее опасные и агрессивные элементы флоры. Новосибирск. 264 с.
- [Opredelitel'...] Определитель высших растений Якутии. 1974. Новосибирск. 544 с.
- [Opredelitel'...] Определитель высших растений Якутии. 2020. 2 изд. М., Новосибирск. 896 с.
- [Osnovnyue...] Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. 1987. Якутск. 156 с.
- [Rastitel'nye...] Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. 1994–1996. СПб.
- [Rastitel'nye...] Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. 1984–1994. Л.
- [Respublika...] Республика Саха (Якутия). Комплексный атлас. 2009. Якутск. 239 с.
- [Sosina, Zakharova] Сосина Н.К., Захарова В.И. 2009. Степные сообщества коренных берегов в долине Эркээни (Центральная Якутия). — *Вестник ЯГУ*. 6(4): 18–23.
- [Spravochnik...] Справочник по климату СССР. Вып. 24. Якутская АССР. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. 1966. Л. 397 с.
- [Spravochnik...] Справочник по климату СССР. Вып. 24. Якутская АССР. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. 1968. Л. 350 с.
- [Tarabukin] Тарабукин А.Я. 1932. Полевые травы Якутии. Определитель сорных трав. Якутск. 142 с.
- [Telyat'ev] Телятьев В.В. 1971. Полезные растения Восточной Сибири. Иркутск. 395 с.
- [Timofeev] Тимофеев П.А. 1980. Леса Якутии. Якутск. 152 с.
- [Troeva] Троева Е.И. 2005. Экологическая оценка растительности сенокосов и пастбищ Центральной Якутии. Дисс. канд. биол. наук. Якутск. 164 с.
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S. 2010. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. In: *Plant and vegetation*. Vol. 3. Dordrecht, Heidelberg, London, New York. 390 p.
- [Trufanova] Труфанова Е.Р. 1967. Цветковые растения водоемов Якутии и их хозяйственное использование. — В кн.: Любите и охраняйте природу Якутии. Якутск. С. 139–149.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Антонова Л.А., Дарман Г.Ф., Девятова Е.А., Котенко О.В., Кудрявцева Е.П., Лесик Е.В. (Аистова), Марчук Е.А., Николлин Е.Г., Прокопенко С.В., Рубцова Т.А., Хорева М.Г., Чернягина О.А., Чубарь Е.А., Шейко В.В., Крестов П.В. 2021. Черная книга флоры Дальнего Востока: инвазионные виды растений в экосистемах Дальневосточного федерального округа. М. 510 с.
- [Yadovitye...] Ядовитые и вредные растения Сибири. 2009. Новосибирск. 168 с.
- [Zakharova] Захарова В.И. 2014. Разнообразие сосудистых растений Центральной Якутии. Новосибирск. 180 с.

FLORA OF ERKEENI VALLEY (MIDDLE REACHES OF THE LENA RIVER, CENTRAL YAKUTIA)

E. G. Nikolin^{a, #}, P. A. Gogleva^{b, ##}, N. S. Danilova^a, A. P. Isaev^a,
S. Z. Borisova^b, A. A. Egorova^a, E. P. Postnikova^a, N. K. Sosina^a, E. I. Troeva^a,
A. A. Bobrov^{c, ###}, P. R. Nogovitsyn^{e, ####}, E. A. Afanasieva^a, A. Д. Gromova^e,
N. N. Egorova^{a, b}, V. E. Kardashevskaya^b, V. V. Semenova^a, A. P. Sleptsova^a,
M. P. Terentyeva^a, V. A. Filippova^a, E. V. Chemeris^c, M. M. Cherosov^a, and V. V. Yakubov^{d, #####}

^a Institute for Biological Problems of Cryolithozone of Siberian Branch of RAS
Lenin Ave., 41, Yakutsk, 677891, Russia

^b M.K. Ammosov North-Eastern Federal University
Belinsky Str., 58, Yakutsk, 677000, Russia

^c I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Nekouz Distr., Yaroslavl Region, 152742, Russia

^d Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS
Stoletiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

^e A.V. Dmitriev Oyskaya school
Gorky Str., 56, Oy settlement, Khangalassky Ulus, Republic of Sakha (Yakutia), 678012, Russia

[#]e-mail: enikolin@yandex.ru

^{##}e-mail: sedum@mail.ru

^{###}e-mail: bobrov@ibiw.ru, leczem@ibiw.ru

^{####}e-mail: oyskaya-school@yandex.ru

^{#####}e-mail: yakubov@biosoil.ru

Erkeeni, the left-bank valley of the middle reaches of the Lena River, is located between the city of Pokrovsk (Khangalassky ulus of the Republic of Sakha (Yakutia)) and Tabaginsky Cape (urban area of Yakutsk). Together with adjacent islands, it covers an area of about 200 km². This is one of the most densely populated territories of Yakutia, with the total population about 7 thousand people. The most of the land is agricultural. The area has been extensively studied by botanists for a long time, but a cumulative list of its plants was not available to date and is given for the first time. The territory under study belongs to the Central Yakut floristic district of the Tunguska–Lena boreal province. The flora of the Erkeeni Valley comprises 566 species, 7 subspecies, 1 variety and 2 forms, united into 297 genera and 82 families. 13 species are alien. As a result of an increased anthropogenic impact on natural sites, a significant share of weeds was revealed in the flora (132 species – 23%). This includes 62 species (11%) of aggressive weed elements of the Yakutian flora, with 9 species being listed in the Black Data Book of Siberia, and 26 species in the Black Data Book of the Far Eastern Federal District. The potential of useful plants in Erkeeni Valley is quite high (225 species – 40% of the flora), which can contribute to maintaining the economy of the rural population. The distribution of 22 species listed in the regional Red Data Book of Yakutia has been revealed. In order to preserve natural diversity of the plants and the possibilities of their economic use, it is recommended to optimize an anthropogenic load on natural landscapes of the territory.

Keywords: Yakutia, the Lena River, Erkeeni Valley, biodiversity, vascular plants, useful, weedy, invasive, poisonous plants, Red Data Book, Black Book

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was conducted within the framework of the research project of the Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS “Vegetation cover of the cryolithozone of taiga Yakutia: biodiversity, environmental functions, protection and rational use” (AAAA-A21-121012190038-0); Shared core facilities of the Federal Research Center “Yakutsk Science Center SB RAS”, grant no. 13.ЦКП.21.0016; Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS “Diversity, structure and functioning of communities of algae and plants in continental waters”.

We express our deep gratitude for the organizational and technical assistance to the coordinator of the Lena River

ecosystem research, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, N.G. Solomonov.

REFERENCES

- Brezhnev D.D., Korovina O.N. 1980. Dikie rodichi kul'turnykh rasteniy flory SSSR [Wild relatives of cultivated plants of the flora of the USSR]. Leningrad. 376 p. (In Russ.).
- Cherepnin V.A. 2016. Pishchevye rasteniya Sibiri [Food plants of Siberia]. Novosibirsk. 188 p. (In Russ.).
- Chernaya kniga flory Sibiri. 2016. [The Black Data Book of Siberian Flora]. Novosibirsk. 440 p. (In Russ.).

- Cherosov M.M., Sleptsova N.P., Mironova S.I., Gogoleva P.A., Pestryakov B.N., Gavril'yeva L.D. 2005. Sintaksonomiya sinantropnoy rastitel'nosti Yakutii [Syn-taxonomy of synanthropic vegetation of Yakutia]. Yakutsk. 575 p. (In Russ.).
- Timofeev P.A. 1980. Lesa Yakutii [Forests of Yakutia]. Yakutsk. 152 p. (In Russ.).
- Cherosov M.M. 2005. Sinantropnaya rastitel'nost' Yakutii [Synanthropic vegetation of Yakutia]. Yakutsk. 160 p. (In Russ.).
- Dikie rodichi kul'turnykh rasteniy Rossii. 2005. [Wild relatives of cultivated plants in Russia]. — In: Katalog mirovoy kollektzii VIR. Vyp. 766. St. Petersburg. 54 p. (In Russ.).
- Dikie rodichi kul'turnykh rasteniy Yakutii i ikh okhrana. 2014. [Wild relatives of cultivated plants of Yakutia and their protection]. Novosibirsk. 248 p. (In Russ.).
- Dikorastushchie poleznye rasteniya Rossii. 2001. [Wild useful plants of Russia]. St. Petersburg. 663 p. (In Russ.).
- Efimova A.P. 2011. Lesa doliny Sredney Leny (Tsentral'naya Yakutiya): Sintaksonomicheskii i dinamicheskii analiz [Forests of the Middle Lena Valley (Central Yakutia): Syntaxonomic and dynamic analysis]. Novosibirsk. 160 p. (In Russ.).
- Flora Sibiriae. 1987–2003. Novosibirsk. Vol. 1–14.
- Gogoleva P.A. 2003. Konspekt flory vysshikh sosudistykh rasteniy Central'noy Yakutii: Spravochnoe posobie [Synopsis of the flora of higher vascular plants of Central Yakutia: A reference guide]. Yakutsk. 64 p. (In Russ.).
- Ivanova V.P. 1986. Vysshie rasteniya okrestnostey g. Yakutsk (opredelitel'). Uchebnoe posobie [Vascular plants of the environs of the city of Yakutsk (manual for plant identification). Study guide]. Yakutsk. 76 p. (In Russ.).
- Ivanova V.P. 1990. Dvudol'nye rasteniya okrestnostey g. Yakutsk (opredelitel'). Uchebnoe posobie [The dicotyledons of the environs of the city of Yakutsk (manual for plant identification). Study guide]. Yakutsk. 160 p. (In Russ.).
- Karavaev M.N. 1958. Konspekt flory Yakutii [Synopsis of the flora of Yakutia]. Moscow. Leningrad. 192 p. (In Russ.).
- Karavaev M.N., Skryabin S.Z. 1971. Rastitel'nyy mir Yakutii [Vegetation of Yakutia]. Yakutsk. 125 p. (In Russ.).
- Komarov V.L. 1926. Vvedenie v izuchenie rastitel'nosti Yakutii [Introduction to the study of the vegetation of Yakutia]. — In: Trudy komissii po izucheniyu Yakutskoy ASSR. T. 1. Leningrad. 168 p. (In Russ.).
- Kononov K.E. 1982. Luga poymy reki Leny: (Ekologo-fitosenoticheskiy analiz) [Meadows of the floodplain of the Lena River: (Ecological and phytocenotic analysis)]. Yakutsk. 216 p.
- Konspekt flory Yakutii: Sosudistye rasteniya. 2012. [Summary of the flora of Yakutia: Vascular plants]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Kormovaya kharakteristika rasteniy Kraynego Severa. 1964. [Feed characteristics of plants of the Far North]. Moscow. Leningrad. 483 p. (In Russ.).
- Kormovye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR. T. 2. Dvudol'nye (Khlorantovye — Bobovye). 1951. [Forage plants of hayfields and pastures of the USSR. Vol. 2. Dicotyledonous (Chloranthaceae — Leguminosae)]. Moscow. Leningrad. 947 p. (In Russ.).
- Kormovye rasteniya senokosov i pastbishch SSSR. T. 3. Dvudol'nye (Geraniye — Slozhnotsvetnye). Obshchie vyvody i zaklyucheniya [Forage plants of hayfields and pastures of the USSR. Vol. 3. Dicotyledonous (Geraniaceae — Compositae). General findings and conclusions]. 1956. Moscow. Leningrad. 879 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Sakha (Yakutiya). T. 1: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. 2017. [The Red Data Book of the Republic of Sakha (Yakutia). Vol. 1: Rare and endangered species of plants and fungi]. Moscow. 412 p. (In Russ.).
- Luga Yakutii. 1975. [Meadows of Yakutia]. Moscow. 176 p. (In Russ.).
- Malyshev L.I., Baikov K.S., Doron'kin V.M. 2000. Floristic division of Asian Russia based on quantitative characteristics. — Krylovia. 2 (1): 3–16 (In Russ.).
- Minaeva V.G. 1970. Lekarstvennye rasteniya Sibiri [Medicinal plants of Siberia]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Nikitin V.V. 1983. Sornye rasteniya flory SSSR [Weeds of the flora of the USSR]. Leningrad. 454 p.
- Nikolin E.G. 2016. Weed plants of Yakutia. The most dangerous and aggressive elements of flora. Novosibirsk. 264 p. (In Russ.).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Yakutii. 1974. [Key to higher plants of Yakutia]. Novosibirsk. 544 p. (In Russ.).
- Opredelitel' vysshikh rasteniy Yakutii. 2020. [Key to higher plants of Yakutia]. 2nd edition. Moscow. Novosibirsk. 896 p. (In Russ.).
- Osnovnye osobennosti rastitel'nogo pokrova Yakutskoy ASSR. 1987. [The main features of the vegetation cover of the Yakut ASSR]. Yakutsk. 156 p. (In Russ.).
- Rastitel'nye resursy Rossii i soprodel'nykh gosudarstv: Tsetkovye rasteniya, ikh khimicheskii sostav, ispol'zovanie. 1994–1996 [Plant resources of Russia and neighboring countries: Flowering plants, their chemical composition, use]. St. Petersburg (In Russ.).
- Rastitel'nye resursy SSSR: Tsetkovye rasteniya, ikh khimicheskii sostav, ispol'zovanie. 1984–1994. [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use]. Leningrad (In Russ.).
- Respublika Sakha (Yakutiya). Kompleksnyy atlas. 2009. [The Republic of Sakha (Yakutia). Comprehensive atlas]. Yakutsk. 239 p. (In Russ.).
- Sosina N.K., Zakharova V.I. 2009. Stepnye soobshchestva korennykh beregov v doline Erkeeni (Central'naya Yakutiya) [Steppe communities of the Erkeeni valley slopes (Central Yakutia)]. — Vestnik YaGU. 6(4): 18–23 (In Russ.).
- Spravochnik po klimatu SSSR. Vyp. 24. Yakutskaya ASSR. Chast' 2. Temperatura vozdukh i pochvy. 1966. [Reference book on the climate of the USSR. Issue. 24. Yakut ASSR. Part 2. Air and soil temperature.]. Leningrad. 397 p. (In Russ.).
- Spravochnik po klimatu SSSR. Vyp. 24. Yakutskaya ASSR. Chast' 4. Vlazhnost' vozdukh, atmosferynye osadki, snezhnyy pokrov. 1986. [Reference book on the climate of the USSR. Issue. 24. Yakut ASSR. Part 4. Humidity, precipitation, snow cover]. Leningrad. 350 p. (In Russ.).

- Tarabukin A.Ya. 1932. Polevyye travy Yakutii. Opredelitel' sornykh trav. [Field herbs of Yakutia. Manual for weed identification]. Yakutsk. 142 p.
- Telyat'ev V.V. 1971. Poleznye rasteniya Vostochnoy Sibiri [Useful plants of Eastern Siberia]. Irkutsk. 395 p. (In Russ.).
- Timofeev P.A. 1980. Lesa Yakutii [Forests of Yakutia]. Yakutsk. 152 p. (In Russ.).
- Troeva E.I. 2005. Ekologicheskaya otsenka rastitel'nosti senokosov i pastbishch Tsentral'noy Yakutii [Ecological assessment of vegetation of hayfields and pastures of Central Yakutia]. Diss. kand. biol. nauk. Yakutsk. 164 p. (In Russ.).
- Troeva E.I., Isaev A.P., Cherosov M.M., Karpov N.S. 2010. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. — In: Plant and vegetation. Vol. 3. Dordrecht, Heidelberg, London, New York. 390 p.
- Trufanova E.P. 1967. Tsetkovye rasteniya vodoyemov Yakutii i ikh khozyaystvennoe ispol'zovanie [Flowering plants of water bodies of Yakutia and their economic use]. — In: Lyubite i okhranyayte prirodu Yakutii. Yakutsk. P. 139–149 (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Antonova L.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Kotenko O.V., Kudryavtseva E.P., Lesik E.V. (Aistova), Marchuk E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A., Khoreva M.G., Chernyagina O.A., Chubar' E.A., Sheyko V.V., Krestov P.V. 2021. Chernaya kniga flory Dal'nego Vostoka: invazionnye vidy rasteniy v ekosistemakh Dal'nevostochnogo Federal'nogo Okruga [The Black Data Book of the Flora of the Far East: Invasive Plant Species in the Ecosystems of the Far Eastern Federal District]. Moscow. 510 p. (In Russ.).
- Yadovitye i vrednye rasteniya Sibiri. 2009. [Poisonous and harmful plants of Siberia]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).
- Zakharova V.I. 2014. Raznoobrazie sosudistyykh rasteniy Central'noy Yakutii [Diversity of vascular plants in Central Yakutia]. Novosibirsk. 180 p. (In Russ.).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СЕМЯНОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕКЦИИ *NORVEGICAE* СЕКЦИИ *ABROTANUM* РОДА *ARTEMISIA* (ASTERACEAE)

© 2022 г. О. В. Яковлева^{1,*}, А. А. Коробков¹, А. Н. Иванова¹

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

*e-mail: yakovleva@binran.ru

Поступила в редакцию 12.09.2022 г.

После доработки 31.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Исследованы семянки 7 видов *Artemisia*, относящихся к подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*, включая 4 подвида *A. arctica*. Методы исследования: световая, сканирующая и просвечивающая электронная микроскопия. У семянков представителей подсекции *Norvegicae* отсутствует паппус, на площадке прикрепления венчика имеются устьица, вероятно, относящиеся к нектарникам, карпоподиум хорошо выражен. В центре карпоподиума часто обнаруживаются выступающие проводящие пучки. Ребра на поверхности перикарпия выражены слабо. Их количество колеблется от (4) 5 до 7 (8). По данному признаку виды и подвиды мало различаются между собой. Ребра состоят из крупных секреторных каналов, тонкостенных паренхимных клеток и проводящих пучков. В ребрах отсутствуют гидроциты. Механические клетки в небольшом количестве встречаются в проводящих пучках. В экзокарпии, наряду с основными клетками, находятся удлиненные сегментированные клетки, чаще называемые комплексами слизесодержащих клеток. Сегментированные клетки многочисленны, разной длины и бывают заполнены не только слизью, но и маслянистым секретом. Виды и подвиды различаются по наличию комплексов слизесодержащих клеток и способности их наружных стенок к “ослизнению”. В слизи клеток слизесодержащих комплексов имеются стопки фибрилл, но они не образуют подковообразные структуры, характерные для представителей из других секций рода *Artemisia*. Перикарпий в промежутках между ребрами двухслойный. Его клетки в разной степени облитерированы, чаще облитерируются клетки второго внутреннего слоя. Спермодерма экзотестальная, хорошо сохранена. Эндосперм двухслойный.

Ключевые слова: *Artemisia*, подсекция *Norvegicae*, семянки, морфология, анатомия, секреторные каналы перикарпия, комплексы слизесодержащих клеток, систематика

DOI: 10.31857/S0006813622120122

Род *Artemisia* является самым крупным и одним из трудных в систематическом отношении родов трибы Anthemideae. По мнению И.М. Крашенинникова (Krashennikov, 1946), “самой характерной чертой рода *Artemisia* является огромный внутривидовой полиморфизм, та неустойчивость, изменчивость морфологических признаков, которая и обуславливает разноречивость в понимании объема многих видов у различных авторов, занимающихся вопросами систематики рода. Вероятно, это же было одной из причин, почему за последнее столетие не появилось полной монографии рода в целом, подводящей итоги всего накопленного, очень обширного фактического материала” (Krashennikov, 1946: 87).

Морфологическое и анатомическое строение семянков изучалось лишь у немногих видов полыней (Korobkov, 1973, 1981; Ouyahya, Viano, 1990;

Ouyahya, 1995; Huang et al., 2000; Yakovleva et al., 2002; Amelchenko, 2006; Kreitschitz, 2012; Boyko, 2013). В большинстве работ рассматривается только поверхность перикарпия, и эти сведения распределяются по секциям рода. Одни авторы считают, что анатомическое строение плодовой и семенной оболочек могут использоваться в качестве таксономических отличий секций, подсекций и отдельных видов (Amelchenko, 2006), другие – что ни один из типов строения поверхности семянков не является характерным для какой-либо отдельной секции (Boyko, 2013). В настоящем исследовании используются представители более мелкой таксономической группировки: подсекции *Norvegicae* (Rydb.) Korobkov секции *Abrotanum* (Korobkov, 1981). До настоящего времени нет единого мнения об объеме подсекции в целом и о ранге и систематическом положении некоторых

таксонов в подсекции. И.М. Крашенинников (Krasheninnikov, 1946), рассматривал комплекс видов подсекции *Norvegicae* как отдельный цикл “*Polyanthae*”, состоящий из двух серий, а именно: серии “*Subarctica*”, в которую он включал *A. norvegica*, *A. subarctica*, *A. disjuncta* и *A. punctigera*, и серии “*Pacificae*”, состоящей из *A. arctica*. Э. Хультен (Hulten, 1954) считал, что комплекс *A. norvegica* Fries – *A. arctica* Less. очень слабо дифференцирован на виды и таксоны внутривидового ранга. Строение сложнорассеченных листьев, характерное для некоторых таксонов этого комплекса, варьирует в удивительно широких пределах и встречается в различных таксономических группах. Созревшие семена, которые могли бы обладать хорошими характеристиками, редко встречаются в материале. В связи с этим задача разделения комплекса на отдельные группы на основе доступного материала далеко не проста. Э. Хультен (Hulten, 1954) предложил для решения таксономических проблем в группе *A. norvegica* – *A. arctica* использовать морфологические особенности зрелых семян наибольшего числа видов, собранных в различных пунктах ареала.

В подсекции *Norvegicae* насчитывается около 15 таксонов видового и внутривидового рангов, которые представляют морфологически слабо дифференцированную группу травянистых многолетников с обширным раздробленным арктоальпийским ареалом (Hulten, 1954; Ling, 1992, 1995). В горах Центральной и Южной Норвегии, на севере Шотландии, а также на Полярном и Среднем Урале встречается *A. norvegica* Fries (Hulten, 1954). Наибольшее габитуальное сходство с *A. norvegica* имеет *A. subarctica* Krasch., которая распространена в арктических и горно-таежных районах Якутии (Korobkov, 1981). Специализированным скальным видом подсекции *Norvegicae* является *A. disjuncta* Krasch., встречающаяся в высокогорьях Восточного Тянь-Шаня Китая и в Монголии, на песчаных дюнах острова Сахалин произрастает *A. punctigera* Krasch. ex Poljak. (Krasheninnikov, 1946). В пределах обширного азиатско-американского ареала *A. arctica* Less. s.l. дифференцирована на географические расы и формы, различающиеся типом опушения или количеством железистых структур. И.М. Крашенинников (Krasheninnikov, 1946) в свое время отмечал, что *A. arctica* является сборным видом, разбивающимся на несколько мелких видов, каждый со своим обособленным ареалом. К подсекции *Norvegicae* (серия *Pacificae*) следует относить также два небольших горных вида, распространенных в Северной Америке в Скалистых горах, а именно: густо опушенную *A. saxicola* Rydb. и лишненную опушения *A. parryi* A. Gray. На Аляске на хребте Брукса растет *A. comata* Rydb. (Rydberg, 1916). В Японии на островах Хоккайдо и Хонсю произрастает в альпийских условиях *A. sinanensis*

Yabe, которая принадлежит также к группе родства *Pacificae* (Ehrendorfer, 1964). По основным морфологическим признакам все указанные выше таксоны включаются в подсекцию *Norvegicae*.

В задачи настоящего исследования входило выявление основных признаков строения перикарпия и спермодермы у видов подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia*, собранных в различных пунктах ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили семянки, выделенные А.А. Коробковым из образцов, хранящихся в Гербарии БИН РАН (LE). Всего изучены семянки 7 видов и 4 подвида *A. arctica* подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*. Для выявления изменчивости морфологических признаков у *A. norvegica* и *A. subarctica* и 3 подвидов *A. arctica* взяты семянки растений, произрастающих в разных точках ареала. Семянки нескольких редких таксонов подсекции *Norvegicae* локальных популяций из высокогорий Северной Америки и Японии не исследованы.

Artemisia arctica Less. ssp. *arctica* – 9358-457: Чукотский автономный округ, залив Лаврентия, о. Беннета (Россия), А.А. Коробков, 1969; на восточном побережье, разнотравная луговина на морской террасе.

A. arctica Less. ssp. *beringensis* (Hultén) Hultén – 9358-528: Берингово море: Накнек, Аляска (США), I.L. Norberg, 1946; на морской террасе.

– 9358-530: Остров Уналяшка (США), Г. Кастельский, 1826–1829; на морской террасе.

A. arctica Less. ssp. *ehrendorferi* Korobkov – 9358-333: Магаданская обл., Ольский р-н (Россия), В.Н. Васильев, 1938; разнотравный луг на морском берегу.

– П-549: Магаданская обл., окрестности г. Магадана, северный склон Марчечанской сопки (Россия), А.А. Коробков, В.В. Петровский, 1972; на северном склоне, каменистые россыпи на склоне сопки.

– П-546: Западное побережье Охотского моря, бухта Нагаева, окрестности г. Магадана (Россия), А.А. Коробков, В.В. Петровский, 1972; на западном побережье, луговина по берегу ручья.

– 9358-524: Хабаровский край, Верхне-Буринский р-н, истоки р. Правая Буря, хребет Дуссе-Алинь (Россия), А.А. Нечаев, 1978; на днище кара в осевой части хребта, 1750 м над ур. м., луговина.

A. arctica Less. ssp. *psilosantha* Hultén – П-334: Сахалинская обл., о. Парамушир (Россия), Е.С. Короткевич, 1954; на песчаной морской террасе.

– П-334а: Северо-западная оконечность о-ва Кунашир (Россия), В.В. Якубов, 2008; на каменистом склоне и скалах у вершины вулкана.

– 9358-335: Северный Сихотэ-Алинь, долина р. Ботчи, верховья р. Лево́й Ботчи (Россия), И.К. Шишкин, 1924; на поляне среди кустов кедрового стланика, голец, 1800 м над ур. м.

– 9358-525: Хабаровский край, бассейн р. Тумнин, хребет Большой Ян, гора Командная (Россия), И.Б. Вышин, 1983; на каменистых россыпях подгольцового пояса.

– 9358-531: о. Хоккайдо (Япония), К. Кондо, 1926; в альпийском поясе.

A. comata Rydb. – 9358-519: Plants of the vicinity of Point Lay, Alaska (USA), J.H. Thom, 1950; на краю песчаной речной террасы.

A. disjuncta Krasch. – 2016-03: Баян-Хонгорский аймак, Баян-Гоби сомон, северный макросклон хребта Их-Богдын-Нуру, средняя часть ущелья Их-Пишуг (Монголия), В.И. Дорофеев, А.А. Коробков, Э. Ганболд, Д. Энхтувшин, Б. Гантуяа, 2015; на северном макросклоне хребта в трещинах скал.

A. norvegica Fries. – 9358-523: Plantae Scandinaviae N. Dovre (Norvegieq), J.H. Hagelin, 1889; на скалах и каменистых россыпях.

– 9358-512: Архангельская обл., восточная часть Большеземельской тундры (Россия), А.М. Верличенко, 1938; в восточной части тундры, каменистый склон хребта.

– 9358-520: Северный Урал. Хребет Уральский. Восточный склон (Россия), Б.А. Тихомиров, 1940; на восточном склоне, сухая кустарничковая пятнистая тундра на склоне хребта.

– 9358-521: Южный Урал. Пермская губерния (Россия), П.Н. Крылов, 1846; в каменистой горной тундре, каменистый склон хребта.

A. punctigera Krasch. ex Poljak. – 9358-337: Сахалинская обл., о. Сахалин, селение Виахту (Россия), П.П. Глен, 1861; на песчаной морской террасе.

A. saxicola Rydb. – 9358-527: шт. Юта (США), E. Neese, 1983; на лугах субальпийской зоны.

A. subarctica Krasch. – 9358-522: Республика (Саха) Якутия, бассейн р. Индигирки, цепь гор Улахан-Эрги-Сис, гора Салыр-Тас (Россия), В.А. Шелудякова, 1936; в горной щебнистой тундре.

– 9358-526: Республика (Саха) Якутия, Томпонский р-н, Верхоянский хребет, западный склон на левом берегу р. Хунхады (Россия), В.П. Самарин, 1954; на западном склоне, листовничное горное редколесье, 1800 м над ур. м.

– ст-74-67: Якутская АССР, Кондаковские горы, хребет Улахан-Тас, верховья р. Тугучан (Рос-

сия), А.А. Коробков, 1974; в каменистой лишайниковой тундре на вершине хребта.

Для исследования с каждого образца брали по 5 семянков и более. Анатомия семянков изучена у всех видов и подвидов. Поверхность семянков изучали в тех случаях, когда позволяло количество материала.

Морфологию и ультраскульптуру поверхности семянков изучали при помощи стереомикроскопа Stemi 2000-C (Carl Zeiss, Germany) и сканирующей электронной микроскопов (СЭМ) JSM 6390 (Jeol, Япония) и MIRA3 (Tescan, Чехия), анатомию – с помощью светового микроскопа (СМ) Axio Lab.A1 (Zeiss, Германия), оснащенного цифровой видеокамерой AxioCam MRc5 с программным обеспечением Zen 2011 и просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ) Libra 120 (Zeiss, Германия).

Для исследования поверхности использовали сухие или размоченные в смеси равных частей воды, глицерина и этилового спирта в течение 5–7 дней семянки. Для СЭМ их фиксировали 2.5% раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2–7.4, постфиксировали 1% раствором осмиевой кислоты в течение двух часов при комнатной температуре, обезвоживали в серии спиртов, сушили при критической точке CO₂ (CPD300, Leica, Австрия) и напыляли золото (Leica EM SCD500, Leica, Австрия).

Для анатомических исследований семянки фиксировали по общепринятой методике: 3% глутаровым альдегидом и 2% параформальдегидом на 0.1 М фосфатном буфере pH 7.2–7.4 в течение нескольких дней и постфиксировали 2% раствором осмиевой кислоты в течение ночи при +4°C. Материал обезвоживали в серии ацетонов возрастающих концентраций (от 30% до 100%) и заключали в смесь эпона и аралдита.

Для изучения морфологии секрета в секреторных каналах семянки замачивали в спиртовом растворе глицерина на 5–7 дней и затем фиксировали раствором глутарового альдегида и раствором осмиевой кислоты, как указано выше, обезвоживали в серии спиртов и заключили в смолу Spurr.

Полутонкие (толщиной 1–2 мкм) и ультратонкие (толщиной 60 нм) срезы получали с помощью ультрамикротомы Ultracut E (Reichert-Jung, Австрия). Полутонкие срезы окрашивали 0.5% раствором толуидинового синего на 1% тетраборате натрия, ультратонкие срезы контрастировали цитратом свинца.

При действии на срезы семянков раствором толуидинового синего происходит окрашивание клеточных стенок в синий, кутикулы в голубой цвета, в результате метахромазии слизистое вещество окрашивается в розовый или фиолетовый цвета (O'Brien et al., 1964; Lillie, 1969). Содержи-

мое секреторных каналов и маслянистый секрет (масло, смола) в клеточных стенках и на поверхности семянков, как правило, не поддаются действию толуидинового синего и сохраняют свой исходный цвет (желтый или коричневый). Специальной окраски на смолы (масло) мы не проводили и определяли наличие секрета в клеточных стенках и полостях клеток экзокарпия, а также на поверхности перикарпия по их цвету.

По возможности в работе проводили совмещение данных, полученных с помощью СЭМ, СМ и ТЭМ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поверхность перикарпия. С поверхности перикарпий зрелых сухих семянков складчато-борозчатый (рис. 1А, С), у размоченных семянков поверхность более гладкая (рис. 1В, D). Клетки перикарпия в основном ориентированы вдоль длинной оси семянки (рис. 1Е, F). На поверхности отдельных клеток имеется слабо выраженная (рис. 1G) или более крупная ребристость (рис. 1H), ориентированная вдоль (рис. 1G, H) или поперек оси клеток (рис. 1F) (табл. 1). У представителей одного и того же таксона из разных мест произрастания отмечается разное расположение ребристости на поверхности клеток, у некоторых таксонов на разных клетках семянки встречаются одновременно оба варианта расположения ребристости. Например, семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* из Магаданской области (9358-333) и бухты Нагаева окрестности Магадана (П-546) имели только продольную морщинистость, а из Хабаровского края (9358-524) – и продольную и поперечную морщинистость. У *A. norvegica* продольная и поперечная морщинистость отмечена у экземпляров из Северного и Южного Урала, а у экземпляров из Норвегии и Архангельской области – только продольная (табл. 1).

В перикарпии сухих семянков некоторых видов отмечены “комплексы слизесодержащих клеток” (Yakovleva et al., 2002), представляющие собой удлиненные клетки, состоящие из множества мелких сегментов (рис. 1I) (табл. 1). Они находятся на одном уровне с основными более короткими клетками перикарпия.

Карпоподиум у большинства видов кольцеобразный, симметричный (рис. 1J, K) и немного более узкий, чем сама семянка. Карпоподиумы состоят из нескольких рядов выпуклых прямоугольных или слегка вытянутых в продольном или поперечном направлении клеток (табл. 1). Клетки последнего ряда карпоподиума часто удлинены в направлении длинной оси семянки. У одних видов карпоподиум четко выражен, как, например, у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 или *A. comata*, у других – он выражен не четко, например,

у *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 и П-334а. В центре площадки карпоподиума у некоторых таксонов (*A. subarctica* сг-74-67, 9358-526, 9358-522, *A. norvegica* 9358-520, 9358-521, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531, *A. arctica* ssp. *beringensis* 9358-530, *A. saxicola*) находится выступающий проводящий пучок (рис. 2А, В).

Апикальная часть семянки имеет неглубокое чашеобразное углубление с закругленными краями, в центре которого располагается диск – площадка прикрепления венчика (рис. 2С). У некоторых видов и географических рас *A. arctica* на площадке прикрепления венчика имеется кольцо с одним рядом устьиц (рис. 2D) (табл. 1). Паппус у всех изученных представителей подсекции *Norvegicae* отсутствует.

При размачивании семянков в водно-спиртовом растворе глицерина перикарпий расправляется, делается прозрачным, и становятся видны некоторые детали строения, неразличимые при изучении сухих семян. Так у *A. norvegica* 9358-523 и *A. subarctica* 9358-522 при рассматривании с помощью стереомикроскопа в прозрачном перикарпии видны реброподобные уплотнения, тянущиеся вдоль семянки (при сканировании поверхности уплотнения не наблюдаются). В апикальной части семянки уплотнения изгибаются, образуя краевой валик. При исследовании с помощью СЭМ становятся более заметными комплексы слизесодержащих клеток (рис. 2Е, F, I). Их содержимое набухает (рис. 2Е) и комплексы приподнимаются над поверхностью перикарпия. Содержимое комплексов, разрывает наружную клеточную стенку и становится четче видно сегментированность. Содержимое сегментов в одних случаях представляет собой сплошную массу (рис. 2G), в других – в разрывах клеточных стенок мы видим множество более мелких образований (рис. 2H). Эти комплексы у разных видов различаются по длине: у одних видов имеются только короткие (рис. 2F), у других – длинные и короткие, и только у одного вида (*A. comata*) они длинной во всю семянку (рис. 2I). Содержимое других клеток, сходных с комплексами слизипроизводящих клеток, т.е. также сегментированных, не набухает, и эти комплексы остаются плоскими и плохо видны (табл. 1). На поверхности семянков многих видов обнаруживаются пузыри разных размеров (рис. 2J, K). Клеточные стенки отдельных клеток образуют вздутия (рис. 2L) (табл. 2). У некоторых видов на поверхности семянков отмечаются небольшие площадки со сморщенной поверхностью (рис. 2А, O).

На поверхности семянков у ряда видов имеются железки, чаще двухрядные (рис. 2M). Железки, как правило, немногочисленные, распределены по всей поверхности семянки. Их много только у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549. У *A. arctica* ssp. *psi-*

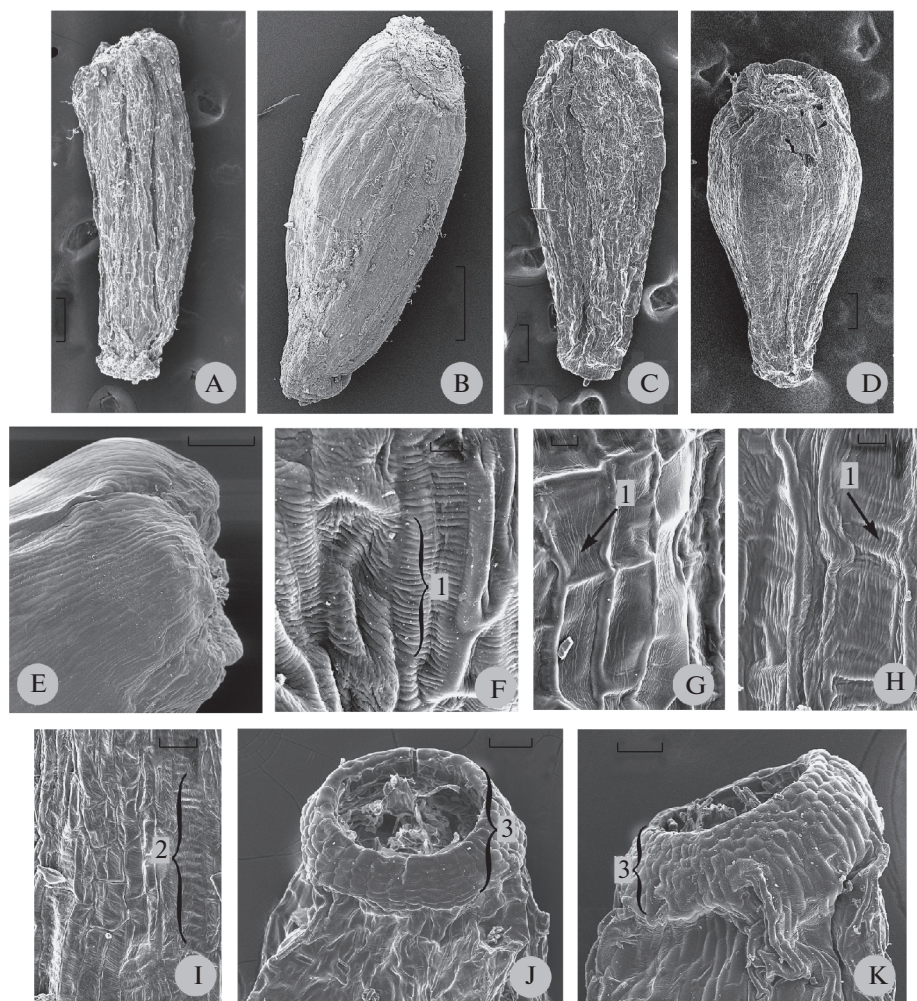


Рис. 1. Общий вид и фрагменты поверхности семянков представителей подсекции *Norvegicae*.

Общий вид сухих (А, С) и размоченных (В, D) семянков *A. norvegica* 9358-512 (А, В) и *A. subarctica* 9358-522 (С, D); фрагменты поверхности перикарпия: клетки ориентированы вдоль длинной оси семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (Е) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с ребристостью, ориентированной поперек оси клеток (F); слабо выраженная ребристость *A. subarctica* 9358-522 (G) и более крупная ребристость *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (H), ориентированные вдоль оси семянков; удлинённые слизесодержащие комплексы *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525, состоящие из мелких сегментов (I); общий вид карпоподиумов *A. subarctica* 9358-526 (J) и *A. arctica* ssp. *psilosantha*-9358-335 (K). 1 – ребристость, 2 – слизесодержащие комплексы, 3 – карпоподиум.

Масштабные линейки, мкм: В – 500; А, С-Е – 200; J, К – 50; I – 20; F–H – 10.

Fig. 1. Achenes and pericarp surface in the subsection *Norvegicae* members.

Dry (A, C) and soaked in water/alcohol solution (B, D) achenes of *A. norvegica* 9358-512 (A, B) and *A. subarctica* 9358-522 (C, D); pericarp surface: cells outstretched along achene axis, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (E), and cells having ribs perpendicular to cell axis, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F); flattened ribs, *A. subarctica* 9358-522 (G), and pronounced ribs, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (H), outstretched along achene axis; elongated mucilage-containing cell complexes composed of small modules, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (I); carpodium: *A. subarctica* 9358-526 (J) and *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K). 1 – ribbing, 2 – mucilage-containing cell complexes, 3 – carpodium.

Scale bars, μm : B – 500; A, C–E – 200; J, K – 50; I – 20; F–H – 10.

losantha 9358-531 железки сосредоточены в области прикрепления венчика, а у экземпляров *A. norvegica* из разных мест произрастания железки располагаются на верхушке семянки или на карпоподиуме (рис. 2N) (табл. 1). Волосков на перикарпии мы не встретили ни у одного таксона.

ПОПЕРЕЧНЫЕ И ПРОДОЛЬНЫЕ СРЕЗЫ

На поперечных срезах видно, что в экзокарпии представителей подсекции *Norvegicae* встречается как минимум 2 типа клеток: основные клетки эпидермы и клетки, производящие слизь, с разной структурой наружных клеточных стенок. Пе-

Таблица 1. Морфологические и анатомические признаки семян исследованных представителей подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia* (Asteraceae)

Table 1. Morphological and anatomical characters of achenes in studied members of the genus *Artemisia* section *Abrotanum* subsection *Norvegicae* (Asteraceae)

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Регристость поперечности/наличие Сг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Сх в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarpi/exotesta
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>arctica</i> — 9358-457	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Сх +, ск —, нар.кл.ст. утолщена, нар.ч. пектин SC +, mc —, outer cw thickened, outer part pectic	6/одиночные, голубовато-зеленоватый 6/solitary, bluish-green	—/—
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>beringensis</i> (Hultén) Hultén — 9358-528	н.и. n.s.	Поперечная/н.и. Transversal/n.s.	Сх недоразвиты, ск —, нар.кл.ст.тонкие SC obsolete, mc —, outer cw thin	5-6/1-2,	полости клеток/полости клеток cell insides/cell insides
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>beringensis</i> (Hultén) Hultén — 9358-530	5-7/+	Поперечная/н.и. Transversal/n.s.	Сх недоразвиты, ск —, нар.кл.ст. немного утолщена SC obsolete, mc —, outer cw slightly thickened	5/одиночные, желтоватый и зеленоватый 5/solitary, yellowish and greenish	—/клеточные стенки, полости клеток —/cell walls, cell insides
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov — П-549	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Сх —, железки +, ск — слизь в полости клетки, нар.кл.ст. ослизняются SC —, glands +, mc contain mucilage inside, outer cw sliming	4/—, пучки мелкие ассоциированы с железками 4/—, bundles small, beneath the glands	—/клеточные стенки или полости клеток —/cell walls or cell insides
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov — 9358-333	4-5/+	Продольная/Сг, короткие, разной длины Longitudinal/Sg, short, of various length	Сх +, железки +, ск + SC +, glands +, mc +	5/одиночные, коричневатато-зеленоватый 5/solitary, brownish light green	клеточные стенки, полости клеток/клеточные стенки cell walls, cell insides/cell walls
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov — П-546	6-8/н.и. 6-8/n.s.	Продольная/редкие Сг Longitudinal/few Sg	Сх +, у клеток экзокарпия над Сх масло в кл. ст. и полостях, ск —, нар.кл.ст. ослизняются SC +, exocarpi cells next to SC contain oil in cell walls and inside, mc —, outer cw sliming	5/одиночные, коричневатато-зеленоватый 5/solitary, brownish light green	клеточные стенки, полости клеток/клеточные стенки, полости клеток cell walls, cell insides/cell walls, cell insides

Таблица 1. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Регристовость поперечности/наличие Сг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Сх в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarpi/exotesta
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov – 9358-524	6–8/н.и. 6–8/п.с.	Продольная, поперечная/Сг, короткие и длинные Longitudinal, transversal/Sg, short and long	Сх +, масло в полостях экзокарпия, железки, ск –, нар.кл.ст. немного утолщена SC +, exocarpi cells next to SC contain oil inside, mc –, outer cw slightly thickened	5/1–2, голубоватозеленоватый 5/1–2, bluish light green	полости клеток/клеточные стенки, полостные клетки cell insides/cell walls, cell insides
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén – П-334	5–6/–	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg	Сх +, масло в кл. ст. неравномерно и полостях экзокарпия, ск –, нар.кл.ст. немного утолщена SC +, exocarpi cells next to SC contain oil inside and irregularly in cell walls, mc –, outer cw slightly thickened	7/1–2, сероватый 7/1–2, greyish	клеточные стенки/клеточные стенки, полости клеток cell walls/cell walls, call cavities
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén – П-334а	3–5/+	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg	Сх +, железки, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc + (few), glands +, outer cw sliming	6/одионочные, голубовато-зеленоватый 6/solitary, bluish light green	клеточные стенки/клеточные стенки cell walls/cell walls
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén – 9358-335	3–4/+	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg, long and short	Сх +, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc + (few), outer cw sliming	6/1–2, желтый и голубой 6/1–2, yellow and blue	–/клеточные стенки –/cell walls
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén – 9358-525	5–7/–	Продольная, поперечная/Сг, длинные и короткие, со смолой и слизью Longitudinal, transversal/Sg, long and short, contain resin and mucilage	Сх +, ск – слизь в полости клетки, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc – contain mucilage inside, outer cw sliming	6/1–2, голубой 6/1–2, blue	–/клеточные стенки –/cell walls

Таблица 1. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карпоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Рребристость поперечности/наличие Сг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Сх в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarpi/exotesta
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén – 9358–531	4–5 (8)/н.и. 4–5 (8)/n.s.	Продольная, поперечная/Сг Longitudinal, transversal/Sg	Сх +, железки, ск + (редкие), нар.кл.ст. ослизняются SC +, glands +, mc + (few), outer cw sliming	5/1–2, голубоватого-желтоватый 5/1–2, bluish yellow	–/клеточные стенки –/cell walls
<i>A. comata</i> Rydb. – 9358–519	3–4–5/–	Продольная/Сг, длинной во всю семянку Longitudinal/Sg, as long as achene	Сх +, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	8/одиночные, желтоватый 8/solitary, yellowish	–/клеточные стенки, полости клеток –/cell walls, cell insides
<i>A. disjuncta</i> Krasch. – 2016–03	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Сх +, масло в полости клеток, ск – SC +, oil inside cells, mc –	6/одиночные, коричневатый 6/solitary, brownish	–/клеточные стенки, полости клеток –/cell walls, cell insides
<i>A. norvegica</i> Fries – 9358–523	6–8/н.и. 6–8/n.s.	Продольная/Сг, длинные и короткие Longitudinal/Sg, long and short	Сх +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC +, glands +, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6/1–2, голубоватого-коричневатый 6/1–2, bluish light brown	–/–
<i>A. norvegica</i> Fries – 9358–512	4–7/+	Продольная, поперечная/Сг, средней длины, заходят на карпоподиум Longitudinal/Sg, short, entering carpopodium	Сх +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	7–10/1–2, коричневатый 7–10/1–2, brownish	–/–
<i>A. norvegica</i> Fries – 9358–520	3–7/н.и. 3–7/n.s.	Продольная, поперечная/Сг, разной длины, заходят на карпоподиум Longitudinal, transversal/Sg, of different lengths, entering carpopodium	Сх +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	7/1–2, коричневатого-голубоватый 7/1–2, brownish light blue	–/клеточные стенки –/cell walls
<i>A. norvegica</i> Fries – 9358–521	7–11 / н.и. 7–11 / n.s.	Продольная, поперечная/Сг, разной длины, заходят на карпоподиум Longitudinal, transversal/Sg, of different length, entering carpopodium	Сх +, железки, ск +, с фибриллами SC +, mc +, contain fibrils	8/1–2, коричневатый и голубоватый 8/1–2, brownish and bluish	–/клеточные стенки –/cell walls

Таблица 1. Окончание

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon and its number in LE collection	Количество рядов клеток карлоподиума/наличие устьиц на площадке прикрепления венчика Number of cell rows in carpopodium/stomata on corolla attachment site	Рёбристость поперечности/наличие Сг Ribbing of surface/Sg	Секреторные структуры Secretory structures	Количество ребер/Сх в ребре, цвет секрета Number of ribs/SC per ribs, colour of secret	Наличие и локализация секрета в основных клетках экзокарпия/экзотесты Secretion localization in the main cells of exocarpi/exotesta
<i>A. punicigera</i> Krasch. ex Poljak. — 9358-337	н.и. n.s.	н.и. n.s.	Сх +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC+, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6-7/1-3, желтоватый 6-7/1-3, yellowish	клеточные стенки/ клеточные стенки, полости клеток cell walls/cell walls, cell insides
<i>A. saxicola</i> Rydb. — 9358-527	5-7/н.и. 5-7/n.s.	продольная / Сг Longitudinal / Sg	Сх +, железки, ск +, с фибриллами, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc +, contain fibrils, outer cw are sliming	6/1-2, зеленоватого-желтоватый, слизью-розоватый 6/1-2, greenish light yellow, mucilage pinkish	-/-
<i>A. subarctica</i> Krasch. — 9358-522	8-10/+	Продольная, поперечная/- Longitudinal, transversal/-	Сх +, ск -, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc -, outer cw are sliming	7/1-4, голубоватого-желтоватый 7/1-4, bluish light yellow	-/ клеточные стенки -/cell walls
<i>A. subarctica</i> Krasch. — 9358-526	4-5/н.и. 4-5/n.s.	Продольная, поперечная/Сг, длинные и короткие, со смолой Longitudinal, transversal/ Sg, long and short, contain resin	Сх +, ск -, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc -, outer cw are sliming	6/1-2, голубоватого-коричневатый 6/1-2, bluish light brown	-/ клеточные стенки -/cell walls
<i>A. subarctica</i> Krasch. — ст-74-67	6-7-9/н.и. 6-7-9/n.s.	Продольная, поперечная/Сг? Longitudinal, transversal/ Sg?	Сх +, ск -, нар.кл.ст. ослизняются SC +, mc -, outer cw are sliming	6/1-2, желтоватого-голубоватый, слизью-розоватый 6/1-2, yellowish light blue, mucilage pinkish	полости клеток/клеточные стенки, полости клеток cell insides/cell walls, cell insides

Примечание. Сг — сегментированные клетки, нар.кл.ст. — наружная клеточная стенка перикарпия, нар.ч. — наружная часть клеточной стенки перикарпия, н.и. — не изучено; ск — слизепроизводящие клетки, Сх — секреторные клетки, +/- — наличие отсутствующие структуры, ? — возможно отсутствие структуры;
Note. Sg — segmented cells; mc — mucilage-producing cells, n.s. — not studied; outer cw — outer cell wall of pericarp cell; outer part — outer part of pericarp cell outer wall; SC — secretory canal, +/- — presence /absence of a structure; ? — probable presence of a structure.

