RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 4

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
A. L. Budantsev, **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),
D. S. Kessel (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),
N. V. Bityukova (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),
D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. K. Sytin (Doctor 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

© Russian Academy of Sciences, 2022
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 4, 2022

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Бриофлора известняковых карьеров Среднерусской возвышенности

Н. Н. Попова 315

СООБЩЕНИЯ

Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция Petersenianae

Л. В. Снитько, Т. В. Сафронова, В. П. Снитько 333

Распространение и натурализация *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на европейской территории России

А. Н. Афонин, О. Г. Баранова, С. А. Сенатор, Ю. А. Федорова, Л. М. Абрамова, В. Е. Прохоров, Т. Ф. Бочко, Н. Н. Панасенко, Н. А. Пикалова, Д. Р. Владимиров, А. Я. Григорьевская, Ю. С. Ли 350

Годичный прирост ранней и поздней древесины в локальных участках камбиальной зоны ствола как показатель этапов роста и развития дерева *Quercus robur* (Fagaceae)

А. В. Тихомиров 360

Photosensitivity of seed germination of *Cymbidium dayanum* (Orchidaceae)

A. V. Balashova, E. V. Andronova, A. A. Kovaleva, and O. G. Butuzova 385

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые виды во флоре национального парка “Красноярские Столбы”

Д. Ю. Полянская, Н. В. Степанов 397

Новые виды *Rosa* (Rosaceae) для Дагестана

Б. А. Рамазанова, З. М. Асадулаев, Г. А. Садыкова, М. М. Маллалиев 401

ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Андрея Львовича Буданцева (1957–2021)

Д. В. Гельтман, Н. А. Медведева 404

Contents

Vol. 107, No. 4, 2022

ORIGINAL ARTICLES

Bryoflora of limestone quarries of the Central Russian Upland
N. N. Popova 315

COMMUNICATIONS

Chrysophycean algae (Chrysophyceae) in waterbodies of the South Urals and Transural Plateau. Genus *Synura* (Synuraceae) section Petersenianae
L. V. Snitko, T. V. Safronova, V. P. Snitko 333

Distribution of *Ambrosia trifida* (Asteraceae) on the European territory of Russia
A. N. Afonin, O. G. Baranova, S. A. Senator, Y. A. Fedorova, L. M. Abramova, V. E. Prokhorov, T. F. Bochko, N. N. Panasenko, N. A. Pikalova, D. R. Vladimirov, A. Ya. Grigorjevskaja, Y. S. Li 350

Annual increment of earlywood and latewood in local portions of cambial zone of trunk as indicator of the stages of tree growth and development of *Quercus robur* (Fagaceae)
A. V. Tikhomirov 360

Photosensitivity of seed germination of *Cymbidium dayanum* (Orchidaceae)
A. V. Balashova, E. V. Andronova, A. A. Kovaleva, O. G. Butuzova 385

FLORISTIC RECORDS

New species to the flora of National Park “Krasnoyarskie Stolby”
D. Yu. Polyanskaya, N. V. Stepanov 397

Species of *Rosa* (Rosaceae) new for Dagestan
B. A. Ramazanova, Z. M. Asadulaev, G. A. Sadykova, M. M. Mallaliev 401

OBITUARIES

Andrey Lvovich Budantsev (1957–2021): in memoriam
D. V. Geltman, N. A. Medvedeva 404

EDN: IZRDRS
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 315–332

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

БРИОФЛОРА ИЗВЕСТНЯКОВЫХ КАРЬЕРОВ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 2022 г. Н. Н. Попова

Воронежский государственный институт физической культуры
ул. Карла Маркса, 59, Воронеж, 394000, Россия

e-mail: leskea@vmail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2021 г.
После доработки 20.01.2022 г.
Принята к публикации 25.01.2022 г.

Проведен комплексный анализ бриофлоры известняковых карьеров, дана оценка роли карьеров в сохранении редких бриофитов. В составе бриофлоры выявлено 109 видов (6 печеночников из 4 семейств и 103 вида мхов из 27 семейств). В сложении мохового покрова преобладают виды (60%) с низкой и относительно низкой встречаемостью и малым покрытием. Около трети видов, преимущественно кальцефитов, в карьерно-отвальных ландшафтах характеризуются более высокими значениями локальной встречаемости и обилия, чем в естественных местообитаниях. Известняковые карьеры являются местом произрастания большого количества редких видов (около 30% видового состава), 15 видов занесены в Красные книги регионов, расположенных на Среднерусской возвышенности: *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Encalypta vulgaris*, *Gyroweisia tenuis*, *Hygrohypnum luridum*, *Hylocomium splendens*, *Leucodon sciuroides*, *Ortotrichum anomalum*, *Plagiochila porelloides*, *Rhynchostegium murale*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Schisitidium crassipilum*, *S. elongatulum*, *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*. Бриофлору известняковых карьеров Среднерусской возвышенности можно оценить как весьма богатую. Бриофлора характеризуется высоким уровнем таксономического, ботанико-географического, эколого-биологического разнообразия; известняковые карьеры являются ценными техногенными ландшафтами, в составе биоты которых представлен редкий в Европейской России комплекс кальцефильных бриофитов; в ряде карьеров целесообразная организация охранного режима в ранге памятника природы или природного парка.