рикарпий у изученных видов в основном состоит из двух слоев клеток (рис. 3А). У отдельных видов отмечаются участки с 3 слоями клеток (например, у *A. punctigera*). В области ребер перикарпий многослойный (рис. 3В, С) и, как правило, плотно прилегает к спермодерме. У нескольких представителей (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531, *A. disjuncta*) с боков ребер находятся крупные полости (рис. 3С). С помощью ТЭМ в этих местах обнаруживается тонкая клеточная стенка, тянущаяся от перикарпия к спермодерме, и простирающаяся вдоль наружных клеточных стенок экзотесты (рис. 3D, Е) (вероятно, это тонкостенные сильно вытянутые клетки, остатки молодого перикарпия). Клетки перикарпия разных видов бывают в разной степени облитерированы. В большей степени облитерируются клетки второго внутреннего слоя (рис. 3D, F, G, H).

Клеточные стенки перикарпия. Основные клетки экзокарпия слизи не содержат, а их наружная клеточная стенка в разной степени утолщена, плотная (рис. 3G, I), иногда состоит из нескольких слоев (рис. 3I, J). У ряда видов имеются клетки с сильно разбухающими наружными клеточными стенками. Эти клеточные стенки слабее окрашиваются толуидиновым синим по сравнению с клеточными стенками основных клеток эпидермы, а в ТЭМ они выглядят электронно-прозрачными (рис. 3K). Очевидно, стенки состоят практически только из углеводов и не содержат белков или фенольных соединений, которые становятся электронно-плотными при подготовке материала для ТЭМ. Разбухающие клеточные стенки отмечаются и у клеток слизеобразующих комплексов. У изученных представителей имеются клетки, у которых разбухает только наружная часть наружной клеточной стенки перикарпия (рис. 3L). В этом случае разбухающая масса окрашивается толуидиновым синим в фиолетовый цвет, что свидетельствует о наличии пектинов (O'Brien et al., 1964; Lillie, 1969). Такие клеточные стенки отмечаются у подавляющего числа видов (табл. 2). У ряда видов наружные клеточные стенки изнутри имеют дополнительный, более светлый, слой (вероятно, вторичное утолщение). Этот слой толуидиновым синим окрашивается в голубой цвет и бывает утолщенным или очень тонким. На радиальные и внутренние тангентальные клеточные стенки дополнительный слой практически не распространяется. Замечено, что у таксонов, произрастающих на лугу или морской террасе, дополнительный слой у клеточных стенок не образуется (табл. 2).

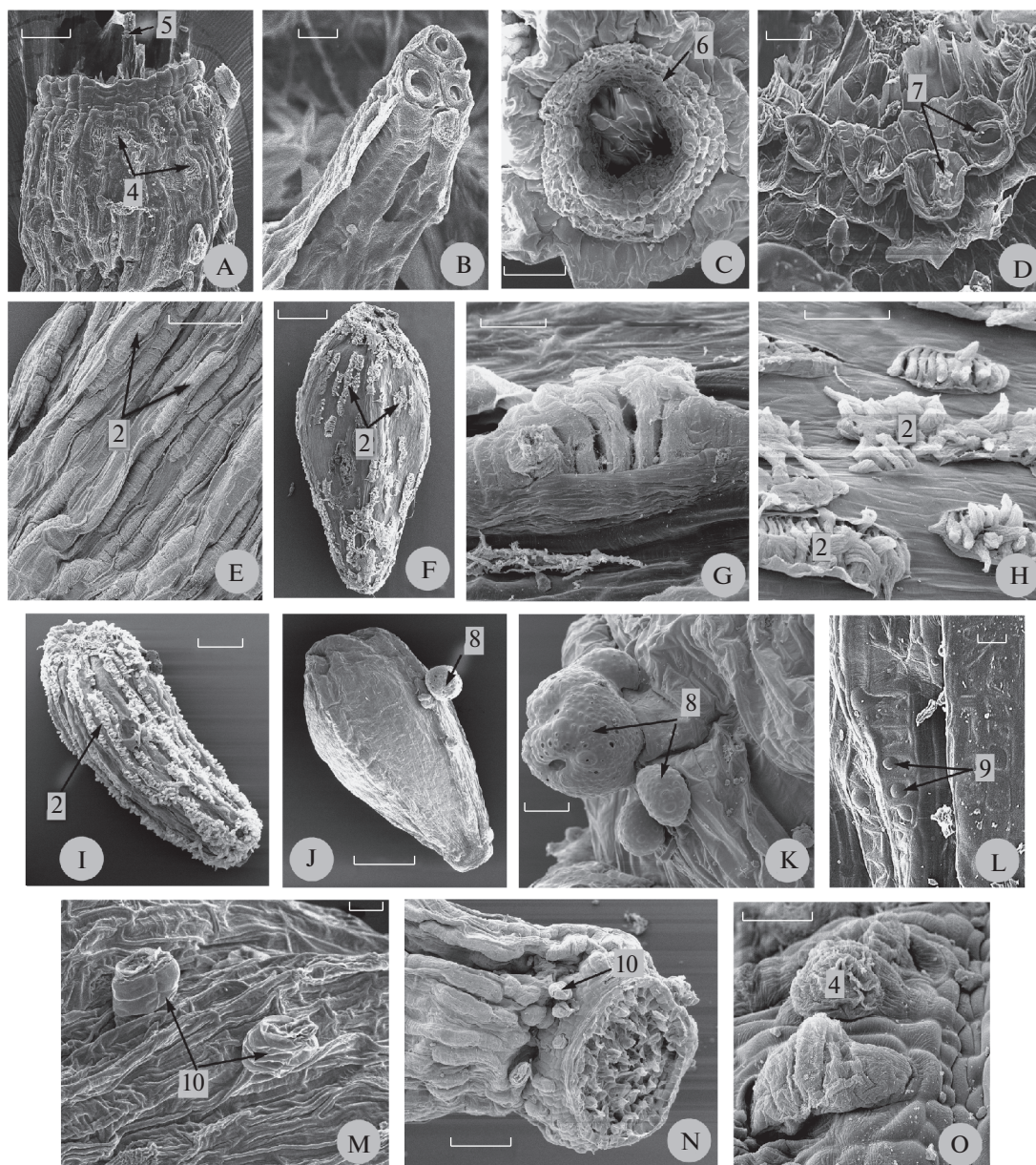
Слизесодержащие структуры. В перикарпии они, как правило, находятся в экзокарпии (рис. 4А–D) и имеются не у всех представителей подсекции *Norvegicae* (табл. 1). У ряда видов слизь, вероятно, имеется и во втором слое пери-

карпия, клетки которого большей частью облитерированы (*A. norvegica*, *A. saxicola*). Иногда внутренние стенки клеток второго слоя перикарпия разрываются, и слизь заполняет пространство между перикарпием и спермодермой. У *A. arctica* ssp. *arctica* слизесодержащих клеток в перикарпии не встречено, но слизистый слой отмечен в тесте (рис. 4Е). В тесте слизистый слой, вероятно, имеется и у *A. norvegica* 9358-520, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524, *A. subarctica* 9358-522.

На поперечных срезах слизесодержащие структуры в разной степени возвышаются над основными, не содержащими слизи, клетками и представляют собой слизеобразующие комплексы (рис. 2Е–I). Между собой сегменты, слагающие слизевой комплекс, разделены тонкими клеточными стенками (рис. 4F). У представителей подсекции *Norvegicae* встречаются слизеобразующие комплексы, сегменты которых содержат только слизь (рис. 4А, В) и сегменты с фибриллярным веществом, погруженным в слизь (рис. 4В–D, F). У изученных представителей подсекции *Norvegicae* на поперечных срезах видно, что в слизевых комплексах может образовываться несколько рядов слизи, разделенных тончайшими клеточными стенками. В одних случаях на поперечных срезах комплекс состоит из 3–5 узких сегментов (рис. 4В), т. е. можно сказать, что они многорядные. В этом случае они практически не отличаются от продольных срезов комплексов слизеобразующих клеток (рис. 4F), они различаются только количеством входящих в их состав сегментов. В других случаях ряды слизи с содержащимся в них фибриллярным веществом располагаются друг над другом (рис. 4С, D) и так же разделены клеточными стенками. Это уже не многорядные, а многоярусные слизеобразующие комплексы. Встречаются и комбинированные слизесодержащие комплексы: многорядно-многоярусные (рис. 4D). В то же время, у отдельных представителей подсекции отмечаются клетки, у которых слизь, вероятно, отложена не в периплазматическое пространство, а в вакуоль (рис. 4G) (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549). При намачивании эти клетки не разбухают и не увеличиваются в размерах.

Слизь также встречается в отдельных секреторных ходах у *A. saxicola* и *A. subarctica* сг-74-67. У *A. saxicola* в секреторном ходе находятся слизь и капли масла, а в экзокарпии этому ходу соответствует довольно крупная слизесодержащая клетка (рис. 4Н).

На продольных срезах *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 и *A. subarctica* 9358-526 встречаются комплексы клеток, объединенные единой клеточной стенкой, но заполненных не слизью, а маслянистым секретом.



Секреторные структуры перикарпия. Почти у всех изученных видов имеются секреторные каналы (табл. 1), только у одного образца *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 секреторные каналы отсутствовали, а на поверхности перикарпия имелись многочисленные железки (табл. 1).

Секреторные каналы у изученных образцов находятся в ребрах под клетками экзокарпия. Клетки экзокарпия, находящиеся над каналами, облитерированы (рис. 3В; рис. 4М) или не облитерированы (рис. 3С; рис. 4Н, L). У *A. norvegica* и *A. comata* над каналами имеются слизесодержащие комплексы (рис. 4J, M). Виды различаются по количеству и распределению ребер с секреторными каналами у семян (табл. 1). Ребра равно-

мерно (*A. norvegica* 9358-512, 9358-520, *A. arctica*, *A. disjuncta*) или неравномерно (*A. norvegica* 9358-523, *A. subarctica* 9358-522) распределены по периферии семянки (рис. 4I-K). На поперечных срезах видно, что перикарпий в области ребер плотно прилегает к семенной коже (рис. 3В, С; рис. 4L), в межреберных участках у большинства видов перикарпий примыкает к семенной коже не плотно (рис. 3С, F, H). Клетки перикарпия, входящие в состав ребра, немногочисленные, тонкостенные и, как правило, облитерированы. Секреторные каналы занимают большую часть поперечного среза (или объема) ребра (рис. 3В, С; рис. 4Н-L). С поверхности перикарпия и на продольных срезах видно, что вещество, находящее-

Рис. 2. Общий вид и фрагменты поверхности семян представителей подсемейства *Norvegicae*.

Карпоподиум *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 с выступающим проводящим пучком и клетками перикарпия со сморщенной поверхностью (А); проводящий пучок в карпоподиуме семянки *A. subarctica* 9358-522 (В); апикальная часть семянки *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 с площадкой прикрепления венчика (С); фрагмент площадки прикрепления венчика *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 с одним рядом устьиц (D); комплексы слизесодержащих клеток на поверхности семянки *A. norvegica* 9358-520 и 9358-521 (E, F); содержимое слизесодержащих комплексов после размачивания семянки *A. norvegica* 9358-521 в виде сплошной массы (G) и *A. norvegica* 9358-512 в виде мелких образований (H); общий вид семянки *A. comata* со слизесодержащими комплексами после размачивания (I) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с пузырьками на поверхности (J); фрагменты перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 с пузырьками разных размеров (K) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 с клеточными стенками, имеющими вздутия (L); железки на поверхности перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (M), карпоподиум *A. norvegica* 9358-512 с железками (N); клетки перикарпия *Artemisia* sp. со сморщенной поверхностью (O). 4 – сморщенная поверхность клетки, 5 – проводящий пучок, 6 – площадка прикрепления венчика, 7 – устьице, 8 – пузырек, 9 – вздутие на поверхности клетки, 10 – железка. Остальные обозначения как на рис. 1.

Масштабные линейки, мкм: F, J – 500; I – 200; C, E, H, N – 100; A, K – 50; D, G, L, M, O – 20; B – 10.

Fig. 2. Achenes and pericarp surface of the subsection *Norvegicae* members.

Carpopodium with exserted vascular bundle and pericarp cells with wrinkled surface, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (A); vascular bundle in carpopodium, *A. subarctica* 9358-522 (B); apical part of the achene with corolla attachment area, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 (C); fragment of corolla attachment area with one row of stomata, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (D); complexes of mucilage-containing cells on the achene surface, *A. norvegica* 9358-520 and 9358-521 (E, F); contents of mucilage-containing complexes in soaked achenes, in the form of a solid mass, *A. norvegica* 9358-521 (G), and in the form of small formations, *A. norvegica* 9358-512 (H); soaked achenes with mucilage-containing complexes, *A. comata* (I), and with bubbles on the surface, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); pericarp with bubbles of various size, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (K), and with cell walls having bulgings, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (L); glands on the achene, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-531 (M), carpopodium with glands, *A. norvegica* 9358-512 (N); pericarp cells with wrinkled surface, *Artemisia* sp. (O). 4 – wrinkled surface of the cell, 5 – vascular bundle, 6 – corolla attachment area, 7 – stoma, 8 – bubble, 9 – bulging of the cell surface, 10 – gland. For the other notations, see Fig. 1.

Scale bars, μm : F, J – 500; I – 200; C, E, H, N – 100; A, K – 50; D, G, L, M, O – 20; B – 10.

ся в секреторных каналах, распределено по их длине неравномерно. Вероятно, в связи с этим не во всех каналах на поперечных срезах мы обнаруживали содержимое. Каналы в ребрах одиночные (рис. 3С; рис. 4Н-Ж, М) или собраны по два–три (рис. 3В; рис. 4К) (табл. 1). У некоторых видов на месте секреторных каналов отмечаются группы клеток, заполненных секретом, а полость отсутствует (*A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. punctigera*, *A. subarctica*). Ходы внутри выстланы уплощенными секреторными (эпителиальными) клетками (рис. 3И). Содержимое, находящееся в эпителиальных клетках секреторного канала, выделяется в полость канала через клеточные стенки в результате их разрыхления.

Секрет в каналах бывает однородным (рис. 3С) (*A. disjuncta*, *A. punctigera*, *A. arctica* 9358-457, 9358-524, П-546, 9358-333, 9358-531, 9358-525; *A. norvegica* 9358-523, 9358-521; *A. subarctica* 9358-522, 9358-526) и/или состоящим из пластинок (*A. arctica* 9358-333, П-334; *A. subarctica* сг-74-67; *A. norvegica* 9358-512, 9358-523), или пористым (рис. 5А) (*A. norvegica* 9358-520, 9358-521; *A. saxicola*). Цвет секрета у видов также различается: он может быть желтым или коричневым, или при окрашивании толуидиновым синим полутонких срезов становится голубоватым, или зеленоватым (табл. 1), что, вероятно, свидетельствует об их разном химическом составе. Различается цвет секрета и у представителей одного и того же таксона, собранных в разных точках ареала. Секрет содержится не только в полости, но и в эпителиальных клет-

ках канала, а также паренхимных клетках перикарпия, окружающих секреторный канал.

Помимо секрета в секреторных каналах и окружающих клетках, в перикарпии отмечено накопление маслоподобного содержимого в клеточных стенках и полости клеток экзокарпия. В тесте оно обнаружено в экзотесте: в полости клеток и/или в наружных клеточных стенках (не включая кутикулы) (табл. 1). Содержимое полостей клеток экзокарпия и экзотесты и клеточных стенок не всегда совпадает по цвету с секретом секреторных каналов (табл. 1).

Каналы всегда соседствуют с проводящими пучками. Количество каналов (или групп каналов, если они собраны по 2–3) равно количеству проводящих пучков в перикарпии.

Проводящие пучки и механические клетки. Число проводящих пучков различно у представителей разных таксонов (у *A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. disjuncta*, *A. punctigera*, *A. saxicola*, *A. subarctica* (кроме образца, собранного в бассейне р. Индигирки) оно равно 6, у *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* и *A. arctica* ssp. *beringensis* – 5, у *A. comata* – 8, и колеблется у *A. norvegica* из разных мест произрастания от 6 до 8). Проводящие пучки располагаются среди паренхимных клеток в ребрах непосредственно под одиночными секреторными каналами или между двоянными каналами (рис. 3В, С; 4М; 5А) и содержат у разных видов от 1 до 8 трахеальных элементов (рис. 5В, С). В единичных случаях встречаются проводящие пучки,

Таблица 2. Сопоставление особенностей строения поверхности семян и условий мест произрастания представителей подсекции *Norvegicae* с различными типами секреторных структур и секрета.
Table 2. Comparison of structural features of the achene surface and growing conditions of subsection *Norvegicae* representatives having different secretory structures and secretion

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произрастания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпия: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarpy: thickening/excess layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпия при контакте с водой Changing mod of outer exocarpy cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume, form and localization)
1	2	3	4	5	6
Таксоны с секреторными ходами и слизевыми клетками Taxa with secretory canals and mucilage cells	Сухие места обитания Dry habitats				
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov П-549	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	1	–	Незначительно In small extent
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén 9358-525	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	Длинные и короткие/слизь в вакуолях клеток комплекса Long and short/mucilage is in vacuoles of cells in mucilage-containing cell complex	Пузыри, незначительно, масло на поверхности Bubbles, in small extent, oil on the surface
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén П-334a	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ тонкий Thickened/+ thin	2	+ (редко) + (rare)	Bubbles
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén 9358-335	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	2	+ (редко) + (rare)	p.s.
<i>A. subarctica</i> Krasch. ст-74-67	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+ тонкий Slightly thickened/+ thin	2	–/Слизь в секреторном ходе –/mucilage within secretory canal	Bubbles
<i>A. subarctica</i> Krasch. 9358-526	Холодно Cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	+	Незначительно In small extent
<i>A. subarctica</i> Krasch. 9358-522	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	–	p.s.
<i>A. norvegica</i> Fries. 9358-523	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+ тонкий Slightly thickened/+ thin	1	+	Bubbles

Таблица 2. Продолжение

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произрастания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпия: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarpy: thickening/excess layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпия при контакте с водой Changing mod of outer exocarpy cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume, form and localization)
1	2	3	4	5	6
<i>A. norvegica</i> Fries. 9358-512	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	3	+	n.s.
<i>A. norvegica</i> Fries. 9358-520	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Незначительно In small extent
<i>A. norvegica</i> Fries. 9358-521	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Незначительно In small extent
<i>A. punctigera</i> Krasch. ex Poljak. 9358-337	Холодно Cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	2	+, короткие +, Short	Незначительно, масло на поверхности In small extent. oil on the surface
<i>A. comata</i> Rydb. 9358-519	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Пузыри, незначительно Bubbles, in small extent
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov 9358-333	Влажные места обитания Wet habitats Холодно Cold	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	+	Пузыри и вздутия клеточных стенок Bubbles and bulging of the cell surface
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov П-546	Холодно Cold	Утолщена немного/+, тонкий Slightly thickened/+, thin	1	+(редко) +(rare)	0
<i>A. saxicola</i> Rydb. 9358-527	Холодно Cold	Утолщена/+ Thickened/+	1	+/Слизь в секреторном ходе +/mucilage within secretory canal	0, незначительно 0, in small extent

Таблица 2. Окончание

Таксон и его номер в коллекции LE Taxon name and its number in LE collection	Характеристика условий произрастания Growing conditions	Наружная клеточная стенка экзокарпии: утолщение/дополнительный слой на внутренней поверхности Outer cell wall of exocarp: thickening/exessive layer on the inner surface	Изменение наружной клеточной стенки экзокарпии при контакте с водой Changing mod of outer exocarp cell wall in the contact with water	Наличие комплексов слизесодержащих клеток/локализация слизи Presence of mucilage-containing cell complexes/localization of mucilage	Выход секрета на поверхность семянки (количество, форма, локализация) Rise of secretion to achene surface (volume, form and localization)
1	2	3	4	5	6
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>arctica</i> 9358-457	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена/+ Thickened/+	1		Да сильно Abundant
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén 9358-531	Ветер, холодно Wind, cold	Утолщена немного/+ , тонкий Slightly thickened/+ , thin	1	+ (редко) + (rare)	n.s.
Таксоны только с секреторными ходами Taxa with secretory canals only					
<i>A. disjuncta</i> Krasch. 2016-03	Ветер, холодно, сухо Wind, cold, dry	Утолщена немного/+ Slightly thickened/+	3	–	Незначительно In small extent
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>psilosantha</i> Hultén П-334	Ветер, холодно, сухо Wind, cold, dry	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	Пузыри, незачительно, масло на поверхности Bubbles, in small extent, oil on the surface
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>beringensis</i> (Hultén) Hultén. 9358-528	Ветер, холодно, влажно Wind, cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	n.s.
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>beringensis</i> (Hultén) Hultén 9358-530	Ветер, холодно, влажно Wind, cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	Масло на поверхности Oil on the surface
<i>A. arctica</i> Less. ssp. <i>ehrendorferi</i> Korobkov 9358-524	Холодно, влажно Cold, wet	Утолщена немного/– Slightly thickened/–	3	–	n.s.

Примечания. +/– – наличие/отсутствие структуры; n.s. – не исследовано; в столбце 4: 1 – наружная часть наружной клеточной стенки экзокарпии ослиняется, 2 – целиком разбухающая наружная клеточная стенка, 3 – изменения клеточной стенки отсутствуют; в столбце 6 – 0 отмечены таксоны со слабо развитыми секреторными каналами.

Notes. +/–, presence/absence of a structure; n.s., not studied. In column 4: 1, sliming of outer part of exocarp cell wall; 2, outer part of exocarp cell wall swells out; 3, no changes. In column 6: 0, marks taxa with underdeveloped secretory canals.

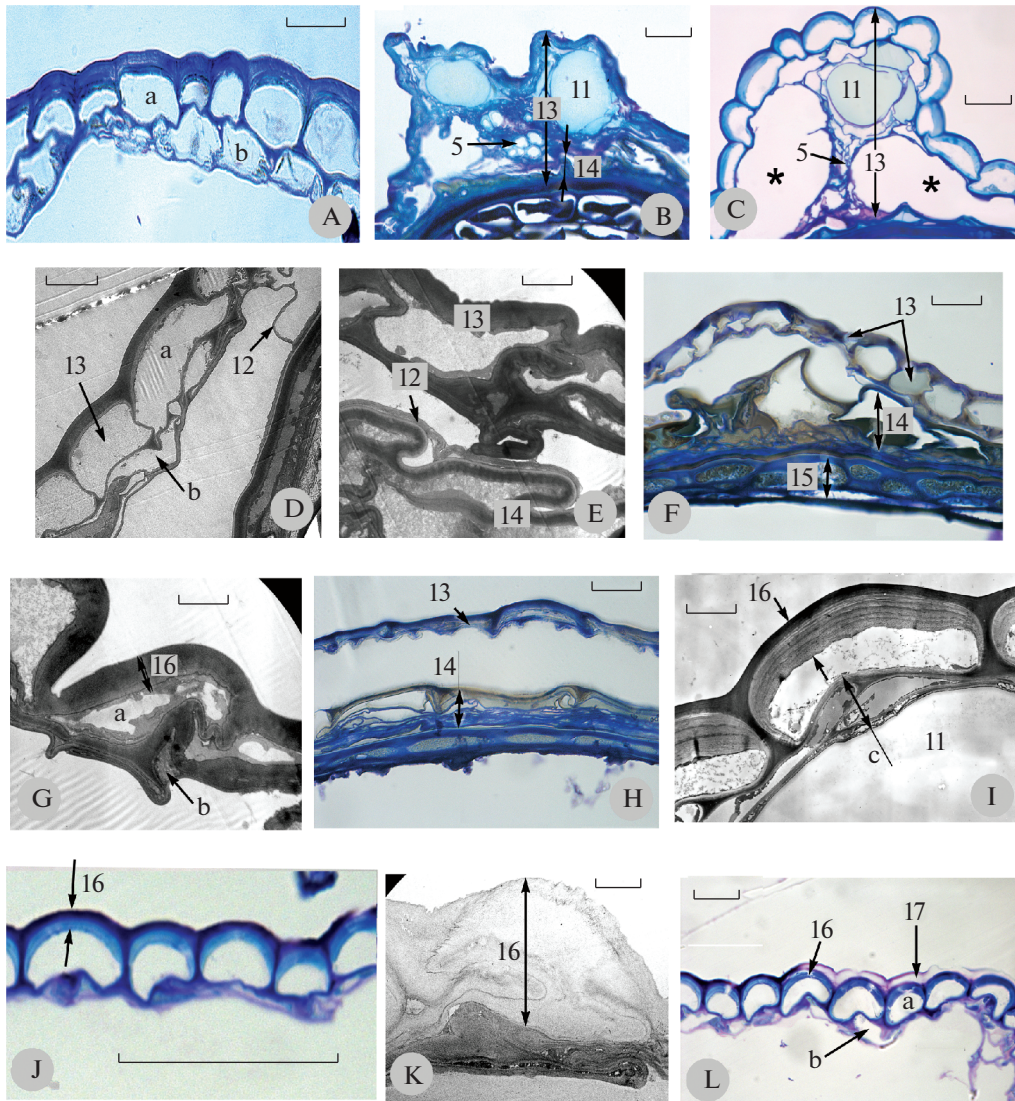


Рис. 3. Фрагменты поперечных срезов семян представителей подсемьи *Norvegicae*.

Двухслойный перикарпий *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (А); многослойные участки перикарпия *A. subarctica* 9358-526 (В) и *A. arctica* ssp. *arctica* (С) в районе ребер; клеточная стенка, соединяющая перикарпий и тесту у *A. disjuncta* (D) и *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (Е); фрагменты перикарпия с облитерированными клетками второго слоя *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F) и *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (G); фрагменты перикарпия *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 с облитерированными клетками первого и второго слоя (H); многослойная наружная клеточная стенка перикарпия *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (I); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с многослойной наружной клеточной стенкой (J); электронно-прозрачная наружная клеточная стенка перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с разбухающей наружной частью наружной клеточной стенки (L). 11 – секреторный ход, 12 – клеточная стенка, соединяющая перикарпий и тесту, 13 – перикарпий, 14 – теста, 15 – эндосперм, 16 – клеточная стенка, 17 – разбухающая (ослизняющаяся) наружная часть клеточной стенки, а – первый ряд клеток, б – второй ряд клеток, с – эпителиальные клетки, * – полость. Остальные обозначения как на рис. 1.

Масштабные линейки, мкм: J – 50; А-С, F, H, L – 20; D – 10; E, G, I, K – 5.

Fig. 3. Transverse sections of the achenes in subsection *Norvegicae*.

Transverse section of double-layered pericarp, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 (A); multilayered parts of pericarps of *A. subarctica* 9358-526 (B) and *A. arctica* ssp. *arctica* (C) in the region of ribs; cell wall connecting the pericarp and the testa in *A. disjuncta* (D) and *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (E); obliterated cells in the second layer of pericarp, *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (F), and *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (G); fragment of pericarp with obliterated cells in the first and second layers, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-333 (H); multi-layered outer cell wall of pericarp, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (I); fragment of pericarp with multi-layered outer cell wall, *A. saxicola* (J); electronically translucent outer cell wall of pericarp, *Artemisia* ssp. *psilosantha* 9358-335 (K); fragment of pericarp with slimming outer part of outer cell wall, *A. saxicola* (L). 11 – secretory canal, 12 – cell wall connecting the pericarp and the testa, 13 – pericarp, 14 – testa, 15 – endosperm, 16 – cell wall, 17 – slimming outer part of the cell wall, a – the first cell layer, b – the second cell layer, c – epithelial cells, * – cavity. For the other notations, see Fig. 1.

Scale bars, μm : J – 50; A-C, F, H, L – 20; D – 10; E, G, I, K – 5.

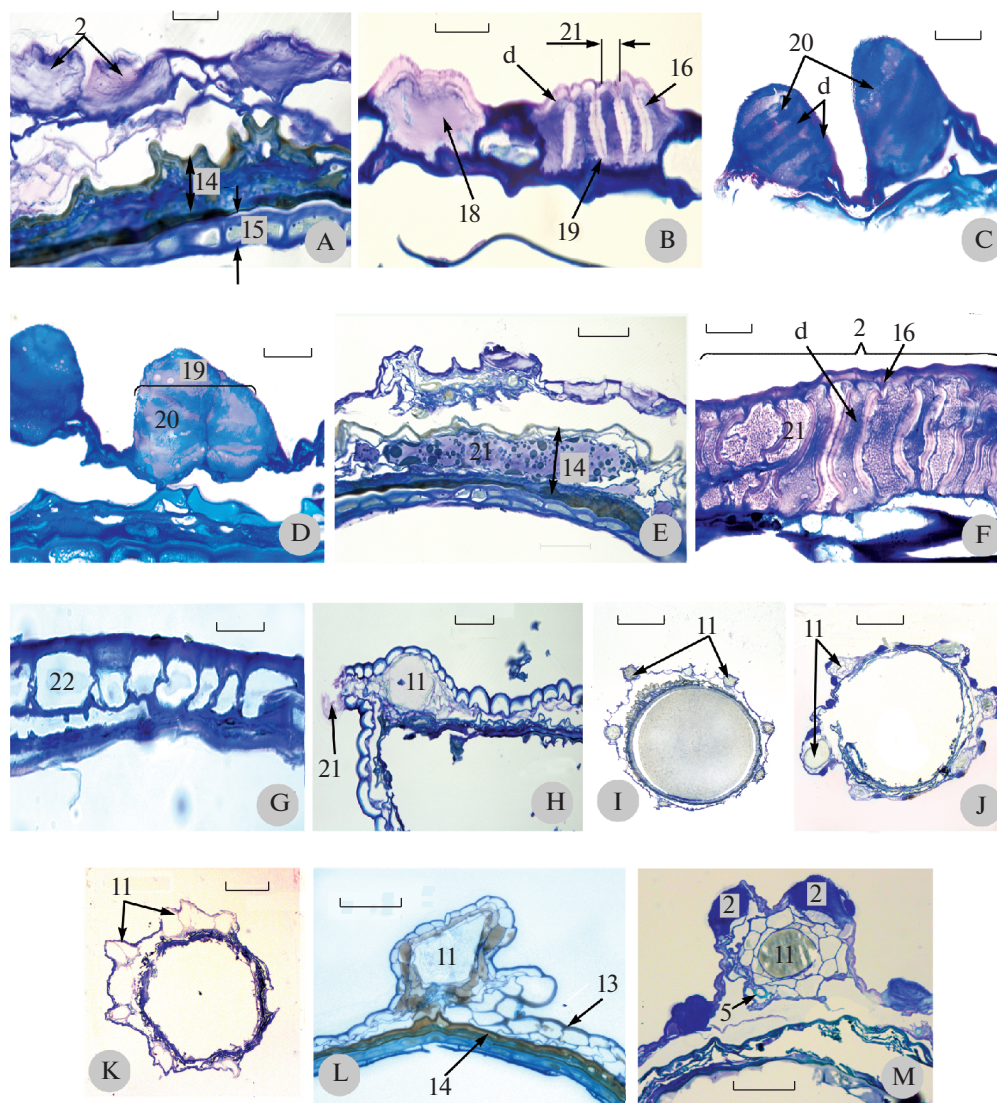


Рис. 4. Фрагменты поперечных и продольных срезов семян представителей подсекции *Norvegicae*.

Слизесодержащие комплексы: в экзокарпии *A. norvegica* 9358-520 (A), однорядные и многорядные *A. norvegica* 9358-521 (B), многоярусные и многорядно-многоярусные *A. norvegica* 9358-512 (C, D); клетка со слизью в тесте *A. norvegica* 9358-520 (E); продольный срез слизесодержащего комплекса в перикарпии *A. norvegica* 9358-521 (F); клетки перикарпия *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 со слизью в вакуолях (G); фрагмент перикарпия *A. saxicola* с секреторным ходом и слизесодержащей клеткой (H); поперечные срезы семян: *A. norvegica* 9358-521 с равномерным расположением секреторных ходов (I), *A. norvegica* 9358-523 с секреторными ходами на противоположных сторонах семянки (J), *A. subarctica* 9358-522 с односторонним расположением секреторных ходов (K); фрагменты поперечных срезов перикарпия: ребро *A. disjuncta* с одиночным секреторным ходом (L); ребро *A. norvegica* 9358-523 с секреторным ходом и слизесодержащими клетками в экзокарпии (M). 18 – однорядные слизесодержащие комплексы, 19 – многорядные слизесодержащие комплексы, 20 – многоярусные слизесодержащие комплексы, 21 – слизесодержащая клетка, 22 – слизь, d – фибриллярное вещество. Остальные обозначения как на рис. 1, 2, 3.

Масштабные линейки, мкм: I – 200; J, K – 100; E, H, L – 50; A-F – 20; M – 2.5; G – 2.

Fig. 4. Transverse and longitudinal sections of achenes in the subsection *Norvegicae* members.

Mucilage-containing complexes in exocarps, *A. norvegica* 9358-520 (A), one- and multi-row ones, *A. norvegica* 9358-521 (B), multi-tiered and multi-row multi-tiered, *A. norvegica* 9358-512 (C, D); cell of testa containing mucilage, *A. norvegica* 9358-520 (E); longitudinal section of mucilage-containing complex in pericarp, *A. norvegica* 9358-521 (F); pericarp cells containing mucilage in vacuoles, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 (G); fragment of pericarp with secretory canal and mucilage-containing cell, *A. saxicola* (H); transverse sections of achenes: with evenly spaced secretory canals, *A. norvegica* 9358-521 (I), with secretory canals at the opposite sides of the achene, *A. norvegica* 9358-523 (J), with secretory canals on one side of the achene, *A. subarctica* 9358-522 (K); transverse sections of pericarp: rib with solitary secretory canal, *A. disjuncta* (L); rib with secretory canal and mucilage-containing cells in exocarps, *A. norvegica* 9358-523 (M). 18 – one-row mucilage-containing complexes, 19 – multi-row mucilage-containing complexes, 20 – multi-tiered mucilage-containing complexes, 21 – mucilage-containing cell, 22 – mucilage, d – fibrillar substance. For the other notations, see Figs. 1–3.

Scale bars, μm : I – 200; J, K – 100; E, H, L – 50; A-F – 20; M – 2.5; G – 2.

не связанные с секреторными каналами (*A. norvegica* 9358-523 и *A. comata*). У трахеальных элементов отмечается сильное развитие вторичных утолщений (рис. 5B, C). Механическая ткань выражена слабо. Отдельные ее элементы сосредоточены в проводящих пучках (рис. 5D). У *A. comata* и *A. subarctica* сг-74-67 отмечены крупные относительно тонкостенные механические клетки. Только у *A. comata* они располагаются с двух сторон от проводящего пучка, не связанного с секреторными ходами (рис. 5E), а у *A. subarctica* сг-74-67 они рядом с секреторными образованиями (ходами и группами клеток, заполненных секретом). Следует отметить, что на поперечных срезах довольно трудно отличить трахеальные элементы от механических клеток, так как форма и толщина клеточных оболочек механических клеток и трахеальных элементов сходны.

Семенная кожура. Спермодерма имеется у всех исследованных представителей подсекции *Norvegicae*. Клетки экзотесты в разной степени облитерированы, внутренние клетки спермодермы облитерированы полностью (рис. 3F, H; 4L; 5A, F, H, I, J). У двух видов на поверхности клеток экзотесты обнаруживается заметной толщины кутикула (рис. 5F) (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335, 9358-525, *A. norvegica* 9358-523). Относительно часто на поперечных срезах встречается проводящий пучок, состоящий из трахеальных элементов числом от 4–5 до 17–20. В этом месте спермодерма состоит из большего числа клеток (рис. 5G, H). В клеточных стенках и полостях клеток экзотесты практически у всех видов и их разновидностей обнаруживается коричневатое вещество (табл. 2), которое, очевидно, определяет цвет семян (при намачивании семян видно, что клетки перикарпия прозрачные). Отмеченный нами цвет семенной кожуры совпадает с цветом семян, указанным Коробковым в разделе “Систематический конспект рода *Artemisia* ...” (Коробков, 1981). Э.В. Бойко (Бойко, 2013) также отмечает, что цвет семян определяется окраской эпидермы семени, а плодовая оболочка прозрачная.

Эндосперм плотно примыкает к спермодерме, между ними всегда имеется кутикула, сформированная клетками эндосперма. У большинства видов он состоит из двух слоев клеток, в некоторых случаях отмечается три слоя (в частности, у *A. norvegica* 9358-512). Второй слой клеток, как правило, облитерирован (рис. 3F, 4A; 5A, F, I, J).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования мы получили новые данные о морфологии и анатомическом строении семян представителей подсекции *Norvegicae* секции *Abrotanum*.

На площадке прикрепления венчика у *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. subarctica* обнаружены устьица, которые, скорее всего, относятся к нектарному кольцу, окружающему основание столбика – стилоподиум. У представителей *Artemisia* наличие нектарников в известной нам литературе не отмечалось. Однако местоположение нектарников и устьиц с ними связанными известно у представителей сложноцветных (Alexandrov, Savchenko, 1951) и, особенно у видов Anthemideae, где площадка прикрепления венчика может называться нектарником или стилоподиумом (Oberprieler et al., 2009).

Показаны два способа выделения секрета из каналов. Выше мы отмечали, что у ряда видов на поверхности перикарпия встречаются пузыри (табл. 2) (рис. 2J, K). Это сгустки смолы, вышедшей на поверхность путем диффузии, как у других представителей Anthemideae (Savchenko, 1949). Известно, что секрет может продвигаться через клеточные стенки без их изменения (Kolalite, 2001; Kolalite et al., 2003). У изученных представителей подсекции *Norvegicae* отмечается и другой способ выделения секрета: в результате разрыхления внутренних стенок эпителиальных клеток секреторных каналов. Подобное выведение секрета характерно и описано у растений, выделяющих эфирные масла (Muravnik, 2007). Известно, что в секрете секреторных ходов семян подсекции *Norvegicae* содержится эфирное масло, которым богаты представители трибы Anthemideae (Denisova, 1989).

Определены структуры, разбухающие при намокании семени (рис. 3K). На поверхности перикарпия сухих семян с помощью СЭМ выявлены клетки со сморщенной поверхностью (рис. 2A, O). На поперечных срезах у одиночных клеток экзокарпия и у клеток слизеобразующих комплексов ряда видов отмечены разбухающие наружные клеточные стенки (табл. 2). Такие клеточные стенки описаны нами ранее у *A. subarctica* (Yakovleva et al., 2002) и показано, что в них содержится незначительное количество цементирующего их вещества, соединений кремния. Мы полагаем, что сморщенные поверхности сухих семян соответствуют разбухающим наружным клеточным стенкам, которые при фиксации материала для анатомических исследований разбухают, поглощая влагу из применяемых реагентов.

Ребра у представителей подсекции *Norvegicae* по своему строению сильно отличаются от ребер, встречающихся у большинства представителей трибы Anthemideae (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Melikyan, Muradyan, 1975). Ребра у исследованных представителей подсекции *Norvegicae* практически не заметны на поверхности перикарпия сухих семян. У размоченных семян

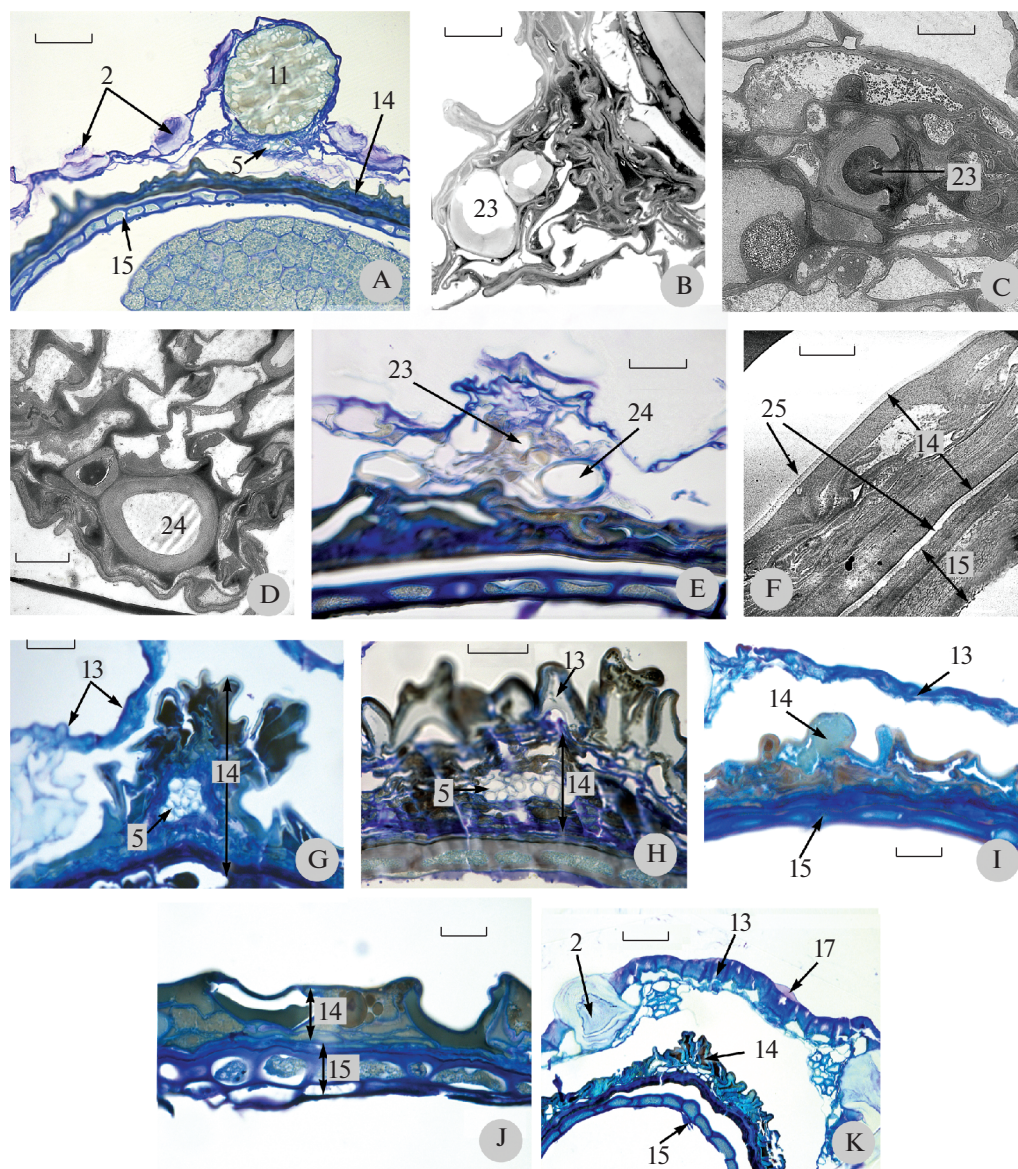


Рис. 5. Поперечные срезы семянков представителей подсекции *Norvegicae*.

Фрагмент поперечного среза семянки *A. norvegica* 9358-520 с пористым секретом в канале (А); проводящие пучки перикарпия: *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 с двумя трахеальными элементами (В); *A. disjuncta* с сильно утолщенным вторичным утолщением трахеального элемента (С); *A. norvegica* 9358-521 (D) и *A. comata* (E) (пучок не связан с секреторным ходом) с механическими клетками; кутикула на поверхности семенной кожуры *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (F); многокомпонентные проводящие пучки семенной кожуры *A. subarctica* 9358-526 (G) и *A. norvegica* 9358-521 (H); фрагменты семенной кожуры и эндосперма *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524 (I) и *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); фрагмент перикарпия *Dendranthema naktogense* с ослизняющей наружной частью утолщенной наружной клеточной стенки (K). 23 – трахеальный элемент проводящего пучка, 24 – механическая клетка, 25 – кутикула. Остальные обозначения как на рис. 1, 2, 3.

Масштабные линейки, мкм: А, К – 50; Е, G–J – 20; В–D, F – 5.

Fig. 5. Transverse sections of achenes in the subsection *Norvegicae* members.

Part of achene transverse section with porous secretion within the canal, *A. norvegica* 9358-520 (A); vascular bundles of pericarp: containing two tracheary elements, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-549 (B), massive secondary thickening of the tracheary element, *A. disjuncta* (C), containing mechanical cells, *A. norvegica* 9358-521 (D) and *A. comata* (E) (vascular bundle not related to secretory canal); cuticle on the surface of the seedcoat, *A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-335 (F); multicomponent vascular bundles of seedcoat, *A. subarctica* 9358-526 (G) and *A. norvegica* 9358-521 (H); seedcoat and endosperm, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* 9358-524 (I) and *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334 (J); swelling outer part of thickened outer cell wall in pericarp, *Dendranthema naktogense* (K). 23 – tracheary element of vascular bundle, 24 – mechanical cell, 25 – cuticle. For the other notations, see Figs. 1–3.

Scale bars, μm : A, K – 50; E, G–J – 20; B–D, F – 5.

они проявляются в виде реброподобных тяжей, слегка выступающих над поверхностью. Ребра представителей подсемейства *Norvegicae* состоят из 1–3 секреторных ходов, расположенных под экзокарпием, нескольких более или менее облитерированных тонкостенных паренхимных клеток и слабо развитого проводящего пучка, находящегося под секреторными каналами, в состав которого иногда входят механические клетки. Гидроциты, толстостенных паренхимных клеток, механических клеток, образующих обкладку проводящего пучка, всех этих элементов, характерных для ребер представителей трибы *Anthemideae* (Alexandrov, Savchenko, 1949; Melikyan, Muradyan, 1975) мы не встретили ни у одного из представителей подсемейства *Norvegicae*.

Впервые у представителей подсемейства *Norvegicae* в перикарпии обнаружено несколько вариантов слизеобразующих структур. В первую очередь к ним относятся комплексы слизесодержащих клеток с разрывающимися (*A. comata*, *A. norvegica* 9358–521) и не разрывающимися (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. punctigera*, *A. subarctica*) наружными клеточными стенками. У последних наружные клеточные стенки бывают не разбухающими (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. norvegica*) и разбухающими (*A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. punctigera*, *A. subarctica*). Ранее было отмечено (Yakovleva et al., 2002), что разрываются наружные клеточные стенки в результате отсутствия в них цементирующего вещества (например, соединений кремния в аморфной форме). Клеточные стенки, пропитанные соединениями кремния, не разрываются, или разбухают, если кремний в них находится в незначительных количествах. Препятствовать разрыву клеточных стенок может и относительно толстая кутикула (Yakovleva et al., 2002). Среди комплексов слизесодержащих клеток представителей подсемейства *Norvegicae* нами отмечены многорядные и многоярусные. На фотографиях, полученных с помощью СЭМ, у размоченных семян встречаются комплексы, состоящие из сегментов, содержащих сплошную массу (рис. 2Г), и состоящие из множества мелких образований (рис. 2Н). Эти же комплексы на поперечных срезах семян выглядят совершенно по-другому. На рисунке 4В слева находится клетка, описанная как содержащая сплошную массу, а справа — как с множеством мелких образований. Полагаем, что эти клетки правильнее интерпретировать, как однорядную (слева) и пятирядную (справа). Многоярусные слизесодержащие комплексы с помощью СЭМ нам, к сожалению, не удалось увидеть. Вероятно, многорядные и многоярусные слизеобразующие комплексы образуются и у других представителей рода *Artemisia*, об этом свидетельствуют рисунки в некоторых работах (например, Yakovleva et al., 2002: рис. 16;

Amelchenko, 2006: рис. 7–10, 14, 17, 20–22, 33, 35). У отдельных представителей подсемейства *Norvegicae* отмечаются клетки, у которых слизь отложена не в периплазматическое пространство, а в вакуоль (рис. 4Г). Слизь может появляться и в результате ослизнения наружной части наружной клеточной стенки перикарпия (рис. 3Л).

Наличие слизесодержащих комплексов с ослизняющимися и неослизняющимися наружными клеточными стенками отмечается не только у видов *Artemisia* (Korobkov, 1973; Yakovleva et al., 2002; Kreitschitz, 2012; Boyko, 2013), но и у многих других видов. Приведем несколько примеров. Разрываются (“ослизняются”) наружные клеточные стенки слизеобразующих клеток в перикарпии и семенной коже у *Anastatica hierochuntica* L., *Anthemis chia* L., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik., *Cardaria draba* Desv., *Carrichtera annua* (L.) Prantl, *Goodenia ovata* Sm., ряда видов *Lepidium*, *Matricaria lamellata* Bunge, у видов *Plantago*, многих видов *Stroganowia*, *Tanacetum umbelliferum* Boiss., не разрываются (“не ослизняются”) — у многих видов *Stroganowia*, *Tri-dactylina kirilovii* (Turcz.) Sch. Bip., *Sisymbrium subspinescens* Bunge, *Stubendorffia aptera* Lipsky, *Urtica dioica* L. (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Yakovleva, Kravtsova, 1999; Karpova et al., 2010; Karpova, Yakovleva, 2010, 2012; Yakovleva et al., 2010; Kreitschitz, 2009; и др.). Слизь комплексов с разрывающимися (“ослизняющимися”) наружными клеточными стенками образует слизистый чехол на поверхности семанки. А. Kreitschitz (Kreitschitz, Valles, 2007; Kreitschitz, 2009, 2012) так же как и другие авторы (Alexandrov, Savchenko, 1949, 1951; Korobkov, 1981; Huang et al., 2000, 2008; Yang et al., 2011, 2012) считает, что формирование слизистой оболочки является приспособлением для накопления влаги в засушливых условиях произрастания. Относительно “не ослизняющихся” клеток существует мнение, что их появление связано с переходом растений от засушливых мест произрастания в более влажные. Запасенная в “не ослизняющихся” клетках вода может служить для начальных стадий прорастания (Kreitschitz, 2012), или она является необходимой для поддержания покоя или дозревания семян (Karpova, Yakovleva, 2012). К этой же категории, вероятно, можно отнести клетки со слизью в вакуоли (рис. 4Г). Слизь этих клеток, возможно, спасает семанки от промерзания, препятствуя образованию льда.

Многоярусные слизесодержащие комплексы сходны со слизеобразующими клетками листьев. Эти клетки имеют два или более слоя слизи, разделенных клеточной стенкой (Yakovleva, 1988). Мы полагаем, что образование нескольких слоев слизи, разделенных клеточными стенками, связано с ритмами развития растения. У *A. norvegica* в связи с суровыми условиями произрастания (например, сильное колебание суточных тем-

ператур), созревание семян и соответственно секрета слизи происходят в несколько этапов, что и отражается в строении слизеобразующих клеток. Каждый этап секреции слизи завершается достраиванием клеточной стенки, разделяющей слои слизи (Yakovleva, 1990).

У двух таксонов (*A. arctica* ssp. *psilosantha* 9358-525 и *A. subarctica* 9358-526) в сегментированных клетках, сходных с комплексами слизесодержащих клеток, содержимое имеет другую морфологию. У *A. arctica* ssp. *psilosantha* в семенах отмечаются сегментированные клетки, как содержащие слизь, так и содержащие масло. Имеется еще несколько таксонов, у которых на поверхности отмечаются сегментированные клетки, а на поперечных срезах слизи не обнаруживается. К ним относятся — *A. arctica* ssp. *psilosantha* П-334, *A. subarctica* сг-74-67, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* П-546 и 9358-524 (табл. 1). Возможно, что и у них вместо слизи в сегментированных клетках находится масло. То, что структура слизесодержащего комплекса на поверхности семян может сохраняться, но слизееобразование в клетках не наблюдается, отмечает и Э.В. Бойко (Boyko, 2011). В связи с приведенными выше примерами, полагаем, что следует с осторожностью применять термин “комплексы слизесодержащих клеток” при описании поверхности семян не только представителей рода *Artemisia*, но и всей трибы Anthemideae. Предлагаем заменить термин “комплексы слизесодержащих клеток” на более нейтральный термин “сегментированные клетки” (табл. 1), и применять этот термин при описании клеток поверхности перикарпия без проверки наличия слизи в клетках на поперечных или продольных срезах. При определении же наличия того или иного вещества, писать “сегментированные слизесодержащие клетки” или “сегментированные маслосодержащие клетки”. Относительно многорядных и многоярусных комплексов слизесодержащих клеток, будет проще сказать: однорядные сегментированные слизесодержащие клетки (рис. 2Г, рис. 4А, В) или многорядные (рис. 2Н, рис. 4В) и/или многоярусные (рис. 4С, D) сегментированные слизесодержащие клетки.

Относительно исследованной в настоящей статье группы *Norvegicae*, мы полагаем, что незначительное развитие слизеобразующих клеток совместно с выступающей на поверхность перикарпия смолой, скорее всего, служат защитой семян от пересыхания при сильном ветре и сухости условий произрастания (табл. 2), а также для прикрепления к субстрату (табл. 2). При смачивании семян перед прорастанием содержимое секреторных каналов, имеющих практически у всех исследованных видов, выходит в районе площадки прикрепления венчика и прикрепляет семянку к субстрату (Яковлева, собственные наблюдения). Для поглощения воды при прораста-

нии у этой группы растений, вероятно, выработался свой механизм: в центре карпоподиума, через который появляется корешок, у них имеется проводящий пучок с сосудами. Возможно, через эти сосуды и происходит поступление воды в семянку, необходимой для прорастания. Ослизняющиеся наружные части наружных клеточных стенок перикарпия также могут участвовать в поддержании определенной влажности семян, в производстве дополнительного тепла при прорастании семян, так как считается, что процесс набухания слизи связан с тепловыми изменениями в ней. А. Kreitschitz (Kreitschitz, 2009) сообщает, что во время гидратации пектина и связывания частиц воды, производится определенное количество тепла и это может увеличить температуру и влиять на развитие растений, в том числе и на прорастание (Kreitschitz, 2009).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯНОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕКЦИИ *NORVEGICAE*

На основании полученных данных была разработана общая характеристика семян подсемейства *Norvegicae* и выделены признаки, отличающие эту подсемейство от других таксонов рода *Artemisia*. Постоянным для всех исследованных видов подсемейства *Norvegicae* является: отсутствие волосков на перикарпии, у всех исследованных видов отмечен хорошо выраженный карпоподиум, в центре которого находится выступающий проводящий пучок, состоящий из трахеальных элементов; у основания стилоподиума имеются устьица, вероятно, принадлежащие нектарникам; сегментированные слизесодержащие клетки имеются не у всех представителей подсемейства, они ориентированы вдоль длинной оси семянки, расположены не регулярно и относительно короткие; на поверхности перикарпия кутикула тончайшая или она отсутствует; ребра на поверхности сухих семян практически не заметны; у размоченных семян они проявляются в виде реброподобных тяжей, слегка выступающих над поверхностью, и по строению отличаются от ребер других представителей трибы Anthemideae. В ребрах представителей подсемейства *Norvegicae* находятся эфиромасличные ходы в количестве 1–3, проводящие пучки и тонкостенные паренхимные клетки. Гидроциты отсутствуют. Механические клетки в небольшом количестве встречаются в проводящих пучках. Перикарпий между ребрами двухслойный, при этом клетки второго слоя полностью облитерированы. Сегментированные клетки могут быть со слизью и/или маслом. Сегментированные слизесодержащие клетки бывают однорядные и/или многорядные и многоярусные. В семенах отдельных представителей подсемейства в слизи сегментированных слизесодержащих клеток обна-

руживаются стопки фибрилл, но подковообразные структуры они не образуют, как это было показано для представителей других секций рода *Artemisia* (Yakovleva et al., 2002). Слизь образуется еще и в результате “ослизнения” наружной части наружной клеточной стенки перикарпия. Спермодерма хорошо выражена, многослойная, экзотестальная. В клеточных стенках и полостях клеток экзотесты содержатся маслянистые вещества. Можно сказать, что у исследованных представителей подсекции *Norvegicae* большую значимость в жизнеобеспечении семян имеют секреторные образования (секреторные ходы и сегментированные клетки, содержащие масло), а слизесодержащие сегментированные клетки занимают второстепенное значение в отличие от других представителей рода *Artemisia* (Boyko, 2013). По числу ребер таксоны подсекции *Norvegicae* различаются незначительно (табл. 1). У *A. norvegica* из разных мест произрастания число ребер колеблется от 6 (у норвежской формы) до 8 (у экземпляров с Южного Урала). Обнаружено, что у подвидов *A. arctica* (ssp. *beringensis*, ssp. *ehrendorferi*, ssp. *psilosantha*), экземпляры которых произрастали во влажных условиях (табл. 2), количество ребер в семянках постоянно и равно 5 (табл. 1). У экземпляров, произраставших в сухих условиях (табл. 2), подвидов *A. arctica* (ssp. *beringensis*, ssp. *psilosantha*), а также у видов *A. norvegica* и *A. subarctica* количество ребер больше и колеблется от 6 до 7 (табл. 1). У *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, произраставшей в сухих условиях на северном склоне Марчечанской сопки, самое низкое количество ребер (4), этот же образец отличается от остальных экземпляров рядом признаков строения семянки (см. ниже). У *A. norvegica* с Южного Урала (9358-521) наоборот самое большое количество ребер (8) у семянок в отличие от экземпляров этого же вида, произраставших в сухих условиях. *A. norvegica* с Южного Урала, так же как и предыдущий образец *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, отличается от остальных экземпляров этого же вида рядом признаков (см. ниже). Наши данные совпадают с данными В.Г. Александрова и М.И. Савченко (Alexandrov, Savchenko, 1949), о том, что количество пучков в перикарпии может быть непостоянным у видов одного рода, зависит от условий произрастания и не может быть использовано как систематический признак. Основываясь на цвете секрета и полагая, что цвет секрета определяется его химическим составом, можно сказать, что состав секрета у представителей разных видов подсекции *Norvegicae* не одинаков. Окраской секрета могут различаться представители одного вида и подвиды из разных мест произрастания, в частности, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. norvegica*, *A. subarctica*. То, что химический состав секрета в разных местах обитания может меняться, отмечается для вида *A. annua* L.

(Zhigzhitzhapova et al., 2014). У большинства таксонов подсекции *Norvegicae* во всех секреторных ходах одной семянки встречается одинаково окрашенный секрет, однако у некоторых представителей (*A. arctica* ssp. *beringensis* – остров Уналяшка, *A. arctica* ssp. *psilosantha* – Северный Сихотэ-Алинь, *A. norvegica* – Южный Урал) в разных секреторных ходах одной семянки содержится секрет с разной окраской. Вероятно, это свидетельствует о высокой специализации видов, позволяющей им приспосабливаться к широкому спектру неблагоприятных условий.

Морщинистость поверхности перикарпия у одних видов подсекции *Norvegicae* является постоянным признаком, а у других видов этот признак варьирует. Так, экземпляры *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. arctica* ssp. *psilosantha* и *A. subarctica* из разных мест сбора не различались по морщинистости, а виды *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* и *A. norvegica*, собранные в разных точках ареала, различались направлением морщинистости (продольная или продольная и поперечная на одном образце) (см. табл. 1). Вероятно, исходная форма морщинистости – продольная, а появление других видов морщинистости является более поздним приобретением. Про экземпляры с двумя видами морщинистости, можно предположить об их гибридном происхождении.

Согласно определению примитивности и продвинутости типов строения семянок сложноцветных (Melikyan, Muradyan, 1975) исследованные таксоны подсекции *Norvegicae* являются высоко специализированными и приспособленными к суровым условиям произрастания. Критериям высокоспециализированного вида соответствуют следующие признаки: перикарпий редуцирован (состоит из 2 слоев клеток), имеются эфиромасляные каналы, слизеобразующие клетки, волоски (только на околоцветнике). Спермодерма многослойная, хорошо сохраняется и согласно А.П. Меликян и Л.Г. Мурадян (Melikyan, Muradyan, 1975) в связи с редуцией слоев перикарпия несет функцию механической защиты. В связи с содержанием маслянистых веществ в стенках и полостях клеток экзотесты, спермодерма может служить еще для защиты зародышей от холода.

Среди изученных представителей подсекции *Norvegicae* по строению перикарпия выделяются американские виды *A. arctica* ssp. *beringensis*, *A. comata* и *A. saxicola*. Так *A. saxicola* стоит согласно полученным данным ближе к предковым формам рода *Artemisia*, таким как *Dendranthema* (Tzvelev, 1961). У *A. saxicola* хорошо развито ослизнение наружных клеточных стенок основных клеток экзаркарпия (рис. 3L), что, вероятно, является дериватом предковых форм (рис. 5K). Только у *A. saxicola* отмечается связь слизесодержащей клетки с ребром, в котором находится секреторный ход со

слизью и маслом (рис. 4Н). Связь “ослизняющихся” (слизепроизводящих) клеток с ребрами, проводящими пучками и, вероятно, секреторными ходами описана у представителей группы *Chrysantheminae*, к которой относится *Dendranthema* (Alexandrov, Savchenko, 1949; Melikyan, Muradyan, 1975). Наиболее близко к *A. saxicola* стоят виды, также имеющие ослизняющиеся наружные клеточные стенки экзокарпия (*A. arctica* ssp. *arctica*, *A. arctica* ssp. *ehrendorferi*, *A. arctica* ssp. *psilosantha*, *A. subarctica*, *A. norvegica*). *A. comata*, выделяется длинными (длиной во всю семянку) “ослизняющимися” содержащими слизь сегментированными клетками, проводящими пучками, не связанными с секреторными ходами, и широкопросветными механическими клетками (рис. 5Е). У *A. arctica* ssp. *beringensis* мы не обнаружили полностью зрелых семянков, несмотря на то, что сборы проводились в конце вегетационного сезона. Вероятно, *A. arctica* ssp. *beringensis* в связи с суровыми условиями произрастания перешел на вегетативную форму размножения.

Проведенные исследования растений, собранных в различных точках ареала, показали в большинстве случаев, что различия в анатомическом строении семянков незначительные. Вместе с тем обнаружено, что семянки некоторых растений, собранных в разных пунктах, различаются по своему строению. Например, среди образцов *A. arctica* ssp. *ehrendorferi* выделяется П-549, собранный на северном склоне Марчеканской сопки. У него отсутствуют секреторные ходы, на поверхности перикарпия имеется множество железок, проводящие пучки мелкие. Слизь у этого экземпляра находится в полости клетки, предположительно в вакуоле, а не в периплазматическом пространстве, как у большинства изученных видов. Среди экземпляров *A. arctica* ssp. *psilosantha* выделяется образец П-334 с острова Парамушир. У него нет слизевых клеток, наружные клеточные стенки не ослизняются. У этого образца отмечено и самое большое количество ребер — 7 (табл. 1). Сегментированные клетки на поверхности перикарпия имеются, но в полостях клеток находится масло. В клетках экзотесты маслянистое вещество отмечено, как в клеточных стенках, так и в их полостях. У других образцов *A. arctica* ssp. *psilosantha* маслянистое вещество найдено только в клеточных стенках экзотесты. У этого же экземпляра П-334 отсутствует проводящий пучок, связанный с карпоподиумом. Аналогичная картина имеет место и в случае *A. norvegica* с Южного Урала (9358-521). Образцы семянков этого вида отличаются от остальных наличием смешанной морщинистости на перикарпии (продольная и поперечная), большим количеством ребер (8) в перикарпии, образованием разноокрашенного секрета в разных секреторных ходах, сегментированными слизесодержащими клетками с разрывающимися

наружными клеточными стенками, и самым многоклеточным карпоподиумом (7–11 рядов клеток).

Таким образом, проведенное исследование выявило ряд морфолого-анатомических особенностей строения семянков у представителей подсемейства *Norvegicae* секции *Abrotanum* рода *Artemisia*. Эти особенности могут представлять интерес как для понимания путей структурной адаптации полынней к различным условиям жизни, так и для решения некоторых вопросов систематики и эволюции в роде *Artemisia*. В то же время следует отметить, что к использованию структурных особенностей семянков следует относиться с осторожностью. Семянки некоторых растений могут существенно отклоняться по своему строению от семянков остальных представителей этого же вида или подвида. Возможно, это свидетельствует о высокой пластичности представителей рассматриваемой группы растений, которая позволяет им заселять самые разные условия обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках госзадания “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” — АААА-А18-118031690084-9 лаборатории анатомии и морфологии растений, а также госзадания “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы” АААА-А18118003059011100-0 и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 13-04-01468-а, 16-04-00052-а).

За помощь в приготовлении срезов семянков для исследования авторы выражают глубокую благодарность бывшей аспирантке Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета Минздрава России Т.Х. Иен Нгуен, доктору биологических наук Т.И. Кравцовой за участие в обсуждении полученных результатов, профессору А.А. Паутову за ценные советы и критические замечания при работе над текстом статьи.

Исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН и Ресурсного центра “Развитие молекулярных и клеточных технологий” Научного парка СПбГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Alexandrov, Savchenko] Александров В.Г., Савченко М.И. 1949. Морфолого-анатомические особенности семянков сложноцветных из трибы *Anthemidae* как показатель условий их произрастания и местообитания. — Бот. журн. 34 (2): 129–147.
- [Alexandrov, Savchenko] Александров В.Г., Савченко М.И. 1951. Об особенностях истории развития

- плода и семени в семействе сложноцветных. — Тр. БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. 7 (2): 5–98.
- [Amelchenko] Амельченко В.П. 2006. Биосистематика полыней Сибири. Кемерово. 237 с.
- [Boyko] Бойко Э.В. 2011. Таксономия и ресурсы дальневосточных видов семейства Asteraceae: Автореф. дис. докт. биол. наук. Владивосток. 42 с.
- [Boyko] Бойко Э.В. 2013. Микроморфология семянков видов рода *Artemisia* (Anthemideae, Asteraceae). — *Turczaninowia*. 16 (2): 91–105.
- [Denisova] Денисова Г.А. 1989. Терпеноидсодержащие структуры растений. Л. 141 с.
- Ehendorfer F. 1964. Notizen zur Cytotaxonomie und Evolution der Gattung *Artemisia*. — *Öster. Bot. Zeitsch.* 111 (1): 84–142.
- Huang Z., Boubriak I., Osborne D.J., Dong M., Gutterman V. 2008. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. — *Ann. Bot.* 101 (2): 277–283.
- Huang Zh., Gutterman Y., Hu Zh. 2000. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* in habiting the Negev desert of Israel. — *Israel Journal of Plant Sci.* 48: 255–266.
- Hulten E. 1954. *Artemisia norvegica* Fr. and its allies. — *Nytt Magasin for Botanikk*. Oslo. 3: 63–82.
- [Karpova, Yakovleva] Карпова А.П., Яковлева О.В. 2010. Строение семенной кожуры представителей рода *Stubendorffia* (Cruciferae). — *Бот. журн.* 95 (5): 37–42.
- [Karpova et al.] Карпова А.П., Яковлева О.В., Веселова П.В. 2010. Особенности строения перикарпия и семенной кожуры *Sisymbrium subspinescens* и *S. polymorphum* (Cruciferae). — *Бот. журн.* 95 (12): 1700–1707.
- [Karpova, Yakovleva] Карпова А.П., Яковлева О.В. 2012. Сравнительный анализ видов рода *Stroganowia* (Cruciferae). — *Вестн. СПбГУ*. 3 (1): 14–37.
- [Kolalite] Колалите М.Р. 2001. Ультраструктура смоляных ходов некоторых видов сем. Araliaceae. — *Растительные ресурсы*. 37 (4): 56–62.
- Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H., Schmitt G.U. 2003. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delaribrea paradoxa* (Araliaceae). — *IAWA J.* 24 (2): 139–154.
- [Korobkov] Коробков А.А. 1973. Морфолого-анатомические особенности семянков полыней (*Artemisia* ssp.) северо-востока СССР. — *Бот. журн.* 58 (9): 1302–1315.
- [Korobkov] Коробков А.А. 1981. Полыни Северо-Востока СССР. Л. 120 с.
- [Krashennikov] Крашенинников И.М. 1946. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии. — *Матер. по истории флоры и растительности СССР*. 2: 87–195.
- Kreitschitz A. 2009. Biological Properties of Fruit and Seed Slime Envelope: How to Live, Fly, and Not Die. — In: *Functional Surfaces in Biology. Little Structures with Big Effects*. 1: 11–30. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6697-92>
- Kreitschitz A. 2012. Mucilage formation in selected taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae, Anthemideae). — *Seed Science Research*. 22: 177–189. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000098>
- Kreitschitz A., Valles J. 2007. Achene morphology and slime structure in some taxa of *Artemisia* L. and *Neopalasia* L. (Asteraceae) — *Flora*. 202: 570–580. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2006.12.003>
- [Lillie] Лилли Р.Д. 1969. Патогистологическая техника и практическая гистохимия (перевод с англ.). М. 645 с.
- Ling Y.R. 1992. The old word *Artemisia* Linn. (Compositae). — *Bulletin Botanica research*. 12 (1): 1–108.
- Ling Y.R. 1995. The new world *Artemisia* L. — In: *Advances in Compositae Systematics*. Royal Botanical Gardens, Kew. P. 255–281.
- [Melikyan, Muradyan] Меликян А.П., Мурадян Л.Г. 1975. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (Asteraceae). — *Бот. журн.* 60 (8): 1123–1133.
- [Muradyan] Мурадян Л.Г. 1968. Анатомия плода представителей родов *Carcinia*, *Dendranthema*, *Spathiappus*, *Trichanthemis* в связи с их систематикой. — *Акад. наук Арм. ССР. Биологический журнал Армении*. 21 (10): 63–67.
- [Muravnik] Муравник Л.Е. 2007. Морфология и ультраструктура трихом перикарпия видов *Juglans* (Juglandaceae) в связи с синтезом вторичных метаболитов. — *Бот. журн.* 92 (11): 1720–1732.
- Oberprieler C., Himmelreich S., Källersjö M., Vallès J., Watson L.E., Vogt R. 2009. Anthemideae. — In: *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. Vienna, Austria. P. 631–666.
- O'Brien T.P., Feder N., McCully M.E. 1964. Polyehromatic Staining of Plant Cell Walls by Toluidine Blue O. — *Protoplasma*. 59: 368–373. <https://doi.org/10.1007/bf01248568>
- Ouyahya A. 1995. Etude anatomique preliminaire des akenes de quelques *Artemisia* dans le basin mediterraneen occidental. — *Comp. Newsl.* 26: 40–48.
- Ouyahya A., Viano J. 1990. Etude au meb du test des akenes du genera *Artemisia*. — *Bol. Soc. Bot.* 63: 99–113.
- Rydberg A. 1916. Anthemideae. — In: *North American Flora*. 34 (3): 244–285.
- [Savchenko] Савченко М.И. 1949. Применение анатомо-морфологического анализа к выяснению положения рода *Brachanthemum* DC. в сем. Compositae. — *Бот. матер. Гербария Бот. инст. АН СССР*. 11: 202–207.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1961. Род *Ajania* Poljakov. — В кн.: *Флора СССР*. М. Т. 26. С. 398–411.
- [Yakovleva et al.] Яковлева О.В., Коробков А.А., Бойко Э.В. 2002. Строение слизеобразующих клеток в перикарпии семянков некоторых видов *Artemisia* (Asteraceae). — *Бот. журн.* 87 (9): 1–16.
- [Yakovleva et al.] Яковлева О.В., Тучина Н.Г., Иванова А.Н. 2010. Семейство Goodeniaceae. — В кн.: *Сравнительная анатомия семян. Двудольные. Lamiidae, Asteridae*. СПб. Т. 7. С. 402–414.

- [Yakovleva, Kravtsova] Яковлева О.В., Кравцова Т.И. 1999. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (Urticaceae). — Бот. журн. 84 (7): 33–41.
- [Yakovleva] Яковлева О.В. 1988. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии). — Бот. журн. 73 (7): 977–987.
- [Yakovleva] Яковлева О.В. 1990. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии). — Бот. журн. 75 (10): 1400–1408.
- Yang X., Baskin C.C., Baskin J.M., Zhang W., Huang Z. 2012. Degradation of seed mucilage by soil microflora promotes early seedling growth of a desert sand dune plant. — *Plant Cell Environ.* 35 (5): 872–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02459.x>
- Yang X., Zhang W., Dong M., Boubriak I, Huang Z. 2011. The achene mucilage hydrated in desert dew assists seed cells in maintaining DNA integrity: adaptive strategy of desert plant *Artemisia sphaerocephala*. — *PLoS One.* 6 (9): e24346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024346>
- [Zhigzhitzhapova et al.] Жигжитжапова С.В., Рандалова Т.Э., Раднаева Л.Д. 2014. Биологически активные вещества *Artemisia annua* L. — *Фундаментальные исследования.* 12 (11): 2383–2387.

PECULIARITIES OF ACHENE STRUCTURE IN MEMBERS OF GENUS *ARTEMISIA* SECTION *ABROTANUM* SUBSECTION *NORVEGICAE* (ASTERACEAE)

O. V. Yakovleva^{a,#}, A. A. Korobkov^a, and A. N. Ivanova^a

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]E-mail: yakovleva@binran.ru

The goal of this study included the revealing of the most significant diagnostic traits in the structure of pericarp and spermoderm in the species of the genus *Artemisia* section *Abrotanum* subsection *Norvegicae*. The achenes of 7 species and 4 *A. arctica* subspecies subsection *Norvegicae* were studied. In 2 species and 3 *A. arctica* subspecies, the achenes were taken from plants growing in different sites of their ranges. A comprehensive morphological and anatomical study of pericarp and spermoderm was performed using stereomicroscope, light, and scanning and transmission electron microscopes.

The achenes of the subsection *Norvegica* members have no pappus, glands are found, the stomata on the corolla attachment site are probably related to nectaries, carpopodium is well shaped. In the center of the carpopodium, protruding conductive bundles with vessels are often found, that probably absorb water during germination. The ribs scarcely protrude above the pericarp surface. The number of ribs in the achenes ranges from (4) 5 to 7 (8); the species and subspecies differ little in their number. The ribs include large secretory channels, thin-walled parenchymal cells and vascular bundles. No hydrocytes were found in the ribs. Mechanical cells are found in small numbers in the vascular bundles. In the exocarp, along with the main cells, there are elongated segmented cells, more often referred to as complexes of mucilage-containing cells. The segmented cells are few, of different lengths and contain not only mucilage but oil secretion in several taxa. The species and subspecies differ by the presence or absence of mucilage-containing cell complexes and the “sliming” (turning into mucilage) of their outer cell walls. There are stacks of fibrils within the mucilage in the cells of mucilage-containing complexes but they are not U-shaped as they are in other sections of *Artemisia*. The pericarp is two-layered between ribs. Its cells are obliterated to various degrees, with the cells of the second inner layer being obliterated more often. The spermoderm is exotestal, well preserved. The endosperm is two-layered. In the studied members of the section *Abrotanum* subsection *Norvegicae*, the secretory (oil-containing) structures are important in the life support of achenes, but mucilage-containing complexes are of minor importance, unlike other *Artemisia*. It is proposed to rename the term “complexes of mucilage-containing cells” into “segmented cells”, and to use this term when describing the cells of the pericarp surface without checking the presence of mucilage in the cells on transverse or longitudinal sections. When determining the presence of a substance, write “segmented mucilage-containing cells” or “segmented oil-containing cells”.

Keywords: *Artemisia*, subsection *Norvegicae*, achenes, morphology, anatomy, secretory canals of pericarp, mucilage-containing complexes, systematics

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by the institutional research projects of Komarov Botanical Institute RAS “The vascular plants of Eurasia: the systematics, flora and plant resour-

es” (AAAA-A19-119031290052-1) and “Structural and functional bases of development and adaptation of higher plants” (AAAA-A18-118031690084-9) as well as by the projects of Russian Foundation for Basic Research (13-04-01468-a and 16-04-00052-a).

The authors express their sincere gratitude to the former post-graduate student of Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University of the Ministry of Healthcare of the Russian Federation T.H. Yen Nguyen for assistance in the preparation of achene sections, and to the Doctor of Biological Sciences T.I. Kravtsova for fruitful discussion of obtained results, to Professor A.A. Pautov for valuable advice and critical comments when working on the text of the article.

The research was performed using the equipment of the Core Facilities Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia) and the research resource center “Molecular and cell technologies” of the Research Park of St. Petersburg State University.

REFERENCES

- Alexandrov V.G., Savchenko M.I. 1949. Morphologo-anatomical features of the achenes of the Anthemideae tribe as an indicator of the conditions of their growth and habitat. — *Bot. Zhurn.* 34 (2): 129–147 (In Russ.).
- Alexandrov V.G., Savchenko M.I. 1951. Ob osobennostyakh istorii razvitiya ploda i semeni v semeystve slozhnotsvetnykh [About the peculiarities of the history of the development of the fetus and seed in the family of compound flowers]. — *Trudy Botanicheskogo instituta Akademii Nauk SSSR.* 7 (2): 5–98 (In Russ.).
- Amelchenko V.P. 2006. Biosistematika polyney Sibiri. [Biosystematics of Siberian wormwood]. Kemerovo. 237 p.
- Boyko E.V. 2011. Taksonomiya i resursy dal'nevostochnykh vidov semeystva Asteraceae. [Taxonomy and resources of the Far Eastern species of the family]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Vladivostok. 42 p. (In Russ.).
- Boyko E.V. 2013. Micromorphology of achenes of the *Artemisia* species (Anthemideae, Asteraceae). — *Turczaniowia.* 16 (2): 91–105 (In Russ.).
- Denisova G.A. 1989. Terpenoidsoderzhashchie struktury rasteniy [Terpenoid-containing structures of plants]. Leningrad. 141 p. (In Russ.).
- Ehendorfer F. 1964. Notizen zur Cytotaxonomie und Evolution der Gattung *Artemisia*. — *Öster. Bot. Zeitsch.* 111 (1): 84–142.
- Huang Z., Boubriak I., Osborne D.J., Dong M., Gutterman V. 2008. Possible role of pectin-containing mucilage and dew in repairing embryo DNA of seeds adapted to desert conditions. — *Ann. Bot.* 101 (2): 277–283.
- Huang Zh., Gutterman Y., Hu Zh. 2000. Structure and function of mucilaginous achenes of *Artemisia monosperma* in habiting the Negev desert of Israel. — *Israel Journal of Plant Sci.* 48: 255–266.
- Hulten E. 1954. *Artemisia norvegica* Fr. and its allies. — *Nytt Magasin for Botanikk.* Oslo. 3: 63–82.
- Karpova A.P., Yakovleva O.V. 2010. Seed coat structure of *Stubendorffia* (Cruciferae). — *Bot. Zhurn.* 95 (5): 37–42 (In Russ.).
- Karpova A.P., Yakovleva O.V., Veselova P.V. 2010. Features of pericarp and seed coat structure in *Sisymbrium subspinescens* and *S. polymorphum* (Cruciferae). — *Bot. Zhurn.* 95 (12): 1700–1707 (In Russ.).
- Karpova A.P., Yakovleva O.V. 2012. The comparative analysis of species of genus *Stroganowia* (Cruciferae). — *Vestnik St. Petersburg University.* 3 (1): 14–37 (In Russ.).
- Kolalite M.R. 2001. The resin canals ultrastructure of some Araliaceae species. — *Rastitelnye resursy.* 37 (4): 56–62 (In Russ.).
- Kolalite M.R., Oskolski A.A., Richter H., Schmitt G.U. 2003. Bark anatomy and intercellular canals in the stem of *Delarbrea paradoxa* (Araliaceae). — *IAWA Journ.* 24 (2): 139–154.
- Korobkov A.A. 1973. The morpho-anatomical peculiarities of achenes of *Artemisia* spp. in the North-East of the U.S.S.R. — *Bot. Zhurn.* 58 (9): 302–1315 (In Russ.).
- Korobkov A.A. 1981. Wormwood of the North-East of the USSR. Leningrad. 120 p. (In Russ.).
- Krashenninikov I.M. 1946. An essay of phylogenetical analysis of somme Eurasian groups of the genus *Artemisia* L. according the paleogeographic features of Eurasia. — *Materialy po istorii flory i rastitelnosti SSSR* [Materials on the history of flora and vegetation of the USSR]. Vol. 2. P. 87–195 (In Russ.).
- Kreitschitz A. 2009. Biological Properties of Fruit and Seed Slime Envelope: How to Live, Fly, and Not Die. — In: *Functional Surfaces in Biology. Little Structures with Big Effects.* 1: 11–30. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6697-92>
- Kreitschitz A. 2012. Mucilage formation in selected taxa of the genus *Artemisia* L. (Asteraceae, Anthemideae). — *Seed Science Research.* 22: 177–189. <https://doi.org/10.1017/S0960258512000098>
- Lillie R.D. 1969. Histopathologic technic and practical histochemistry. 645 p.
- Ling Y.R. 1992. The old word *Artemisia* Linn. (Compositae). — *Bulletin Botanica research.* 12 (1): 1–108.
- Ling Y.R. 1995. The new world *Artemisia* L. — In: *Advances in Compositae Systematics.* Royal Botanical Gardens, Kew. P. 255–281.
- Melikian A.P., Muradyan L.G. 1975. The main directions of fruit wall and seed coat evolution in subtribe *Chrysantheminae* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 60 (8): 1123–1133 (In Russ.).
- Muradyan L.G. 1968. Anatomiya ploda predstaviteley rodov *Carcinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthis* v svyazi s ikh sistematikoy. [Fruit anatomy of representatives of the genera *Carcinia*, *Dendranthema*, *Spathipappus*, *Trichanthis* in connection with their taxonomy]. — *Akademiya nauk Armyanskoy SSR. Biologicheskii zhurnal Armenii.* 21 (10): 63–67 (In Russ.).
- Muravnik L.E. 2007. Morphology and ultrastructure of the pericarp trichomes in *Juglans* species (Juglandaceae) in relation to synthesis of secondary metabolites. — *Bot. Zhurn.* 92 (11): 1720–1732 (In Russ.).
- Oberprieler C., Himmelreich S., Källersjö M., Vallès J., Watson L.E., Vogt R. 2009. Anthemideae. — In: *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae.* Vienna, Austria. P. 631–666.
- O'Brien T.P., Feder N., McCully M.E. 1964. Polyehromatic Staining of Plant Cell Walls by Toluidine Blue O. — *Protoplasma.* 59: 368–373. <https://doi.org/10.1007/bf01248568>

- Ouyahya A. 1995. Etude anatomique preliminaire des akenes de quelques *Artemisia* dans le basin mediterraneen occidental. — *Comp. Newsl.* 26: 40–48.
- Ouyahya A., Viano J. 1990. Etude au meb du test des akenes du genera *Artemisia*. — *Bol. Soc. Bot.* 63: 99–113.
- Rydberg A. 1916. Anthemideae. — In: *North American Flora*. 34 (3): 244–285.
- Savchenko (Savczenko) M.I. 1949. Methodus anatomomorphologicus ad explicationem situs systematic generis *Brachanthemum applicatus*. — *Botanicheskie materialy Gerbariya Botanicheskogo instituta AN SSSR*. 11: 202–207 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1961. Genus *Ajania* Poljakov. — In: *Flora of the USSR*. Vol. 26. P. 398–411 (In Russ.).
- Yakovleva O.V. 1988. Slime cells of the leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data). — *Bot. Zhurn.* 73 (7): 977–987 (In Russ.).
- Yakovleva O.V. 1990. The formation of slime cells of leaf epidermis in the dicotyledonous plants (electron microscope data). — *Bot. Zhurn.* 75 (10): 1400–1408 (In Russ.).
- Yakovleva O.V., Kravtsova T.I. 1999. Pericarp cell ultrastructure in *Urtica dioica* (Urticaceae). — *Bot. Zhurn.* 84 (7): 33–41 (In Russ.).
- Yakovleva O.V., Korobkov A.A., Boyko E.V. 2002. Structure of mucilage containing cells in achene Pericarp of some species of *Artemisia* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 87 (9): 1–16 (In Russ.).
- Yakovleva O.V., Tuchina N.G., Ivanova A.N. 2010. Semeystvo Goodeniaceae [Family Goodeniaceae]. — In: *Sravnitel'naya anatomiya semyan. Dvudolnye. Lamii-dae, Asteridae*. Sankt-Petersburg. Vol. 7. P. 402–414 (In Russ.).
- Yang X., Baskin C.C., Baskin J.M., Zhang W., Huang Z. 2012. Degradation of seed mucilage by soil microflora promotes early seedling growth of a desert sand dune plant. — *Plant Cell Environ.* 35 (5): 872–883. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02459.x>
- Yang X., Zhang W., Dong M., Boubriak I., Huang Z. 2011. The achene mucilage hydrated in desert dew assists seed cells in maintaining DNA integrity: adaptive strategy of desert plant *Artemisia sphaerocephala*. — *PLoS One*. 6 (9): e24346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024346>
- Zhigzhitzhapova S.V., Randalova T.E., Radnaeva L.D. 2014. Biologically active substances of *Artemisia annua* L. — *Fundamental research*. 12 (11): 2383–2387.

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ НОВЫХ ДЛЯ ФЛОРЫ АРМЕНИИ ВИДОВ РОДА *ALCEA* (MALVACEAE)

© 2022 г. А. С. Алоян^{1,*}, Г. Г. Оганезова^{1,**}

¹ Институт ботаники им. А. Тахтаджяна НАН РА
ул. Ачаряна, 1, Ереван, 0040, Армения

*e-mail: armine.aloyanz@mail.ru

**e-mail: gogar.oganezova@gmail.com

Поступила в редакцию 05.08.22 г.

После доработки 26.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Использование структурных признаков мерикарпиев – единиц дробного плода мальвовых для видов рода *Alcea* в целях систематики – является дискуссионным. В статье, на примере видов *A. persarum*, *A. wilhelminae*, сравниваются макроморфологические признаки плодолистиков и зрелых мерикарпиев. Это позволило выявить их видоспецифичность и с уверенностью утверждать наличие этих видов во флоре Армении. Присутствие этих видов во флоре Армении было обнаружено Э.Ц. Габриэлян в 1973 и 2008 гг., но нигде не было опубликовано.

Ключевые слова: новые виды *Alcea*, флора Армении, мерикарпий

DOI: 10.31857/S000681362212002X

М.М. Ильин еще в 1949 году в обработке семейства мальвовые во “Флоре СССР” отмечал сложность внутривидовой классификации рода *Alcea*, так как очень мало морфологических признаков позволяют определять границы видов этого рода. Дискуссионным является использование для целей систематики структуры такого органа, как плод. Плод мальвовых – схизокарпий, который на стадии цветка представлен фрагмокарпным гинецеем (Bobrov et al., 2009), а в зрелом виде распадается на в разной степени окрыленные мерикарпии. Ильин (Илjin, 1949) считает, что признаки строения мерикарпиев, их окрыленность не пригодны для установления внутривидовых подразделений, так как слишком формальны – близкие виды часто обладают сходным строением.

В 6 томе “Флоры Армении” Э.Ц. Габриэлян (Gabrielian, 1973) приводит 8 видов *Alcea*: *A. sophiae* Iljin, *A. karsiana* (Bordz.) Litv., *A. tabrisiana* (Boiss. et Buhse) Iljin, *A. grossheimii* Iljin, *A. rugosa* Alef., *A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) Iljin, *A. sosnovskyi* Iljin, *A. rosea* L. Как новый вид для флоры Армении, Габриэлян определила *A. persarum* Bornm. emend Zoh. по образцам сборов Я. Мулкиджаняна и М. Григоряна – ЕРЕ 81847, 81848, 81849 за несколько лет до издания 6 тома “Флоры Армении”. Гораздо позже, в 2008 году, несколько гербарных образцов, хранившихся под названиями *A. flavovirens*, *A. tabrisiana*, и ряд образцов среди неопре-

деленных сборов *Alcea* она же определила как *A. wilhelminae* Riedl, что также является новым для флоры страны. До этого *A. wilhelminae* (Riedl, 1976) считался эндемиком Ирана. По какой-то причине данные по обоим новым для Армении видам нигде не опубликованы.

Э.Ц. Габриэлян (Gabrielian, 1973), указывая на сложности при разграничении видов из-за множества переходных форм между их мерикарпиями, с другой стороны, отмечает, что именно эти признаки часто используются ботаниками для целей систематики. Ее наблюдения в природе показали, что признаки строения мерикарпиев зависят от степени их зрелости, что определяется их расположением на стебле растения. Поскольку из-за высокого роста растений *Alcea* в гербарии редко встречаются целые экземпляры, в основном гербаризируют верхушки растений, плодики которых могут быть недозрелыми. В процессе хранения они могут созревать, но при этом окрыленность мерикарпиев не достигает характерной для вида формы. С другой стороны, М. Zohary в 1963 опубликовал монографическую работу – “Taxonomical studies in *Alcea* of South-Western Asia” (Part I, II), где дал очень подробную таксономическую характеристику видов рода *Alcea* в Юго-Западной Азии, используя наряду с другими признаками и строение мерикарпиев. Работая с гербарием, мы, используя в качестве определителя работы Zohary (1963) и “Flora Iranica” (Riedl,



Рис. 1. Гербарный образец *Alcea flavovirens*.

Fig. 1. Herbarium specimen of *Alcea flavovirens*.

1976), убедились в правильности определений Габриэлян.

С целью снять вопрос о возможности использования признаков макроморфологии плодов *Alcea* в систематике, мы решили сравнить строение мерикарпиев видов рода, новых для флоры Армении.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования служили образцы видов *A. persarum*, *A. wilhelminae* и *A. flavovirens*. Макроморфология последнего, по мнению Zohary (1963), имеет сходство с *A. persarum*.

Изученные образцы вышеназванных видов *Alcea* из ERE сравнивались с их описаниями, приведенными у Zohary (1963) и I. Riedl (1976).

Для сравнения и последующего изучения макроморфологии образцов плодолистиков, мерикарпиев сделаны фотоснимки с помощью микроскопа AM Score (HDMI 1080P Camera, China). Гербарий сканирован с помощью HerbScan™ machine number 251; Surrey, UK. Сравнение двух стадий онтогенеза плода — плодолистика и зрелого мерикарпия — снижает риск искажения информации по структуре этого органа. К сожалению, среди имеющегося материала не было плодолистиков *A. persarum*, только зрелые плоды.

Просмотрен и изучен весь материал ERE по видам *A. persarum*, *A. flavovirens*, *A. wilhelminae*.

1. *A. persarum* Bornm. emend Zoh. — Арм. ССР, Зангезур, Бартасский зап., подножье горы Навсар, 6 VII 1959, М. Григорян, det. Э. Габриэлян,



Рис. 2. Гербарный образец *Alcea persarum*.
 Fig. 2. Herbarium specimen of *Alcea persarum*.

81848, 81849*¹(ERE) Арм. ССР, между Мегри и Легвазом, 06 VII 1958, Я. Мулкиджанян, Ш. Асланян, det. Э. Габриэлян, 81847 (ERE).

2. *A. flavovirens* (Boiss. et Buhse) Pjlin – Арм. ССР, Мегринский район, между Ньюади и Мегри, 17 VII 1963, М. Галстян, det. Э. Габриэлян, 81867* (ERE). Нах. АССР, окр. с. Паиз, сухой каменистый склон правого притока р. Нахичеванчай, 17 VII 1972, В. Манакян, det. Э. Габриэлян, 167362* (ERE). Нах. АССР, Нахичеванский район, 3 км выше с. А. Бузгов, каменистые склоны, 1500–1600 м над ур. м., 17 VII 1972, В. Манакян, К. Таманян, det. Э. Габриэлян, 167363, 167364, 167365 (ERE). Арм. ССР, Кафанский район,

окрестности с. Геки, южный склон, можжевелевое редколесье, 21 VI 1985, Э. Габриэлян, det. Э. Габриэлян, 131474 (ERE). Armenia, prov. Tavush, road from Akhtala to Georgia, short after crossroad to Noremberyan, slope E of road, 500 m s. m, 41°12'58" N, 44°53'47" E, 25 VI 2008, G. Fayvush, K. Tamanyan, K. Kugler, E. Vitek, det. A. Papikyan, 193445 (ERE). Armenia, prov. Syunik, c. 10.5 km ENE von Meghri, Aldara, small gorge N of village, from 38°56'46" N, 46°20'53" E to 38°6'52"N, 46°20'57"E, 710–720 m s. m. 38°56'49" N, 46°20'55" E, 18 VI 2008, M. Oganesian, H. Ter-Voskanyan, K. Kugler, E. Vitek, det. A. Papikyan, 193444 (ERE). Armenia, Syunik Province, S slope of Meghri mountain range, between mountain pass and Shvanidzor, above Gimarants locality, 38°58' N, 46°22' E, 1150 m a.s.l., 02 VII 2017,

¹ * С образца сделаны фотографии.



Рис 3. Гербарный образец *Alcea wilhelminae*.
Fig. 3. Herbarium specimen of *Alcea wilhelminae*.

A. Papikyan, N. Hayrapetyan, Sh. Ohanyan, det. I. Arevshatyan, 200317 (ERE).

3. *A. wilhelminae* I. Riedl – Prov. Nachicevan, prope Djulfa (ad fl. Arax), 10 VI 1929, A. Shelkovnikov, E. Kara-Murza, det. Э. Габриэлян, 18599 (ERE). Armenia, prov. Megry, int. p. Bugakiar et Liskvas, 03 VII 1929, A. Shelkovnikov, E. Kara-Murza, det. Э. Габриэлян, 18598 (ERE). Armenia, prov. Zangezour, fauc. Ochci-cai, int. Gedjalan et Kafan, 02 VIII 1929, A. Shelkovnikov, E. Kara-Murza, det. Э. Габриэлян, 18597 (ERE). Арм. ССР, окр. с Мегри, уш. Шванидзор, среднегорная зона, на сухих открытых склонах, 25 V 1945, А. Ахвердов det. Э. Габриэлян 2008, 167367*, 167368, 167369 (ERE). Арм. ССР, Мегринский район, Ньювади,

отроги Мегринского хребта в юго-вост. части района фисташковое редколесье, 700–1700 м над ур. м., 17 VII 1963, В. Манакян, Я. Мулкиджанян, det. Э. Габриэлян, 88611 (ERE). Арм. ССР, Кафанский район, окр. Кафана, левый берег р. Бохчи, 09 VII 1969, Т. Попова, Н. Ханджян, det. Э. Габриэлян, 167378* (ERE). Арм. ССР, Кафанский район, окр. с. Герд, 28 VIII 1972, К. Таманян, det. Э. Габриэлян, 167380 (ERE). Арм. ССР, Мегринский район, окр. с. Агарак, сухие каменные склоны, южная экспозиция, 12 VI 1978, Э. Габриэлян, det. Э. Габриэлян, 167381 (ERE). Арм. ССР, Кафанский район, окрестности с. Н. Анд, берег р. Цав, платановая роща, 06 VII 1979, Э. Габриэлян, det. Э. Габриэлян, 113134 (ERE).

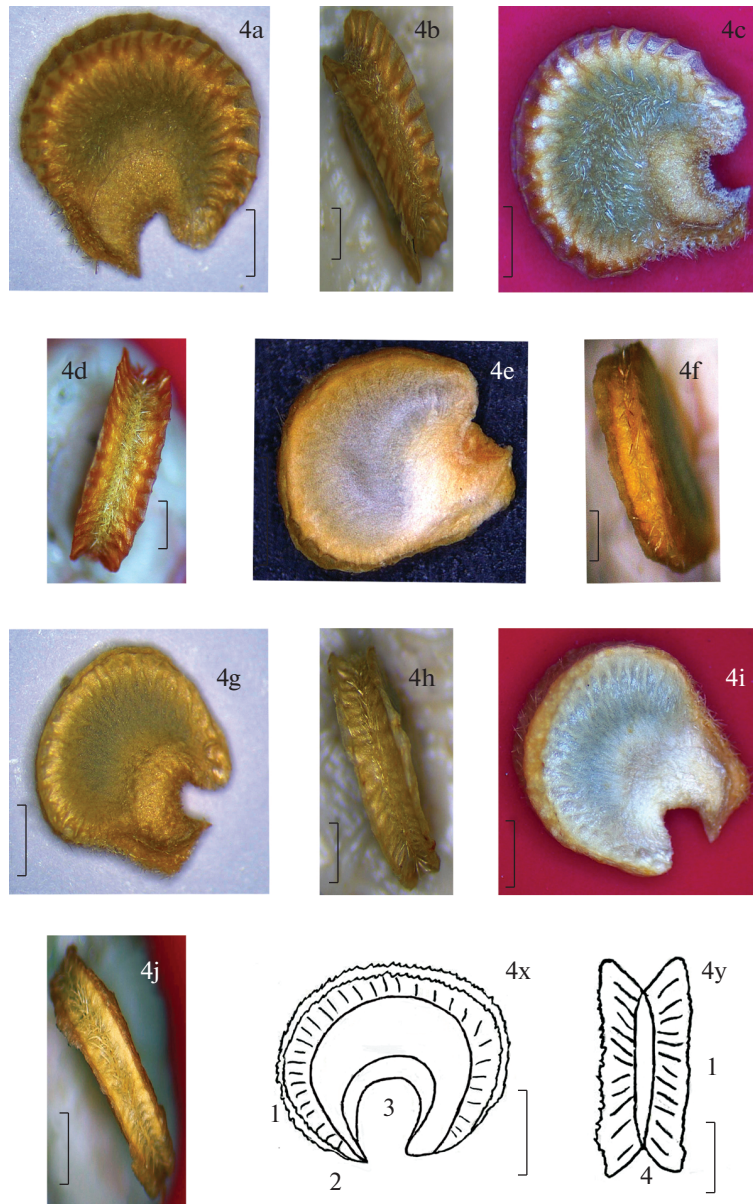


Рис. 4. Плодолистик и мерикарпий *Alcea flavovirens* (a–d): a – плодолистик, вид сбоку; b – плодолистик, вид со спинки; c – мерикарпий, вид сбоку; d – мерикарпий, вид со спинки. Мерикарпий *Alcea persarum* (e, f): e – мерикарпий, вид сбоку; f – мерикарпий, вид со спинки. Плодолистик и мерикарпий *Alcea wilhelminae* (g–j): g – плодолистик, вид сбоку; h – плодолистик, вид со спинки; i – мерикарпий, вид сбоку; j – мерикарпий, вид со спинки; x, y – схематическое изображение мерикарпия: x – вид сбоку: 1 – крыло, 2 – носик, 3 – ложбинка; y – вид со спинки: 1 – крыло, 4 – борозда.

Линейный масштаб = 1 мм.

Fig. 4. Carpel and mericarp of *Alcea flavovirens* (a–d): a – carpel, lateral view; b – carpel, dorsal view; c – mericarp, lateral view; d – mericarp, dorsal view. Mericarp *Alcea persarum* (e, f): e – mericarp, lateral view; f – mericarp, dorsal view. Carpel and mericarp *Alcea wilhelminae* (g–j): g – carpel, lateral view; h – carpel, dorsal view; i – mericarp, lateral view; j – mericarp, dorsal view; x, y – schematic image of mericarpium: x – lateral view: 1 – wing, 2 – beak, 3 – hollow; y – dorsal view: 1 – wing, 4 – furrow. Scale bar = 1 mm.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Э.Ц. Габриэлян определила *Alcea persarum* (рис. 2) как новый вид для Армении в 1959–1960 гг., а другой новый вид *Alcea wilhelminae* (рис. 3) только в 2008 г. Причиной отсутствия данных по

первому виду в издании “Флора Армении” (Gabrielian, 1976), возможно, связаны с тем, что образцы вида, собранные Григоряном и Мулкиджаняном, были не в лучшем состоянии – у них не было цельных листьев, и только половинка одного плода.

Alcea wilhelminae впервые описан I. Riedl во “Flora Iranica” (1976), как эндемик Ирана. Следуя этому описанию, Габриэлян в 2008 г. переопределила некоторые образцы *A. flavovirens* (рис. 1) и *A. tabrisiana* как *Alcea wilhelminae*. Образцы последнего были ею обнаружены и среди неопределенных сборов видов рода *Alcea*.

Изучение показало, что особенности структуры плодолистиков и мерикарпиев (рис. 4х, у) трех видов — *A. flavovirens*, *A. persarum*, *A. wilhelminae* имеют видовые отличия.

Плодолистики *A. flavovirens* (рис. 4а, б) почти округлые, по спинке неглубоко-желобчатые, со слабо развитой крыловидной окраиной, с бороздой, которая доходит до носика. С боков они гладкие, по периферии с поперечными морщинами и с длинными волосками. Волоски присутствуют только у незрелых плодолистиков, позже они опадают.

Зрелые мерикарпии (рис. 4с–д) почковидные, коричневато-золотистые, с развитой ложбинкой, крылья узкие, загнутые, морщинистые, без желобка. С боков голые, гладкие, под микроскопом светящиеся.

Плодолистик *A. wilhelminae* (рис. 4г, h) в контуре дугообразный, охристый, по спинке узко желобчатый и с бороздой, которая доходит до носика. Его крылья узкие, гладкие, по краю рыжеватые. Боковая часть плодолистика радиально морщинистая, голая.

Зрелые мерикарпии (рис. 4и, j) почковидные с четко очерченной ложбинкой, боковая часть серо-голубая. Спинка светло-желтая с хорошо развитыми крыльями, желобком между ними. У этого вида одно из крыльев немного шире другого.

Зрелые мерикарпии *A. persarum* (рис. 4е, f) почти округлые, ложбинка слабо выражена. С боков по краям золотистые, в центральной части — сероватые, радиально морщинистые и голые. По

спинке равномерно-золотистые, желобчатые, с глубокой бороздой, которая доходит до носика. Крылья желобка перепончатые, одинаково хорошо развиты, параллельны друг другу.

Проведенное изучение показало, что в отличие от мнения Ильина (Ијин, 1949) целый ряд признаков мерикарпиев, в том числе и их крыловидные участки у трех сравниваемых видов отличаются и могут быть использованы для их видовой идентификации.

Форма мерикарпиев довольно близка у трех видов, отличия есть в размерах ложбинки, окраске зрелых мерикарпиев. Основные межвидовые отличия связаны со спинкой — степенью развития желобка и обрамляющих его крыльев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные признаки структуры плодолистиков и мерикарпиев отличают сравниваемые три вида рода *Alcea* флоры Армении, что еще раз подтверждает наличие во флоре республики двух новых видов *A. persarum* и *A. wilhelminae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bobrov et al.] Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М. 400 с.
- [Gabrielian] Габриэлян Э.Ц. 1973. Сем. Malvaceae. — В кн.: Флора Армении. Т. 6. Ереван. С. 60–90.
- [Ијин] Ильин М.М. 1949. Сем. Malvaceae Juss. — В кн.: Флора СССР. Т. 15. М.—Л. С. 23–184.
- Riedl I. 1976. Malvaceae. — Flora Iranica. Iss. 120. Graz. P. 1–86.
- Zohary M. 1963. Taxonomical studies in *Alcea* of South-Western Asia. 1. — Bull. Res. Council. of Israel. 11 (4): 210–229.
- Zohary M. 1963. Taxonomical studies in *Alcea* of South-Western Asia. 2. — Israel J. Bot. 12 (1): 1–26.

FRUIT MORPHOLOGY OF THE GENUS *ALCEA* (MALVACEAE) SPECIES NEW TO THE FLORA OF ARMENIA

A. S. Aloyan^{a, #} and G. H. Oganezova^{a, ##}

^a Institute of Botany after A. Takhtajan NAS RA
Acharyan Str., 1, Yerevan, 0040, Armenia

[#]e-mail: armine.aloyanz@mail.ru

^{##}e-mail: gogar.oganezova@gmail.com

The use of structural features of the mericarps — the units of the schizocarp of the Malvaceae — for the purposes of taxonomy of the genus *Alcea* species is debatable. Using the data from *A. persarum* and *A. wilhelminae* as examples, the article compares macromorphological features of their carpels and mature mericarps. The comparison made it possible to reveal their species-specificity and assert with confidence the presence of these species in the flora of Armenia. The existence of these species in the flora of Armenia was discovered by E. Ts. Gabrielian in 1973 and 2008, but was not published anywhere.

Keywords: new species, *Alcea*, flora of Armenia, mericarp

REFERENCES

- Bobrov A.V., Melikyan A.P., Romanov M.S. 2009. Morfo-genez plodov *Magnoliophyta* [Morphogenesis of Magnoliophyta fruits]. Moscow. 400 p. (In Russ.).
- Gabrielian E.Ts. 1973. Family Malvaceae. — In: Flora of Armenia. Vol. 6. Yerevan. P. 60–90 (In Russ.).
- Ilijin M.M. 1949. Family Malvaceae Juss. — In: Flora of the USSR. Vol. 15. Moscow – Leningrad. P. 23–184 (In Russ.).
- Riedl I. 1976. Malvaceae. — Flora Iranica. Iss. 120. Graz. P. 1–86.
- Zohary M. 1963. Taxonomical studies in *Alcea* of South-Western Asia. 1. — Bull. Res. Council. of Israel. 11(4): 210–229.
- Zohary M. 1963. Taxonomical studies in *Alcea* of South-Western Asia. 2. — Israel J. Bot. 12(1): 1–26.

СООБЩЕНИЯ

**МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ROSA* (ROSACEAE) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ
БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕТРА ВЕЛИКОГО**

© 2022 г. В. В. Григорьева^{1,*}, А. И. Капелян^{1,**}, О. А. Гаврилова^{1,***},
Д. А. Брицкий^{1,****}, К. Г. Ткаченко¹

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: mikhailov_val@mail.ru

**e-mail: allakapelian@bk.ru

***e-mail: gavrilo@binran.ru

****e-mail: dmibri@mail.ru

Поступила в редакцию 20.08.2021 г.

После доработки 25.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

С помощью светового, конфокального лазерного и сканирующего электронного микроскопов изучена морфология пыльцы 28 видов рода *Rosa* из розария и парка-дендрария Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Пыльцевые зерна всех исследованных видов средних размеров, 3-бороздно-оровые со струйчатой скульптурой. Видовые различия по пыльце незначительны, проявляются в размерах пыльцевых зерен, очертании эндоапертур и размерах скульптурных элементов экзины. С помощью трансмиссионного электронного микроскопа впервые описан наружный слой столбиков в эктэктине спородермы пыльцевых зерен роз. Использование конфокального микроскопа позволило уточнить строение эндоапертур.

Ключевые слова: *Rosa*, пыльцевые зерна, палиноморфология, интродукция, Ботанический сад Петра Великого

DOI: 10.31857/S0006813622120043

Род *Rosa* L. по оценкам разных авторов объединяет от 150–200 (Wisseman, Ritz, 2007) до 500 видов (Buzunova, 2001; Koopman et al., 2008), распространенных, главным образом, в Северном полушарии в областях умеренно теплого и субтропического климата. Разнообразие мнений об объеме таксонов в роде *Rosa* связано с высоким внутривидовым полиморфизмом. Между видами роз нередко отсутствуют существенные генетические различия (Schanzer, 2011), что объясняется межвидовой гибридизацией, полиплоидией, а также особенностями мейоза и так называемой сбалансированной гетерогамией, характерной для крупнейшей секции *Caninae* (DC.) Ser. (Wisseman, Hellwig, 1997; Ritz, Wisseman, 2003).

В настоящее время коллекция роз Ботанического сада БИН РАН содержит растения, обладающие разными эколого-морфологическими характеристиками, отражающими природное богатство видов, а также большое разнообразие садовых форм, сохраняющих генофонд старых сортов, а также материал для селекции новых сортов (Kapelyan, 2016). На территории парка-

дендрария и в розарии произрастает около 40 видов рода *Rosa* из различных географических областей Земного шара: Европы, Кавказа, Сибири и Дальнего Востока, Средней Азии, Китая, Японии, Северной Америки. Коллекция постоянно пополняется новыми видами, выращиваемыми из семян, полученных из экспедиций и выписанных по обмену.

С целью определения перспективности видов *Rosa* для дальнейшей интродукции и использования в озеленении с 1996 года ведутся регулярные фенологические наблюдения, оценивается обилие цветения и плодоношения экземпляров коллекции (Kapelyan, 2017a, b). Исследование пыльцы растений из коллекции роз БИН РАН до сих пор не проводилось, однако оно имеет практическое значение, поскольку изучение морфологии пыльцевых зерен расширяет представления о степени адаптации видов и сортов в условиях интродукции (Orlova et al., 2019).

Морфология пыльцы разных видов рода *Rosa* изучена достаточно подробно (Reitsma, 1966;

Kupriyanova, Aleshina, 1978; Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005; Wronska-Pilarek, 2011; Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011; Fatemi et al., 2012 и др.). Однако до сих пор не до конца выяснены особенности ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен и строение эндопертур у многих представителей рода *Rosa*.

Цель работы — изучить морфологические особенности пыльцы видов рода *Rosa* из коллекции Ботанического сада им. Петра Великого БИН РАН, а также оценить таксономическое значение палинологических признаков для идентификации некоторых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом исследования стали зрелые пыльцевые зерна 28 видов рода *Rosa*, собранные с растений, произрастающих в парке-дендрарии и розарии Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова в период массового цветения в июне 2019 и 2020 гг. Для получения репрезентативных результатов и увеличения выборки, пыльцу собирали с нескольких растений одного и того же вида.

Для изучения морфологии пыльцевых зерен использовали методы световой (СМ), сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), а также конфокальный лазерный сканирующий микроскоп (КЛСМ). Ультраструктуру оболочки пыльцевых зерен изучали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ). Для светооптического исследования применяли классический ацетолизный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Детали строения поверхности пыльцевых зерен изучали на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Предварительно обработанная ацетолизной смесью пыльца фиксировалась на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем в вакуумной установке производилось напыление сплава золота и палладия.

Описания пыльцевых зерен проводили по общепринятой схеме: описывали тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры ее поверхности (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Количественные показатели основных палиноморфологических характеристик (длина полярной оси и экваториального диаметра, толщина экзины) получены с помощью окулярмикронметра на светооптическом микроскопе Микмед-6 (в каждом образце измеряли не менее 15 пыльцевых зерен). Подсчет деформированных пыльцевых

зерен (выборка — 500 пыльцевых зерен) также осуществляли с помощью СМ. При исследовании с помощью конфокальной микроскопии использовали методику О.А. Гавриловой (Gavrilova, 2014).

Ультраструктуру оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Libra 120 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Пыльники, содержащие пыльцевые зерна, фиксировали в 2.5% растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при комнатной температуре в течение 24 часов, затем в 1%-ном растворе OsO₄ на том же буфере в течение 2 часов. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы изготавливали на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (10 мин).

Названия видов приведены в соответствии с каталогом коллекции роз БИН РАН (Kapelyan, 2002), созданном на основе работ С.В. Юзупчука (Yuzepchuk, 1941), С.Г. Саакова (Saakov, 1973), С.К. Черепанова (Czerepanov, 1981) и И.О. Бузуновой (Buzunova, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные количественные характеристики пыльцевых зерен изученных видов *Rosa* представлены в табл. 1.

Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные (рис. 1, 1, 3, 5), реже широкоэллипсоидальные или почти сфероидальные (рис. 2, 3, 6). В пределах образца соотношение длин полярной оси и экваториального диаметра (P/E), определяющее форму зерна, может незначительно варьировать. В одном цветке одновременно встречаются зерна, слегка отличающиеся по форме (от эллипсоидальных до почти сфероидальных). У некоторых видов в одном цветке наряду с типичными эллипсоидальными или почти сфероидальными пыльцевыми зернами встречаются единичные зерна атипичной яйцевидной формы. В очертании с полюса пыльцевые зерна 3-лопастные, с экватора эллиптические или почти округлые. Мезокольпиумы ромбические или близкие к ромбическому, реже эллиптические. Пыльца изученных роз имеет средние размеры, с максимальной осью не более 50 мкм (в зависимости от формы это либо полярная ось, либо экваториальный диаметр). Самые мелкие пыльцевые зерна характерны для *R. roxburgii* Tratt. (полярная ось 28.5–33.5 мкм, экваториальный диаметр 25.4–30.0 мкм), у *R. pulverulenta* M. Bieb. наряду с более крупными были обнаружены мелкие пыльцевые зерна с длиной полярной оси 25.8 мкм и длиной экваториального диаметра 20.0 мкм. Самая крупная пыльца обна-

Таблица 1. Характеристики пыльцы видов рода *Rosa*
Table 1. Pollen characteristics of the *Rosa* species

№	Исследованный образец Sample	Длина полярной оси (мкм) Polar axis length (µm)	Длина экваториального диаметра (мкм) Equatorial axis length (µm)	Количество деформированной пыльцы (%) Share of deformed pollen (%)	Атипичные пыльцевые зерна Atypical pollen grains
1	<i>R. acicularis</i> Lindl.	39.5–44.9	39.8–44.9	12	Не выявлено Not found
	<i>R. acicularis</i> Lindl.	37.0–44.2	36.5–41.3	15	Не выявлено Not found
2	<i>R. alberti</i> Regel	37.5–44.7	37.6–41.5	11	Не выявлено Not found
	<i>R. alberti</i> Regel	41.6–50.0	36.8–44.8	12	Не выявлено Not found
3	<i>R. altaica</i> Willd.	33.3–45.3	27.0–33.0	10	Не выявлено Not found
	<i>R. altaica</i> Willd.	40.6–45.6	35.4–42.5	10	Не выявлено Not found
4	<i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.	30.0–36.2	25.7–29.5	2	Не выявлено Not found
	<i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.	32.4–38.8	28.7–31.8	2	Единичные 6-апертурные Single 6-aperturate grains
	<i>R. amblyotis</i> C.A. Mey.	32.1–35.8	32.1–34.3	2	Не выявлено Not found
5	<i>R. arkansana</i> Porter	30.0–36.7	28.8–32.5	2	Не выявлено Not found
6	<i>R. buschiana</i> Chrshan.	33.5–38.5	28.5–30.0	15	Не выявлено Not found
7	<i>R. canina</i> L.	30.0–40.0	30.0–38.5	15	Единичные с 1-кольцевой бороздой и 3-синкольпатные Single grains with 1 annular aperture and 3-syncolpate grains
8	<i>R. davurica</i> Pall.	30.0–34.5	29.3–30.0	5	Единичные синкольпатные Single 3-syncolpate grains
	<i>R. davurica</i> Pall.	29.1–36.6	25.8–33.4	2	Единичные 3-синкольпатные и 6-апертурные Single 3-syncolpate and single 6-aperturate grains
9	<i>R. dolichocarpa</i> Galushko	40.0–47.0 (57.0)	40.0–47.0 (57)	99	Не выявлено Not found
10	<i>R. gallica</i> L.	36.8–42.8	34.5–37.6	15	Не выявлено Not found
11	<i>R. glauca</i> Pourr.	34.4–39.2	30.0–35.2	25	2%: 3-синкольпатные, 39.5%: с 1-кольцевой апертурой, 51%: 6-апертурные 2%: 3-syncolpate, 39.5%: grains with 1 annular aperture, 51%: 6-aperturate grains
12	<i>R. gymnocarpa</i> Nutt.	30.0–36.0	27.9–30.0	10	Не выявлено Not found
	<i>R. gymnocarpa</i> Nutt.	32.2–35.9	31.3–34.3	10	Не выявлено Not found
13	<i>R. jundzillii</i> Besser	37.0–38.5	36.0–37.5	25	Единичные 6-апертурные Single 6-aperturate grains

Таблица 1. Продолжение

№	Исследованный образец Sample	Длина полярной оси (мкм) Polar axis length (μm)	Длина экваториального диаметра (мкм) Equatorial axis length (μm)	Количество деформированной пыльцы (%) Share of deformed pollen (%)	Атипичные пыльцевые зерна Atypical pollen grains
14	<i>R. kokanica</i> (Regel) Regel ex Juz.	30.0–36.8	30.0–33.5	3	Не выявлено Not found
	<i>R. kokanica</i> (Regel) Regel ex Juz.	32.8–38.0	31.0–35.5	4	Не выявлено Not found
15	<i>R. majalis</i> Herrm.	42.9–50.0	41.6–45.8	2	Не выявлено Not found
16	<i>R. micrantha</i> Borrer ex Sm.	29.0–37.6	26.8–37.0	25	Единичные 3-синкольпатные Single 3-syncolpate and single 6-aperturate grains
17	<i>R. multiflora</i> Thunb.	33.5–40.0	27.8–32.7	3	Не выявлено Not found
18	<i>R. myriacantha</i> DC.	36.8–45.8	33.5–36.1	9	Не выявлено Not found
	<i>R. myriacantha</i> DC.	42.3–47.0	34.5–42.4	3	Не выявлено Not found
	<i>R. myriacantha</i> DC.	36.0–41.6	36.5–39.9	14	Не выявлено Not found
19	<i>R. omeiensis</i> Rolfe	33.0–41.7	32.7–35.5	2	Не выявлено Not found
20	<i>R. pendulina</i> L.	35.3–41.0	34.2–37.9	3	Не выявлено Not found
21	<i>R. platyacantha</i> Schrenk	30.2–34.0	29.2–32.5	6	Единичные с 1-кольцевой апертурой Single grains with 1 annular aperture
22	<i>R. pulverulenta</i> M. Bieb.	25.8–37.8	20.0–33.7	94	Единичные 6-апертурные Single 6-aperturate grains
	<i>R. pulverulenta</i> M. Bieb.	33.8–38.9	33.4–38.7	94	Единичные 3-синкольпатные, с 1-кольцевой бороздой, 6-апертурные Single grains with 1 annular aperture, 3-syncolpate and 6-aperturate grains
23	<i>R. roxburgii</i> Tratt.	28.5–33.5	25.4–30.0	20	Не выявлено Not found
24	<i>R. rugosa</i> Thunb.	30.0–37.8	30.0–36.1	9	Не выявлено Not found
	<i>R. rugosa</i> Thunb.	32.9–40.9	32.5–35.1	6	Не выявлено Not found
25	<i>R. spinosissima</i> L.	39.9–49.0	33.0–36.2	10	Не выявлено Not found
	<i>R. spinosissima</i> L.	36.4–49.0 (52.5)	35.0–40.0 (52.5)	90	Не выявлено Not found
	<i>R. spinosissima</i> L.	30.0–37.2	29.0–30.0	14	Не выявлено Not found
	<i>R. spinosissima</i> L.	37.1–44.3	37.4–44.7	10	Не выявлено Not found
26	<i>R. sweginzowii</i> Koehne	29.7–37.5	27.0–34.0	23	Не выявлено Not found
	<i>R. sweginzowii</i> Koehne	35.1–39.2	33.8–37.8	23	Не выявлено Not found

Таблица 1. Окончание

№	Исследованный образец Sample	Длина полярной оси (мкм) Polar axis length (µm)	Длина экваториального диаметра (мкм) Equatorial axis length (µm)	Количество деформированной пыльцы (%) Share of deformed pollen (%)	Атипичные пыльцевые зерна Atypical pollen grains
27	<i>Rosa ussuriensis</i> Juz.	30.0–37.3	27.8–34.7	14	Не выявлено Not found
	<i>R. ussuriensis</i> Juz.	30.0–36.5	26.6–30.0	13	Не выявлено Not found
28	<i>R. willmottiae</i> Hemsl.	29.8–33.7	28.3–32.8	67	Не выявлено Not found

ружена у *R. dolichocarpa* Galushko (полярная ось и экваториальный диаметр 40.0–47.0 мкм, а у единичных зерен 57.0 мкм). Крупная пыльца характерна и для *R. spinosissima* L. (полярная ось 36.4–49.0 мкм, экваториальный диаметр 34.3–44.7 мкм). В одном из образцов этого вида встречаются единичные пыльцевые зерна с диаметром 52.5 мкм.

Полученные данные показали, что размеры пыльцевых зерен, содержащихся в одном цветке, у большинства изученных видов роз варьируют незначительно. Однако у некоторых видов эта разница в одном цветке может превышать 10 мкм (например, у одного из экземпляров *R. spinosissima* – 12.6 мкм, а у *R. pulverulenta* – 12 мкм). Существенной разницы в размерах пыльцы у разных растений одного и того же вида, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого, не обнаружено (табл. 1).

Вопрос о вариабельности размеров пыльцевых зерен у разных видов роз неоднократно обсуждался в литературе (Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005, 2015 и др.). Так, измерение 3850 пыльцевых зерен *R. canina* L. (Wronska-Pilarek et al., 2015) позволило авторам сделать вывод об относительно низкой вариабельности биометрических характеристик пыльцы этого вида. При этом самая низкая вариабельность размеров была отмечена в одном цветке, самая большая – в разных популяциях (Wronska-Pilarek et al., 2015). Изучение морфологии пыльцы *R. gallica* L. из 15 районов Южной Польши теми же авторами показало, что разница в размерах пыльцевых зерен этого вида у растений из разных регионов может достигать 25 мкм (Wronska-Pilarek, Boratynska, 2005). Существует мнение, что размеры пыльцевых зерен роз могут зависеть от плоидности растений (Zhou et al., 2008; Le Bris et al., 2011). D.C. Zlesak (2009) на примере большого числа видов и культиваров роз показал, что диплоидные растения производят пыльцу менее 35.6 мкм, тетраплоидные от 35.6–43.7 мкм, гексаплоидные от 43.7 до 47 мкм, а октоплоидные более 47 мкм в диаметре. На основе полученных данных этот автор считает, что

размер пыльцевых зерен может быть использован для установления плоидности экземпляров роз. Корреляция между размерами пыльцевых зерен и уровнем плоидности наблюдается в разных таксонах цветковых растений, например, у видов родов *Oenothera* L. (Onagraceae) (Laws, 1965), *Artemisia* L. (Asteraceae) (Korobkov, 1981), *Avena* L. (Poaceae) (Katsiotis, Forsberg, 1995); *Eriotheca* Schott et Endl. (Malvaceae) (Olivera et al., 2013) и др.

Апертуры у пыльцы роз сложные, каждая состоит из внешней меридионально ориентированной борозды (кольпы) и внутренней эндоапертуры (оры). Борозды длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, с острыми концами и слегка волнистыми краями. Часто борозды с оперкулюмом (крышечкой), который может покрывать мембрану борозды почти по всей ее длине или только ее центральную часть. Иногда вместо оперкулюма сохраняются лишь его фрагменты разного размера и конфигурации. Оперкулюм приподнимается над краями борозд и при исследовании с помощью СМ хорошо виден в полярном положении зерна. СЭМ показывает, что оперкулюмы у пыльцы всех изученных видов имеют такую же струйчатую скульптуру, как и вся поверхность пыльцевого зерна. Размеры и форма оперкулюма сильно варьируют в пределах одного цветка, встречаются зерна как с оперкулюмом, так и без него (рис. 3, 1–7). В литературе нет единого мнения о таксономической значимости этого признака пыльцы роз. Так D. Wronska-Pilarek и А.М. Jagodzinski (2011) отмечают, что R. Poppek в 1996 г. по размеру, форме, рельефу их поверхности выделил 6 типов оперкулюмов и считал особенностью этой структуры важным дополнительным признаком видового уровня в роде *Rosa* (цитата по Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Другие авторы полагают, что из-за высокой изменчивости этот признак не может иметь важного диагностического значения (Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Эти же авторы отмечают, что оперкулюм легко можно спутать со структурами другого происхождения, например, с выпячиванием мембраны

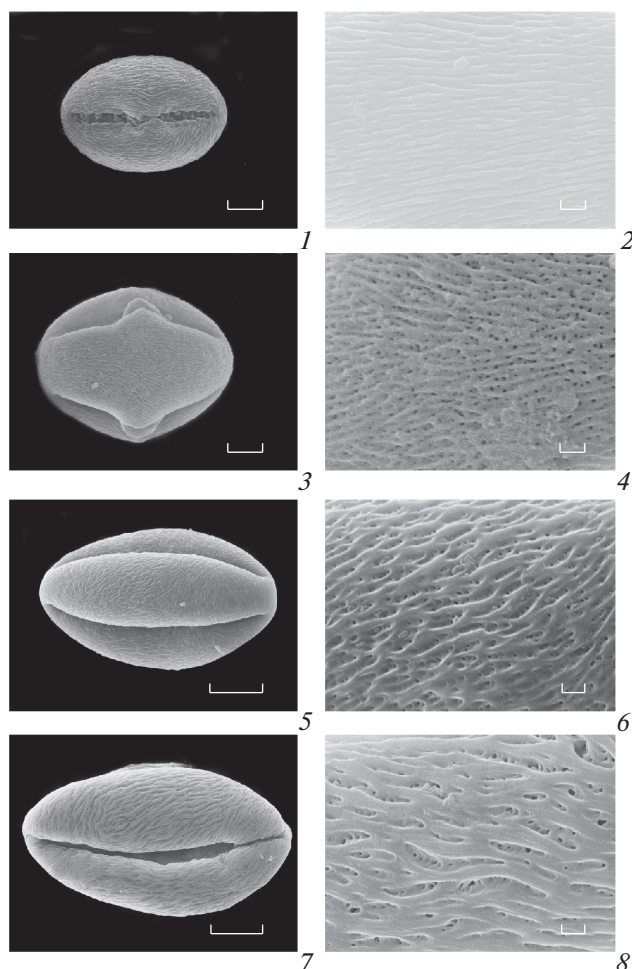


Рис. 1. Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ).

1, 2 – *R. roxburgii*; 3, 4 – *R. sweginzowii*; 5, 6 – *R. acicularis*; 7, 8 – *R. majalis*; 1, 3, 5, 7 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 2, 4, 6, 8 – скульптура поверхности. Масштабные линейки, мкм: 1, 3, 5, 7 – 5; 2, 4, 6, 8 – 1.

Fig. 1. Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM). 1, 2 – *R. roxburgii*; 3, 4 – *R. sweginzowii*; 5, 6 – *R. acicularis*; 7, 8 – *R. majalis*; 1, 3, 5, 7 – equatorial view of pollen grain. 2, 4, 6, 8 – details of ornamentation. Scale bars, μm : 1, 3, 5, 7 – 5; 2, 4, 6, 8 – 1.

в области оры. В связи с этим следует отметить, что ошибки возможны только в случае изучения с помощью СЭМ необработанной ацетолитной смесью или кислотой пыльцы. Оперкулы сохраняются при обработке пыльцы, тогда как все содержимое разрушается и никаких выпячиваний быть не может. Полученные нами данные показывают высокую степень индивидуальной изменчивости оперкулюмов, что, вероятно, свидетельствует об отсутствии таксономической значимости этого признака для пыльцы роз. Характерной особенностью пыльцы изученных видов рода *Rosa* является замок, прикрывающий борозду в месте расположения оры (рис. 1, 1; 2, 1, 4). В

одном цветке встречаются зерна как с хорошо развитым замком, так и без него. Таким образом, этот признак, так же как и оперкулюм, не является диагностическим для пыльцы отдельных видов роз.

Оры (эндоапертуры) у пыльцы роз обычно описывают как округлые или овальные (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). Л.А. Куприянова (Kupriyanova, Aleshina, 1978) называет апертурный тип пыльцы роз бороздно-поровым, тем самым считая ору округлой. У пыльцы большинства исследованных нами видов роз оры слабо просматриваются при светооптическом исследовании и имеют нечеткие очертания. Однако у некоторых видов роз (например, у *R. majalis* Herrm.) пыльцевые зерна характеризуются четко очерченными и хорошо заметными орами. В одном цветке довольно часто встречаются пыльцевые зерна с разнообразным очертанием ор (экваториально вытянутые прямоугольные с неясными концами, округлые в границах борозды, с расширяющимися частями за краями борозды (в очертаниях напоминающими силуэт бабочки, Н-образные), веретеновидные, сильно сжатые в центре борозды).

Можно ли использовать формы ор в качестве таксономического признака, позволяющего различать виды? Насколько этот признак стабилен? По данным СМ можно выделить 2 основных варианта очертания ор: экваториально вытянутые (например, *R. pimpinellifolia* L., *R. pendulina* L.) и округлые или овальные, не заходящие за края борозд (например, *R. davurica* Pall.) с многочисленными промежуточными вариантами. При светооптическом исследовании не удается выяснить, заходят ли оры за края борозд или ограничены краями борозд, имеют округлую или овальную форму или слегка вытянуты по экваториальной оси.

Исследование эндоапертур с помощью КЛСМ показало, что у пыльцы роз можно выделить два варианта ор: 1. Оры, которые при световом микроскопировании выглядят как экваториально вытянутые и состоят из 3 частей. В центре борозды заметно утончение оболочки округлой формы (собственно ора), а за краями борозд, более или менее параллельно ее краям расположены тонкие участки экзины в форме полумесяцев (рис. 3, 9). 2. Оры не заходят за края борозд (рис. 3, 12). Данные КЛСМ позволяют объяснить наблюдаемое многообразие ор у пыльцы из одного цветка роз. Серповидные тонкие участки экзины могут располагаться на разном расстоянии от краев борозды, чем больше это расстояние, тем более вытянутой выглядит ора в СМ. При отсутствии таких утончений экзины наблюдается лишь главная часть оры округлой формы, не заходящая за края борозд. Если края борозд по каким-то причинам сближаются, то очертание оры из округлого трансформируется в овальное, вытянутое по полярной оси. Из сказанного понятно, что пластич-

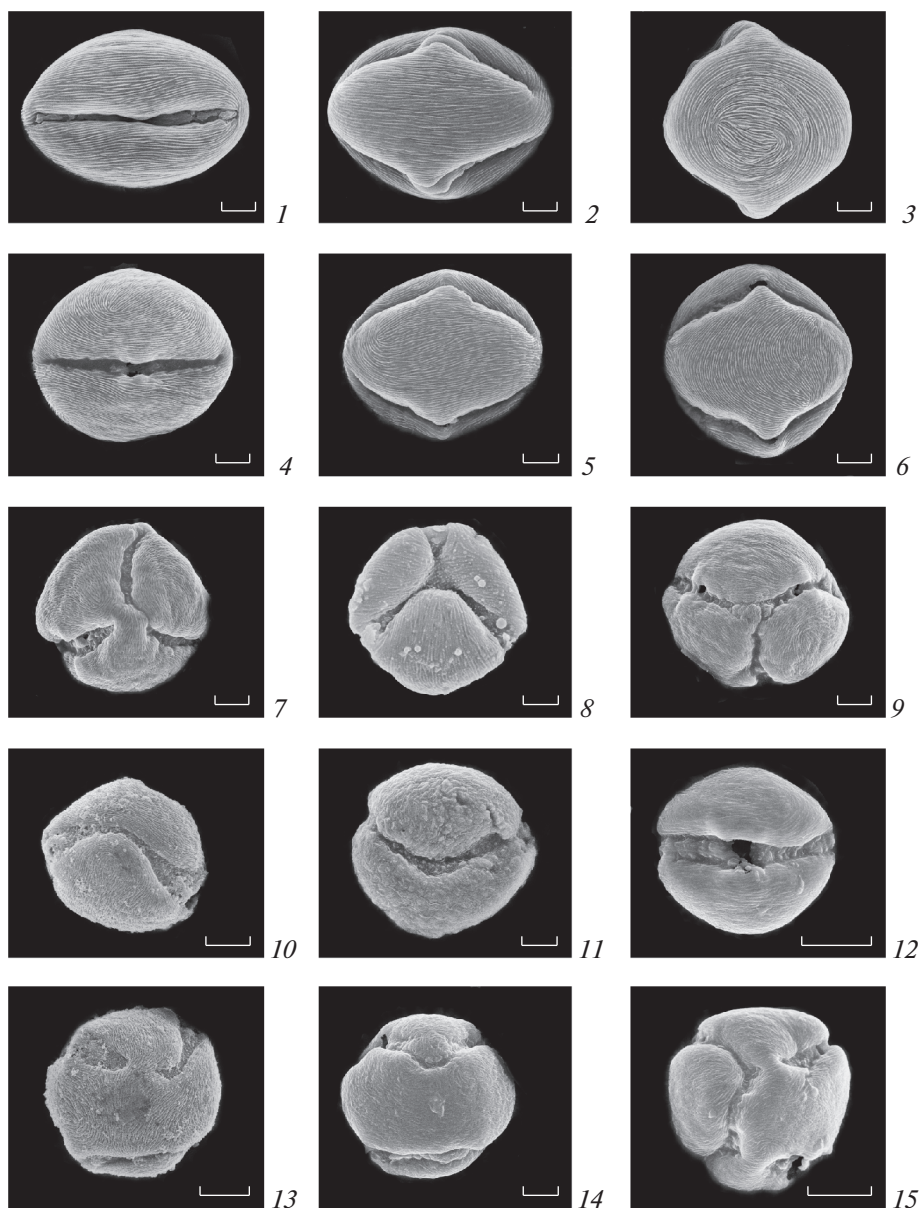


Рис. 2. Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ).

1–3 – *R. myriacantha*; 4–6 – *R. gallica*; 7 – *R. glauca*; 8 – *R. davurica*; 9 – *R. micrantha*; 10, 13 – *R. acicularis*; 11, 14 – *R. pulverulenta*; 12 – *R. canina*; 15 – *R. amblyotis*. 1–6 – общий вид с экватора типичного пыльцевого зерна. 7–9 – общий вид с полюса атипичного 3 – синкольпатного пыльцевого зерна. 10–15 – общий вид атипичного пыльцевого зерна. Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 5.

Fig. 2. Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM).

1–3 – *R. myriacantha*; 4–6 – *R. gallica*; 7 – *R. glauca*; 8 – *R. davurica*; 9 – *R. micrantha*; 10, 13 – *R. acicularis*; 11, 14 – *R. pulverulenta*; 12 – *R. canina*; 15 – *R. amblyotis*. 1–6 – equatorial view of a typical pollen grain. 7–9 – polar view of an atypical pollen grain (3-syncolpate). 10–15 – general view of an atypical pollen grain. Scale bars, μm : 1–15 – 5.

ность признаков очертаний и размеров ор не позволяют разделить пыльцу изученных роз на группы.

По данным светооптической микроскопии экзина пыльцевых зерен тонкая, она составляет 1.5–2.0 мкм, ее слои и столбики эктэкзины у пыльцы большинства исследованных видов не просматриваются или едва заметны. Проведен-

ное с помощью ТЭМ исследование ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен *R. amblyotis* С. А. Меу. показало, что на ультратонких срезах спородермы отчетливо видны эктэкзина, эндэкзина и интина (рис. 4). Эктэкзина тектатно-колумеллярная. Тектум толстый, до 0.35 мкм толщиной, гомогенный, на поверхности с узкими

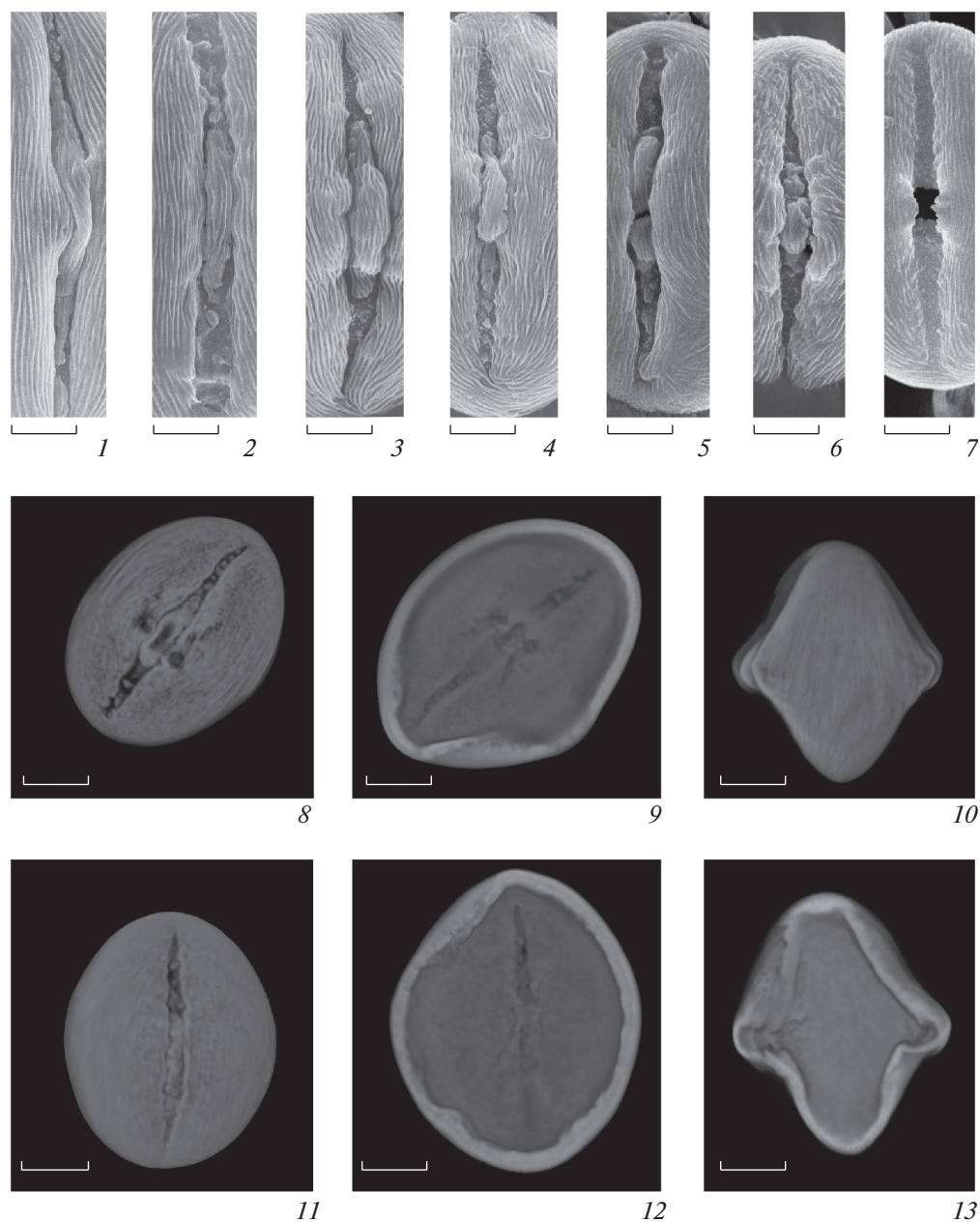


Рис. 3. Морфология пыльцы представителей рода *Rosa* (СЭМ, КЛСМ)

1, 11–13 – *R. spinosissima*; 2 – *R. micrantha*; 3, 4 – *R. altaica*; 5 – *R. kokanica*; 6–7 – *R. amblyotis*; 8–10 – *R. davurica*. 1–7 – борозды (СЭМ). 8–13 – эндопертуры. Масштабные линейки, мкм: 1–13 – 5.

Fig. 3. Pollen morphology of the genus *Rosa* species (SEM, CLSM)

1, 11–13 – *R. spinosissima*; 2 – *R. micrantha*; 3, 4 – *R. altaica*; 5 – *R. kokanica*; 6–7 – *R. amblyotis*; 8–10 – *R. davurica*. 1–7 – colpus (SEM). 8–13 – endoaperture (CLSM). Scale bars, μm : 1–13 – 5.

струйками, которые на срезе имеют треугольные очертания. Снаружи тектум покрыт тонкой электронноплотной пленкой, состоящей из мелких, плотно прилегающих друг к другу гранул. Тектум пронизан немногочисленными перфорациями около 0.08 мкм в диаметре. Под тектумом расположен ряд тонких (0.05 мкм в диаметре) и невысоких (0.08 мкм высотой) столбчатых структур. Этот

ряд маленьких “столбиков” (рис. 4, 2, 3), вероятно, можно считать инфратектумом, по аналогии с наружным слоем столбиков у пыльцы представителей семейства Asteraceae (Grigoryeva et al., 2009). Ниже располагается слой более крупных столбиков (колумелл) (0.19 мкм высотой и 0.12 мкм в диаметре), которые опираются на гомогенный подстилающий слой, около 0.12 мкм толщиной.

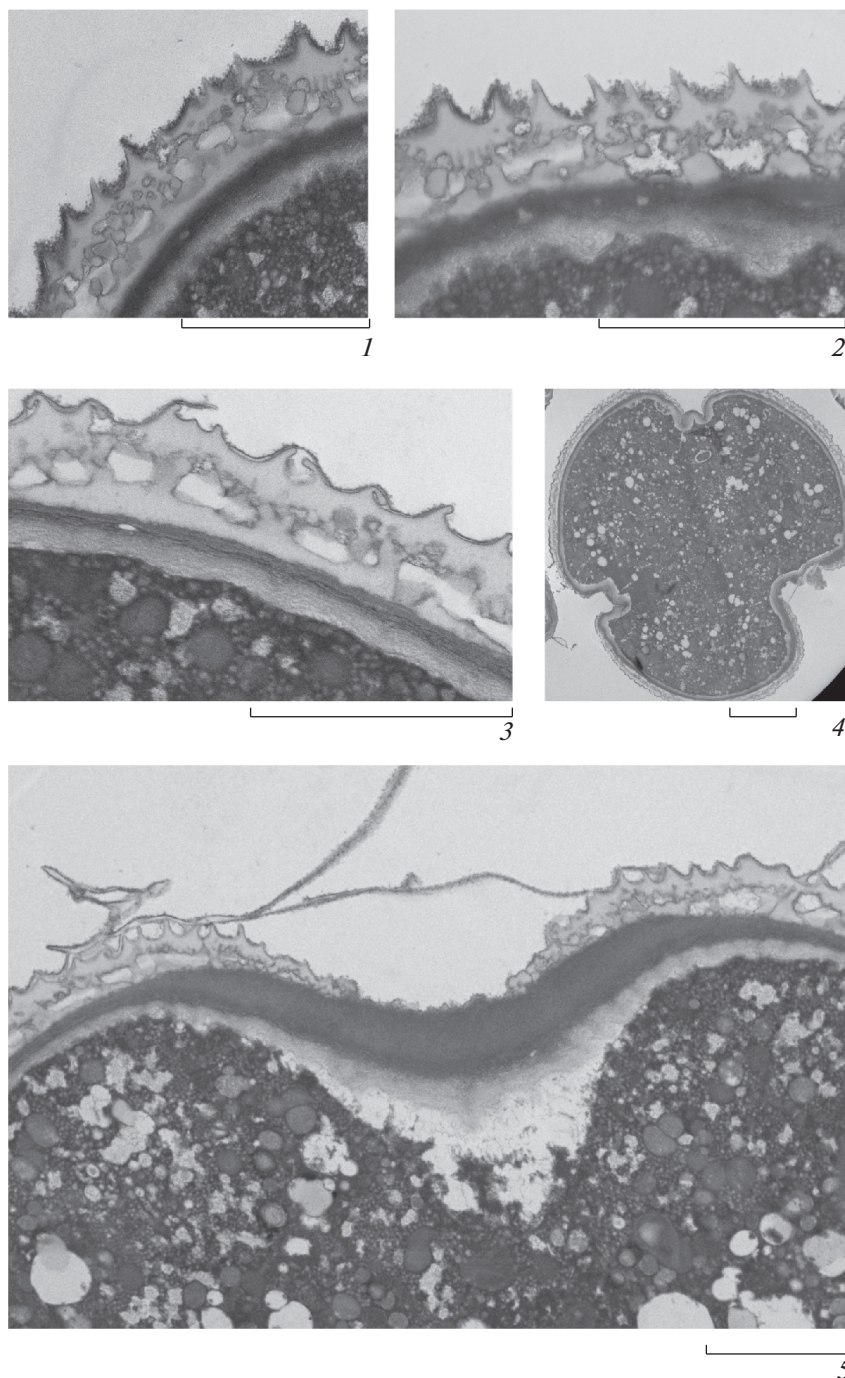


Рис. 4. Ультратонкие срезы спородермы *R. amblyotis* (ТЕМ).

1–3 – межапертурный участок; 4 – общий вид с полюса; 5 – апертюра. Масштабные линейки, мкм: 1–3 – 0.5; 4 – 5; 5 – 2.

Fig. 4. Ultra-thin sections of sporoderm in *R. amblyotis* (ТЕМ).

1–3 – interapertural site; 4 – polar view; 5 – aperture. Scale bars, μm : 1–3 – 0.5; 4 – 5; 5 – 2.

Эндэксина заметно тоньше эктэксина, около 0.15 мкм на межапертурных участках, более электронноплотная, на срезах выглядит более темной по сравнению со структурами эктэксина, имеет ламеллярную структуру. Ламеллы плотно прилегают друг к другу, поэтому на срезах эндэксина

часто выглядит темным гомогенным слоем. Интина образована тонкими фибриллами и имеет меньшую электронную плотность по сравнению с эндэксиной (на срезах выглядит более светлой). Толщина интины на межапертурных участках составляет около 0.25 мкм и увеличивается в обла-

сти апертуры до 0.7 мкм. Эктэксина в зоне апертуры отсутствует. Мембрана борозды образована толстым слоем интины и очень тонким слоем эндэксина (рис. 4, 5).

Скульптура у пыльцы всех изученных видов струйчатая (рис. 1, 2, 4, 6, 8). Струйки у пыльцы разных видов роз различаются размерами (шириной и длиной), поэтому их четкость при светооптическом исследовании неодинакова. СЭМ позволяет уточнить некоторые детали скульптуры. У пыльцы большинства изученных видов струйки длинные, узкие (не более 0.25 мкм шириной), чаще заостренные (треугольные в поперечном сечении), реже плоские. Ширина струек и их длина у пыльцы разных видов роз несколько различается. Самые широкие (до 0.7–0.8 мкм шириной) и самые короткие струйки характерны для пыльцы *R. majalis* (рис. 1, 8). Пыльцевые зерна в одном цветке могут различаться расположением струек. Можно выделить следующие варианты расположения струек на поверхности пыльцевых зерен.

1. Меридиональное расположение. Струйки идут от одного полюса к другому, почти параллельно, довольно плотно прилегая друг к другу (рис. 2, 1, 2).

2. Струйки образуют концентрические кольца в экваториальной зоне мезокольпиума (рис. 2, 3).

3. Струйки расположены полукольцами в экваториальной зоне мезокольпиума (рис. 2, 6).

4. Струйки образуют концентрические кольца на полюсах пыльцевого зерна.

Плотность примыкания струек друг другу у пыльцы разных видов роз также неодинакова. Струйки плотно прилегают друг к другу, либо расходятся на расстояния, сопоставимые с их шириной. У пыльцы ряда видов промежутки между струйками заметно превышают их ширину. В углублениях между струйками имеются перфорации. По числу и размерам перфораций можно выделить 2 варианта скульптур: перфорации очень мелкие, редкие и перфорации довольно крупные, многочисленные. Четкую границу между двумя вариантами скульптур провести невозможно, поскольку для некоторых видов характерны пыльцевые зерна со скульптурой промежуточных типов.

Большинство палинологов, изучающих пыльцу представителей семейства Rosaceae, отмечают, что особенности скульптуры экзины имеют таксономическое значение, как на родовом, так и на видовом уровне. При этом определяющими считаются ширина, длина струек, расстояние между ними, размер и число перфораций, расположенных в желобках между ними (Eide 1981; Ueda, Tomita, 1989; Hebd, Chinnappa 1990; Ueda 1992). Y. Ueda и H. Tomita (1989) выделили 6 типов и 3 подтипа скульптур пыльцы у исследованных ими видов. Полученные нами данные не согласуются с данными этих авторов, но подтверждают

выводы тех исследователей, которые полагают, что число перфораций не является диагностическим признаком на уровне секций и подродов, поскольку пыльца с одинаковым числом перфораций была обнаружена у видов из разных секций и даже подродов (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). При этом ширина струек, расстояние между ними и число перфораций между струйками на поверхности пыльцы могут быть характеристиками отдельных видов. Следует отметить, что при анализе скульптуры некоторые авторы не принимают в расчет факт, что мелкие детали скульптуры, прежде всего перфорации, нередко маскируются тонкой пленкой, покрывающей поверхность пыльцевого зерна. Наличие этой пленки затрудняет анализ скульптуры поверхности пыльцы представителей рода *Rosa* на СЭМ и может приводить к ошибочной интерпретации полученных результатов. Просмотр большого числа пыльцевых зерен, предварительно обработанных ацетиловым раствором, позволяет избежать ошибок в трактовке особенностей скульптуры у пыльцы роз.

Согласно M. Shinwari и V.A. Khan (2004), основные палинологические характеристики (толщина экзины, форма, длина полярной оси и экваториального диаметра, длина борозд) являются полезными критериями для разграничения видов рода *Rosa*. Полученные нами данные по морфологии пыльцы видов *Rosa* из коллекции Ботанического сада им. Петра Великого согласуются с выводами тех авторов, которые считают, что по палинологическим признакам возможна идентификация только некоторых видов роз (Wronska-Pilarek, Jagodzinski, 2011). Из изученных нами видов рода *Rosa* только пыльца *R. majalis* достоверно отличается от пыльцы других роз широкими, короткими струйками на поверхности экзины и крупными отчетливыми орами. Палиноморфологические различия у других изученных видов выражены незначительно.

Как уже отмечалось выше, многие признаки изученной пыльцы роз (форма пыльцевого зерна, очертания эндоапертур, морфология оперкулюма) не являются стабильными и варьируют не только в пределах вида, но и одного цветка.

По числу, строению и расположению апертур устанавливаются типы пыльцы (3-бороздный, 3-бороздно-оровый, поровый и т.д.), которые являются важной палиноморфологической характеристикой вида (Kupriyanova, Aleshina, 1972). В литературе описаны случаи, когда в одном цветке наряду с численно преобладающей пылью одного какого-то типа (в зависимости от таксона) встречается небольшое количество (в большинстве случаев единичные зерна) так называемой атипичной пыльцы с другим числом и (или) расположением апертур (Pozhidaev, 1993, 1995 и др.). Такая атипичная пыльца имеет сходную с типич-

ной форму, размеры, скульптуру, ультраструктуру оболочек, лишена каких-либо вмятин на поверхности. Отличается от типичной только числом и (или) расположением апертур. В большинстве случаев она фертильная и способна к прорастанию (Dajoz et al., 1991, 1993; Mignot et al., 1994; Till-Bottraud et al., 1999 и др.). В палиноморфологических исследованиях атипичные пыльцевые зерна, которые отличаются от типичных только числом и расположением апертур, принято отличать от деформированных. Последние характеризуются большим числом вмятин, вплоть до полного изменения формы зерна, значительно отличаются от типичных размерами, у таких зерен бывает сложно определить тип и число апертур (Pozhidaev, 1993, 1995, 1998).

Атипичные пыльцевые зерна выявлены только у 9 (*R. amblyotis*, *R. canina*, *R. davurica*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca* Pourg., *R. jundzillii* Besser, *R. micrantha* Bogger ex Sm., *R. platyacantha* Schrenk, *R. pulverulenta* M. Bieb.) из 28 изученных видов роз. Из всего многообразия атипичных пыльцевых зерен, описанного в литературе (Pozhidaev, 1993, 1995, 1998) для разных растений с 3-бороздно-оровой пыльцой, у изученных нами видов роз обнаружено только 3 варианта отклонений от основного палинотипа.

1. Пыльцевые зерна с одной кольцевой апертурой, лежащей в экваториальной плоскости (рис. 2, 12) или слегка согнутой, субэкваториальной (рис. 2, 10, 11). *R. canina*, *R. platyacantha*, *R. pulverulenta*.

2. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые с косо расположенными бороздами (*R. glauca*).

3. Пыльцевые зерна слитно-3-бороздно-оровые (синкольпатные). *R. canina*, *R. davurica*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca*, *R. micrantha*, *R. pulverulenta* (рис. 2, 7–9).

4. Пыльцевые зерна с числом апертур более 3 (6-апертурные и переходные к нему формы). *R. amblyotis*, *R. dolichocarpa*, *R. glauca*, *R. jundzillii*, *R. micrantha*, *R. pulverulenta* (рис. 2, 13–15).

У конкретного экземпляра одного вида роз возможны различные комбинации атипичных форм пыльцы (табл. 1). Так, например, из 3 изученных образцов *R. amblyotis* атипичные (6-апертурные) пыльцевые зерна обнаружены только в одном из них.

В одном из 2 образцов *R. pulverulenta* встречаются 3 варианта отклонений (синкольпатные, с одной кольцевой апертурой и 6-апертурные), а в другом образце этого же вида только один из них (6-апертурные пыльцевые зерна). 2 варианта отклонений (пыльцевые зерна с одной кольцевой апертурой и синкольпатные) выявлены у *R. canina*. У *R. micrantha*, *R. dolichocarpa* обнаружены синкольпатные и 6-апертурные пыльцевые зерна.

У 8 из 9 перечисленных видов атипичные формы пыльцы представлены единичными зернами (в процентном выражении это – сотые доли процента) и только в цветках *R. glauca* преобладает атипичная пыльца (92.5%). Атипичные зерна представлены у этого вида 4 вариантами (51% – 6-апертурные, 39.5% – с одной кольцевой апертурой, 2% – 3-синкольпатные и 3-бороздно-оровые с косо расположенными бороздами).

Обнаруженные у изученных видов *Rosa* отклоняющиеся формы пыльцы ранее были описаны в неродственных таксонах цветковых растений с 3-бороздной или 3-бороздно-оровой пыльцой и представляют часть рядов, связывающих типичные и нетипичные формы пыльцы (Pozhidaev, 1993, 1995 и др.). Причины появления в одном цветке и даже пыльнике пыльцевых зерен с иным числом и расположением апертур пока остаются предметом дискуссии. Существуют разные точки зрения на этот счет. Согласно одному из распространенных предположений, техногенные загрязнения окружающей среды, в том числе повышенный уровень радиации, приводят к появлению и увеличению числа аномальных (в том числе по признаку числа и расположения апертур) пыльцевых зерен (Dzyuba, 2006; Dzyuba et al., 2006; Datta et al., 2009 и др.). Механизмы появления у одного растения, а часто и одного цветка пыльцевых зерен с другим числом и расположением апертур по сравнению с основным типом пока не ясны. В настоящее время ведутся работы по выявлению генов, влияющих на число апертур на примере модельного объекта *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., для которого получены линии с безапертурными, 4-бороздными и 6-апертурными пыльцевыми зернами (Dobritsa, Coerper, 2012; Prieu et al., 2016 и др.).

Подсчет деформированных пыльцевых зерен при светооптическом исследовании пыльцы роз, показал, что для большинства изученных видов рода *Rosa* характерно низкое количество таких зерен (табл. 1). Меньше всего деформированных зерен обнаружено у *R. amblyotis*, *R. majalis*, *R. omeiensis* Rolfe (не более 2%). У большинства изученных видов от 3 до 15%. У *R. sweginzowii* – 23% зерен, у 3 видов (*R. glauca*, *R. micrantha*, *R. jundzillii*) – 25%. Самое большое количество деформированных пыльцевых зерен было обнаружено у 3 видов: *R. willmottiae* Hemsl. (67%), *R. pulverulenta* (94%) и *R. dolichocarpa* (99%).

Большое количество деформированной пыльцы (90%) выявлено у одного из 4 изученных растений *R. spinosissima*, тогда как у остальных изученных экземпляров этого вида число деформированных зерен гораздо ниже (от 10 до 14%). Причины такого явления требуют дополнительных исследований, как в условиях интродукции, так и в естественных местах обитания.

Таким образом, большинство изученных роз продуцирует пыльцу без видимых морфологических нарушений, что в высокой степени вероятности может указывать на успешную интродукцию этих видов рода *Rosa* в климатических условиях г. Санкт-Петербурга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный палиноморфологический анализ 28 видов рода *Rosa*, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого БИН РАН (Санкт-Петербург) показал, что пыльца всех изученных видов характеризуется средними размерами, струйчатой скульптурой экзины и относится к одному 3-бороздно-оровому палинотипу. Полученные данные согласуются с выводами других авторов, которые считают, что по признакам пыльцы возможна идентификация лишь нескольких видов роз (Wrońska-Pilarek, Jagodziński, 2011). Это обусловлено высоким уровнем сходства морфологических признаков пыльцы разных видов роз с одной стороны и довольно высокой вариабельностью палиноморфологических признаков не только у одного вида, но и у одного растения и даже цветка. Из всех изученных нами видов рода *Rosa* достоверно можно определить только пыльцу одного вида — *R. majalis*, которая характеризуется короткими и довольно широкими (по сравнению с пыльцой других изученных роз) струйками на поверхности экзины и отчетливыми крупными орами.

Большинство изученных видов рода *Rosa*, интродуцированных в условиях климата Петербурга, с его влажностью, длиной светового дня летом и частыми колебаниями температур в зимнее время, в одном из центральных районов мегаполиса, окруженного оживленными автомобильными магистралями, тем не менее, продуцирует пыльцу без видимых морфологических отклонений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзаданий по темам “Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)” (122011900031-0) и “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений, ААА-А18-118031690084-9”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Bualt et al.] Бялт В.В., Фирсов Г.А., Бялт А.В., Орлова Л.В. 2019. Обзор культурной флоры Санкт-Петербурга (Россия). М. 180 с.

- Bruun H.H. 2006. Prospects for biocontrol of invasive *Rosa rugosa*. — *BioControl*. 51 (2): 141–181. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-6757-6>
- [Buzunova] Бузунова И.О. 2001. Роза, шиповник — *Rosa* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 329–361.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1981. Сосудистые растения СССР. Л. 509 с.
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253 (5015): 66–68. <https://doi.org/10.1126/science.253.5015.66>
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47 (4): 1080–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Datta S.K., Datta K., Chatterjee J. 2009. Cyto-palynological, biochemical and molecular characterization of original and induced mutants of garden *Chrysanthemum*. — In: Induced plant mutation in the genomics era. Rome. P. 450–452.
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein in aperture pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24 (11): 4452–4464. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- [Dzyuba] Дзюба О.Ф. 2006. Палиноиндикация качества окружающей среды. СПб. 197 с.
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — *Paleontol. J.* 40 (supl. 5): 590–594. <https://doi.org/10.1134/s0031030106110062>
- Eide F. 1981. Key for Northwest European Rosaceae pollen. — *Grana*. 20 (2): 101–118. <https://doi.org/10.1080/00173138109427651>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.
- Fatemi N., Attar F., Assareh M.H., Hamzehee B. 2012. Pollen morphology of the genus *Rosa* L. (Rosaceae) in Iran. — *Iran. J. Bot.* 18 (2): 284–293.
- Flora of China. FOC. Vol. 9. P. 357. www.eFloras.org
- [Galushko] Галушко А.И. 1960. О нахождении на Кавказе *Rosa glabrifolia* С.А.М. — Ботан. материалы Гербария Ботан. ин-та им. Комарова. 20: 194–204.
- [Gavrilova] Гаврилова О.А. 2014. Применение конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ) для исследования морфологии оболочки пыльцевых зерен. — *Бот. журн.* 99 (10): 1139–1147.
- [Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Коробков А.А., Токарев П.И. 2009. Палиноморфология рода *Artemisia* L. (Asteraceae). — *Бот. журн.* 94 (3): 328–351.
- Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Studies on pollen morphology of Rosaceae in Canada. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 64 (1–4): 103–108. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
- Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. 2006. М. 799 с.
- [Ivanov] Иванов А.Л. 2002. Редкие и исчезающие растения Ставрополя. Ставрополь. 352 с.
- [Kapel'yan] Капельян А.И. 2002. Коллекция рода *Rosa*. — В кн.: Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб. С. 167–178.

- [Karélyan] Капелян А.И. 2016. Коллекция роз в Ботаническом саду БИН РАН. — В сб.: Материалы шестой науч. конф. “Биологическое разнообразие. Интродукция растений”. СПб. С. 145–147.
- [Karélyan] Капелян А.И. 2017а. Привитые и корнесобственные розы в ботаническом саду Петра Великого. — Сб. научных трудов ГНБС. 145: 271–274.
- [Karélyan] Капелян А.И. 2017б. История интродукции видов рода *Rosa* L. в Санкт-Петербурге. — Плодоводство и ягодоводство России. 51: 155–163.
- Katsiotis A., Forsberg R.A. 1995. Pollen grain size in four ploidy levels of genus *Avena*. — *Euphytica*. 83 (2): 103–108. <https://doi.org/10.1007/BFO1678036>
- Koopman W.J.M., Wissemann V., de Cock K., Van Huylbroeck J., de Riek J., Sabatino G.J.H., Visser D., Vosman B., Ritz C., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M., Smulders M.J.M. 2008. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae). — *Am. J. Bot.* 95 (3): 353–366. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.3.353>
- [Korobkov] Коробков А.А. 1981. Полюны Северо-Востока СССР. Л. 120 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. С. 48–51.
- [Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 2. Л. С. 109–111.
- [K'osev] Къосев П.А. 2014. Русский травник. Описание и применение лекарственных растений. М. 896 с.
- Laws H.M. 1965. Pollen grain morphology of polyploid *Oenotheras*. — *J. Heredity*. 56 (1): 18–21.
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14 (2): 109–122. <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>
- [Orlova et al.] Орлова С.Ю., Павлов А.В., Вержук В.Г. 2019. Жизнеспособность пыльцы сортов черешни (*Cerasus avium*) различного эколого-географического происхождения в условиях Северо-Западного региона России. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 180 (1): 66–72. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-66-72>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — *Grana*. 32 (2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — *Grana*. 34 (1): 10–20. <https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 104 (1): 67–83. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
- Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis* mutants. — *Am. J. Bot.* 103 (3): 452–459. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>
- Reitsma T.J. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — *Acta Bot. Neerl.* 15 (2): 290–379.
- Ritz C.M., Wissemann V. 2003. Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC) Ser. (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 241 (11): 213–221. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0058-2>
- [Rubtsova] Рубцова О.Л. 2009. Рід *Rosa* L. в Україні: генетика, історія, напрями досліджень, досягнення та перспективи. Київ. 375 с.
- [Saakov, Rieksta] Сааков С.Г., Риекста Д.А. 1973. Розы. Рига. 359 с.
- [Shevchenko, Kuzmina] Шевченко С.В., Кузьмина Т.И. 2018. Некоторые особенности эмбриологии представителей видов *Rosa spinosissima* L., *R. canina* L. и сортов *R. × damascena* Mill. в норме и при вирусной инфекции. — Сельскохозяйственная биология. 53 (3): 624–633. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.624rus>
- [Schanzer] Шанцер И.А. 2011. Гибридизация, полиморфизм и филогенетические отношения рода *Rosa* L.: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 41 с.
- [Schanzer, Kutlunina] Шанцер И.А., Кутлунина Н.Л. 2010. Межвидовая гибридизация у шиповников (*Rosa* L.) секции *Caninae* DC. — Известия РАН. Сер. Биологическая. 5: 564–573.
- Shinwari M., Khan M.A. 2004. Pollen morphology of wild roses from Pakistan. — *Hamdard Med.* 47 (4): 5–13.
- [Shmite] Шмите Д.Х. 1988. Дикорастущие и интродуцированные виды рода *Rosa* L. Прибалтики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс. 18 с.
- [Svyazeva] Связева О.А. 2005. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб. 384 с.
- Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences*. 322 (7): 579–589. [https://doi.org/10.1016/s0764-4469\(00\)88528-5](https://doi.org/10.1016/s0764-4469(00)88528-5)
- Ueda Y. 1992. Pollen surface morphology in the genus *Rosa* related genera. — *Jpn. J. Palynol.* 38 (2): 94–105.
- Ueda Y., Tomita H. 1989. Morphometric analysis of pollen patterns in roses. — *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 581: 211–220.
- Wissemann V., Hellwig F. H. 1997. Reproduction and hybridisation in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. — *Bot. Acta*. 110 (3): 251–256. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00637.x>
- Wissemann V., Ritz C.M. 2007. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 266 (1–2): 79–89. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0542-1>
- Wronska-Pilarek D., Boratynska K. 2005. Pollen morphology of *Rosa gallica* L. Rosaceae L. from southern Poland. — *Acta Soc. Bot. Polon.* 74 (4): 297–304. <https://doi.org/10.5586/asbp.2005.038>

- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2009. Pollen morphological variability of Polish native species of *Rosa* L. (Rosaceae). — *Dendrobiology*. 62: 71–82.
- Wronska-Pilarek D. 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — *Acta Soc. Bot. Pol.* 80 (3): 221–232. <https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — *Plant Syst. Evol.* 295 (1): 55–72. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M., Bocianowski J., Janyszek M. 2015. The optimal sample size in pollen morphological studies using the example of *Rosa canina* L. (Rosaceae). — *Palynology*. 39 (1): 56–75. <https://doi.org/10.1080/01916122.2014.933748>
- [Yuzerpchuk] Юзепчук С.В. 1941. Роза (Шиповник). — *Rosa* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 10. М., Л. С. 431–508.
- [Zhao Zhongchen, Chen Huhiao] Чжао Чжунчен, Чэнь Хубяо. 2021. Лекарственное сырье китайской медицины. СПб. 631 с.
- Zimmermann H., von Wehrden H., Renison D., Wesche K., Welk E., Damascos M.A., Hensen I. 2012. Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. — *Biol. Invasions*. 14 (10): 2141–2157. <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0220>
- Zlesak D.C. 2009. Pollen diameter and guard cell length as predictors of ploidy in diverse rose cultivars, species, and breeding lines. — *Floriculture and ornamental biotechnology*. 3 (Special Issue 1): 53–70.

POLLEN GRAIN MORPHOLOGY OF SOME *ROSA* SPECIES (ROSACEAE) FROM THE COLLECTION OF SAINT-PETERSBURG BOTANICAL GARDEN

V. V. Grigoryeva^{a, #}, A. I. Kapelyan^{a, ##}, O. A. Gavrilova^{a, ###}, D. A. Britski^{a, ####}, and K. G. Tkachenko^a

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]e-mail: mikhailov_val@mail.ru

^{##}e-mail: allakapelian@bk.ru

^{###}e-mail: gavrilova@binran.ru

^{####}e-mail: dmibri@mail.ru

Pollen morphology of several *Rosa* species from the collection of the Botanical Garden of Peter the Great in St. Petersburg, Russia, was studied using light, confocal laser scanning, scanning and transmission electron microscopy.

The pollen grains of *Rosa* are radially symmetrical, isopolar, 3-colporate, subspheroidal or elliptic, medium-sized (ranging in size from 28.5–33.5 × 25.4–30.0 μm (*R. roxburgii*) to 40.0–47.0 (57.0) μm (*R. dolichocarpa*) with striate and perforate-striate exine. Transmission electron microscopy reveals the exine structure. The exine is subdivided into the ectexine and the endexine. The ectexine consists of a well-developed tectum, 2 rows of columns, and a foot layer. At the interapertural sites, the endexinous lamellae are pressed to each other, and differ in contrast from the foot layer. The intine is fibrillar. The endoapertures (ores) are located in the middle of the colpi. They are circular or elliptic in outline with irregular margins. The application of CLSM and 3D reconstruction of separate grains allows to clarify the features of endoapertures. The H-shaped endoapertures are formed by the ora and the thinning of the exine near the colpi.

Some species showed a remarkable variation in pollen morphology, in particular in number, size of exine perforation, and morphology of the operculum. However, there is also a variable proportion of atypical grains (cycloaperturate, 6-aperturate and syncolpate). The number of atypical pollen grains differs between species as well as between plants of the same species. It can vary from single grains (most of the studied samples) to 92.5% in *R. glauca*.

All the species under study exhibited similar pollen morphology. This resemblance of morphological features makes pollen characters of limited value for the taxonomy of the genus. However, *R. majalis* is distinguishable from the rest of the studied species.

Keywords: *Rosa*, pollen grain, palynomorphology, introduction, Botanical Garden of Peter the Great

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Centers “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) and “Molecular and cell technologies” of Saint-Petersburg State University in the framework

of the institutional research projects of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Collections of living plants of the V.L. Komarov Botanical Institute (history, current state, prospects for use)” (122011900031-0) and “Structural and functional bases of development and adaptation of higher plants, AAA-A18-118031690084-9”.

REFERENCES

- Byalt V.V., Firsov G.A., Byalt A.V., Orlova K.V. 2019. Overview of the cultural flora of St. Petersburg (Russia). Moscow. 180 p. (In Russ.).
- Bruun H.H. 2006. Prospects for biocontrol of invasive *Rosa rugosa*. — *BioControl*. 51 (2): 141–181. <https://doi.org/10.1007/s10526-005-6757-6>
- Buzunova I.O. 2001. Rose, rosehip — *Rosa* L. — In: Flora of Eastern Europe. St. Petersburg. Vol. 10. P. 329–361 (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1981. *Plantae vasculares rossicae et civitatum collimitanearum*. Leningrad. 509 p. (In Russ.).
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1991. Evolution of pollen morphology. — *Science*. 253 (5015): 66–68. <https://doi.org/10.1126/science.253.5015.66>
- Dajoz I., Till-Bottraud I., Gouyon P.H. 1993. Pollen aperture polymorphism and gametophyte performance in *Viola diversifolia*. — *Evolution*. 47 (4): 1080–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb02137.x>
- Datta S.K., Datta K., Chatterjee J. 2009. Cyto-palynological, biochemical and molecular characterization of original and induced mutants of garden *Chrysanthemum*. — In: Induced plant mutation in the genomics era. Rome. P. 450–452.
- Dobritsa A., Coerper D. 2012. The novel plant protein in aperture pollen 1 marks distinct cellular domains and controls formation of apertures in the *Arabidopsis* pollen exine. — *Plant Cell*. 24 (11): 4452–4464. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.101220>
- Dzyuba O.F. 2006. Palynoindication of the environmental quality. St. Petersburg. 197 p. (In Russ.).
- Dzyuba O.F., Shrekova O.V., Tokarev P.I. 2006. On the natural polymorphism of pollen grains of *Acer tataricum* L. — *Paleontol. J.* 40 (suppl.5): 590–594. <https://doi.org/10.1134/s0031030106110062>
- Eide F. 1981. Key for Northwest European Rosaceae pollen. — *Grana*. 20 (2): 101–118. <https://doi.org/10.1080/00173138109427651>
- Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p. Flora of China. FOC Vol. 9. P. 357. www.eFloras.org
- Fatemi N., Attar F., Assareh M.H., Hamzehee B. 2012. Pollen morphology of the genus *Rosa* L. (Rosaceae) in Iran. — *Iran. J. Bot.* 18 (2): 284–293.
- Gavrilova O.A. 2014. Application of confocal laser scanning microscope for pollen wall morphology study. — *Bot. Zhurn.* 99 (10): 1139–1147 (In Russ.).
- Galushko A.I. 1960. O nakhozhdenii na Kavkaze *Rosa glabrifolia* C.A.M. [About the presence in the Caucasus of *Rosa glabrifolia* C.A.M.]. — *Botan. Materialy Gerbariya Botanicheskogo instituta Komarova*. 20: 194–204 (In Russ.).
- Gosudarstvennaya farmakopeya Rossiyskoy Federatsii. 2018. Moscow. Vol. IV. P. 6622–6633 (In Russ.).
- Grigoryeva V.V., Korobkov A.A., Tokarev P.I. 2009. Pollen morphology of genus *Artemisia* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 94 (3): 328–351 (In Russ.).
- Hebda R.J., Chinnappa C.C. 1990. Studies on pollen morphology of Rosaceae in Canada. — *Rev. Paleobot. Palynol.* 64 (1–4): 103–108. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(90\)90123-Z](https://doi.org/10.1016/0034-6667(90)90123-Z)
- Ilyustrirovannyi opredelitel rasteniy Leningradskoy oblasti [Illustrated guide to plants of the Leningrad region. 2006. Moscow. 799 p. (In Russ.).
- Ivanov A.L. 2002. Redkie i ischezayushchie rasteniya Stavropoliya. [Rare and endangered plants of the Stavropol region.]. Stavropol. 352 p. (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2002. Collection of the genus *Rosa*. — In: The plants of outdoor of the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. St. Petersburg. P. 167–178 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2016. Collection of the genus *Rosa* in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute. — In: Sixth International Scientific Conference “Biological diversity. Introduction of plants”. St. Petersburg. P. 145–147 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2017a. Grafted and root-rooted roses in the botanical garden of Peter the Great. — *Works of State Nikit. Botan. Gard.* 145: 271–274 (In Russ.).
- Kapelyan A.I. 2017b. The history of introduction of species of the genus *Rosa* L. in Saint Petersburg. — *Plodovodstvo i yagodovodstvo Rossii*. 51: 155–163 (In Russ.).
- Katsiotis A., Forsberg R.A. 1995. Pollen grain size in four ploidy levels of genus *Avena*. — *Euphytica*. 83 (2): 103–108. <https://doi.org/10.1007/BFO1678036>
- Koopman W.J.M., Wissemann V., de Cock K., Van Huylbroeck J., de Riek J., Sabatino G.J.H., Visser D., Vosman B., Ritz C., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M., Smulders M.J.M. 2008. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae). — *Am. J. Bot.* 95 (3): 353–366. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.3.353>
- Korobkov A.A. 1981. Polyni Severo-Vostoka SSSR [Mugworts of North-East of the USSR]. Leningrad. 120 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1967. A. Palynological terminology of angiosperms. Leningrad. 84 p. (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L. 1972. Pollen and spores of plants from European part of USSR. Vol. 1. Leningrad. P. 48–51 (In Russ.).
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae–Zygophyllaceae). Leningrad. P. 109–111 (In Russ.).
- K’osev P.A. 2014. Russkiy travnik. Opisanie i primeneniye lekarstvennykh rasteniy. [Russian herbalist. Description and use of medicinal plants.]. Moscow. 896 p. (In Russ.).
- Laws H.M. 1965. Pollen grain morphology of polyploid *Oenotheras*. — *J. Heredity*. 56 (1): 18–21.
- Mignot A., Hoss C., Dajoz I., Leuret C., Henry J.-P., Dreuillaux J.-M., Heberle-Bors E., Till-Bottraud I. 1994. Pollen aperture polymorphism in the Angiosperms: importance, possible causes and consequences. — *Acta Bot. Gallica*. 14 (2): 109–122. <https://doi.org/10.1080/12538078.1994.10515144>

- Orlova S.Yu., Pavlov A.V., Verzhuk V.G. 2019. Viability of pollen in sweet cherry (*Cerasus avium*) varieties of different ecogeographic origin in the Northwestern region of Russia. — Proceedings on applied botany, genetics and breeding. 180 (1): 66–72.
<https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-66-72>
- Pozhidaev A.E. 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen. — Grana. 32 (2): 79–85.
- Pozhidaev A.E. 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics. — Grana. 34 (1): 10–20.
<https://doi.org/10.1080/00173139509429028>
- Pozhidaev A.E. 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry. — Rev. Paleobot. Palynol. 104 (1): 67–83.
[https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(98\)00045-1](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(98)00045-1)
- Prieu C., Matamoro-Vidal A., Raquin C., Dobritsa A., Mercier R., Gouyon R., Albert B. 2016. Aperture number influences pollen survival in *Arabidopsis* mutants. — Am. J. Bot. 103 (3): 452–459.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500301>
- Reitsma T.J. 1966. Pollen morphology of some European Rosaceae. — Acta Bot. Neerl. 15 (2): 290–379.
- Ritz C.M., Wissemann V. 2003. Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC) Ser. (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 241 (11): 213–221.
<https://doi.org/10.1007/s00606-003-0058-2>
- Rubtsova O.L. 2009. Rid *Rosa* L. v Ukraini: genofond, istoriya, napryami doslizhen, docyagnennya ta perspektivi. [The genus *Rosa* L. in Ukraine: gene pool, history, directions of research, achievements and prospects] Kiiv. 375 p. (In Ukrainian).
- Saakov S.G., Rieksta D.A. 1973. Roses. Riga. 359 p. (In Russ.).
- Schanzer I.A. 2011. Gibridisaziya, polimorfizm i filogeneticheskie otnosheniya roda *Rosa* L. [Hybridization, polymorphism and phylogenetic relationships of the genus *Rosa* L.]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Moscow. 41 p. (In Russ.).
- Schanzer I.A., Kutlunina Y.K. 2010. Interspecific hybridization in Wild Roses (*Rosa* L. sect. *Caninae* DC.). — Ivestiya RAN. Ser. Biologicheskaya. 5: 564–573 (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Kuzmina T.N. 2018. Some features of embryology of *Rosa spinosissima* L., *R. canina* и сортов *R. × damascena* Mill. intact and virus-infected plants. — Sel'skokhozyaistvennaya biologiya. 53 (3): 624–633.
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2018.3.624eng>
- Shinwari M., Khan M.A. 2004. Pollen morphology of wild roses from Pakistan. — Hamdard Med. 47 (4): 5–13.
- Shmite D.Kh. 1988. Dikorastushchie i introdutsirovannyye vidy roda *Rosa* L. Pribaltiki. Avtoref. Diss...k.b.n. [Wild-growing and introduced species of the genus *Rosa* L. Baltic states: Abstract of the thesis. dis. ... Ph.D.] Vilnyus. 18 p. (In Russ.).
- Svyazeva O.A. 2005. Trees, shrubs and lianas of the park of the Botanical Garden of the V.L. Komarov Botanical Institute. St. Petersburg. 384 p. (In Russ.).
- Till-Bottraud I., Vincent M., Dajoz I., Mignot A. 1999. Pollen aperture heteromorphism: Variation in pollen type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata* (Violaceae). — Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris. Life Sciences. 322 (7): 579–589.
- Ueda Y. 1992. Pollen surface morphology in the genus *Rosa* related genera. — Jpn. J. Palynol. 38 (2): 94–105.
- Ueda Y., Tomita H. 1989. Morphometric analysis of pollen patterns in roses. — J. Jpn. Soc. Hort. Sci. 58: 211–220.
- Wissemann V., Hellwig F.H. 1997. Reproduction and hybridization in the genus *Rosa* section *Caninae* (Ser.) Rehd. — Bot. Acta. 110: 251–256.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1997.tb00637.x>
- Wissemann V., Ritz C.M. 2007. Evolutionary patterns and processes in the genus *Rosa* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 266 (1–2): 79–89.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0542-1>
- Wronska-Pilarek D., Boratynska K. 2005. Pollen morphology of *Rosa gallica* L. Rosaceae L. from southern Poland. — Acta Soc. Bot. Polon. 74 (4): 297–304.
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2009. Pollen morphological variability of Polish native species of *Rosa* L. (Rosaceae). — Dendrobiology. 62: 71–82.
- Wronska-Pilarek D. 2011. Pollen morphology of Polish native species of the *Rosa* genus (Rosaceae) and its relation to systematics. — Acta Soc. Bot. Pol. 80 (3): 221–232. <https://doi.org/10.5586/asbp.2011.031>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M. 2011. Systematic importance of pollen morphological features of selected species from the genus *Rosa* (Rosaceae). — Plant Syst. Evol. 295 (1): 55–72.
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0462-y>
- Wronska-Pilarek D., Jagodzinski A.M., Bocianowski J., Janyszek M. 2015. The optimal sample size in pollen morphological studies using the example of *Rosa canina* L. (Rosaceae). — Palynology. 39 (1): 56–75.
<https://doi.org/10.1080/01916122.2014.933748>
- Yuzepchuk S.V. 1941. Rose (Rosehip) — *Rosa* L. — In: Flora SSSR. Moscow, Leningrad. Vol. 10. P. 431–508 (In Russ.).
- Zhao Zhongchen, Chen Hubiao (perevod Li Min, Tkachenko K.G.). 2021. Lekarstvennoe syrye kitayskoy meditsiny [Medicinal raw materials of Chinese medicine]. St. Petersburg. 631p. (In Russ.).
- Zimmermann H., von Wehrden H., Renison D., Wesche K., Welk E., Damascos M.A., Hensen I. 2012. Shrub management is the principal driver of differing population sizes between native and invasive populations of *Rosa rubiginosa* L. — Biol. Invasions. 14 (10): 2141–2157.
<https://doi.org/10.1007/s10530-012-0220>
- Zlesak D. C. 2009. Pollen diameter and guard cell length as predictors of ploidy in diverse rose cultivars, species, and breeding lines. — Floriculture and ornamental biotechnology. 3 (Special Issue 1): 53–70.

КОЛЛЕКЦИИ

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА
LILIACEAE s.l. В ГЕРБАРИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА
ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН (МНА)© 2022 г. Н. Ю. Степанова^{1,*}, С. А. Полуэктов^{2,**}, О. А. Турдибоев^{3,***}¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия² ГБОУ ДО г. Москвы ЦРТДЮ “Гермес”
Учинская ул., 10, Москва, 127411, Россия³ Институт ботаники АН Республики Узбекистан
ул. Дурмон йули, 32, Ташкент, 100125, Узбекистан

*e-mail: ny_stepanova@mail.ru

**e-mail: biom@yandex.ru.

***e-mail: turdiboyev.obidjon@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.21 г.

После доработки 28.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

Статья содержит данные о типовом материале названий 53 таксонов, принадлежащих к семейству Liliaceae s.l. (Alliaceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, Convallariaceae, Hyacinthaceae, Liliaceae s.str.), хранящихся в гербарии ГБС РАН. Для каждого таксона приводится латинское название с номенклатурной цитатой, гомотипные синонимы, категория типового образца (образцов), цитаты текстов этикеток и протолога, необходимые примечания. Обозначены лектотипы *Gagea graminifolia* Vved., *G. popovii* Vved., *G. praemixta* Vved., *Tulipa caucasica* Lipsky, *Allium elegans* Drobow, *Henningia altissima* A.P. Khokhr., лектотипы и эпителипы *Tulipa androssowii* Litv. и *Eremurus hilariae* Popov et Vved.

Ключевые слова: Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, лектотипификация, номенклатура, типовые образцы, МНА

DOI: 10.31857/S0006813622120109

В данной статье мы продолжаем публикацию аннотированного каталога типовых образцов гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА) (Stepanova, Poluektov, 2019a; Vasjukov, Stepanova, 2019; Stepanova, Poluektov, Schanzer, 2020) и приводим все выявленные к настоящему времени типы названий таксонов, относящихся к семействам Alliaceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, Convallariaceae, Hyacinthaceae, Liliaceae s.str. В настоящий момент коллекция типов МНА включает 123 гербарных образца 53 названий таксонов вышеперечисленных семейств. Часть коллекции составляют эксикаты из серий “Список растений гербария флоры России и сопредельных государств” (1898–2002), полученные из Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) (26 листов), и “Гербарий флоры Средней Азии” (4) — из Среднеазиатского университета (Ташкент), издаваемые в 1930-х годах, полученные от А.И. Введенского (Skvortsov, Belyanina, 2005). Необходимо от-

метить, что большая часть образцов родов *Allium* L. и *Gagea* Salisb. в разделе “Средняя Азия” фонда МНА обработана А.И. Введенским (Khassanov et al., 2022), а некоторые образцы и собраны им, о чем свидетельствуют этикетки и заметки, написанные его рукой. В этом же разделе гербария хранится ценный материал по роду *Eremurus* M. Bieb. Это дублетные образцы из гербария LE, обработанные и помеченные специальными ярлычками монографом рода О.А. Федченко при подготовке монографии “*Eremurus...*”, изданной в 1909 году (Fedtschenko, 1909). Здесь же есть образцы из сборов другого монографа рода, А.П. Хохрякова, в том числе автентики таксонов, описанных в его книге “Эремурусы и их культура” (Khokhrjakov, 1965).

В последнее время в типовую коллекцию из основного фонда были выделены дублиеты образцов Г.С. Карелина и И.П. Кирилова (5) из коллекции Петербургского ботанического сада. Особую ценность представляют голотипы и изотипы

таксонов, описанных сотрудниками Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН – В.Н. Ворошиловым (2) и А.П. Хохряковым (6).

При цитировании информации об образце мы придерживались общего плана изложения, принятого нами в первой публикации о типовых образцах Гербария МНА (Stepanova, Poluektov, 2019a). Кроме установленных “Международным кодексом номенклатуры водорослей, грибов и растений” категорий типов (Turland et al., 2018), для материала, не подпадающего под определенную в Кодексе категорию, используются следующие обозначения: “specimen originale” – образцы, не процитированные в протоколе, но являющиеся элементами первоначального материала (Turland et al., 2018: Art. 9.4 (a)); образцы, подписанные автором таксона, собранные в том же месте, что и тип (locus classicus), но позднее даты обнаружения, обозначаем как “specimen authenticum”, что соответствует понятию, которое используют авторы “Каталога типовых образцов сосудистых растений Сибири... (LE)” (Catalogue, 2018: 6–7). Действительно обнаруженные названия таксонов в тексте выделены полужирным курсивом, недействительно обнаруженные, но хранящиеся в типовой коллекции – обычным курсивом.

При подготовке статьи нами были изучены материалы гербариев Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Национального гербария Узбекистана Института ботаники АН Республики Узбекистан (TASH), цифровые изображения в виртуальных гербариях Московского государственного университета (MW) (Seregin, 2020), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS-NSK) (CSBG SB RAS..., 2022), Института биологических проблем Севера ДВО РАН (Herbarium MAG, 2022), а также агрегаторов JACQ Virtual Herbaria (JACQ..., 2022) и Global Plants on JSTOR (Global..., 2022).

Нужно заметить, что А.И. Введенский при описании ряда таксонов родов *Allium* и *Tulipa* L. (*A. dolichomischum* Vved., *A. lutescens* Vved., *A. transvestiens* Vved., *T. bifloriformis* Vved., *T. carinata* Vved., *T. mogoltavica* Popov et Vved., *T. rosea* Vved., *T. subpraestans* Vved.) во “Флоре СССР” (Vvedensky, 1935a, b) приводит лишь русские диагнозы, ссылаясь на номера эксикат, которые предполагалось издать в серии “Herbarium Florae Asiae Mediae”. Однако эти номера серии так и не были изданы, латинские описания указанных таксонов были опубликованы только в 1971 году в “Определителе растений Средней Азии” (Vvedensky, 1971a, b). Об этом Введенский пишет в примечаниях к соответствующим эксикатам, изданным в серии “Гербарий флоры СССР...”. При цитировании этикеток перечисленных выше таксонов эти комментарии для краткости опускаются.

LILIACEAE JUSS. s.str.

Fritillaria dzhabavae A.P. Khokhr. 1991, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 96, 4: 106.

Isotypi (2): “Аджария. Западная часть Аджаро-Имеретинского хребта в пределах Кинтришского заповедника, Кобулетского р., г. Сарбиела, каменисто-луговые склоны южной экспозиции в субальпийском поясе выше гр. леса. 10 июня 1990 г. Собр. Хохряков А.П.” – МНА0032702!; “Аджария. Западная часть Аджаро-Имеретинского хребта в пределах Кинтришского заповедника, Кобулетского района, каменисто-луговой склон южной экспозиции. 10 июня 1990 г. Собр. Хохряков А.П.” – МНА0032684!

По протологу: “pars occidentalis montium Adzharo-Imereticorum, regio Kobuletenensis, mons Sarbiela, decliva saxosa pratensi australia in subalpini, 10 VI 1990, A.P. Khokhrjakov (holo MW, iso МНА)”.

Примечание. В тексте этикетки образца МНА0032684, приведенного здесь в качестве изотипа, не указано конкретное местонахождение – “г. Сарбиела”, во всем остальном он соответствует протологу и тексту этикетки голотипа, хранящегося в MW (MW0591710!).

Gagea graminifolia Vved. 1932, Fl. Turkm. 1: 269.

Lectotypus (hic designatus): “Узбекская ССР, на глинистых холмах близ г. Ташкента. Собр. и опр. А. Введенский – Uzbekistania, in collibus argillosis prope urb. Taschkent. 1925 III 5. Leg. et det. A. Vvedensky” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5513) – TASH000276!; isolectotypi: ERE0005610!, GB0047277!, JE00009739!, LE01152339!, LE01152342! (2; Левичев, 5 2 1986, “isolectotypus”, in sched.), LW214072!, МНА0032665!, MW0591649!, S06-4230!, US00516967! et al. herb.

Specimen originale (Левичев, 5 2 1986, “topotypus”, in sched.): “Сыр-Дарьинская обл., Ташкентский у., г. Ташкент. Холмы по дороге в с. Николаевское. 1921 IV 8. Собр. А.И. Введенский, № 224” – LE01152331!

По протологу: “Несомненно встречается в глинистых пустынях правобережья Аму-дарьи”.

Примечание. В протологе типовые экземпляры не процитированы. Во “Флоре СССР” (Grossheim, 1935: 95) для этого таксона есть указание: “Тип в Ташкенте”. В последующих систематических и флористических работах, в том числе зарубежных (Wendelbo, Rechinger, 1990; Zarrei et al., 2007), отмечается, что тип находится в Ташкенте, но данные о гербарном материале не приводятся. В этикетке эксикаты написаны: “Издаваемые экземпляры являются изотипами вида”, что указывает на принадлежность образцов, изданных в серии эксикат “Гербарий флоры СССР...”, к первоначальному материалу. В TASH хранится образец TASH000276 с анонимным рукописным ярлыч-

ком с надписью “Lectotypus (autolectotypus)”, который мы обозначаем здесь как лектотип.

Gagea popovii Vved. 1923, Opred. Rast. Okrestn. Tashkenta [Key Pl. Envir. Tashkent] 1: 62, fig. 92, descr. ross., in clave; id. 1925, Byull. Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ. 9, Livr.: 4, descr. lat.

Lectotypus (hic designatus): “Prov. Syr-Darja; distr. Taschkent. Ad declivia saxosa in loco Kaplanbek dicto. 1922 III 28 fl. Leg.: Korovin et Vvedensky” (Exs. Herb. Fl. As. Med. № 54). — TASH000298!; isolectotypi: BR0000006884208!, B100190948!, BRNU131373!, K000203676!, LE01152334!, LE01152335!, LE01152338! (“isolectotypus”, in sched.), MHA0032666!, MW0813362!, NY00319703! et al. herb.

Epitypus (hic designatus): “Между Наизбеком и Искандером. 1920 V 10. Собр. М.Г. Попов. № 128” — TASH000299!

Syntypi (4): “Сыр-Дарьинская обл., Ташкентский у. Каплан-бек. Щербнистый склон. 1922 III 27. Собр. А.И. Введенский. № 327” — TASH000300!; “Сыр-Дарьинская обл., Ташкентский у. Сред. часть бас. р. Келес, ур. Каплан-бек. Зона пустынная, выс. ок. 1000 ф. Весенняя растительность пустыни. 1921 IV 2. № 7228 Р.И. Аболин” — TASH000301!; “Туркестан. Сыр-Дарьинская обл., Ташкентск. у. У источника близ кладбища с. Сары-агач. 1916 IV 14. Собр. М. Культиасов. с. 461” — TASH000304!; “Туркестан. Сыр-Дарьинская обл., Ташкентск. Сары-агач. 1916 IV 13. Собр. М. Культиасов” — TASH000305!; “Туркестан. Сыр-Дарьинск. обл., Ташк. у. Ст. Дарбаза Ташк. ж.д. 1916 IV 7. Собр. М. Культиасов. с. 3” — TASH000307!;

По протологу: “По щербнистым и лессовым склонам в предгорьях: Капланбек, Ниаз-бек, Дарбаза, Сары-агач”.

Примечание. Впервые название вида было опубликовано А.И. Введенским в “Определителе растений окрестностей Ташкента” (Vvedensky et al., 1923: 62), где в ключе на русском языке приведены отличительные признаки, помещен рисунок растения и указано распространение, что не противоречило действовавшим в то время номенклатурным правилам. Спустя два года этот таксон издан в серии эксикат “Schedae ad Herbarium Flo-rae Asiae Mediae”, где в комментариях Введенский (Vvedensky, 1925: 4) привел расширенный латинский диагноз со ссылкой на вышеупомянутую публикацию с пометкой “nomen nudum”. При этом процитированы два сбора: один в тексте описания, с указанием, что по образцу “Pоров inter pagos Niazbek et Iskander 1920 V 10 № 128” описаны признаки плода, второй — непосредственно цитата этикетки эксикатного образца. Место хранения образцов указано не было. Таким образом, образцы этих сборов можно рассматривать как синтипы. А.А. Гроссгейм во

“Флоре СССР” (Grossheim, 1935: 78) пишет: “Описан из окрестностей Ташкента. Тип в Ташкенте” (TASH), однако он не процитировал конкретный сбор. В TASH хранятся оба процитированные Введенским (Vvedensky, 1925: 4) образца: TASH000298 — один из серии эксикат, с пометкой “Lectotypus (autolectotypus)”, который мы и обозначаем здесь как лектотип, и TASH000299 — сбор М.Г. Попова, который обозначаем как эптитип, поскольку по данному образцу были описаны признаки плода. Кроме этих образцов, в типовой коллекции TASH имеются сборы из мест, перечисленных в протологе (Vvedensky et al., 1923: 62), которые мы приводим здесь в качестве синтипов, а также не упомянутые в нем сборы М. Культиасова и В. Дробова с определительными этикетками Введенского с пометками “sp.n.”, которые относятся к оригинальному материалу (TASH000302!, TASH000303!, TASH000306!).

Gagea praemixta Vved. 1977, Spisok Rast. Gerb. Fl. S.S.S.R. Bot. Inst. Vsesoyuzn. Akad. Nauk 21: 9; id. 1960, Nauchnye Trudy Tashkent. Gosud. Univ. V.I. Lenina 178: 70, nom. inval., descr. ross., in clave.

Lectotypus (hic designatus): “Узбекская ССР, в садах вдоль канала Боз-Су, близ г. Ташкента. Собр. и опр. А. Введенский. — Uzbekistania, in hortis secus canalem Boz-Su, prope urb. Taschkent. 1924 III 17. Leg. et det. A. Vvedensky” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5516) — TASH000308!; isolectotypi: B100190946!, BRNU476227!, ERE0004418!, JE00009882!, LE01152343! (Левичев, 6 2 1986, “lectotypus”, in sched.), LE01152346! (Левичев, 6 2 1986, “isolectotypus”, in sched.), LW214068!, MHA0032667!, MW0591650!, S06-4234!, US00289349! et al. herb.

По протологу: “Узбекская ССР, в садах вдоль канала Боз-Су, близ г. Ташкента. Собр. и опр. А. Введенский. — Uzbekistania, in hortis secus canalem Boz-Su, prope urb. Taschkent. Leg. et det. A. Vvedensky. 1924 III 17”.

Примечание. Образец TASH000308, который мы обозначаем здесь как лектотип, имеет анонимный рукописный ярлычок с надписью “Lectotypus (autolectotypus)”.

Lilium mandshuricum Gand. 1919 [publ. 1920], Bull. Soc. Bot. France 66, 7: 292.

Syntypus: “Приморская обл., окр. Хабаровска, на заливных лугах. — Prov. Primorskaja, pr. urb. Chabarowsk, in pratis vere inundatis. 1910 VII 11, цв. Собр. Н. Десулави” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 2382) (sub nom. *Lilium callosum* Siebold et Zucc.) — MHA0033659!

По протологу: “Sibiria orient, in pratis inundatis ad Chabarowsk (Desoulavy in Herb. fl. Ross. n. 2382!)”.

Примечание. При первоописании автором не указано место хранения типового образца. Образцы этого сбора были разосланы в качестве экси-

кат и хранятся во многих гербариях мира, все они являются синтипам (Turland et al., 2018: Art. 40.2, Note 1). Сведениями о лектотипификации данного названия мы не обладаем.

Tulipa androssowii Litv. 1908, Spisok Rast. Gerb. Russk. Fl. Bot. Muz. Imp. Akad. Nauk 6: 114 (“*androssowii*”).

Lectotypus (N.Yu. Stepanova, S.A. Poluektov, hic designatus): “Turkestan, prov. Transkaspia, distr. Krassnowodsk. In arenosis pr. st. Perewal. 27 Martii 1902 fl. Legit N. Androssow. — Туркестан. Закасп. обл. Красноводск. у. На песчаных местах бл. ст. ж. д. Перевал. 14 марта 1902 цв. Собр. Н. Андросов” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 1895) — LE01071997!; isolectotypi: H1237804!, H1237805!, LE01071999!, LECB0001045—LECB0001047!, MHA0032685!, MW0591713!, PRC454343!, S-G-10211!, TBI1025604!, TBI1025605!, et al. herb. [Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 1895, 27 (14).III.1902, fl.].

Epitypus (N.Yu. Stepanova, S.A. Poluektov, hic designatus): “Ibidem [Turkestan, prov. Transkaspia, distr. Krassnowodsk.] pr. Aidin (non procul a st. Perewal). 29 Apr. 1905 fr. Legit N. Androssow. — Там же [Туркестан. Закасп. обл. Красноводск. у.], бл. ст. ж.д. Айдин (в 15 верстах от Перевала), на песках. 16 апр. 1905 пл. Собр. Н. Андросов” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 1895) — LE01071998!; isoeptypi: H1237804!, H1237805!, LE01072000!, LECB0001045—LECB0001047!, MHA0033170!, MW0591713!, PRC454343!, S-G-10211!, TBI1025604!, TBI1025605!, et al. herb. [Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 1895, 29 (16).IV.1905, fr.].

Specimina originalia: “Prov. Turgai. Syr-Darja. Transcaspia [подчеркнуто]. Buchara. Джебель, пески. 1909 III 19. fl. [цветущие экземпляры не сохранились] 16 IV 1905 fr. lg. N. Androssow” — LE01072033!; “Закасп. обл. Пески бл. ст. Айдин. 14 III 1902. [fl.] Н. Андросов” (sub nom. *Tulipa sogdiana* Bunge) — LE01072034!

По протологу: “Turkestan, prov. Transkaspia, distr. Krassnowodsk. In arenosis pr. st. Perewal. 27 Marti 1902 fl. Ibidem pr. st. Aidin (non procul a st. Perewal). 29 Apr. 1905 fr. Legit N. Androssow. — Туркестан. Закасп. обл. Красноводск. у. На песчаных местах бл. ст. ж. д. Перевал. 14 марта 1902 цв. Там же, бл. ст. ж. д. Айдин (в 15 верстах от Перевала), на песках. 16 апр. 1905 пл. Собр. Н. Андросов”.

Примечание. М. Christenhusz (Christenhusz et al., 2013: 305) в качестве лектотипа обозначил эксикатный образец “Herbarium Florae Rossicae” № 1895 в гербарии Хельсинкского университета (Christenhusz, 2012, in sched. — H1237805!), содержащий растения двух разных сборов, собранные в разные годы и в разных местах, что противоречит положениям “Международного кодекса номенклатуры...” (Turland et al., 2018: Art. 40.2, Note 1; 40.7), поэтому типификация не была осуществлена.

При выборе лектотипа в LE нами были обнаружены 4 гербарных листа, на которых смонтированы растения, относящиеся к 3 разным сборам. Два листа образцов из серии эксикат “Herbarium Florae Rossicae” № 1895, на каждом из которых смонтированы растения двух сборов: собранные в цветущем состоянии близ ж. д. станции Перевал 14(27) марта 1902 г.¹ (LE01071997, LE01071999) и собранные в плодах 16(29) апреля 1905 г. (LE01071998, LE01072000) у станции Айдин. На третьем листе (LE01072033), снабженном оригинальной рукописной этикеткой, также смонтированы два сбора, сделанные у станции Джебель: плодущие экземпляры, собранные 16 апреля 1905 г., и цветущие — 19 марта 1909 г. (практически не сохранились, от них остались лишь фрагменты стеблей с листьями). На четвертом листе, с оригинальной рукописной этикеткой — цветущие растения, сбор 14 марта 1902 г. у ст. Айдин (LE01072034). Сборы на последних двух листах в протологе не упомянуты, хотя собраны тем же коллектором — Н. Андросовым, почти в тех же местах и в те же даты, что и процитированные при первоописании. Таким образом, полностью соответствуют протологу лишь эксикатные образцы, смонтированные на двух листах. Из них лучшую сохранность имеет лист с экземплярами LE01071997 и LE01071998. На втором листе цветущие экземпляры имеют сильные повреждения. Исходя из этого, в качестве лектотипа мы обозначаем цветущие экземпляры, принадлежащие к сбору около ж. д. станции Перевал от 14 (27) марта 1902 г. (LE01071997). Учитывая, что немаловажным отличительным признаком является форма коробочки, в качестве эпиптипа выбираем плодущий экземпляр LE01071998, смонтированный на том же листе, что и лектотип. На других эксикатных образцах серии “Herbarium Florae Rossicae” № 1895 в LE и во многих других гербариях мира представлены изолектотипы и изоэпипиты соответственно.

Tulipa bifloriformis Vved. 1971, Oprod. Rast. Sredn. Azii, 2: 320, descr. lat.; id. 1935, Fl. URSS 4: 358, nom. inval., descr. ross.

Isotypus: “Узбекская ССР, Западный Тянь-Шань, глинистые склоны в окр. г. Ташкента. Собр. М. Попов и А. Введенский. — Uzbekistan. Tian-Schan occidentalis, in collibus argillosis circa urb. Taschkent. Leg. M. Popov et A. Vvedensky. 19.03.1923” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5401) (“Издаваемые растения являются изотипами этого вида. А. Введенский”, in sched.) — MHA0032686!

По протологу: “Tian-Schan Occidentalis. In collibus argillosis circa urbem Taschkent. 19 III 1923 fl. Popov et Vvedensky, 1036 (ТАК)”. — Holotypus: TASH000502!

¹ Здесь и далее даты указаны по “старому стилю”, в скобках — по “новому стилю”.

Tulipa carinata Vved. 1971, *Opred. Rast. Sredn. Azii* 2: 318, descr. lat.; id. 1935, *Fl. URSS* 4: 332, nom. inval., descr. ross.

Isotypus: “Узбекская ССР, Памиро-Алай, на глинисто-каменистых склонах гор Чульбаир выше кишл. Сина, около 2500 м над ур. м. Собр. А. Введенский. — Uzbekistania, Pamiro-Alaj, ad declivia argilloso-saxosa humida in montibus Tschulbair supra pag. Sina, alt. ca 2500 mt. Leg. A. Vvedensky. 1929 V 23” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5404). — МНА0032687!

По протологу: “Pamiro-alaj. Ad declivia argilloso-saxosa humida in montibus Tschulbair supra p. Sina, alt. ca 2500 mt. 23 V 1929 fl. Vvedensky, 551 (ТАК)”. — Holotypus: TASH000506!

Tulipa caucasica Lipsky 1902, *Spisok Rast. Gerb. Russk. Fl. Bot. Muz. Imp. Akad. Nauk* 4: 12; id. 1902 [publ. 1904], *Trudy Tiflissk. Bot. Sada* 6, 1: 85; non Otto ex Steudel, 1841, nom. nud., nec Orsin. ex Nyman, 1882, nom. nud.

≡ *Tulipa lipskyi* Grossh. 1928, *Fl. Kavkaza* 1: 223, nom. illeg., superfl.

Lectotypus (“Typus”, in sched.; N. Yu. Stepanova, S.A. Poluektov, hic designatus): “Caucasus. Prov. Kuban, fontes fl. Kuban, Uczkulan, in declivibus montium, 9.000'–10.000'. 24 Junio 1900. Legit N. Desoulavy. — Кавказ, Кубанск. обл., верховья р. Кубани, Учкулан, по склонам гор, 9.000'–10.000'. 12 июня 1900. Собр. Н. Десулави” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 942) — LE01182316!; isolecotypi: C10013977!, H1237832!, K000900731!, LE01182315! (“Typus”!, in sched.), LECB0001049!, LW00128063!, МНА0032688!, MW0591716!, PRC454342!, TBI1025609!, et al. herb.

По протологу: “Caucasus. Prov. Kuban, fontes fl. Kuban, Uczkulan, in declivibus montium, 9.000'–10.000'. 24 Junio 1900. Legit N. Desoulavy. — Кавказ, Кубанск. обл., верховья р. Кубани, Учкулан, по склонам гор, 9.000'–10.000'. 12 июня 1900. Собр. Н. Десулави”.

Примечание. Протолог был опубликован в двух изданиях: в “Списке растений гербария русской флоры” (Lipsky, 1902a) и в “Трудах Тифлисского ботанического сада” (Lipsky, 1902b). На титульном листе обоих указан 1902 год, однако “Труды...” были напечатаны позднее, в 1904 г. В последнем издании в тексте сноски при названии таксона значится: “перепечатано целиком из “Герб. Русск. Фл., изд. Акад. Наук, вып. XIX, № 942”. Гроссгейм (Grossheim, 1928: 223) предложил заменяющее название *Tulipa lipskyi*, по-видимому, считая, что *T. caucasica* является поздним омонимом. Однако Е. Steudel (1841) и С. Нуман (1882) приводят название *T. caucasica* без описания, а значит, оно не было действительно обнаружено. Поэтому мы соглашаемся с А.И. Введенским (Vvedensky, 1935b) и С.К. Черепановым (Czerepanov, 1973) и считаем название Липского

законным, а *Tulipa lipskyi* Grossh. — излишним (Turland et al., 2018: Art. 52.1).

Поскольку Липский обнаружил название нового вида в “Списке растений Гербария русской флоры” без указания места хранения типа, то все образцы этой серии под № 942, разосланные во многие гербарии, являются синтипам (Turland et al., 2018: Art. 9.6; 40.2, Note 1). В LE хранятся два эксикатных образца *T. caucasica*, на обоих имеется пометка “Typus” и смонтированы растения, соответствующие диагнозу. Растения на образце LE01182316 имеют лучшую сохранность, его мы и обозначаем в качестве лектотипа.

Tulipa mogoltavica Popov et Vved. 1971, *Opred. Rast. Sredn. Azii* 2: 318, descr. lat.; id. 1935, *Fl. URSS* 4: 335, tab. 20, 1, nom. inval., descr. ross.

Isotypus: “Таджикская ССР, горы Моголтау, на каменистых склонах в ущелье р. Шунлук. Собр. И. Гранитов. — Tadzhikistania, ad declivia saxosa montium Mogol-tau in angustis fl. Schunluk. Leg. I. Granitov. 1927 IV 22” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5417) (“Издаваемые растения являются изотипами этого вида. А. Введенский”, in sched.) — МНА0032689!

По протологу: “Tian-Schan Occidentalis. Ad declivia saxosa montium Mogol-tau in angustis fl. Schunluk. 22 IV 1927 fl. Granitov, 483 (ТАК)”. — Holotypus: TASH000513!

Tulipa narcissicum N.Yu. Stepanova 2014, *Bot. Zhurn. (Moscow et Leningrad)* 99, 10: 1121.

Isotypi (5): “Россия, Ставропольский край, Туркменский р-н, 19 км на С от пос. Арзгир, левый берег р. Голубь, вторая терраса, разнотравно-осоково-злаковое сообщество. 45°33' с.ш. 44°14' в.д. 26 04 2011. Собр.: Н.Ю. Степанова, С.А. Полуэктов” (“Isotypus”, in sched.) — МНА0032879–МНА0032883!

Specimina originalia (14): “Ставропольский край, Туркменский р-н, 19 км на С от с. Арзгир, левый берег р. Голубь, обрывистый берег, разнотравно-злаковое сообщество, N 45.56145 E 44.24639 (WGS-84), 16 06 2011. Leg.: Н. Степанова, С. Полуэктов” — МНА0032896!, МНА0032897!; *ibid.*, “солянково-осоково-злаковое сообщество, N 45.56153 E 44.24622, 24 04 2013. Leg.: Степанова Н.Ю., Полуэктов С.А.” — МНА0032884–МНА0032889!; *ibid.*, “осоково-злаковое сообщество, N 45.56145 E 44.24639, 30 04 2013 Leg.: Степанова Н.Ю., Полуэктов С.А.” — МНА0032890–МНА0032895!

По протологу: “Россия, Ставропольский край, Туркменский р-н, 19 км на С от пос. Арзгир, левый берег р. Голубь, вторая терраса, разнотравно-осоково-злаковое сообщество, 26 04 2011, 45°33' с. ш., 44°14' в. д., Н.Ю. Степанова, С.А. Полуэктов (LE; isotypus — МНА). — Russia, Stavropolsky kray, Turkmeny sky distr., 19 km to the North from settlement Arzgir, left bank of river Golub', 26 April 2011,

N 45°33', E 44°14'. N.Yu. Stepanova, S.A. Poluektov (LE; isotypus – MHA)”.
 Примечание. Образцы, приведенные здесь как “specimina originalia”, не процитированы в протологе, однако все они были специально собраны из той же популяции, что и типовой образец, и использованы при составлении первоописания.

Tulipa rosea Vved. 1971, Opred. Rast. Sredn. Azii 2: 319, descr. lat.; id. 1935, Fl. URSS 4: 343, nom. inval., descr. ross.
 ≡ *Tulipa korolkowii* Regel f. *rosea* (Vved.) Zonn. 2009, Pl. Syst. Evol. 281 (1–4): 244.
 Isotypus: “Таджикская ССР, на выходах пестроцветных пород близ нефтеисточника “Санто”. Собр. М. Попов и А. Введенский. – Tadzhikistania, in collibus siccissimis gypsaceis prope petrolus “Santo”. Leg. M. Popov et A. Vvedensky. 1923 IV 16” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS №5419) – MHA0032690!

По протологу: “Pamir-alaj exterior. In collibus sicci-
 sissimis [corr.: siccissimis] gypsaceis prope petrolus “Santo”. 16 IV 1923 fl. Popov et Vvedensky, 215 (TAK)”. – Holotypus: TASH000520!

Tulipa subpraestans Vved. 1971, Opred. Rast. Sredn. Azii 2: 318, descr. lat.; id. 1935, Fl. URSS 4: 334, nom. inval., descr. ross.
 Isotypus: “Растения выращены в Ботаническом саду Среднеазиатского государственного университета из луковиц, привезенных В. Бочанцевым в 1933 г. из окр. кишл. Тут-каул на правом берегу р. Вахш. Собр. А. Введенский. – Planta e bulbis a V. Botschantzev in collibus saxosis prope pag. Tut-kaul ad ripas dextras fl. Vachsch a. 1933 lectis in Horto Botanico Universitatis Asiae Mediae ennata. Leg. A. Vvedensky. 1935 IV 23” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5420) (“Издаваемые растения являются изотипами этого вида. А. Введенский”, in sched.) – MHA0032691!

По протологу: “E bulbis a V.P. Botschantzev in collibus saxosis prope pag. Tut-kaul ad ripas dextras fl. Vachsch a. 1933 lectis in Horto Botanico Universitatis Asiae Mediae ennatus. 23 IV 1935 fl. Vvedensky (TAK)”. – Holotypus: TASH000524!; isotypus: TASH000525!

ALLIACEAE BORKH.

Allium amblyophyllum Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15, 3: 510.

≡ *Allium platyspathum* Schrenk subsp. *amblyophyllum* (Kar. et Kir.) Friesen 1987, Fl. Sibiri 4: 81.

Isolectotypi (2): “Plantae Karelinianae. Gr. Karelin et Joh. Kirilow. Enumeratio Plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. – № 813. In subalpinis pratensibus Alatau ad fl. Lepsa. – Dupla ex Herbario Horti Botanici Petropolitani. – en. 1841. № 813. L. Karelin G. et Kirilow J.” (sub nom. *Allium platys-*

pathum Schrenk var. β). – MHA0032917!; MHA0032918!

Lectotypus (Gubanov, Bagdasarova, 1978, “тип”): “In subalpinis pratensibus Alatau ad fl. Lepsa, a. 1841, N 2032, Karelin et Kiriloff” – MW0591656!

По протологу: “Hab. in subalpinis pratensibus Alatau ad fl. Lepsa”.

Примечание. Образцы *A. amblyophyllum* и еще трех таксонов Г.С. Карелина и И.П. Кирилова цитируемых ниже, являются дублетами Петербургского ботанического сада и снабжены двумя этикетками. Одна из них написана на типографском бланке с заголовком “Plantae Karelinianae...”, ниже которого находится рукописный текст с латинским названием, номером и цитатой из “Enumeratio plantarum...” (Karelin, Kirilow, 1841). Вторая этикетка содержит лишь номер из того же каталога. Лектотипом был выбран один из образцов “эксикат” Г. Карелина и И. Кирилова, которые имеют собственную нумерацию, не имеющую отношения к номерам в “Enumeratio plantarum...”, и типографскую этикетку определенного образца (Gubanov et al., 1998: 8). Наши образцы не имеют такой этикетки, тем не менее мы цитируем их здесь как изолектотипы, учитывая, что эти образцы принадлежат к тем же сборам Г.С. Карелина и И.П. Кирилова из экспедиции 1841 года.

Allium atosanguineum Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15, 3: 508.

Isolectotypus: “Plantae Karelinianae. Gr. Karelin et Joh. Kirilow. Enumeratio Plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. – № 809. in herbosis alpium Alatau ad fl. Lepsa, Baskan et Sarchan. Fl. sub finem Junii et Julio. – Dupla ex Herbario Horti Botanici Petropolitani. – enum. 1841. N 809. L. Karelin G. et Kirilow J.” – MHA0032919!

Lectotypus (Gubanov, Bagdasarova, 1978, “тип”): “In herbosis alpium Alatau ad fl. Lepsa, Baskan et Sarchan, a. 1841, n° 2023, Karelin et Kiriloff” – MW0591657!

По протологу: “Hab. in herbosis alpium Alatau ad fl. Lepsa, Baskan et Sarchan”.

Примечание. См. примечание к *Allium amblyophyllum*.

Allium dasyphyllum Vved. 1925, Byull. Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ. 9. Livr.: 6.

Isolectotypus: – “Prov. Syr-Darja; distr. Aulie-ata. Montes Alexandri in tesquis subalpinis saxosis prope Utsch-bulak. 1924 VII 8 fl. et fr. imm. Leg. Mokeeva et Popov” – MHA0032668!

Lectotypus (Fritsch et al., 2010): “[Kazakhstan:] “Prov. Syr-Darja; distr. Aulie-ata. Montes Alexandri in tesquis subalpinis saxosis prope Utsch-bulak. 8 VII 1924, Leg. Mokeeva et Popov”, [Herbarium

Florae Asiae Mediae 57. *Allium dasyphyllum* Vved.] (the very right plant, TASH)” – TASH000359!

По протологу: “Prov. Syr-Darja; distr Aulie-ata. Montes Alexandri in tesquis subalpinis saxosis prope Utsch-bulak. 1924 VII 8 fl. et fr. imm. Leg. Mokeeva et Popov”.

Allium decipiens Fisch. ex Schult. et Schult. fil. subsp. *quercetorum* Seregin 2007, Phytol. Balcan. 13, 2: 200.

Paratyp (17). Все перечисленные в протологе паратипы, указанные для МНА, найдены; тексты их этикеток соответствуют протологу, поэтому здесь мы указываем лишь их номера хранения: МНА0032834–МНА0032850!

По протологу: “Holotype (original label in Russian): Vicinity of Sudak, Kamenka, *Quercus & Carpinus orientalis* forest, in the shade, 24 05 1958, P. Smirnov (MW, with an isotype). – Paratypes (original labels... in Russian): ...Ukraine: The Crimea... Karadagh, forest, frequent, 30 05 1952, S.S. Kharkevitch (МНА, КВНА?); near Angarsky pass, among scrub, ca. 650–750 m, 25 06 1967, A.K. Skvortsov (МНА); Angarsky pass, *Quercus & Carpinus* forest, 05 06 1974, Ye. Yegorova (МНА); Karadagh, *Carpinus* forest, 200–400 m, 01 06 1975, A.K. Skvortsov (МНА); Karadagh, Syuryu-Kaya ridge, E slope, forest, 26 04 1976, V.G. Shatko (МНА); Karadagh, Mt Svyataya, forest near the summit, 677 m, 06 05 1976, V.G. Shatko (МНА); Karadagh, Mt Svyataya, hardwood forest, 22 05 1977, V. Shatko (МНА); Karadagh, Karagatch ridge, N slope, forest, 200 m, 20 05 1978, V.G. Shatko (МНА); Angarsky pass, Pakhkal-Kaya “cape”, *Carpinus & Fagus* forest, 28 05 1981, I.A. Smirnov 157 (МНА); Mt Ayu-Dagh, 02 06 1981, I. Smirnov 346 (МНА, with a duplicate); above Generalskoye, Khapkhall locality, the Ulu-Uzen River gorge, hardwood forest, 16 05 1986, N. Belyanina, V. Shatko, N. Alyanskaya & I. Volkovskaya (МНА); Belogorsky district, between Krasnoselovka and Privetnoye, the Uskut River canyon, forest slope, among stones, 24–25 05 1986, N. Belyanina, V. Shatko, N. Alyanskaya & I. Volkovskaya (МНА); Sudaksky district, Karadagh, Balayan-Kaya ridge, SE steep stony forest slope, 25 05 1987, V. Shatko (МНА); Sudaksky district, to E from Planerskoye, Kutchuk-Yenishar ridge, N slope, scrub, 28 04 1988, V. Shatko, N. Belyanina & N. Shevyreva (МНА); Sudaksky district, to E from Planerskoye, Kutchuk-Yenishar ridge, scrub, 15 06 1989, N. Belyanina, V. Shatko & I. Volkovskaya (МНА); Feodosiysky district, Biyuk-Yenishar ridge, N steppe slope, 26 05 1992, V.G. Shatko (МНА); Feodosiysky district, Karadagh, Mt Svyataya, S slope, forest below the great escarp, alt. 300 m, 31 05 1993, V. Shatko (МНА)”.

Allium dolichomischum Vved. 1971, Opred. Rast. Sred. Azii 2: 312; id. 1935, Fl. URSS 4: 160, tab. 11, nom. inval., descr. ross.

Isotyp (2): “Узбекская ССР, на выходах краснопесчанниковых пород близ кишл. Сина в предгорьях гор Чульбаир. 1929 V 30. Собр. А. Введенский – Uzbekistania, ad declivia abrupta argilloso-arenosa rubra gypsacea prope pag. Sina in promontoriis montium Tschulbair. 1929 V 30. Leg. A. Vvedensky” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5437) [этикетка изготовлена типографским способом] – МНА0032703!; “Узбекская ССР, на выходах краснопесчанниковых пород близ кишл. Сина в предгорьях гор Чульбаир (лист п. 2). 1929 V 30. А. Введенский” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5437; “изотип, (лист № 2)”, in sched.) [этикетка напечатана на печатной машинке] – МНА0032669!

По протологу: “Ad declivia abrupta argilloso-arenosa rubra gypsacea pr. p. Sina in promontoriis montium Tschulbair. 30 V 1929, fl. A. Vvedensky (ТАК)”. – Holotypus: TASH000364!

Allium elegans Drobow 1922, Spisok Rast. Gerb. Russk. Fl. Bot. Muz. Rossiisk. Akad. Nauk. 8: 203.

Lectotypus (O.A. Turdiboev et N.Yu. Stepanova, hic designatus): “Ферганская обл. Скобелевск. у. Северный склон Алайского хребта. Бассейн р. Шахимардана, глинисто-каменистый склон к оврагу Арпа бл. с. Пульган. – Prov. Fergana, distr. Skobelew, in decliv. argilloso-lapidososis jugi Alajici ad p. Pulgan. 1916 V 21, цв. Собр. В.П. Дробов” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 2790) – LE01152354!; isolectotypi – LE01152355!, МНА0032670!, MW0591667!, MW0591668!, MSB, TASH000378!, TASH000379! et al. herb.

По протологу: “Ферганская обл., Скобелевск. у. Северный склон Алайского хребта. Бассейн р. Шахимардана, глинисто-каменистый склон к оврагу Арпа бл. с. Пульган. – Prov. Fergana, distr. Skobelew, in decliv. argilloso-lapidososis jugi Alajici ad p. Pulgan. 1916 V 21, цв. Собр. В.П. Дробов”.

Allium litvinovii Drobow ex Vved. 1971, Opred. Rast. Sredn. Azii 2: 314.

Isotyp (2): “Ферганская обл., Скобелевск. у. Северный склон Алайского хребта, бассейн Шахимардана, овраг Арпа бл. с. Пульган. – Prov. Fergana, distr. Skobelew in decliv. argilloso-lapidososis jugi Alajici pr. p. Pulgan. 1916 V 21, цв. и незр. пл. Собр. В.П. Дробов” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 2789) (sub nom. *Allium caesium* Schrenk) – МНА0032831!; МНА0032832!

По протологу: “In decliv. argilloso-lapidososis jugi Alajici pr. p. Pulgan 21 V 1916 fl. et fr. immat. Drobov. (HFR n° 2789, ТАК)”. – Holotypus: TASH000410!

Allium lutescens Vved. 1971, Opred. Rast. Sredn. Azii 2: 312, descr. lat.; id. 1935, Fl. URSS 4: 59, nom. inval., descr. ross.

Isotypus: “Казахская ССР, Западный Тянь-Шань, Таласский Алатау, склоны к р. Машат близ пос. Антоновка. Собр. Е. Мокеева и И. Линчевский – Kazachstania, Tian-Schan occidentalis,

jugum Alatau Talassici, ad declivia versus fl. Maschat prope pag. Antonovka. Leg. E. Mokeeva et I. Linczewski. 1927 V 20” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5440; “Издаваемые растения являются изотипами этого вида. А. Введенский”, in sched.) — МНА0032671!

По протологу: “Западный Тянь-Шань. Таласский Алатау. Склоны к р. Машат близ пос. Антоновка. 20 V 1927 fl. E. Мокеева и И. Линчевский, 30 (ТАК)”. — Holotypus: TASH000412!; isotypi: TASH000413!, TASH000414!

Allium nevskianum Vved. 1971, Opred. Rast. Sredn. Azii 2: 316, nom. illeg., non Vved. in Wendelbo, 1969, Bot. Not. 122: 37, pro nom. nov. pro *Allium alexeianum* Regel var. *hissaricum* Lipsky 1900, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 18: 136.

Isotypus: “Узбекская ССР, на каменистых склонах гор Чульбаир, под вершиной Ходжа-барку, около 3000 м над ур. м. Собр. А. Введенский. — Uzbekistania, ad declivia saxosa montium Tschulbair ad pedes cacuminis Chodsha-barku, ca. 3000 m s. m. Leg. A. Vvedensky. 1929 VI 30” (Sched. Herb. Fl. URSS № 5434). — МНА0032672!

По протологу: “Pamiro-Alaj. Ad declivia saxosa montium Tschulbair ad pedes cacuminis Chodsha — barku, alt. ca 3000 mt. 30.VI.1936 fl. Vvedensky (ТАК)”. — Holotypus: TASH000437!

Примечание. Название *Allium nevskianum* Vved. (Vvedensky, 1971a) — незаконный поздний омоним названия *A. nevskianum* Vved. (Wendelbo, 1969), основанного на другом типе, поскольку последнее опубликовано в качестве заменяющего названия в более высоком ранге для разновидности *A. alexeianum* Regel var. *hissaricum* Lipsky, описанной с перевала Сары-Сочо на Гиссарском хребте. Одновременно *A. nevskianum* Vved. (1971) — излишнее название по отношению к *A. nevskianum* Vved. (1969), поскольку при обнаружении в его синонимике была включена разновидность *A. alexeianum* Regel var. *hissaricum* Lipsky.

В протологе *Allium nevskianum* Vved. (1971), видимо, допущена ошибка, в дате указан 1936 год, а на этикетке эксикаты — 1929. Как правильно заметили И.И. Гуреева и В.Ф. Балашова (Gureyeva, Balashova, 2016), эксикаты других видов с гор Чульбаир датированы 1929 г. Косвенно об ошибке свидетельствует и комментарий на эксикате: “Издаваемые образцы являются изотипами этого вида”.

Allium ophiophyllum Vved. 1928, Trudy Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ., Ser. 8b, Bot. 3: 8.

Paratypus: “Кашка-Дарьинская экспедиция. Район к С и СВ от г. Бек-буди, Ю подножье гор Кангур-таг. Бл. последнего арыка у дороги, на камнеломне. Слегка опесчаненная почва. 1928 V 13. Собр. И.А. Линчевский. № 116” — МНА0033169!

Specimen originale: “Ширабадская экспедиция. Ширабадская долина. Хаудак-тау; выходы пестроцветных пород. 22/V-[19]27. Собр. А. Введенский. № 77” (determ.: “*Allium ophiophyllum* m., 30 X 1927, Vvedensky”) — МНА0032920!

По протологу: “Montes meridionales: Sogdiano-transoxanae. Ad declivia argilloso-arenosa gypsacea elevationis Chaudak-tau haud procul a pago Dsharkurgan. 30 04 1928 fl. Leg. Vvedensky. E collectionibus Instit. Pedolog. et Geobotan. Univ. As. Med — Outre l’habitat, d’où provient la plante editee, je puis encore indiquer — montes Sogdiano-transoxanae: ...prope urbem Bek-budi. 13.05.1928. Linczewski 114-117!”. — Holotypus: TASH000440!

Примечание. Образец МНА0032920 подписан А.И. Введенским: “*Allium ophiophyllum* m.” и собран практически в том же месте, что и тип, но на год раньше. Этот образец, хотя и не процитированный в протологе, по нашему мнению, может быть отнесен к первоначальному материалу.

Allium petraeum Kar. et Kir. 1842, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15, 3: 511.

Isolectotypus: Plantae Karelinianae. Gr. Karelin et Joh. Kirilow. Enumeratio Plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. — № 816, in lapidosis montium Alatau ad fl. Lepsa. Fl. Julio. Dupla ex Herbario Horti Botanici Petropolitani. — [вторая этикетка] Копия. en. 1841. Leg. Karelin et Kiriloff. № 816” — МНА0032921!

Lectotypus (Vvedensky, 1935a: 183, “тип”): “Описан с Джунгарского Ала-тау: Лепса. Тип в Ленинграде”.

По протологу: “Hab. in lapidosis montium Alatau ad fl. Lepsa”.

Примечание. См. примечание к *Allium amblyophyllum*.

Allium robustum Kar. et Kir. var. *alpestre* Kar. et Kir. 1841, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou 15, 3: 513.

Isolectotypus: “Plantae Karelinianae. Gr. Karelin et Joh. Kirilow. Enumeratio Plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summarum alpium Alatau anno 1841 collectarum. — № 825. In argillosis Songoriae prope munimentum Ajagus. Fl. Majo. — Dupla ex Herbario Horti Botanici Petropolitani. — enum. 1841. № 825.” (sub nom. *Allium robustum* β *alpestre*). — МНА0032922!

Lectotypus (Fritsch, 1990): “(Dzhung.) Alatau... 1841, leg. Kar. et Kir., Imper. Soc. Natur. Moscou No. 2037 (LE)... All specimens of the cited ‘exsiccatae’ No. 2037 are iso-lectotypes”.

По протологу: “In subalpinis herbosis Alatau ad fl. Lepsa”.

Примечание. См. примечание к *Allium amblyophyllum*.

Allium schoenoprasum L. subsp. *orosiae* P. Monts. 1984, Bull. Soc. Echange Pl. Vasc. Eur. Occid. Bassin Medit. 19: 110.

Isotypus: “Yebra de Basa (Espagne, prov. Huesca), in pascuis petrosis aridis prope sacellum Santa Orosia dictum. UTM 30T YN 2311, alt. 1560 m s.m., solo exiguo rubefacto, supra petram durissimam (“poudingue”), cum *Poa bulbosa*, *Merendera pyrenai-ca*, *Allium senescens*, *Anthericum liliago*, *Ranunculus flabellatus*, *Trinia glauca*, *Anthemis carpatica* et *Brimeura amethystina*. 24a Junii 1981. Leg. et det. P. Montserrat, n. 101181” (Exs. Soc. Echange Pl. Vasc. Eur. Occid. Bassin Medit. № 10924) (“subsp. nova – Isotypus”, in sched.) – МНА0032673!

По протологу: “Holotypus: P. Montserrat n° 101181 in h. JACA; isotypi: Soc. Ech. fasc. 19, n° 10924”.

Allium splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil. subsp. *insulare* Vorosch. 1984, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 89, 4: 117.

Holotypus: “Курильские острова, о-в Кунашир, Лагунное, на скале. 27 VII 1961, Ворошилов, № 10299” (sub nom. *Allium strictum* Schrad.) (determ. (1): “*Allium splendens* Willd., 1969.I, Ворошилов”; determ. (2): “Typus! *Allium splendens* subsp. *insulare* Worosch. ssp. nov., X 1983, V.N. Woroschilov”) – МНА0032674!

По протологу: “Insulae Kurilenses, insula Kuna-schir, prope pagum Lagunnoje, ad saxum, N 10299, 27 VII 1961, W.N. Woroschilov (МНА). – Курильские о-ва, о. Кунашир, близ пос. Лагунное, на скале, № 10299, 27 VII 1961, В.Н. Ворошилов (МНА)”.

Allium splendens Willd. ex Schult. et Schult. fil. subsp. *prokhanovii* Vorosch. 1984, Byull. Glavn. Bot. Sada 130: 35.

≡ *Allium prokhanovii* (Vorosch.) Barkalov 1987, So-sud. Rast. Sovet. Dal'nego Vostoka 2: 385.

Holotypus: “Окр. Седанки (в 15 в. от г. Владивостока). Среди низеньких редких кустарников на гребне небольшого горного хребта, ограничивающего с севера долину р. Сиданки. Одиночно, разбросанно и маленькими группами в трещинах скалы или на тонком слое перемешанного со щебнем перегноя. Околоцветник розовый. 24 Июня 1913. Собр. И.В. Попов” (sub nom. *Allium lineare* L.) (determ. (1): “*Allium splendens* Willd., 1960 III, Ворошилов”; determ. (2): “Typus! *Allium splendens* Willd. subsp. *prokhanovii* Vorosch., 1982 II, V.N. Woroschilov”) – МНА0032675!

Paratypus: “Окр. Седанки (в 15 в. от г. Владивостока). На открытых, травянистых местах гребня высокого горного хребта, ограничивающего с севера долину р. Сиданки. Маленькими группами и одиночно, разбросанно как по гребню, так и по бокам его в трещинах скалы и на ней, на тонком слое перегноя. Цветы бледно-розовые. 30 Июня

1910. Собр. И.В. Попов” (sub nom. *Allium anisopodium* Ledeb.) (determ. (1): *Allium splendens* Willd. subsp. *prokhanovii* Vorosch., 1960.III, Ворошилов”; determ. (2): “*Allium prokhanovii* (Vorosch.) Barkalov, VI 1985, В.Ю. Баркалов”) – МНА0032833!

По протологу: “Regio Primorskensis, in viciniis pagi Sedanka prope Vladivostok, in fruticetis 24 VI 1913, W.V. Popov legit (МНА). – Приморский край, окрестности пос. Седанка близ Владивостока, среди кустарников, 24 VI 1913, собр. М.В. Попов (МНА). Паратип: Там же, 30 VI 1910, собрал он же. Собран также на Змеиной сопке, Шкотовского р-на, Приморского края, откуда взят в культуру в Главный ботанический сад АН СССР”.

Примечание. В протологе допущена ошибка в инициалах коллектора, этикетки обоих образцов подписаны И.В. Поповым.

Allium stellerianum Willd. subsp. *tuvanicum* N. Friesen 1985, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 75.

≡ *Allium tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen 1987, Fl. Sibir. (Araceae-Orchidaceae): 75.

Isotypus: “Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, в окр. с. Кызыл-Хай, на шельфе горы Эрэн-Карач, в житняковой степи. Собр. Н. Фризен. – Tuva, distr. Mongun-Taiga, prope pag. Kuzyl-Chai, ad prolongamentum montis Eren-Karacz, in steppa agropyrosa. Leg. N. Friesen. – Isotypus. 1982 VIII 3” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 6637) (sub nom. *Allium tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen) – МНА0032683!

По протологу: “Tuva, districtus Mongun-Tajga, prope pagum Kuzyl-Chaja, in prolongamento montis Eren-Karagatsh, in steppa agropyrosa, 3 VIII 1982, N 50, N. Friesen (NS, isotypus LE). – Тува, Монгун-Тайгинский р-н, окрестности сел. Кызыл-Хая, шлейф горы Эрэн-Карагач, в житняковой степи, 3 VIII 1982, № 50, Н. Фризен (NS, изотип LE)”.

Примечание. Необходимо отметить, что образец с оригинальной этикеткой и полевым номером 50, с пометкой “Typus” хранится в LE (LE01010656!), в цифровом гербарии NS нам удалось найти лишь эксикатный образец NS0015577! без каких-либо пометок.

Allium tarkhankuticum Seregin 2012, Phytotaxa 42: 11, fig. 1-2.

Paratypus (4): “Крым, Сакский район, южный берег оз. Донузлав, западная окраина пос. Новоозерное, петрофитная степь (*Artemisia taurica*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron cristatum* и др.). 45°22'50"N 33°06'30"E, 10 м н. у. м. 15 08 2008. Собрали А. Серёгин, И. Серёгина. № Т-1135” (“Paratypus”, in sched.) – МНА0032677!; “Крым, Черноморский р-н, мыс Тарханкут, около 5 км к югу от с. Оленевка, степь над приморским обрывом. 28 09 1987, leg.: Шатко В.Г., Алфёрова З.Р., Алянская Н.С.” (sub nom. *Allium saxatile* M. Bieb.) (determ.:

“Paratypus. *Allium tarkhankuticum* Seregin; 23 01 2012, A. Seregin”) — МНА0032679!; “П-ов Тарханкут, 10 км севернее Оленевки, степь. Урочище Джангуль. 18 08 2000. Собр.: Л.А. Крамаренко” (determ.: “Paratypus. *Allium tarkhankuticum* Seregin; 23 01 2012, A. Seregin”) — МНА0032678!; “П-ов Тарханкут, 10 км к северу от Оленевки. Степной склон к морю. Урочище Джангуль. 19 08 2000. Собр.: Л.А. Крамаренко” (sub nom. *Allium saxatile* M. Bieb.) (determ.: “Paratypus. *Allium tarkhankuticum* Seregin; 23 01 2012, A. Seregin”) — МНА0032676!

По протологу: “UKRAINE: Crimea: Saki District, 45°22'50"N, 33°06'30"E, S shore of Lake Donuzlav, W outskirts of Novoozernoje, petrophytic steppe (*Artemisia taurica*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron cristatum*, etc.), elev. 10 m, 19 August 2008, Seregina s.n. (holotype MW!, isotypes MW!, LE!). — Additional specimens examined: — UKRAINE: Crimea: Chernomorskoye District: ...Tarkhankut Cape, ca. 5 km to S from Olenevka, steppe above coastal cliff, 28 September 1987, Shatko et al. s.n. (MHA!); Tarkhankut Peninsula, 10 km to N from Olenevka, steppe, Dzhan-gul locality, 18 August 2000, Kramarenko s.n. (MHA!); ibid., seaward steppe slope, 19 August 2000, Kramarenko s.n. (MHA!)... — Saki District: ...locus classicus, 45°22'50"N, 33°06'30"E, S shore of Lake Donuzlav, W outskirts of Novoozernoje, petrophytic steppe (*Artemisia taurica*, *Festuca valesiaca*, *Agropyron cristatum*, etc.), elev. 10 m, 15 August 2008, Seregin & Seregina T-1135 (MW!, MHA!, GAT!)...”

Allium trachyoscordum Vved. 1925, Byull. Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ. 9. Livr., fasc. 3: 11.

Isolectotypus: “Prov. Syr-Darja: distr. Aulie-ata. Ad radices montium Alexandri prope Utsch-bulak, in collibus gypsaceis rubro-arenosis. 1924 VII 6 fl. et fr. imm. Leg.: Mokeeva et Popov” (Exs. Herb. Fl. As. Med. № 65). — МНА0032680!

По протологу: “Oltre l’habitat d’ou provient la plante éditée je puis encore indiquer: distr. Aulie-ata: Seulussek. 1909 VI 4 fl. Knorring! 673. — Aulie-ata. 1903 VI 7. fl. Lipsky! 3664. — Ibidem. 1909 V 10. fl. Knorring! 38. — Ibidem. 1916 VI 16. fr. Rajkova! a. — Montes Kujuk. 1922 VI 20. fl. et fr. Popov! 189. — distr. Pischpek: Bota-burum. 1909 V 20. fl. Ljutik! — Fl. Ala-medin. 1918 VII 3. fl. Savenkova! 131. — [этикетка эксикаты] Prov. Syr-Darja: distr. Aulie-ata. Ad radices montium Alexandri prope Utsch-bulak, in collibus gypsaceis rubro-arenosis. 1924 VII 6 fl. et fr. imm. Leg. Mokeeva et Popov”.

Примечание. В протологе, кроме этикетки эксикаты, перечислены еще несколько гербарных образцов. Во “Флоре СССР” А.И. Введенский (Vvedensky, 1935a: 156) по поводу типового образца написал следующее: “Описан с Александр. хр., Учъ-булак. Тип в Ташкенте”. Учитывая, что в протологе из Учбулака обозначены лишь образцы серии эксикат “Флоры Средней Азии” (Sch. Herb.

Fl. Asiae Mediae № 65), считаем, что таким образом был выбран лектотип. В TASH хранится образец TASH000473! с типографской этикеткой эксикаты, на которой, по-видимому, Введенским оставлена пометка “Turpus”. Остальные образцы TASH000474–TASH000478! являются синтипам.

Allium transvestiens Vved. 1971, Opređ. Rast. Sredn. Azii 2: 315, descr. lat.; id. 1935, Fl. URSS 4: 228, nom inval., descr. ross.

Isotypi (2): “Туркменская ССР, Копетдаг, на гипсированных склонах в кишл. Пархай близ г. Кара-Кала. Собр. А. Мали, М. Попов и А. Введенский. — Turcomania, Kopetdag, in collibus gypsaceis in loco Parchaj prope urb. Kara-Kala. Leg. A. Maly, M. Popov et A. Vvedensky. 1931 VI 21” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5433) [этикетка изготовлена типографским способом] — МНА0032681!; “Туркменская ССР, Копетдаг, на гипсированных склонах в кишл. Пархай близ г. Кара-Кала. — Turcomania, Kopetdag, in collibus gypsaceis in loco Parchaj prope urb. Kara-Kala. Собр. А. Мали, М. Попов и А. Введенский. Опр. А. Введенский. 1931 VI 21” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5433) (“Изотип (лист № 2)”, in sched.) [этикетка напечатана на печатной машинке] — МНА0032682!

По протологу: “Kopet-dag. In collibus gypsaceis in loco Parchaj pr. urbem Kara-kala. 21 VI 1931 fl. A. Maly, M. Popov, A. Vvedensky (TAK)”. — Holotypus: TASH000479!

Allium vodopjanovae N. Friesen 1985, Bot. Zhurn. (Moscow et Leningrad) 70, 9: 1247, fig. 1.3.

Paratypus: “Алтай, Кош-Агачский р-н, близ пос. Ташанта, в каменистой житняковой степи. Собр. Н. Фризен. — Altai, distr. Kosch-Agacz, prope pag. Taschanta, in steppa lapidosa agropyrosa. Leg. N. Friesen. 1982 VI 28” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 6638) — МНА0032923!

По протологу: “Tuva, distr. Mongun-Tajga, jugum Tschichatschevii, mons Eren-Karagatsh, prope pagum Kuzyl-Chaja, in declivo australi stepposo cum formatione Agropyretum cristati, 2100 m s. m., 3 VIII 1982, N 52, N. Friesen (LE, isotypus NS). — Тува, Монгун-Тайгинский р-н, хр. Чихачева, гора Эрен-Карагач, близ с. Кызыл-Хая, южный склон, житняковая степь, 2100 м над ур. м., 3 VIII 1982, № 52, Н. Фризен (LE, изотип NS). — Кариотипы каждого вида изучены по нашим сборам из следующих пунктов. *A. vodopjanovae*: Горно-Алтайская авт. обл., Кош-Агачский р-н, ...окр. пос. Ташанта, в каменистой степи, 28 VI 1982, 2п–16...”.

ASPARAGACEAE JUSS.

Peliosanthes luteoviridis Vislobokov, K.S. Nguyen, Kalyuzhny, Nuraliev et N. Tanaka 2022, Phytotaxa 538, 3: 235.

Paratypus: “Dong Nai Province: Tan Phu District, Cat Tien National Park, forest with *Dipterocarpus* sp.,

Calamus sp. and bamboo, 11.47958°N, 107.37956°E, elev. 184 m. 2 February 2021. Leg. S.S. Kalyuzhny" – МНА0034376!

По протологу: "Vietnam. Dong Nai Province: Tan Phu district, Cat Tien National Park, around the point 11°25.523'N, 107°25.722'E, elev. 127 m, in forest, collected in nature on 6 November 2019 by N.A. Vislobokov, the herbarium specimen prepared from the living cultivated plant on 19 May 2021, N.A. Vislobokov, M.S. Romanov 19203H (holotype MW: MW0595759). – Additional specimens examined (paratypes): Vietnam... Dong Nai Province: Tan Phu District, Cat Tien National Park, forest with *Dipterocarpus* sp., *Calamus* sp. and bamboo, 11.47958°N, 107.37956°E, elev. 184 m, 2 February 2021, S.S. Ka-lyuzhny s.n. (with flowers) (МНА)..."

ASPHODELACEAE JUSS.

Eremurus baissunensis O. Fedtsch. 1921, Bot. Mater. Gerb. Glavn. Bot. Sada R.S.F.S.R. 2, 3: 9.

≡ *Henningia baissunensis* (O. Fedtsch.) A.P. Khokhr. 1965, Erem. Cult.: 83.

Syntypus: "Б.А. Федченко: Самаркандско-Бухарская экспедиция 1913 г. № 382. Бухарское ханство, Байсунское бекство. Невысокие горы Агата-Чагыл (Южн. отрог Гиссарского хребта). 2 Апреля 1913 г. Собр. А.И. Михельсон. № 382" (determ.: "*Eremurus baissunensis* O. Fedtsch. nova species, 18 11 1913, Olga Fedtschenko") – МНА0032955!

По протологу: "Бухарские влад., Байсунское бекство. Невысокие горы Агат-чагыл (южн. склон Гиссарского хребта), 2 апр. 1913 г. (Михельсон!). Между ст. Ак-рабат и Дербент. Ниже перевала 27 III 1913 (Михельсон!). Между Сары-Камыш и Байсун. Гребни, невысоких гор 2 апр. 1913 г. (А. Михельсон. Самаркандско-Бухарская Экспедиция Б.А. Федченко)".

Eremurus hilariae Popov et Vved. 1923, Key Pl. Envir. Tashkent 1: 58, fig. 91, descr. ross., in clave; id. 1924, Byull. Sredne-Aziatsk. Gosud. Univ. 7, Suppl., fasc. 1: 9, descr. lat.

≡ *Henningia hilariae* (Popov et Vved.) A.P. Khokhr. 1965, Erem. Cult.: 96.

Lectotypus (O.A. Turdiboev, hic designatus): "Prov. Syr-Darja: distr. Taschkent. Ad declivia argillosa gypsacea tumuli elevati Kyngrak, ad locum Kaplanbek dictum. 1923 IV 28 fl. Leg. Rajkova" (Exs. Herb. Fl. As. Med. № 1) – TASH000230!; isolectotypi: BAV31/338!, BR0000006885021!, CAS140284!, K000900992!, LE01152322!, LE01152326!, LE01152330!, MA0100020285!, МНА0032661!, MW0591642!, NY03987770!, P01849527!, TASH000231! et al. herb.

Epitypus (O.A. Turdiboev, hic designatus): "Ташкентский у., Капланбек: бугры. 1920 V 27. [fr.] Собр. М.Г. Попов" – TASH061356!

По протологу: "По склонам на известковой с примесью гипса почве в уроч. Капланбек".

Примечание. Впервые название вида было обнаружено в "Определителе растений окрестностей Ташкента" (Vvedensky et al., 1923: 58), где в ключе на русском языке приведены отличительные признаки и рисунок растения. Конкретные гербарные образцы не процитированы, а лишь указано распространение, что не противоречило действовавшим в то время номенклатурным правилам. Спустя год этот таксон был издан в серии эскизат "Schedae ad Herbarium Florae Asiae Mediae", где в комментариях Попов и Введенский (Popov, Vvedensky, 1924: 9) привели латинский диагноз со ссылкой на вышеупомянутую публикацию с пометкой "nomen nudum". При этом были процитированы образцы двух сборов: "...Capsula secundum specimen a Popov in loco Kaplanbek dicto in collibus argillosis gypsaceis 1920 V 27. № 314 lectum descripta... Prov. Syr-Darja: distr. Taschkent. Ad declivia argillosa gypsacea tumuli elevati Kyngrak, ad locum Kaplanbek dictum. 1923 IV 28 fl. Leg. Rajkova". Таким образом, образцы этих сборов являются синтипам (Turland et al., 2018: Art. 9.6). В Гербарии TASH имеются все процитированные образцы: первый из них (от 27 V 1920, № 314) представляет собой плодоносящее растение с хорошо сформированными коробочками; два других экземпляра (от 28 IV 1923) – цветущие растения с хорошо развитыми листьями и корневой системой – эскизатные образцы. В качестве лектотипа мы обозначаем хорошо развитый цветущий образец из серии эскизат – TASH000230. Поскольку признаки плодов также являются важными для идентификации данного вида, образец с плодоносящим растением TASH061356 обозначаем как эпитип.

Eremurus iae Vved. 1941, Fl. Uzbekist. 1: 402, 541.

Isotypus: "Узбекская ССР, на северных мелкоземисто-каменистых склонах гор Чульбаир выше кишл. Сина. Собр. А. Введенский. – Uzbekistania, ad declivia argilloso-saxosa septentrionalia in montibus Tschulbair supra pag. Sina. 1929 VI 3. Leg. A. Vvedensky" (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 5450) ("Издаваемые растения являются изотипами этого вида... А. Введенский", in sched.) – МНА0032662!

По протологу: "Ad declivia argilloso-saxosa septentrionalia in montibus Tschulbair supra pagum Sina. 1929 VI 3 fl. Vvedensky: Herb. Fl. As. Med. n° 676 (in Herb. Hort. Bot. Univer. As. Med. conservatur)". – Holotypus: TASH000236!

Eremurus nuratavicus A.P. Khokhr. 1965, Erem. Cult.: 73.

Holotypus: "Самаркандская обл., Фаришанский р. Каменистый луг на хребте Нура-Тай. 18 V 1961. Собр. А.П. Хохряков" ("Typus", in sched.) – МНА0032663!

Isotypi (2): “Самаркандская обл., Фаришский р-н, верховье р. Гараша, кишл. Михаям. Каменистые склоны с полуксерофитной растительностью на хребте Нура-Тау. 19 V 1961. Собр. Хохряков” [дата на полевой этикетке – “18 V [19]61” и проставлен полевой номер “№ 16 n14”] – МНА0032953!; “Самаркандская обл., Фаришский р-н, верховье реки Гараша. Каменистый склон. 18 V 1961. Собр. Хохряков” [на полевой этикетке имеется номер “№ 16 n14”, на чистовой отсутствует]. – МНА0032954!

Specimen originale: “Самаркандская обл., Фаришский р-н, верховье реки Гараша. Каменистые склоны с полуксерофитной растительностью. 17 V 1961. Собр. Хохряков” – МНА0032664!

По протологу: “Uzbekistan, regio Samarkand, distr. Farish, prope pagus Michajam, in declivia saxosa 18 5 1961. Coll. A. Khochrjakov. In Herbarium Horti Bot. Princip. Ac. Sc. URSS (Moskva) conservatur”.

Примечание. Текст этикетки голотипа имеет ряд расхождений с протологом: местообитание указано как “каменистый луг”, а в протологе – “на каменистых склонах”, также нет приведенного в протологе населенного пункта – “prope pagus Michajam”. Такое же сокращенное написание содержится и на этикетке одного из изотипов (МНА0032954). Образец под номером МНА0032663 помечен автором как “typus” и поэтому, несмотря на расхождения текста этикетки с протологом, считаем данный образец голотипом. Текст этикетки образца второго цитируемого здесь изотипа (МНА0032953) практически полностью соответствует протологу, но дата сбора на чистовой этикетке отличается на один день (19 мая) и скорее всего объясняется ошибкой при ее переписывании, т.к. на черновой этикетке А.П. Хохряковым указана дата 18 мая, как в протологе.

Eremurus pubescens Vved. 1946, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 9: 234.

Paratypus: “Б.А. Федченко: Самаркандско-Бухарская экспедиция 1913 г. – Бухарское ханство, Денауское бекство. Ю. зап. отр. Гиссарского хребта. Ущ. р. Сангардак. Нилю // Сангардак. 22 V 1913. Собр. А. Михельсон” (sub nom. *Eremurus stenophyllus* Baker). – МНА0032956!

По протологу: “Typus. [In valle fl. Mogian-darja ad declivia saementacea australi occidentalia in loco Navdanak. 28 VII 1933, fr., Butkov, 167]. Западный Памиро-алай. Долина р. Могиан-дарья. Сай Навданак, мелкощепенчатый склон юго-зап. экспозиции. 28 VII 1933 fr., Бутков, 167 (in Herb. Hort. BoL. Univer. As. Med. sub n. 128074 conservatur). – Paratypus. Mogian, Alt. 4500 ped. V 1893 fl., Komarov (in Herb. Inst. Bot. Acad. Sc. URSS sub nomine *E. Kaufmannii* var. *villosa* O. Fedtsch. conservatur). – Нилю × Сангардак. 22 V 1913, fr., Михельсон (ibidem, sub nomine *E. robustus* Rgl. (teste O. Fedtsch.)”.

HYACINTHACEAE BATSCH EX BORKH.

Hyacinthus lipskyi Misch. 1927, Acta Inst. Agric. Kuban. 5: 153.

≡ *Bellevalia lipskyi* (Misch.) E. Wulff 1930, Fl. Taurica 1, 3: 56.

Syntypus: “Балаклава. 20 IV [18]92. Собр. В. Липский” (sub nom. *Bellevalia dubia* Rchb.) (determ.: “Iso-?, para-? typus, Серёгин А., 2004”) – МНА0032710!

Lectotypus (Mordak, 2003: 106): “Балаклавская долина, 30 IV 1905, N.A. Busch” (LE! cum isolectotypis 2)”: LE01053064!; isolectotypi: LE01053061!, LE01053063!

По протологу: “На полях ю. берега Крыма, у Балаклавы! в Балаклавской долине! у Алупки! – In cultis Tauriae meridionalis! Этот характерный для Крыма вид найден Пачоским в 1889 г. и ошибочно определен был им как *Bellevalia trifoliata* Kunth. Липский в 1892 году специально посетил указанное Пачоским местообитание вида (поля у Балаклавы), собрал обширный материал...”.

Примечание. П.И. Мищенко (Mischenko, 1927) при описании вида не указал тип, приведя только три местонахождения, и более конкретно упомянул два сбора: “Этот характерный для Крыма вид найден Пачоским в 1889 г... Липский в 1892 году специально посетил указанное Пачоским местообитание вида (поля у Балаклавы), собрал обширный материал и детально описал эту форму...”. В статье В.И. Липского (Lipsky, 1894) приведено одно конкретное место сбора гербарных образцов: “Balaclava (Tauriae meridionalis) in cultis, 20 04 1892 (styl. vet.) florens et capsuligera. Legit Lipsky”. Именно к этому сбору относится наш образец. Еще один образец этого сбора хранится в гербарии LE (LE01053066!). Все образцы этого сбора являются синтипамии.

Muscari alexandrae A.P. Khokhr. 1991, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 96, 4: 106.

Holotypus: “Грузия, Аджария, Кедский р-н. Зваре, сухой склон с ладанником. 1 03 1988. Собр. А.П. Хохряков” (sub nom. *Muscari tschorochensis* Khokhr.) (determ.: “Typus, 1 II 90, А. Хохряков”) – МНА0032766!

Isotypus: “Грузия, Аджария, Кедский р-н. Зваре. Южный склон с ладанником. 1 03 1988. Собр. А.П. Хохряков” (sub nom. *Muscari tschorochensis* Khokhr.) – МНА0032765!

Paratypus (3): “Грузия, Аджария, Кедский р-н. Тесили, разреженный сосняк с ладанником. 22 04 1989. Собр. Хохряковы А. и П., Мазуренко М.” (sub nom. *Muscari chorochensis* Khokhr.) – МНА0032767!; (sub nom. *Muscari tschorochensis* Khokhr.) – МНА0032769!; “Грузия, Аджария, Шуахеви, сухой каменистый склон. 27 03 1987. Собр.: Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.” (sub nom. *Muscari chorochensis* A.P. Khokhr.) – МНА0032768!

Specimen originale: “Грузия, Аджария, Шуахеви. 26 03 1987. Собр. А. Хохряков, М. Мазуренко” (sub nom. *Muscari tschorochensis* Khokhr.) — МНА0032877!

По протологу: “Adzharia superba, distr. Kedensis, vic. opp. Zware, declivum siccum saxosum, pinetum cistosum, 1 03 1988, А.Р. Khokhrjakov (МНА). — Паратипы: Аджария: 1) Шуахевский р-н, окрестн. Шуахеви, сосняк с ладанником. 27 03 1987, А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко (МНА); 2) Кедский р-н, Тесили, разреженный сосняк на южном склоне. 22 04 1989, А.П. и П.А. Хохряковы, М.Т. Мазуренко (МНА)”.

Примечание. Изначально был намечен А.П. Хохряковым к описанию как “*Muscari tschorochensis*” (на некоторых этикетках — “*chorochensis*”), но опубликован под другим названием — *Muscari alexandrae* А.Р. Khokhr.

Scilla otschiauriae Mordak 1968, Novosti Sist. Vyssh. Rast.: 60.

≡ *Scilla siberica* Haw. subsp. *otschiauriae* (Mordak) Mordak 1971, Bot. Zhurn. (Moscow et Leningrad) 56: 1451; ≡ *Othocallis otschiauriae* (Mordak) Speta 1998, Phytion (Horn) 38, 1: 112; ≡ *O. siberica* (Haw.) Speta subsp. *otschiauriae* (Mordak) Travn. 2009, Acta Mus. Morav. Sci. Biol. 94: 198.

Isotypus: “Закавказье, Восточная Грузия, окр. г. Кварели, ущелье р. Инцоба, разреженный грабово-буковый лес, около 1000 м над ур. м. Собр. Е. Мордак. — Transcaucasia, Georgia orientalis, circa opp. Kvareli, in faucibus fl. Intzoba, in silvis lucidis carpineto-fagineis, ca. 1000 m s. m. Leg. Н. Мордак. 1967 IV 28” (Exs. Sched. Herb. Fl. Ross. № 7552) — МНА0032692!

По протологу: “Transcaucasia, Georgia orientalis, circa opp. Kvareli, in faucibus fl. Intzoba, in silvis lucidis carpineto-fagineis, ca. 1000 m s. m., 28 IV 1967, Н. Мордак (LE). — Закавказье, Восточная Грузия, окр. г. Кварели, ущелье р. Инцоба, разреженный грабово-буковый лес, около 1000 м над ур. м., 28 IV 1967, Е.В. Мордак (LE)”.

AMARYLLIDACEAE J. ST.-NIL.

Galanthus glaucescens А.Р. Khokhr. 1966, Byull. Glavn. Bot. Sada 62: 62, in add.

Holotypus: “Аджарская АССР, с. Хало близ Чаквы, на солнечном склоне. 19 I 1966. Собр. и опр. А. Хохряков” (“тип”, in sched.) — МНА0032863!

Isotypi (3): “Аджарская АССР, с. Хало близ Чаквы, на солнечном склоне. 9 I 1966. Собр. и опр. А. Хохряков” — МНА0032860—МНА0032862!

Paratypi (8): “Аджарская АССР, между Чаквой и Батумским ботаническим садом. 20 I 1966. Собр. и опр. А. Хохряков” — МНА0032855!; МНА0032857—МНА0032859!; “Аджарская АССР, между Чаквой и Батумским ботаническим садом, на плантациях апельсина. 20 I 1966. Собр. и опр.

А. Хохряков” — МНА0032856!; “Аджарская АССР. Кобулетский район, село Хуцубани, тунговая плантация. 31 III 1959. Собр. и опр. А.П. Хохряков” (sub nom. *Galanthus medius* А.Р. Khokhr.; determ.: “*Galanthus glaucescens* А.Р. Khokhr., А. Хохряков, 1967”); — МНА0032852!; МНА0032853!; “Грузия, Аджария, Кобулетский район, сел. Хуцубани. Цитрусовые плантации. 31 3 1959. Собр. и опр. А.П. Хохряков” — МНА0032854!

По протологу: “Adzharia, distr. Tschacva, pagus Chalo, in pratulis. 19. I 1966. А. Dmitrieva et А. Khokhrjakov legit. In herbario Horti botanici principalis conservatur. — Paratipi: Adzharia, distr. Kobuleti, pagus Chutsubani in plantationibus Aleuritibus 31 III 1959, А. Khokhrjakov legit. Adzharia, distr. Tschacva, oppidulum Tschacva, in plantationibus Theibus 18 II 1964, А. Dmitrieva legit. Adzharia, distr. Tschacva, inter Tschacva et Hortus botanici batumensis 20 I 1966. А. Khokhrjakov legit. — Аджария, дер. Хало близ Чаквы, на полянах 19 I 1966 г. Собрали А. Дмитриева и А. Хохряков. Гербарий Главного ботанического сада. — Паратипы: Аджария, дер. Хуцубани близ Кобулет, на плантациях тунга 31 III 1959 г., собрал А. Хохряков. Аджария, между Чаквой и Батумским ботаническим садом 20 I 1966 г. собрал А. Хохряков”.

Примечание. В цитате этикетки голотипа в протологе были допущены некоторые неточности: в протологе местообитание указано как “на полянах”, на этикетке — “на солнечном склоне”; в протологе указаны два коллектора, на этикетке только один — А.П. Хохряков. Учитывая наличие на этикетке авторской пометки “тип”, считаем, что несмотря на указанные расхождения, образец МНА0032863 следует считать голотипом. Кроме того, при цитировании паратипов в русской части протолога пропущен сбор А. Дмитриевой, указанный в латинской части. Образцов, полностью соответствующих данной цитате паратипа, в фонде МНА нам обнаружить не удалось. Из сборов А. Дмитриевой в кавказском разделе хранятся два образца, датированные 18 января 1966 года, текст этикеток которых во всем соответствует описанию паратипа, кроме даты сбора. Скорее всего именно эти образцы были упомянуты в протологе, а в указании даты была допущена ошибка.

Galanthus krasnovii А.Р. Khokhr. 1963, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 68, 4: 140.

Lectotypus et isolectotypus (Stepanova, Poluektov, 2019b): “Аджарская АССР, Чаквинский район, между Хало и Чаквистави, по дну ущелья реки Чакви, буково-самшитовый лес. 3 V 1959. А. Хохряков” — МНА0032695! (lecto-); МНА0032696! (isolecto-).

Paratypi (2): “Аджарская АССР, между Чакватой и Хино, по дну ущелья реки Кинтриши, буково-самшитовый лес. 13 IV 1959. А. Хохряков” — МНА0032697! (determ.: “Holotype. А.Р. Davis, 1994, University of Reading, UK”); МНА0032698!

Specimina originalia (10): “Аджарская АССР, окр. г. Батуми, ущелье реки Чаквы. 3 V 1959, собр. и опр. А. Хохряков” – МНА0032932!; *ibid.*, “ущелье реки Чаквы, между Хино и Чаквистави. 3 V 1959”, *idem* – МНА0032927!; *ibid.*, “Кобулетский р-н, ущелье реки Чаквистави, влажная поляна. 3 V 1959”, *idem* – МНА0032928 – МНА0032931!; *ibid.*, “ущелье реки Кинтриш, село Чахати, влажный склон. 13 IV 1959”, *idem* – МНА0032925!, МНА0032926!; *ibid.*, “село Чахати, заросли самшита. 21 IV 1960”, *idem* – МНА0032924! [на черновой этикетке указан 1959 год]; *ibid.*, “между Чахаты и Хино, по дну ущелья реки Кинтриши, буково-самшитовый лес. 21 IV 1959”, *idem* – МНА0032699!. Все образцы, процитированные нами здесь в качестве первоначального материала, хранятся в кавказском разделе гербария МНА.

По протологу: “Adzharia, distr. Czakva, in angustis fluminis Czakvae inter Chalo et Czakvistavi, 3 V 1959. Ipse legi. In herbario Horti botanici principalis conservatur. – Paratypi: Adzharia, in angustis fl. Kintrisch inter Czachaty et Chino 13 IV 1959. Ipse legi. Abhasia, in angustis fl. Pshirzha, Novyi Afon, 5 III 1961. Ipse legi... Praeter specimina indicata in herbario Horti Botanici in opp. Tbilissi specimen sub nomine *Galanthus latifolius* e Turcia (olim Distr. Artwin) vidi, quod a cl. Philippovio lectum erat. – Аджарская АССР, Чаквинский ручей, ущелье реки Чаквы, между Хало и Чаквистави, 3 V 1959 г. Хранится в гербарии Главного ботанического сада. – Паратипы: ущелье реки Кинтриш между Чахаты и Хино, 13 IV 1959; Абхазия, ущелье р. Психирца близ Нового Афона, 5 III 1961. Кроме того, в гербарии Тбилисского ботанического института хранятся 2 листа *G. krasnovii* под названием *G. latifolius*, собранные И. Филипповым в Турции в 1915 г.”

Примечание. В коллекции типов Гербария МНА хранятся 2 гербарных листа с одинаковыми этикетками, которые соответствуют цитате этикетки типа в протологе. Поскольку сбор состоит из двух дублетов, согласно статьям 9.11, 9.12 “Международного кодекса номенклатуры...” (Turland et al., 2018) нами был выбран лектотип (Stepanova, Poluektov, 2019b). Ранее А.П. Давис отметил один из образцов, собранный в ущелье р. Кинтриш 13 04 1959 г. (МНА0032697), как “holotype” и процитировал этикетку этого образца в качестве типа (Davis, 1999), при этом указал вместо даты 13 апреля – 3 мая 1959 г. Однако, согласно протологу, типом является образец, собранный 3 мая 1959 г. из ущелья р. Чаквы, а отмеченный Davis образец является паратипом.

Позднее А.П. Хохряков по образцу одного из процитированных в протологе паратипов описал новый подвид *G. krasnovii* subsp. *maculatus*.

Galanthus krasnovii subsp. *maculatus* A.P. Khokhr. 1966, Byull. Glavn. Bot. Sada 62: 60.

Neotypus (Stepanova, Poluektov, 2019b): “Абхазия, Новый Афон. 5 III 1961. А. Хохряков” (sub nom. *Galanthus krasnovii* A.P. Khokhr., на черновой этикетке: “*Galanthus krasnovii* var. *minus* m.”) – МНА0032851!

По протологу: “Abchasia, angustia fluminis Pshirzcha. Legit A. Khokhrjakov 5 III 1961”.

Примечание. В протологе был процитирован единственный образец, но место его хранения не указано. Образцов, которые полностью соответствовали бы цитате протолога, или определенных А.П. Хохряковым как *Galanthus krasnovii* subsp. *maculatus*, в коллекции МНА, как и в других гербарных хранилищах (К, LE, MW, TBI), найти не удалось, поэтому потребовался выбор неотипа.

Narcissus cantabricus DC. subsp. *luteolentus* Barra et G. López 1982, Anales Jard. Bot. Madrid 39, 1: 73.

≡ *Narcissus hedraeanthus* (Webb et Heldr.) Colmeiro subsp. *luteolentus* (Barra et G. López) Aedo 2013, Fl. Iber. 20: 378.

Isotypus: “Villapalacios (Hispania, prov. Albacete), versus Albaladejo, UTM/30S WH 2971, alt. 720 m s.m., in pascuis juxta vias, loco siliceo. 6a Martii 1980. Leg. G. López, R. Morales, F. Muñoz Garmendia & E. Valdés-Bermejo” (Soc. Echange Pl. Vasc. Eur. Occid. Bassin Medit. № 11886) (“Rem.: Isotypi!”), in sched.) – МНА0032700!

По протологу: “Habitat in pascuis iuxta viam Villapalacios-Albadalejo (Albacete), solo siliceo, ad 720 m, WH2971, n.° 5428 EV, 6 III 1980, G. López, R. Morales, F. Muñoz & E. Valdés (Holotypus MA 217832) et prope montes Cabeza de Buey (Ciudad Real, Cózar), loco dicto Los Morriones, ad 950 m, solo petroso cuarcitico, VH8376, n.° 2306 GF, 31 III 1980, A. Barra, G. López & R. Morales (paratypus MA 217831)”.

Ungernia victoris Vved. ex Artjush. 1970, Amarillis. SSSR: 31, descr. lat.; Vved. 1935, in Fl. URSS 4: 483, nom. inval., descr. ross.

Isotypus: “Узбекская ССР, на мягких склонах гор Чульбаир выше кишл. Сина. Собр. В. Бочанцев и А. Введенский. – Uzbekistania, ad decliva argillosa montium Tschulbair supra pag. Sina. Leg. V. Botschantzev et A. Vvedensky. 1930 VIII 6” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS №6252). – МНА0032701!

По протологу: “Ad decliva argillosa montium Tschulbair supra p. Sina 6 VIII 1930 Botschantzev et Vvedensky; in Herb. Univers. in Taschkent”.

ДРУГОЙ ВАЖНЫЙ МАТЕРИАЛ

LILIACEAE JUSS. s.str.

Gagea baldshuanica Lipsky ex Grossh. 1935, in Fl. URSS, 4: 110, nom. inval., non accept., sine descr. lat.

– *Gagea gageoides* (Zucc.) Vved. var. *baldshuanica* Lipsky in sched.

Specimen: “Baldchuan: pr. pagum Aksu ad montem Sevistan. 1884. III. Leg. Regel” (sub nom. *Gagea gageoides* (Zucc.) Vved. v. *baldshuanica* Lipsky) – МНА0033207!

Примечание. На этикетке образца указано название *Gagea gageoides* (Zucc.) Vved. v. *baldshuanica* Lipsky, однако это название не было обнародовано. Гроссгейм во “Флоре СССР” (Grossheim, 1935; 110) дал этой разновидности бинаминальное название, но не привел его как определенно принятое, а также не дал латинского диагноза. Вследствие этого название *Gagea baldshuanica* не является действительно обнародованным.

Lilium pensylvanicum Ker Gawl. f. *praecox* Vrishcz 1970, Spisok Rast. Gerb. Fl. S.S.S.R. Bot. Inst. Vsesoyuzn. Akad. Nauk. 18: 38, nom. inval., descr. ross.

Specimen: “Приморский край, Анучинский р-н, разнотравные луга. Собр. Д. Врищ. – Prov. Primorje, distr. Anuczinsk, in pratis varieherbosis. Leg. D. Vrishcz. 1967 VI 12” (Exs. Sched. Herb. Fl. URSS № 4961) – МНА0032876!

По протологу: “Приморский край, Анучинский р-н, разнотравные луга. Собр. Д. Врищ. – Prov. Primorje, distr. Anuczinsk, in pratis varieherbosis. Leg. D. Vrishcz. 1967 VI 12”.

Примечание. Недействительно обнародованное название, т.к. описание новой формы приведено на русском языке. Было ли оно валидизировано впоследствии, нам неизвестно. Мы приводим его здесь, учитывая, что раннецветущая форма лилии даурской введена в культуру, используется в гибридизации при создании новых сортов (Baranova, 1990: 276) и это название встречается на страницах различных садоводческих изданий.

ALLIACEAE BORKH.

Allium platyspathum Schrenk ex Fisch. et C.A. Mey. 1841, Enum. Pl. Nov. 1: 7.

Specimina originalia (2): “Songarei. Alatau. Leg. A. Schrenk. № 864” – МНА0033246!; *ibid.*, *idem.* “№ 866” – МНА0033247!

По протологу: “Lect. in alpebus Dschillkaragai d. 20 Junii m.”.

Примечание. Образцы сборов № 864 и 866 смонтированы на одном листе. Типом названия вида является сбор А. Шренка от 20 июня из гор Джилкарагай: “Dschillkaragai, 20 Jun. (flor.)”. Согласно перечню сборов А. Шренка, опубликованному Р.Э. Траутфеттером (Trautvetter, 1867), наши образцы были собраны в той же экспедиции, что и типовые экземпляры, но принадлежат к другому сбору из гор Джунгарского Алатау: “in montibus Alatau, m. Jul. (flor. et fruct.)” (Trautvetter, 1867). Обе оригинальные этикетки подписаны А. Шренком. Считаем, что данные образцы мож-

но рассматривать в качестве элементов первоначального материала.

Allium urceolatum Regel VII 1873, Trudy Imp. S.-Peterburgsk. Bot. Sada 2: 405; *id.* XII 1873, Gartenflora: 236.

Specimen authenticum: “Balchasch Leg. A. Schrenk. № 74 (teste Rgl.)” (determ.: “*Allium turkestanikum* Rgl., 21 XII 1923, Wedensky”) – МНА0033245!

По протологу: “*Allium caeruleum* Stscheglew enum. pl. alt. et soong. in Bull. de Mosc. 1854 pag. 202. (nec. Pall.). – Bunge reliq. Lehm. n. 1366 in Mem. Ac. Petr. VII. – Trautv. pl. Schrenk. n. 1126 ex parte. – Hab. in Songoria ad fl. Kara Kingir, Ajagus, Kisilagatsch, Nura, in montium Chontau Vallibus, Dhalahaskul, in montium Ulutau et Arganty vallibus (Schrenk), et in Turkestanica prope Nowo-Alexandrowsk (Lehmann), in desertis Prope Aschtschi-bulak et Taschkent (Kuschakewicz, Krause)”.

Примечание. Данный образец из сборов А. Шренка не упоминается в протологе, но определен и подписан Э. Регелем.

ASPARAGACEAE JUSS.

Pleomele hawaiiensis I. Deg. et O. Deg. 1980, Fl. Hawaiiensis. Fam. 68.

≡ *Chrysodracon hawaiiensis* (O. Deg. et I. Deg.) P.L. Lu et Morden 2014, Syst. Bot. 39, 1: 101.

Specimen authenticum: “Plants of Hawaii. Ex herbarium Degener. On fallen leaves of type tree Deg. et Deg. No. 34.432a, *Pleomele hawaiiensis* Deg. & Deg. Opposite utility pole 409 at Pohue Bay, Kau, Hawaii. Dec. 5, 1983. O. Degener, I. Degener. No. 35857” – МНА0032693!

По протологу: “Deg. & Deg. No. 34.432. Type tree. At 1,900 feet near “Belt Road”, mauka of Pohue Bay, Kau, Hawaii. Two P., trees in 1/2 acre aa kipuka with *Metrosideros* & *Maba*. Sept. 4, 1977”.

Примечание. Образец представлен приклеенным пакетиком с фрагментами опавших листьев, собранных из-под дерева, с которого был взят типовой образец, и сопровождается 3 фотографиями живого растения, опубликованными в статье вместе с протологом.

Помимо приведенного выше материала в типовом разделе гербария ГБС РАН хранятся образцы нескольких намеченных к описанию, но не обнародованных А.П. Хохряковым таксонов из Турции: *Hyacinthella monophylla* А.Р. Khokhr. и *Muscari albocephala* А.Р. Khokhr. (оба с пометкой “holotypus”).

НЕНАЙДЕННЫЕ ОБРАЗЦЫ

Согласно протологам, в фонде МНА должны храниться голотипы *Henningia altissima* А.Р. Khokhr. и *Maianthemum intermedium* Vorosch.,

но на момент написания статьи они не были найдены.

Образцы *Henningia altissima*, соответствующие протологу, были обнаружены в коллекциях сектора Средней Азии гербария LE и гербария МГУ (MW). Поскольку место хранения не совпадает с указанным в протологе и первоначальный материал представлен как минимум двумя известными нам образцами, мы согласно статьям 9.2, 9.3, 9.4, 9.11, 9.12 “Международного кодекса номенклатуры...” (Turland et al., 2018) обозначаем образец LE00053442 в качестве лектотипа.

Henningia altissima A.P. Khokhr. 1965, Erem. Cult.: 89, fig. 30.

Lectotypus (N.Yu. Stepanova et S.A. Poluektov, hic designatus): “Южно-Казахстанская ЗОС ВИЛАР. Киргизия. Ошская область. Северные склоны Алайского хр. Бассейн р. Ак-бура. Правый берег реки перед началом ущ. (1 км выше к-ка Бидана). На каменистом склоне. 22 июня 1961 г. № 5. Собрал М. Власов, А. Хохряков” (sub nom. *Eremurus tianschanicus* Vved. et Paz., det. И. Губанов) – LE00053442!, isolectotypus – MW0813020!

По протологу: “Kirghizia, regio Osch, distr. Kokbel, prope pagus Akbura. Angustia fluminis Akbura in declivia saxosa 22 6 1961. Coll. A. Khokhrjakov. In herbarium Horti Botanici Principalis Academia[e] Sci[en]tiarum URSS (Moscv) conservatur”.

Необходимо отметить, что в протологе этикетка процитирована не дословно, а в несколько обобщенном виде, кроме того, на этикетках указаны два коллектора: М. Власов и А. Хохряков, в протологе – только Хохряков.

Maianthemum intermedium Vorosch. 1960, Byull. Glavn. Bot. Sada 38: 50, 43 [“*Maianthemum*”].

Specimen originale: “Уч-к отд. флоры Г.Б.С. в Останкино; происх.: Прим. кр., Владивостокск. р-н, Океанская. 13 VI 1956. Ворошилов. № 4978” (sub nom. *Maianthemum kamtschaticum* (Cham.) Kom.) (determ.: “Topotypus; *Maianthemum intermedium* Vorosch.; IV 1962; Ворошилов”) – МНА0032694!

По протологу: “Приморский край, Владивостокский район, близ Океанской, в лесу, 7 IX 1950 (в плодах); собр. В.Н. Ворошилов. – Regio Primorsky, distr. Vladivostok, prope Okeanskaja, in silvis, 7 IX 1950, leg. W.N. Woroschilov (in Herb. Hort. botan. princip. Ac. sci. URSS, Mosqua)”.

Примечание. Согласно протологу, голотип должен храниться в МНА, но соответствующий образец в фонде нашего гербария обнаружить не удалось. В “Каталоге...” (Catalogue..., 2012: 396) указывается, что голотип хранится в фондах гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), и приведена цитата этикетки, которая полностью соответствует протологу. К сожалению, категория типа образца, хранящегося в

LE, на наш взгляд, указана ошибочно, поскольку при первоописании местом хранения типа был указан гербарий МНА, то образец в другом хранилище должен быть обозначен лектотипом, с публикацией соответствующего выбора. В МНА хранится образец, собранный в цветущем состоянии, выращенный на участке флоры Дальнего Востока в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН. На листе имеется пометка В.Н. Ворошилова – “topotypus”. Типовой образец был собран в плодах, а описание в протологе признаков цветка и соцветия, по-видимому, сделано автором по растениям, выращенным в культуре из семян, взятых с типового экземпляра, таким образом образец МНА0032694 может быть отнесен к первоначальному материалу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят сотрудников Ботанического института им. В.Л. Комарова В.В. Бялта, И.В. Татанова, Л.М. Раенко, М.В. Легченко, И.Г. Левичева и В.В. Шванову за помощь в поиске необходимых гербарных образцов и консультации, а также кураторов других гербарных фондов: MW, NS, NSK, TASH, TBI; И.В. Беляеву и А.С. Зернова за консультации по сложным вопросам ботанической номенклатуры; А.Б. Шипунова и А.П. Ковальчука за поиск и оцифровку протологов, опубликованных в зарубежных источниках; учащихся объединения “Клуб Путник” ГБОУ ДО г. Москвы ЦРТДЮ “Гермес” Е. Жарина, Т. Солонарь, М. Локтева за первичную оцифровку изображений гербарных образцов и сканирование части протологов.

Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”, грант 075-15-2021-678.

Работа выполнена в рамках ГЗ ГБС РАН (№ 122042700002-6) и “Таксономическая ревизия полиморфных семейств растений флоры Узбекистана” (№ ФЗ-20200929321).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Baranova] Баранова М.В. 1990. Лилии. Л. 384 с.
- [Catalogue...] Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и российского Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). Часть 1. 2012. СПб.; М. 443 с.
- [Catalogue...] Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и российского Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). Часть 2. 2018. СПб.; М. 500 с.

- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* 172: 280–. <https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- CSBG SB RAS – Digital Herbarium of Central Siberian Botanical Garden SB RAS 2022. <http://herb.csbg.nsc.ru:8081> (Accessed 08.08.2022).
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1973. Свод дополнений и изменений к “Флоре СССР” (тт. I–XXX). Л. 667 с.
- Davis A.P. 1999. The genus *Galanthus*. The Royal Botanic Garden, Kew, in association with Timber Press, Portland, Oregon. 334 p.
- Fedtschenko O.A. 1909. Eremurus: Kritische Übersicht über die Gattung. – *Mem. Acad. St. Petersburg. VIIIe serie*, 23 (8). 210 p.
- Fritsch R.M. 1990. Lectotypification in *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy (Alliaceae). – *Taxon*. 39 (3): 501–510.
- Fritsch R.M., Blattner F.R., Gurushidze M. 2010. New Classification of *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy (Alliaceae) based on Molecular and Morphological Characters. – *Phyton Annales Rei Botanicae*. 49 (2): 145–320.
- Global Plants on JSTOR. 2021. <https://plants.jstor.org> (Accessed 08.08.2022).
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1928. Флора Кавказа. Т. 1 Тифлис. 296 с.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1935. Род Гусиный лук – *Gagea* Salisb. – В кн.: Флора СССР. Т. 4. Л. С. 61–112; С. 734–738.
- [Gubanov et al.] Губанов И.А., Багдасарова Т.Н., Баландина Т.П. 1998. Научное наследие выдающихся русских флористов Г.С. Карелина и И.П. Кирилова. М. 95 с.
- [Gubanov, Bagdasarova] Губанов И.А., Багдасарова Т.В. 1978. Типовые образцы новых таксонов, хранящиеся в Гербарии МГУ. – В кн.: Гербарий Московского университета. М. С. 40–135.
- [Gureyeva, Balashova] Гуреева И.И., Балашова В.Ф. 2016. Типовые образцы Liliaceae s.l. в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК). – Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 113: 3–25.
- Herbarium MAG 2022. <https://herbarium.ibpn.ru> (Accessed 08.08.2022).
- JACQ consortium (2004 ff.) Virtual Herbaria Website at <https://www.jacq.org> (Accessed 08.08.2022).
- Karelin G., Kirilow J. 1842. Enumeratio plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summorum Alpium Alatau anno 1841 collectarum. – *Bull. Soc. Natur. Moscou*. 15 (1): 129–180; (2): 321–453; (3): 503–542.
- [Kemularia-Natadze] Кемулярия-Натадзе Л.М. 1947. Новые виды рода *Galanthus*, описанные во “Флоре Грузии”. – *Заметки по систематике и географии растений*. Тбилиси. 13: 6–7.
- Khassanov F.O., Cherneva O.V., Turdiboev O.A., Turdiboev Sh.A., Tojibaev K.Sh. 2022. Prominent botanists of Central Asia: Vvedensky Aleksei Ivanovich (1898–1972). – *Plant Diversity of Central Asia*. 2: 1–25.
- [Khokhrjakov] Хохряков А.П. 1965. Эремурусы и их культура. М. 127 с.
- [Lipsky] Липский В.И. 1894. Заметки о флоре Крыма. – *Записки Киевского общ-ва естествоиспытателей* 13 (1–2): 417–421.
- [Lipsky] Липский В.И. 1902а. *Tulipa caucasica* Lipsky. – В кн.: Список гербария русской флоры 4 (№№ 901–1200): 12.
- [Lipsky] Липский В.И. 1902б. Флора Кавказа. Дополнение 1. – *Труды Тифлисского ботанического сада*. Вып. 6. Кн. 1: 1–100.
- [Mischenko] Мищенко П.И. 1927. К систематике и географии крымско-кавказских видов рода *Hyacinthus*. – *Труды Кубанского сельско-хозяйственного института*. 5: 149–159.
- [Mordak] Мордак Е.В. 2003. Род *Bellevallia* (Hyacinthaceae) во флоре Крыма, Кавказа и Средней Азии. – *Бот. журн.* 88 (3): 103–115.
- Nyman C.F. 1882. *Conspectus Florae Europaeae*. Vol. 4. 858 p.
- [Popov, Vvedensky] Попов М.Г., Введенский А.И. 1924. *Eremurus hilariae* Popov et Vved. – *Бюллетень Среднеазиатского гос. ун-та*. 7: 9.
- Seregin A.P. (Ed.). 2020. Moscow Digital Herbarium: Electronic resource. – Moscow State University, Moscow. <https://plant.depo.msu.ru/> (Accessed 08.08.2022).
- [Skvortsov, Belyanina] Скворцов А.К., Белянина Н.Б. 2005. Гербарий Главного ботанического сада Российской академии наук: международный символ (акроним): МНА. М. 45 с.
- [Stepanova, Poluektov] Степанова Н.Ю., Полуэктов С.А. 2019а. Типовые образцы сосудистых споровых и голоосеменных растений в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА). – *Бот. журн.* 104 (4): 653–662. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040100>
- Stepanova N.Yu., Poluektov S.A. 2019b Lectotypification of *Galanthus krasnovii* A.P. Khokhr. (Amaryllidaceae). – *Skvortsovia*. 5 (1): 14–21.
- [Stepanova et al.] Степанова Н.Ю., Полуэктов С.А., Шанцер И.А. 2020. Типовые образцы названий таксонов, описанных А.К. Скворцовым, в гербарии Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА). – *Бот. журн.* 105 (10): 1015–1025. <https://doi.org/10.31857/S0006813620100105>
- Steudel E.G. 1841. *Nomenclator Botanicus*. Vol. 2. 810 p.
- Trautvetter E.R. 1867 *Enumeratio plantarum songoricarum a Dr. Alex. Schrenk annis 1840–1843 collectarum*. – *Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou*. 40 (3): 107.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kuster W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado, J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- [Vasjukov, Stepanova] Васюков В.М., Степанова Н.Ю. 2020. Типовые образцы названий видов рода *Tymus* (Lamiaceae), хранящиеся в гербарии Главного бо-

- танического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА). — Бот. журн. 105 (1): 142–148.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619100156>
- [Vvedensky et al.] Введенский А.И., Дробов В.П., Коровин Е.П., Культиасов М.В., Попов М.Г., Райкова И.А. 1923. Определитель растений окрестностей Ташкента. Вып. 1 (Polypodiaceae – Urticaceae). Ташкент. 80 с.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1925. *Gagea Popovii* Vved. — Бюллетень Среднеазиатского гос. ун-та. 9: 4.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1935а. Род Лук — *Allium* L. — В кн.: Флора СССР. Л. Т. 4. С. 112–280.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1935б. Род Тюльпан — *Tulipa* L. — В кн.: Флора СССР. Л. Т. 4. С. 320–364.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1971а. *Allium* L. — Лук. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Ташкент. Т. 2. С. 39–89.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1971б. *Tulipa* L. — Тюльпан. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Ташкент. Т. 2. С. 94–109.
- Wendelbo P. 1969. New subgenera, sections and species of *Allium*. — Bot. Not. 122 (1): 25–37.
- Wendelbo P., Rechinger K.H. 1990. *Gagea*. — In: Flora Iranica. Vol. 165. P. 13–57.
- Zarrei M., Zarre S., Wilkin P., Rix M. 2007. Systematic revision of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae) in Iran. — Bot. J. Linn. Soc. 154 (4): 559–588.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00678.x>

TYPE SPECIMENS OF NAMES OF LILIACEAE s.l. TAXA KEPT IN HERBARIUM OF TSITSIN MAIN BOTANICAL GARDEN RAS (MHA)

N. Yu. Stepanova^{a,*}, S. A. Poluektov^{b,##}, and O. A. Turdiboev^{c,###}

^a Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences
 Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

^b Educational Center for Child Development “Germes”
 Uchinskaya Str., 10, Moscow, 127411, Russia

^c Institute of Botany, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan
 Durmon yuli Str., 32, Tashkent, 100125, Uzbekistan

*e-mail: ny_stepanova@mail.ru

##e-mail: biom@yandex.ru

###e-mail: turdiboev.obidjon@mail.ru

The paper presents data on the types of the names of 53 taxa of Liliaceae s.l. (Alliaceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae, Convallariaceae, Hyacinthaceae, Liliaceae s.str.) kept in the Herbarium of Tsitsin Main Botanical Garden RAS (MHA). A Latin name with nomenclatural citation, category of the type specimen (s), quotations of their labels and protologues and some notes are given for each taxon. The lectotypes of *Gagea graminifolia* Vved., *G. popovii* Vved., *G. praemixta* Vved., *Tulipa caucasica* Lipsky, *Allium elegans* Drobow, *Henningia altissima* A.P. Khokhr., and lectotypes and epitypes of *Tulipa androssowii* Litv. and *Eremurus hiliariae* Popov et Vved. are designated.

Keywords: Herbarium of Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, lectotypification, MHA, nomenclature, type specimen

ACKNOWLEDGEMENTS

We sincerely thank V.V. Byalt, I.V. Tatanov, L.M. Raenko, M.V. Legchenko, I.G. Levichev and V.V. Shvanova (Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences) for the help in searching necessary herbarium specimens and consultations, and curators of other Herbaria: MW, NS, NSK, TASH, TBI; I.V. Belyaeva and A.S. Zernov for consultations on botanical nomenclature; A.B. Shipunov and A.P. Kovalchuk for search and digitization the protologues published in foreign sources; and the students of the club “Putnik” in the Educational Center of Children Development “Germes”: E. Zharina, T. Solonar, M. Loktev for primary digitization of the herbarium specimen images and scanning some protologues.

We thank Ministry of Science and Higher Education of Russia for supporting of CCU “Herbarium MBG RAS”, grant 075-15-2021-678.

The work was carried out in accordance with the Institutional research project of Tsitsin Main Botanical Garden RAS № 122042700002-6, and “Taxonomic revision of polymorphic plant families of the flora of Uzbekistan” (FZ-20200929321).

REFERENCES

- Baranova M.V. 1990. Liliu [Lilies]. Leningrad. 384 p. (In Russ.).
- Catalogue of the type specimens of the vascular plants from Siberia and the Russian Far East kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). Part 1. 2012. St. Petersburg — Moscow. 443 p. (In Russ.).

- Catalogue of the type specimens of the vascular plants from Siberia and the Russian Far East kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). Part 2. 2018. St. Petersburg – Moscow. 500 p. (In Russ.).
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* 172: 280–328. <https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- CSBG SB RAS – Digital Herbarium of Central Siberian Botanical Garden SB RAS 2022. <http://herb.csbg.nsc.ru:8081> (Accessed 08.08.2022).
- Czerepanov S.K. 1973 Svod dopolnenij i izmenenij k “Flora SSSR” (TT. I–XXX) [Summary of additions and changes to the “Flora of the USSR” (Volumes I–XXX)]. Leningrad. 667 p. (In Russ.).
- Davis A.P. 1999. The genus *Galanthus*. The Royal Botanic Garden, Kew, in association with Timber Press, Portland, Oregon. 334 p.
- Fedtschenko O.A. 1909. *Eremurus*: Kritische Übersicht über die Gattung. – *Mem. Acad. St. Petersburg. VIIIe serie.* 23 (8). 210 p.
- Fritsch R.M. 1990. Lectotypification in *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy (Alliaceae). – *Taxon.* 39 (3): 501–510.
- Fritsch R.M., Blattner F.R., Gurushidze M. 2010. New Classification of *Allium* L. subg. *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy (Alliaceae) based on Molecular and Morphological Characters. – *Phyton Annales Rei Botanicae.* 49 (2): 145–320.
- Global Plants on JSTOR. 2021. <https://plants.jstor.org> (Accessed 08.08.2022).
- Grossheim A.A. 1928. Flora Kavkaza [The flora of Caucasus]. Vol. 1 Tiflis. 296 p. (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1935. Rod Gusinyi luk – *Gagea* Salisb. [The Genus *Gagea* Salisb.]. – In: *Flora URSS.* Vol. 4. Moscow; Leningrad. P. 61–112; 734–738 (In Russ.).
- Gubanov I.A., Bagdasarova T.N., Balandina N.P. 1998. Nauchnoe nasledie vydayuschih russkikh floristov G.S. Karelina i I.P. Kirilova [Scientific heritage of the outstanding Russian florists G.S. Karelin and I.P. Kirilov]. Moscow. 95 p. (In Russ.).
- Gubanov I.A., Bagdasarova T.V. 1978. Typovye obraztsy novykh taxonov, khranyaschiesya v Herbarii MGU [Types of new taxa kept in Herbarium of Moscow State University]. – In: *Herbarium Universitatis Mosquensis (MW).* Moscow. P. 40–135 (In Russ.).
- Gureyeva I.I., Balashova V.F. 2016 Type specimens of Liliaceae s.l. in the Krylov Herbarium (TK). – *Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University.* 113: 3–25 (In Russ.).
- Herbarium MAG 2022. <https://herbarium.ibpn.ru> (Accessed 08.08.2022).
- JACQ consortium (2004 ff.) Virtual Herbaria Website at <https://www.jacq.org> (Accessed 08.08.2022).
- Karelin G., Kirilov J. 1842. Enumeratio plantarum in desertis Songoriae orientalis et in jugo summorum Alpium Alatau anno 1841 collectarum. – *Bull. Soc. Natur. Moscou.* 15 (1): 129–180; (2): 321–453; (3): 503–542.
- Kemularia-Natadze L.M. 1947. Galanthe Generis Species Novae in “Flora Georgia” Descriptae. – *Zametki Sist. Geogr. Rast.* 13: 6–7 (In Russ.).
- Khassanov F.O., Cherneva O.V., Turdiboev O.A., Turdiboev Sh.A., Tojibaev K.Sh. 2022. Prominent botanists of Central Asia: Vvedensky Aleksey Ivanovich (1898–1972). – *Plant Diversity of Central Asia.* 2: 1–25.
- Khokhrjakov A.P. 1965. Eremurusi i ikh kul'tura [Eremuruses and their cultivation]. Moscow. 127 p. (In Russ.).
- Lipsky V.I. 1894. Zametki o flore Kryma [Notes on the Crimea Flora]. – *Zapiski Keievskogo obschestva estestvoispytateley.* 13 (1–2): 417–421 (In Russ.).
- Lipsky V.I. 1902a. *Tulipa caucasica* Lipsky. – In: *Spisok Rast. Gerb. Russk. Fl. Bot. Muz. Imp. Akad. Nauk [Schedae ad Herbarium florum rossicae].* (№№ 901–1200): 12.
- Lipsky V.I. 1902b. Flora Kavkaza. Dopolnenie 1. [Flora of Caucasus. Addition 1]. – *Trudy Tiflissk. Bot. Sada* 6: 1–100 (In Russ.).
- Mischenko P.I. 1927. K sistematike i geografii krymsko-kavkazskikh vidov roda *Hyacinthus* [On the systematics and geography of the Crimean-Caucasian species of the genus *Hyacinthus*]. – *Trudy Kubanskogo sel'skokhozyaystvennogo instituta.* 5: 149–159 (In Russ.).
- Mordak E.V. 2003. The genus *Bellevalia* (Hyacinthaceae) in the Crimea, the Caucasus and the Middle Asia. – *Bot. Zhurn.* 88 (3): 103–115 (In Russ.).
- Nyman C.F. 1882. *Conspectus Florae Europaeae.* Vol. 4. 858 p.
- Popov M.G., Vvedensky A.I. 1924. *Eremurus hilariae* Popov et Vved. – *Bull'eten Sredneasiatskogo gosudarstvennogo universiteta.* 7: 9 (In Russ.).
- Seregin A.P. (Ed.). 2020. Moscow Digital Herbarium: Electronic resource. Moscow. <https://plant.depo.msu.ru/> (Accessed 08.08.2022).
- Skvortsov A.K., Belyanina N.B. 2005. Gerbariy Glavnogo botanicheskogo sada Rossiyskoy akademii nauk: MHA [Herbarium of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences: MHA]. Moscow. 45 p. (In Russ.).
- Stepanova N.Yu., Poluektov S.A. 2019a. Type Specimens of Pteridophytes and Gymnosperms in the Herbarium of Tsitsin Main Botanical Garden RAS (MHA). – *Bot. Zhurn.* 104 (4): 653–662 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040100>
- Stepanova N.Yu., Poluektov S.A. 2019b. Lectotypification of *Galanthus krasnovii* A.P. Khokhr. (Amaryllidaceae). – *Skvortsovia.* 5 (1): 14–21.
- Stepanova N.Yu., Poluektov S.A., Schanzer I.A. 2020. Type specimens of names of taxa described by A.K. Skvortsov kept in herbarium of the Main Botanical Garden RAS (MHA). – *Bot. Zhurn.* 105 (10): 1015–1025 (In Russ.).
- Steudel E.G. 1841. *Nomenclator Botanicus.* Vol. 2. 810 p.

- Trautvetter E.R. 1867. Enumeratio plantarum songoricarum a Dr. Alex. Schrenk annis 1840–1843 collectarum. – Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou. 40 (3): 107.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kuster W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Vegetabile 159. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Vasjukov V.M., Stepanova N.Yu. 2020. Type specimens of the names of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in the Herbarium of the Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (MHA). – Bot. Zhurn. 105 (1): 142–148 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619100156>
- Vvedensky A.I., Drobov V.P., Korovin E.P., Kul'tiasov M.V., Popov M.G., Raikova I.A. 1923. Opredelitel' rasteniy okrestnostey Tashkenta [Determination keys of plants in the vicinity of Tashkent]. Vol. 1 (Polypodaceae – Urticaceae). Tashkent. 80 p. (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1925. *Gagea Popovii* Vved. – Bull'eten Sredneasiatskogo gosudarstvennogo universiteta. Vol. 9: 4 (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1935a. Rod Luk – *Allium* L. [The Genus *Allium* L.]. – In: Flora SSSR [Flora of the USSR]. Moscow; Leningrad. Vol. 4: 112–280 (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1936b. Rod Tyul'pan – *Tulipa* L. [The Genus *Tulipa* L.]. – In: Flora SSSR [Flora of the USSR]. Moscow; Leningrad. Vol. 4: 320–364 (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1971a. *Allium* L. – Luk [The *Allium* L.]. – In: Opredelitel' rasteniy Sredney Azii [Determination keys of plants of the Middle Asia]. Tashkent. 2: 39–89 (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1971b. *Tulipa* L. – Tyul'pan [The *Tulipa* L.]. – In: Opredelitel' rasteniy Sredney Azii [Determination keys of plants of the Middle Asia]. Tashkent. 2: 94–109 (In Russ.).
- Wendelbo P. 1969. New subgenera, sections and species of *Allium*. – Bot. Not. 122 (1): 25–37.
- Wendelbo P., Rechinger K.H. 1990. *Gagea*. – In: Flora Iranica. Vol. 165. P. 13–57.
- Zarrei M., Zarre S., Wilkin P., Rix M. 2007. Systematic revision of the genus *Gagea* Salisb. (Liliaceae) in Iran. – Bot. J. Linn. Soc. 154 (4): 559–588.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2007.00678.x>

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ РОССИИ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ИЗ ЯМАЛО-НЕНЕЦКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА

© 2022 г. А. И. Мингалимова^{1,2,*}, И. Н. Урбанавичене^{1,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

² Югорский государственный университет
ул. Чехова, 16, Ханты-Мансийск, 628012, Ханты-Мансийский автономный округ, Россия

*e-mail: ksanne-86@mail.ru

**e-mail: urbanavichene@gmail.com

Поступила в редакцию 19.09.2022 г.

После доработки 31.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

В ходе полевых исследований, проведенных А.И. Мингалимовой в Надымском р-не Ямало-Ненецкого автономного округа, было выявлено 11 новых видов для лишенофлоры этого района, в том числе впервые для России приводится *Arthonia neglectula*; для Ямало-Ненецкого автономного округа и Западной Сибири – *Bryoria americana*, *Cladonia norvegica*, *Lepraria elobata*, *Sarea difformis*. В статье представлена информация об экологии, местонахождении и распространении этих видов, для наиболее редких даны краткие описания особенностей строения, для *Lepraria elobata* – сведения о составе вторичных метаболитов.

Ключевые слова: лишайники, новые находки, распространение, Россия, Западная Сибирь, Ямало-Ненецкий автономный округ

DOI: 10.31857/S0006813622120079

Имеющиеся в настоящее время сведения о лишенофлоре Ямало-Ненецкого автономного округа касаются его арктической части, для которой по данным разных авторов (Andreev et al., 1996; Magomedova, Ektova, 2006) известно значительно менее 300 видов. Данные о лишайниках подзон северо-таежных лесов, лесотундры и южной тундры севера Западно-Сибирской равнины в пределах Надымского р-на до начала наших исследований практически отсутствовали.

В июле-августе 2019 г. А.И. Мингалимовой были проведены сборы лишайников на территории Надымского р-на в составе комплексной геоботанической экспедиции под руководством Е.Д. Лапшиной. Камеральная обработка собранного материала осуществлялась в Лаборатории лишенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Состав лишайниковых веществ изучен методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии (HPTLC) (Arup et al., 1993). В результате проведенных исследований были выявлены виды, новые для лишенофлоры России, Ямало-Ненецкого автономного округа и Западной Сибири.

Номенклатура таксонов, приведенных ниже, дана согласно последней сводке лишайников и лишенофильных грибов Фенноскандии (Westberg et al., 2021). Определенные образцы хранятся в лишенологическом гербарии БИН РАН (LE).

НОВЫЙ ВИД ДЛЯ РОССИИ

Arthonia neglectula Nyl. – Долина р. Левая Хетта, 64°30'26" с.ш., 71°02'08" в.д., березово-еловый бруснично-зеленомошный лес с участием ольховника (рис. 1), на талломе *Lepraria elobata*, растущей на коре старой березы ближе к основанию ствола, 18.08.2019.

Для России приводится впервые. Характеризуется очень мелкими (до 0.2 мм в диам.), черными, шероховатыми апотециями с характерной К+ лиловой реакцией гимения (Coppins, Arput, 2009). Изученный нами образец *A. neglectula* имеет булавовидные 8-споровые сумки (25–27 × 10–11 мкм) (рис. 2), 2-клеточные аскоспоры 8–8.5 × 3–3.3 мкм. Этот лишенофильный вид был описан как растущий на талломе *L. neglecta* (Nyl.) Lettau, позже упоминается как “растущий на корочках *Lepraria* spp.” (Westberg, Svensson, 2012). За пределами России *A. neglectula* известен из Финляндии, Шотландии (Coppins, Arput, 2009), Швеции (Westberg, Svensson, 2012) и Австрии (Zimmermann, Berger, 2018).

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Bryoria americana (Motyca) Holien – Долина р. Левая Хетта, 64°34'52" с.ш., 72°12'13" в.д., сосново-кедрово-березово-лиственничный брус-



Рис. 1. Местообитание *Arthonia neglectula* – березово-еловый бруснично-зеленомошный лес с подлеском из ольховника по берегам притока р. Левая Хетта.

Fig. 1. Habitat of *Arthonia neglectula* – birch-spruce cowberry-green moss forest with underwood of *Duschekia* at the banks of the Levaya Khosta River tributary.

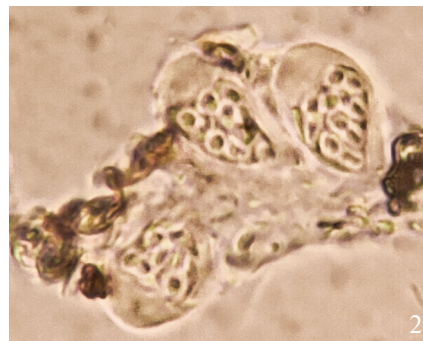


Рис. 2. Сумка со спорами *Arthonia neglectula*.

Fig. 2. Ascus with ascospores of *Arthonia neglectula*.

нично-зеленомошный лес, на веточках ели, 19.07.2019.

Отличается от других эпифитных видов рода *Bryoria* Brodo et D. Hawksw. коричневыми вдавленными псевдоцифеллами, наличием черноватых фрагментов у главных ветвей, а также очень короткими перпендикулярными боковыми веточками. Для Западной Сибири приводится впервые. В России встречается достаточно редко, приурочен в основном к горно-лесным районам (Кавказ, Якутия, Камчатский край и юг Дальнего Востока) (Urbanavichene, Pystina, 2022).

Cladonia norvegica Tønsberg et Holien – Долина р. Левая Хетта, 64°16'59" с.ш., 70°46'17" в.д., листовнично-березово-еловый кустарничково-лишайниково-зеленомошный лес, на древесине елового пня, 15.08.2019.

Хорошо отличается (даже без развитых подцифел) от других видов рода *Cladonia* P. Brown, благодаря содержанию родокладоновой кислоты (рис. 3) во всех частях таллома, кроме апотециев (Ahti, Stenroos, 2013).

Lepraria elobata Tønsberg – Долина р. Левая Хетта, 64°30'26" с.ш., 71°02'08" в.д., березово-еловый бруснично-зеленомошный лес с участием ольховника (рис. 1), на коре старой березы, ближе к основанию ствола, 18.08.2019.

Довольно широко распространенный в средней полосе европейской части России вид. В основном эпифит, но может встречаться на мхах и почве поверх скал. От химически близкого вида *L. finkii* (B. de Lesd.) R.C. Harris хорошо отличается морфологически – имеет более тонкий таллом, без выраженной, рыхлой сердцевины. От морфологически близкого вида *L. incana* (L.) Ach. отличается составом вторичных лишайниковых веществ. Таллом изученного образца *L. elobata* содержит зеорин, атранорин, стиктовую и констиктовую кислоты (HPTLC).

Sarea difformis (Fr.) Fr. – Около 22 км на юго-запад от пос. Ягельный, 64°31'36" с.ш., 72°11'10" в.д.,



Рис. 3. Чешуйки первичного таллома *Cladonia norvegica* с родокладоновой кислотой в виде красных пятен.

Fig. 3. Squamules of *Cladonia norvegica* primary thallus with rhodocladonic acid (red spots).

сосново-кедрово-березово-лиственничный бруснично-зеленомошный лес, на смоле на коре кедра (*Pinus sibirica* Du Tour), 19.07.2019. Первая для Западной Сибири находка вида, приуроченного к засмоленным участкам коры хвойных деревьев и довольно распространенного в лесах европейской части России.

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ ЯМАЛО-НЕНЕЦКОГО АВТНОМНОГО ОКРУГА (ЯНАО)

Chaenotheca ferruginea (Sm.) Mig. – Около 40 км на северо-восток от города Надым, 65°33'13" с.ш., 73°12'44" в.д., северо-таежный лишайниковый сосняк, на коре сосны (рис. 4), 01.08.2019.

Первая для ЯНАО находка эпифитного вида, широко распространенного в лесах бореальной зоны северного полушария.

Protothelenella sphinctrinoides (Nyl.) H. Mayrhofer et Poelt – Около 30 км на юг от пос. Ямбург, 67°47'07" с.ш., 75°28'55" в.д., кустарничково-лишайниковая тундра в плоскобугристом тундрово-болотном комплексе, на растительных остатках, мхах, погибающих талломах напочвенных видов лишайников, 10.08.2019.



Рис. 4. Таллом и апотеции *Chaenotheca ferruginea* на коре сосны.

Fig. 4. Thallus and apothecia of *Chaenotheca ferruginea* on pine bark.



Рис. 5. Лопасты *Fuscopannaria praetermissa* на растительных остатках.

Fig. 5. Lobes of *Fuscopannaria praetermissa* on decaying plants.

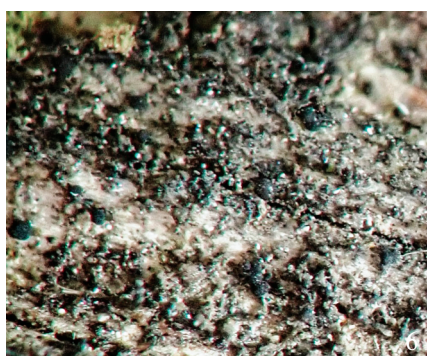


Рис. 6. Апотеции и пикниды *Micarea misella* на древесине сосны.

Fig. 6. Apothecia and pycnidia of *Micarea misella* on pine wood.



Рис. 7. Монофильный таллом *Umbilicaria hyperborea* на обработанной, обветренной древесине.

Fig. 7. Monophyllous thallus of *Umbilicaria hyperborea* on processed, weather-beaten wood.

Таллом этого эпифитореликвитного лишайника представлен плохо заметной, тонкой серовато-беловатой пленкой с очень мелкими перитециями (до 0.2–0.4 мм диам.), поэтому, не всегда выявляется в полевых условиях. В России распространен в основном в субарктических и арктических регионах (Urbanavichus, 2010), а также в горах — у границы леса и в горных тундрах.

Umbilicaria hyperborea (Ach.) Hoffm. — Около 38 км на северо-запад от города Надым. 65°38'31" с.ш., 71°52'33" в.д., обочина разрушенного железнодорожного полотна, кустарничково-осоковая-лишайниково-бугорковая тундра, на прочной, обработанной древесине (рис. 8), 27.07.2022.

Этот эпилитный лишайник обычно встречается на кремнистых породах, часто на небольших валунах. Морфологически наиболее близок к *U. arctica* (Ach.) Nyl., имеющего характерное зачернение вокруг гомфа на нижней поверхности таллома, но приуроченного в основном к арктическому региону России. У *U. hyperborea* более широкий ареал — от арктических широт до северотаежной зоны (Davydov, 2017).

U. proboscidea (L.) Schrad. — Около 20 км на восток от поселка городского типа Пангоды, 65°51'42" с.ш., 74°49'25" в.д., пустошные овсяницево-политрихово-лишайниковые группировки, на песчаных грунтах, на обкатанной гальке (рис. 7), 13.08.2019.

В условиях отсутствия каменистых субстратов, находки эпилитных видов рода *Umbilicaria* Hoffm. являются уникальными для ЯНАО в целом.

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ НАДЫМСКОГО РАЙОНА

Fuscopannaria praetermissa (Nyl.) P.M. Jørg. — Около 34 км на юго-восток от пос. Ямбург, 67°47'07" с.ш., 75°28'55" в.д., кустарничково-лишайниковая тундра в плоскобугристом тундрово-болотном комплексе, на почве и растительных остатках (рис. 5), 10.08.2019.

Довольно редкий, цианобионтный лишайник, скорее всего приурочен к обогащенным карбонатами почвам, вторая находка для ЯНАО (Magomedova, Ektova, 2006).



Рис. 8. Монофильный таллом *Umbilicaria proboscidea* на обкатанной гальке.

Fig. 8. Monophylloous thallus of *Umbilicaria proboscidea* on wave-rounded pebble.

Micarea misella (Nyl.) Hedl. — Около 25 км на юг от пос. Заполярный, 66°19'06" с.ш., 73°52'55" в.д., вторичные березовые и лиственнично-березовые леса (на месте лесотундровых лиственничных и березово-лиственничных кустарничково-зеленомошных лесов), на древесине сухостоя (рис. 6), ближе к комлю, примерно на 0.5 м от земли, 17.07.2019.

Широко распространенный, эпиксильный вид из рода *Micarea* Fr., в своем распространении связанный с лесными биотопами, а именно — с древесиной хвойных и лиственных пород деревьев, как в коренных, так и во вторичных лесах практически на всей территории России (Urbanavichus, 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований для Надымского р-на (ЯНАО) выявлено 11 новых видов, в их числе таксоны, впервые указанные для лихенофлоры России, Западной Сибири и Ямало-Ненецкого автономного округа.

Наибольшее число новых и интересных видов лишайников было найдено в северо-таежной подзоне, в долинах рек Левой Хетты, Надыма и их притоков. Наряду с довольно обычными видами, характерными для лесов северной тайги и лесотундры из семейств Cladoniaceae, Parmeliaceae, Peltigeraceae и др., были отмечены лишайники очень редкие в западносибирском регионе и России в целом. Среди новых для района видов, произрастающих в лесах северной тайги и лесотундры (в основном зеленомошных типов) — *Arthonia neglectula*, *Bryoria americana*, *Chaenotheca ferruginea*, *Cladonia norvegica*, *Lepraria elobata*, *Micarea misella*, *Sarea difformis*. Основными субстратами для этих эпифитных и эпиксильных видов являются кора деревьев, древесина пней и сухостоя.

Довольно интересной оказалась первая находка для ЯНАО широко распространенного в бореальной зоне эпифитного калициоидного вида —

Chaenotheca ferruginea (рис. 4), произрастающего на коре и древесине хвойных и лиственных пород деревьев, как в коренных, так и во вторичных, и даже горевших, лесах практически на всей территории России (Urbanavichus, 2010).

Для подзоны южных тундр в регионе наиболее типичными являются лишайники, поселяющиеся на растительных остатках — эпифитореликвиты. Среди видов этой эколого-субстратной группы из тундровых местообитаний ключевого участка “Ямбург” новыми для лихенофлоры Надымского р-на оказались — *Fuscopannaria praetermissa* и *Protothelenella sphinctrinoides*.

В подзоне лесотундры, в условиях отсутствия выходов каменистых пород, первыми и очень редкими для ЯНАО стали находки практически облигатных эпилитных лишайников из рода *Umbilicaria* Hoffm. На открытом участке песчаных раздувов, на мелкой обкатанной гальке (рис. 7) был собран образец *U. proboscidea*. У обочины заброшенного железнодорожного полотна с антропогенного типа субстрата (с обветренной, прочной древесины) был собран образец *U. hyperborea*. Ранее для ЯНАО только с Ямала были известны единичные находки *U. arctica* и *U. decussata*, по сборам С.А. Пристяжнюка на галечнике (цитируется по Magomedova, Ektova, 2006).

БЛАГОДАРНОСТИ

Первый автор, А.И. Мингалимова, признательна Е.Д. Лапшиной за помощь в организации полевых исследований, коллегам по экспедиции — В.Н. Тюрину, И.В. Филипову, а также Е.А. Давыдову за проверку определений видов рода *Umbilicaria*. Работа А.И. Мингалимовой выполнена в рамках гранта для организации молодежной лаборатории в Югорском государственном университете в рамках национального проекта “Наука и университеты”. Работа И.Н. Урбанавичене проведена в рамках плановой темы БИН РАН № АААА-А18-118022090078-2 “Гербарные фонды БИН РАН (история, сохранение, изучение и пополнение)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahti T., Stenroos S. 2013. *Cladonia*. — In: Nordic Lichen Flora. 5: 7–87.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. — The Bryologist. 99 (2): 137–169.
- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. — The Lichenologist. 25 (1): 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- Coppins B.J., Aptroot A. 2009. *Arthonia* Ach. — In: The Lichen Flora of Great Britain and Ireland. London. P. 153–171.
- [Davydov] Давыдов Е.А. 2017. Семейство *Umbilicariaceae* — В кн.: Флора лишайников России: Род *Pro-*

- toparmelia*, семейства Coenogoniaceae, Gyalectaceae и Umbilicariaceae. М.; СПб. С. 66–136.
- [Magomedova, Ektova] Магомедова М.А., Эктова С.Н. 2006. Лишайники. – В кн.: Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень. С. 117–146.
- [Urbanavichene, Pystina] Урбанавичене И.Н., Пыстина Т.Н. 2022. *Bryoria Brodo et D. Hawksw.* – В кн.: Флора лишайников России: Семейство Parmeliaceae. М.; СПб. С. 54–77.
- [Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2010. Список лишайнофлоры России. СПб. 194 с.
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Westberg M., Svensson M. 2012. Additions to the lichen flora of Fennoscandia II. – *Graphis Scripta*. 24: 1–5.
- Zimmermann E., Berger F. 2018. Contribution to the lichenicolous mycobiota of Austria: Records from Tirol I. – *Herzogia*. 31 (1): 732–762.

NEW SPECIES TO THE LICHEN FLORA OF RUSSIA AND WESTERN SIBERIA FROM YAMALO-NENETS AUTONOMOUS AREA

A. I. Mingalimova^{a,b,#} and I. N. Urbanavichene^{a,##}

^a Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197376, Russia

^b Yugra State University,

Russia Chekhov Str., 16, Khanty-Mansiysk, 628012, Russia

[#]e-mail: ksanne-86@mail.ru

^{##}e-mail: urbanavichene@gmail.com

Based on field research by A.I. Mingalimova in 2019, 11 newly found species from the Nadym District of the Yamalo-Nenets Autonomous Area are recorded. 4 species are new to the lichen flora of the region. Among them, *Arthonia neglectula* is reported for the first time for Russia, three species are new to Western Siberia and Yamalo-Nenets Autonomous Area – *Bryoria americana*, *Cladonia norvegica*, *Lepraria elobata*, and *Sarea difformis*. The information on the localities, ecology and distribution of mentioned species is provided.

Keywords: lichens, new findings, distribution, Russia, Western Siberia, Yamalo-Nenets Autonomous Area

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to E.D. Lapshina for help in organizing field studies, and to E.A. Davydov for checking the identification of the *Umbilicaria* species. The work of A.I. Mingalimova was carried out within the framework of the grant for organisation of a new young researcher laboratory in Yugra State University, as part of the implementation of the National Project “Science and Universities”. The work of I.N. Urbanavichene was carried out within the framework of the State Research Program of the Komarov Botanical Institute of RAS no. AAAA-A18-118022090078-2 “Herbarium collections of BIN RAS (history, conservation, investigation and replenishment)”.

REFERENCES

- Ahti T., Stenroos S. 2013. *Cladonia*. – In: Nordic Lichen Flora. 5: 7–87.
- Andreev M., Kotlov Y., Makarova I. 1996. Checklist of lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic. – *The Bryologist*. 99 (2): 137–169.
- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. – *The Lichenologist*. 25 (1): 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- Coppins B.J., Aptroot A. 2009. *Arthonia* Ach. – *The Lichen Flora of Great Britain and Ireland*. London. P. 153–171.
- Davydov E.A. 2017. Family Umbilicariaceae. In: The lichen flora of Russia: genus *Protoparmelia*, families Coenogoniaceae, Gyalectaceae and Umbilicariaceae. Moscow – St.-Petersburg, 66–136 pp. (In Russian).
- Magomedova M.A., Ektova S.N. 2006. 2.5. Lichens. – In: Yamal Peninsula: vegetative cover. Tyumen. P. 117–146 (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Pystina T.N. 2022. *Bryoria Brodo et D. Hawksw.* – In: The Lichen Flora of Russia. Family Parmeliaceae. Moscow – St.-Petersburg. P. 54–77 (In Russ.).
- Urbanavichus G.P. 2010. A checklist of lichen flora of Russia. St.-Petersburg. 194 p.
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Westberg M., Svensson M. 2012. Additions to the lichen flora of Fennoscandia II. – *Graphis Scripta*. 24: 1–5.
- Zimmermann E., Berger F. 2018. Contribution to the lichenicolous mycobiota of Austria: Records from Tirol I. – *Herzogia*. 31 (1): 732–762.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

**АЛЕКСАНДР НИКОЛАЕВИЧ ШВЕЦОВ
(К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

© 2022 г. С. А. Сенатор^{1,*}, В. П. Упелник¹, В. Г. Шатко^{1,**},
Р. З. Саодатова^{1,***}, В. В. Джанаева^{1,****}, В. В. Соколова^{1,*****}

¹ *Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Ботаническая ул., 4, Москва, 127276, Россия*

**e-mail: stsenator@yandex.ru*

***e-mail: vshat_51@mail.ru*

****e-mail: rsaodatova@mail.ru*

*****e-mail: vidzan@gmail.com*

******e-mail: soka22@mail.ru*

Поступила в редакцию 27.10.2022 г.

После доработки 28.10.2022 г.

Принята к публикации 01.11.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622120092



Александр Николаевич Швецов
Alexander Nikolaevich Shvetsov

30 октября 2022 г. ведущему научному сотруднику, заведующему лабораторией природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН Александру Николаевичу Швецову исполнилось 70 лет. Александр Николаевич – ботаник, широко известный работами по флоре Москвы – крупнейшего мегаполиса Европы.

А.Н. Швецов родился в Москве. С 1960 по 1970 г. учился в средней школе № 871. Уже со школьных лет у него проявился интерес к природе. Летние каникулы 1967 г. он провел в с. Крюково (Солнечногорский район Московской области) на агробиологической станции Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской (МОПИ).

В то время зоологическую практику на станции вел Петр Петрович Смолин – один из организаторов юннатского движения в СССР, руководитель кружка юных биологов при Всероссийском обществе охраны природы, воспитавший целую когорту отечественных биологов. А.Н. Швецову было разрешено участвовать в студенческих экскурсиях, а после окончания практики Петр Петрович пригласил его в свой кружок. Помимо лекций, занятий в Дарвиновском и Зоологическом музеях, П.П. Смолин придавал большое, едва ли не основное значение работе в природе. Выезды в Подмосковье носили регулярный характер – Мячковские каменоломни, Боровской курган,

озеро Глубокое, речка Гнилуша. Кружковцы посещали наиболее примечательные в природном отношении пункты столичной области. Петр Петрович обращал внимание и на разнообразие городских обитателей, один из популярных маршрутов проходил по территории теперь уже не существующих Люблинских полей аэрации. Казалось бы, не природное место, но какое здесь было богатство и разнообразие птиц! Позднее, исследованиями А.Н. Швецова была выявлена оригинальная флора этой территории. П.П. Смолен был настоящим натуралистом, кружковцы получали от него глубокие знания и о фауне, и о флоре. Он учил не терять время и в дороге, например в электричке, смотреть в окно – на железнодорожных насыпях растет много интересных растений, пришельцев из других регионов. Впоследствии изучение чужеродных растений оформилось в самостоятельное направление флористических исследований. Во время таких выездов А.Н. Швецов собрал свой первый гербарий.

Кружок для многих сотен школьников стал первым университетом познания природы своего региона. Летом кружковцы работали в экспедициях, заповедниках. Александр Николаевич устроился в Приокско-Террасный заповедник, где ему посчастливилось познакомиться с другим замечательным биологом – Геннадием Николаевичем Лихачевым. Здесь же он получил в подарок “Лужковскую флору” П.А. Смирнова, которая до настоящего времени является его настольной книгой.

В 1970 г. А.Н. Швецов поступил на биолого-географический факультет Московского областного педагогического института им. Н.К. Крупской (ныне – Московский государственный областной университет). Здесь также большое внимание уделялось работе в природе – ежегодные летние практики, дальняя практика по Европейскому Северу (Карелия, Кольский полуостров, Архангельск), возможность работы в экспедициях (Кызыл-Агачский и Окский заповедники, Приобье). Во время обучения в институте он посещал факультативные занятия замечательного зоолога Александра Петровича Кузякина с обязательной работой в поле. Под руководством Ларисы Яковлевны Кузенковой А.Н. Швецовым подготовлена курсовая работа по флоре Акатовской биостанции МОПИ. Л.Я. Кузенкова передала Александру Николаевичу интерес к флоре и растительности долины реки Пахры в Московской области, где он и его коллеги до сих пор продолжают наблюдения на постоянных пробных площадях за редкими видами растений. Именно в институте у А.Н. Швецова сформировался устойчивый интерес к изучению природы культурного ландшафта, частью которого является город. В это время (1974 г.) появились и его первые публикации.

После окончания института (1975 г.) и службы в Советской Армии А.Н. Швецов недолгое время работал старшим лаборантом в Ботаническом саду и инженером на географическом факультете МГУ им. Ломоносова.

В 1980 г. он был принят на работу в ГБС РАН, в отдел флоры на должность агронома. Здесь он познакомился с ведущими московскими флористами – Владимиром Николаевичем Ворошиловым и Алексеем Константиновичем Скворцовым, чей определитель растений Московской области был одним из основных пособий на студенческих практиках. В этот же год Александр Николаевич поступает в аспирантуру при ГБС РАН, где его научным руководителем становится профессор, доктор биологических наук А.К. Скворцов.

Алексей Константинович активно интересовался чужеродными растениями и процессами антропогенного изменения состава флоры. Он внимательно следил за зарубежной литературой по проблематике городских флор и предложил А.Н. Швецову подготовить проект по изучению флоры города Москвы, разработать структуру, алгоритм и методы исследований. Ученым советом ГБС РАН была утверждена тема кандидатской диссертации “Дикорастущая флора города Москвы”, которая была успешно защищена в 2008 г. В диссертации Александр Николаевич подвел итоги ботанического изучения территории города Москвы. Им впервые составлен конспект флоры столичного мегаполиса, включающей 1647 видов сосудистых растений, намечены основные исторические, пространственные тенденции изменения ее состава, выявлены исчезнувшие виды, среди которых представлены не только растения природных местообитаний, но и заносные, рудеральные и сеgetальные виды. Интересным оказалось наличие большого числа чужеродных растений, доля которых составляет более 40% состава флоры. По обилию и распространенности в этой группе преобладают “беглецы из культуры”. В результате проведенной им работы установлены закономерности динамики, связанные с экологией видов, их биотопической приуроченностью и удалением от центра воздействия. Выявлена степень устойчивости некоторых редких растений к антропогенным факторам (Shvetsov, 2008).

А.Н. Швецовым исследованы пространственные, топологические и эколого-ценотические закономерности растительного покрова города, формирование и динамика его состава, вопросы сохранения биоразнообразия и ценных природных комплексов, локальные флоры особо охраняемых природных территорий, методологические проблемы городской флористики. Прекрасный знаток флоры и скрупулезный исследователь, Александр

Николаевич смог выявить ряд новых для региона видов и провести наблюдения за их появлением и процессом распространения. Получены оригинальные данные по такому малоизученному явлению, как спонтанное расселение растений в защищенном грунте и возможность некоторых из них адаптироваться к условиям открытого грунта.

А.Н. Швецов участвовал в крупном международном проекте “Plants and Habitats of European Cities” (2011 г.). Монография посвящена флоре крупнейших городов Европы – Берлина, Брюсселя, Вены, Лондона, Москвы, Санкт-Петербурга, Цюриха и др.

Городская флора – явление весьма динамичное, изменяющееся во времени и пространстве, поэтому Александр Николаевич продолжает исследования города до настоящего времени.

После окончания аспирантуры А.Н. Швецова пригласили в группу охраны природы, где ему повезло работать под руководством Екатерины Евгеньевны Гогиной – настоящего энтузиаста природоохранной деятельности. Под совместным с А.К. Скворцовым руководством была организована работа по выявлению на территории Московской области ценных природных объектов и редких видов растений. Тема увлекла Александра Николаевича, а в работе над ней помогли знания, полученные во время кружковских и студенческих экскурсий по Подмосковию. Долина Пахры с целым рядом редких растений, уже упоминавшаяся речка Гнилуша, где сохранялось единственное в области местонахождение *Cypripedium guttatum* Sw. или усадебные парки, в которых тесно переплелись история культуры, ботанической науки и растительные феномены. Так, в результате исследования их группы, в усадьбе Шахматово, приобретенной известным ботаником А.Н. Бекетовым в 1870-е гг., были найдены *Reynoutria sachalinensis* (Fr. Schmidt ex Maxim.) Nakai и *Sambucus ebulus* L., посаженные его внуком Александром Блоком. В бывшем имении Поречье Уваровых Можайского района зафиксировано цветение *Leucosium vernum* L., высаженного еще в середине XIX в. В результате подробного ботанического обследования природных ландшафтов ближнего Подмосковья было выявлено их высокое видовое и ценогическое разнообразие. Предложены принципы выделения ценных объектов и дана их краткая комплексная характеристика. Вся совокупность выделенных природных объектов рассматривалась А.Н. Швецовым в качестве экологического каркаса города и ближайшего Подмосковья как основы для создания единой системы озеленения и рекреационной сети. Результаты исследований были использованы научно-исследовательским и проектным институтом Генплана г. Москвы при подготовке проектов “Территориальной комплексной схемы охраны

природы Москвы до 2005 г.” и “Комплексной схемы особо охраняемых природных и историко-культурных территорий Москвы и пригородной зоны”. Был налажен мониторинг редких видов флоры Московской области. Большой вклад был внесен Александром Николаевичем в подготовку Красной книги Московской области – материалы его наблюдений за редкими видами были использованы во всех трех ее изданиях (1998, 2008, 2018 гг.). В результате обследования старинных усадебных парков была отмечена группа видов специфической усадебной флоры, для части которых характерна склонность к натурализации и фитоценогическая активность, позволяющая им встраиваться в природные сообщества. Достоверно установленное время существования некоторых локальных популяций этих видов достигает 130–190 лет.

Работа в ботаническом саду определила интерес А.Н. Швецова к ботаническим коллекциям. При его участии подготовлен Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук, включавший 16332 названия растений: 8224 вида, 456 подвигов, разновидностей и форм, 7652 сорта, относящихся к 2032 родам и 275 семействам (Katalog..., 2001). В монографии “Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции” (2013 г.) коллективом авторов под руководством А.Н. Швецова впервые обобщен более чем 65-летний опыт интродукции растений природной флоры в ГБС РАН. Монография подытоживает многолетний опыт интродукционных исследований, достойно подводя итоги уникальной работы по созданию живых коллекций растений отдела флоры ГБС РАН. Александр Николаевич постоянно пополняет ботанико-географические экспозиции лаборатории природной флоры живыми растениями из природы.

А.Н. Швецов принимает участие в разработке ряда вопросов, связанных с интродукцией и деятельностью ботанических садов – сохранением редких и исчезающих видов растений, экологическим образованием, популяризацией ботанических знаний о растениях и природе, значением и ролью интродуцированных видов. Ряд статей посвящен истории ГБС РАН и вопросам формирования его коллекционных фондов.

Ботанические сады – не единственные участники глобальной деятельности человека по переселению растений, в этом процессе задействован широкий круг организаций и частных лиц. А.Н. Швецов предлагает рассматривать эту деятельность как социально-культурное явление, последствия которой следует изучать, пытаться регулировать и управлять. Сотрудниками ГБС РАН, в том числе Александром Николаевичем,

впервые было обращено внимание на проблему экологической безопасности работ по переселению растений и интродукционной деятельности и предложена регламентация этих мероприятий.

Еще одна важная задача — инвентаризация таксономического состава интродукционных ресурсов как основа эффективного использования, управления ресурсами, организации их мониторинга, контроля состояния и последующего анализа их изменения. Реализация такой задачи невозможна без создания единой базы данных интродукционных ресурсов. А.Н. Швецовым с коллегами разработаны методологические подходы к созданию адаптированных для разных целей и различных пользователей информационных систем о составе интродуцированной, а также региональной флоры, организации механизмов их контроля и мониторинга.

В 2009–2013 гг. Александр Николаевич возглавлял отдел флоры ГБС РАН. С 2013 по 2021 г. являлся заместителем директора ГБС РАН по научной работе. В настоящее время в должности ведущего научного сотрудника продолжает работать в лаборатории природной флоры ГБС РАН. К нему всегда можно обратиться за консультацией и получить профессиональный совет. Под его руководством младшее поколение ученых проводит работы по следующим направлениям: представители кальцефильной флоры средней полосы европейской части России в Москве; интродукция растений окской флоры; коллекция орехоплодных растений и др. Им подготовлено более 145 научных публикаций.

А.Н. Швецов награжден медалью “В память 850-летия Москвы” (1997 г.), Благодарностью и Почетной грамотой РАН (1999, 2021 гг.). Его заслуги в природоохранной деятельности были высоко оценены — в 2008 г. Александр Николаевич стал Лауреатом премии Правительства Москвы в области охраны окружающей среды. В 2021 г. А.Н. Швецову присуждена ведомственная награда Министерства науки и высшего образования Российской Федерации “За вклад в реализацию государственной политики в области образования и научно-технологического развития”.

А.Н. Швецов является членом Ученого совета ГБС РАН, членом редколлегии журнала “Бюллетень Главного ботанического сада”, с 1988 г. — членом Русского ботанического общества.

Искренне желаем Александру Николаевичу крепкого здоровья, семейного благополучия, творческих успехов и воплощения научных планов!

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ АЛЕКСАНДРА НИКОЛАЕВИЧА ШВЕЦОВА

1974. Птицы в городе // Семья и школа. 10: 60–61 (Совместно с А.А. Вахрушевым).

1986. Интродукция растений природной флоры в г. Москве // Особенности развития редких растений при культивировании в центре европейской части СССР. М. С. 26–27.

1989. *Acalypha australis* L. в средней полосе европейской части СССР // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 8: 61–62 (Совместно с К.И. Александровой, В.В. Маевским, И.С. Шереметьевой).

1989. К флоре усадебных парков Подмосковья // Бюллетень Главного ботанического сада. 154: 27–28 (Совместно с Р.А. Ротовым).

1990. Старинные парки как специфические ботанические объекты // Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья. М. С. 123–127 (Совместно с Р.А. Ротовым).

О состоянии усадебных парков Подмосковья // Экологические исследования в парках Москвы и Подмосковья. М. С. 24–28 (Совместно с Г.Г. Куликовой, Г.А. Поляковой, Р.А. Ротовым).

1993. О натурализации бересклета карликового в старинных парках Средней России // Бюллетень Главного ботанического сада. 167: 26–29 (Совместно с А.И. Макридиным, Г.А. Поляковой, Р.А. Ротовым).

1996. Останкино — Главный ботанический сад Российской академии наук. М. 44 с. (Совместно с Г.А. Поляковой, Р.А. Ротовым).

Царицыно. М. 64 с. (Совместно с Т.Е. Бердниковой, О.В. Докучаевой, Г.А. Поляковой).

1997. Из истории старинного парка // Северо-Западный округ Москвы. М. С. 179–194 (Совместно с Г.А. Поляковой, Н.А. Филипповой).

Конспект флоры г. Москвы // Бюллетень Главного ботанического сада. 174: 47–57.

О природно-культурном наследии Москвы // Бюллетень Главного ботанического сада. 175: 73–79.

База данных по коллекционным растениям ботанических садов и дендрариев // Бюллетень Главного ботанического сада. 175: 44–48 (Совместно с З.Е. Кузьминым, А.А. Колгановым).

Базы данных по флоре города Москвы // Третье совещание “Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях”. СПб. С. 49–50 (Совместно с А.А. Колгановым).

1998. Красная книга Московской области. М. 560 с.

1999. Швецов А.Н. Древесные растения жилой застройки г. Москвы // Тез. докл. Международ. конф., посвящ. 90-летию со дня рожден. чл.-кор.

РАН П.И. Лапина “Проблемы дендрологии на рубеже XXI века”. М. С. 376–377.

Популяция *Cypripedium calceolus* L. в подмосковном заповеднике “Горки” // Бюллетень Главного ботанического сада. 177: 68–73 (Совместно с Г.А. Поляковой, Р.А. Ротовым).

Швецов А.Н. 1999. Растения-реликты усадебной культуры. – В сб.: Мат-лы научно-практич. конф. “Царицынский научный вестник”. М. С. 152–155.

2000. Москва. Духовное и историко-культурное наследие. Карта города. М.

2001. Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук. М. 347 с.

Переселение растений. Методические подходы к проведению работ. М. 76 с. (Совместно с С.Е. Коровиным, З.Е. Кузьминым, Н.В. Трулевич).

2002. Особенности разработки экологических маршрутов на охраняемых природно-исторических территориях // Материалы шестой Всерос. науч. конф. “Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия”. М. С. 406–411 (Совместно с Г.А. Поляковой).

2003. Современная флора музея-заповедника “Коломенское” // Материалы седьмой Всерос. науч. конф. “Экологические проблемы сохранения исторического и культурного наследия”. М. С. 374–377.

О расселении *Eichhornia crassipes* и *Pistia stratioides* в водоемах Москвы и Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 108 (5): 85–88 (Совместно с И.А. Шанцером, М.В. Ивановым).

Анализ парковой флоры средней полосы России // Материалы Всерос. науч. конф. “Усадебные парки русской провинции: проблемы сохранения и использования”. Великий Новгород. С. 5–9 (Совместно с Г.А. Поляковой).

2004. Ландшафтная индикация ценных природных объектов на территории Москвы // Бюллетень Главного ботанического сада. 187: 50–70 (Совместно с В.А. Гутниковым).

2005. Редкие, охраняемые виды растений большого города (на примере города Москвы) // Материалы Международ. конф., посвящ. 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН “Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов”. М. С. 544–546.

Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов и дендрариев. М. 144 с.

Озеленение и экологическая безопасность // Проблемы озеленения крупных городов: альманах. Вып. 11. М. С. 45–46.

2006. Адвентивная флора большого города (на примере Москвы) // Материалы III Международ. науч. конф. “Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы”. Ижевск. С. 116–117.

Усадебные растения во флоре Московской области // Материалы VI науч. совещ. по флоре Средней России “Флористические исследования в Средней России”. М. С. 179–183.

База данных по флоре региона // Регион. конф. “Вторые чтения, посвященные памяти Ефремова С.И.”. Орел. С. 138–139 (Совместно с В.А. Румыниным).

2007. *Phragmites altissimus* Mabilie (Gramineae) в бассейне верхней Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 112 (3): 67–68 (Совместно с А.В. Щербаковым, А.В. Крыловым).

Динамика некоторых видов семейства Orchidaceae в Подмоскowie // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 4: 73–76 (Совместно с Г.А. Поляковой).

Методика организации мониторинга растительности особо ценных природных и культурно-исторических территорий // Материалы III Всерос. школы-конф. “Актуальные проблемы геоботаники”. Петрозаводск. С. 365–378 (Совместно с Г.А. Поляковой).

Декоративные растения большого города (на примере Москвы): особенности видового состава и мониторинг // Проблемы озеленения крупных городов: альманах. Вып. 12. М. С. 186–187 (Совместно с Т.Ю. Коноваловой).

Флора Москвы. М. 512 с. (Совместно с Т.И. Варлыгиной, Б.Н. Головкиным, К.В. Кисилевой, С.Р. Майоровым, Э.П. Немченко, В.С. Новиковым, А.В. Щербаковым).

2008. Дикорастущая флора города Москвы: Дис. ... канд. биол. наук. М. 265 с.

Флора музея-заповедника “Царицыно” // Царицынский научный вестник: Государственный историко-архитектурный, художественный и ландшафтный музей-заповедник “Царицыно”. М. С. 72–79.

Опыт комплексной природной инвентаризации особо охраняемой природной территории (на примере Строгинской поймы г. Москвы) // Бюллетень Главного ботанического сада. 194: 110–140 (Совместно с А.С. Завадским, А.С. Зайцевым, А.А. Мосаловым, В.В. Сурковым).

Бирюлевский дендропарк // Ландшафтный дизайн. 5: 74–76.

По природным паркам и заказникам Москвы: путеводитель. М. 256 с.

Красная книга Московской области. 2-е изд. М. 828 с.

2009. База данных интродуцированных видов как основа организации их мониторинга в ботанических садах // Мониторинг природного наследия. М. С. 169–181 (Совместно с Н.В. Трулевич, С.Л. Рысиным).

2010. Некоторые тенденции формирования современного состава декоративных растений московской городской агломерации // Материалы конф. “Научные основы экологии, мелиорации и эстетики ландшафтов”. Тула. С. 170–174 (Совместно с Т.Ю. Коноваловой).

Охрана природных экосистем и генофонда редких и исчезающих растений // Экологические системы и приборы. 4: 44–49 (Совместно с Ю.Н. Горбуновым, В.Г. Шатко).

Растительные ресурсы: изучение, научно-методические основы интродукции // История науки и техники. 5: 8–15 (Совместно с Н.В. Трулевич, Ю.К. Виноградовой).

2011. Швецов А.Н. Растения гербария Н.В. Гоголя. М. 44 с. (Совместно с В.С. Карташовым).

Moscow. In: *Plants and Habitats of European Cities*. London. P. 321–362.

Картирование и инвентаризация коллекционных фондов живых растений с целью их мониторинга // Материалы пятой Международ. науч. конф. “Биологическое разнообразие. Интродукция растений”. СПб. С. 177–178 (Совместно с Т.С. Науменковой, Р.З. Саодатовой).

Базы данных и научно-информационный интернет-портал ГБС РАН // Материалы Всерос. науч. конф. с международ. участием, посвящ. 80-летию со дня рожд. академика Л.Н. Андреева “Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования”. М. С. 378–380 (Совместно с З.Е. Кузьминым, В.А. Румыниным).

2013. Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции. М. 657 с.

Экспериментальная база для проведения учебно-производственной практики студентов-геоэкологов // География в школе. 2: 56–59 (Совместно с О.Ю. Барановой, Е.Ю. Ивановой).

2014. Экология города: растительность в городе // География в школе. 9: 26–34 (Совместно с О.Ю. Барановой).

2015. 70-летний опыт интродукции растений природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН // Изв. Самарского научного центра РАН. 17 (5): 238–242 (Совместно с М.В. Шустовым).

Роль ботанических садов России в сохранении генофонда редких и исчезающих растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 201 (2): 94–103 (Совместно с Ю.Н. Горбуновым, В.Г. Шатко).

Интродукция *Dactylorhiza fuchsii* Druce (Soó) в Главном ботаническом саду (ГБС) РАН // Вестник СВФУ. 47 (3): 52–62 (Совместно с Р.З. Саодатовой, Т.Ю. Коноваловой, Н.А. Шевыревой, М.А. Галкиной).

2016. Михаил Васильевич Культиасов (к 125-летию со дня рождения) // Бюллетень Главного ботанического сада. 202 (4): 61–63 (Совместно с Ю.Н. Горбуновым, Р.З. Саодатовой).

2017. Экология города (проблемы, пути решения). Фауна поселений человека // География в школе. 2: 13–22 (Совместно с О.Ю. Барановой).

Динамика численности популяций некоторых видов семейства Orchidaceae в Москве и Московской области // Бюллетень Главного ботанического сада. 203 (1): 64–74 (Совместно с Г.А. Поляковой, П.Н. Меланхолиным).

2018. Флористические исследования в городах // Бюллетень Главного ботанического сада. 204 (4): 74–85.

Коллекция орехоплодных растений в лаборатории природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН // Достижения науки и техники АПК. 32 (9): 56–59 (Совместно с В.В. Соколовой).

Красная книга Московской области. 3-е изд. М. 810 с.

Лаборатория природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН – итоги научной деятельности // История науки и техники. 11: 27–43 (Совместно с М.В. Шустовым).

Ботанический сад университета Валенсии (Испания) // Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации академий наук. Информационный бюллетень. 33 (10): 90–93.

Состояние популяций некоторых видов семейства Orchidaceae в Подмоскowie // Бюллетень Главного ботанического сада. 204 (2): 29–34 (Совместно с Г.А. Поляковой, П.Н. Меланхолиным).

Швецов А.Н. 2019. Декоративные растения в растительном покрове урбанизированных ландшафтов. – В сб.: Сборник статей IX Междунар. науч. конф. “Цветоводство: история, теория, практика”. СПб. С. 174–177.

2019. Николай Васильевич Цицин и охрана растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 205 (2): 3–9 (Совместно с Ю.Н. Горбуновым).

Владимир Николаевич Ворошилов – к 110-летию со дня рождения // Бюллетень Главного ботанического сада. 205 (2): 50–59 (Совместно с Е.В. Ткачевой, В.Г. Шатко).

2020. Исследование флористического разнообразия и способности к активному распространению спонтанно расселяющихся сосудистых

растений из оранжерей ГБС РАН // Бюллетень Главного ботанического сада. 206 (4): 21–33 (Совместно с С.Ю. Золкиным).

Ретиро – зеленый оазис в центре Мадрида // Совет ботанических садов стран СНГ при международной ассоциации академий наук. Информационный бюллетень. 37 (14): 103–106 (Совместно с А.Н. Пересоловой).

К 100-летию со дня рождения Алексея Константиновича Скворцова // Бюллетень Главного ботанического сада. 206 (1): 3–13 (Совместно с В.П. Упельником, В.Г. Шатко).

Спонтанно расселяющиеся сосудистые растения защищенного грунта с ограниченным распространением // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 4: 257–263 (Совместно с С.Ю. Золкиным).

Chaerophyllum aureum L. (Apiaceae) в Москве и Подмоскowie // Бюллетень Главного ботанического сада. 206 (1): 77–83.

2021. История изучения флоры города Москвы // История науки и техники. 1: 3–14.

2022. *Geum macrophyllum* Willd. (Rosaceae) в Москве и Подмоскowie // Бюллетень Главного ботанического сада. 208 (2): 28–38.

Роль интродукции в формировании растительного покрова культурного ландшафта // Материалы Международ. науч. конф., посвящ. 10-летию Совета Ботанических садов стран СНГ при МААН “Сотрудничество ботанических садов в сфере сохранения ценного растительного генофонда”. М. С. 277–283 (Совместно с В.П. Упельником).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Katalog...] Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук. 2001. М. 347 с.
[Shvetsov] Швецов А.Н. 2008. Дикорастущая флора города Москвы: Дис. ... канд. биол. наук. М. 265 с.

ALEKSANDER NIKOLAEVICH SHVETSOV (ON THE 70TH ANNIVERSARY)

S. A. Senator^{a,#}, V. P. Upelnik^a, V. G. Shatko^{a,##}, R. Z. Saodatova^{a,###},
V. V. Dzhanayeva^{a,####}, and V. V. Sokolova^{a,#####}

^a Tsitsin Main Botanical Garden of RAS Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

[#]e-mail: stsenator@yandex.ru

^{##}e-mail: vshat_51@mail.ru

^{###}e-mail: rsaodatova@mail.ru

^{####}e-mail: vidzan@gmail.com

^{#####}e-mail: soka22@mail.ru

REFERENCES

- Katalog rasteniy Glavnogo botanicheskogo sada imeni N.V. Tsitsina Rossiyskoy akademii nauk [Catalog of plants of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences] 2001. Moscow. 347 p. (In Russ.).
Shvetsov A.N. 2008. Dikorastushchaya flora goroda Moskvy [Wild flora of the city of Moscow]: Diss. ... Kand. Sci. Moscow. 265 p. (In Russ.).

Указатель обозначенных типов
Index to designated types

DOI: 10.31857/S0006813622120055

<i>Allium elegans</i> Drobow	1222
<i>Eremurus hilariae</i> Popov et Vved.	1226
<i>Gagea graminifolia</i> Vved.	1217
<i>Gagea popovii</i> Vved.	1218
<i>Gagea praemixta</i> Vved.	1218
<i>Henningia altissima</i> A.P. Khokhr.	1231
<i>Tulipa androssowii</i> Litv.	1219
<i>Tulipa caucasica</i> Lipsky	1220