Ключевые слова: бриофлора, видовое разнообразие, Красная книга, мохообразные, известняковые карьеры, охраняемые виды, эколого-биологическая характеристика

DOI: 10.31857/S0006813622040056

Характерной особенностью геологического строения северной части Среднерусской возвышенности являются мощные пласты известняков разного возраста. Обычно известняки девона выходят на дневную поверхность по склонам речных долин и балок. Толстоплитчатые задонские и елецкие известняки фаменского яруса, особенно богатые кальцием, являются местом произрастания представителей реликтовой флоры Северо-Донского реликтового района (центральная часть Липецкой обл.). В северной части Липецкой области на дневную поверхность выходят слоистые данково-лебедянские горизонты. Верхнедевонские отложения перекрыты нижним карбоном и обнажаются в основаниях склонов и на дне крупных речных долин. На широте Тулы на водоразделах появляются плотные известняки окского и серпуховского подъярусов, они опускаются до уровней рек и перекрываются протвинскими известняками. В южной части Московской обл. водоразделы и склоны сложены каширским горизонтом – доломитами, мергелями, известняками.

Большие запасы и доступность ценного промышленного сырья обусловили давнюю историю и широкие масштабы добычи известнякового камня. Разработка известняка на территории Среднерусской возвышенности насчитывает сотни лет. За это время изменились технологии добычи и ее масштабы. Древние каменоломни, где известняковые плиты выпиливали вручную, большей частью засыпаны. Наиболее значительные из каменоломен сохранились в Тульской обл. (Веневский, Алексинский районы). В настоящее время добыча ведется открытым способом с использованием взрывных методов. Обычно действующий карьер представляет собой большую террасированную чашу с вертикальными бортами уступов, днище карьера постепенно заполняется водой. Отвалы, обрамляющие периферию карьера, зачастую перекрывают естественные ланд-

шафты – каменистые степи, берега небольших рек.

Судьба отработанных карьеров складывается по-разному. Карьеры могут быть заброшены в прямом смысле слова, и кроме поломанных механизмов, зарастающих подъездных дорог – прочих следов антропогенной деятельности не наблюдается. Чаще всего отработанные карьеры служат локальными свалками бытового мусора; некоторые тульские карьеры приватизированы и частично превращены в парки активного отдыха. В целях рекреации многие карьеры используются местным населением стихийно. Явные следы рекультивации отмечены лишь в единичных карьерах Тульской и Липецкой областей, где они засыпаны, залужены или заросли сосной. В ряде отработанных карьеров в последние годы вновь началась активная добыча камня.

С бриологической точки зрения очевидный интерес представляют карьеры отработанные и заброшенные не менее чем 15–20 лет назад. В них формируются достаточно полночленные и устойчивые экосистемы, зачастую насыщенные редкими представителями биоты и, несомненно, заслуживающие изучения и охраны. Специальных исследований бриофлоры известняковых карьеров в средней полосе России не проводилось. Имеются лишь материалы по редким сосудистым растениям и мхам, собранным в карьерах Калужской обл. (Reshetnikova, Teleganova, 2016). Небольшая публикация автора данной статьи также посвящена редким видам мохообразных, отмеченным в меловых и известняковых карьерах средней полосы России (Popova, 2017). Целью настоящего исследования явилось проведение комплексного анализа бриофлоры таких типичных техногенных ландшафтов Среднерусской возвышенности как известняковые карьеры и оценка их роли в сохранении редких кальцефильных петрофитов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы мохообразных в известняковых карьерах Среднерусской возвышенности проводились маршрутным методом в течение 2014–2020 гг. Камеральная обработка осуществлялась с применением общепринятых бриологических методик. Изучено около 30 промышленных и 20 кустарных карьеров. Идентифицировано около 1000 образцов. Гербарные сборы мохообразных хранятся в фондовом гербарии заповедника “Галичья гора” (VU). Номенклатура видов дана по сводкам мхов и печеночников России: Ignatov, Ignatova, 2003; 2004; Potemkin, Sofronova, 2009; Moss flora of Russia, 2017; 2018. Flora mkhov Rossii, 2017; 2018.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводится краткая характеристика изученных промышленных карьеров с указанием местонахождения (рис. 1), видового разнообразия мохообразных (в числителе) и доли редких видов (знаменателе); в скобках перечислены редкие и интересные в эколого-географическом плане виды.

Тульская область

1. Озеренский карьер в окр. пос. Озеренский, Веневский р-н (54°22'41"N 38°17'11"E): 25/12% (*Brachythecium glareosum*, *Bryum lonchocaulon*, *Campylophyllum sommerfeltii*). Большая часть карьера активно разрабатывается; заброшенная западная оконечность вплотную подходит к р. Осетр.

2. Карьер на левобережье р. Осетр, 3 км к северо-западу от пос. Венев-Монастырь, Веневский р-н (54°20'55"N 38°00'23"E): 37/38% (*Brachythecium glareosum*, *Bryum funckii*, *Calliergonella lindbergii, Cirriphyllum piliferum, Grimmia pulvinata, Gyroweisia tenuis, Drepanocladus polygamus*, *Pohlia wahlenbergii*, *Schistidium apocarpum*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*, *Syntrichia intermedia*, *Thuidiun delicatulum*). Карьер является одним из самых старых из всех известных карьеров Среднерусской возвышенности, заброшен около 100 лет назад; добыча камня велась открытым способом, вручную. Часть площади карьера входит в территорию памятника природы “Скальные обнажения известняков в долине р. Осетр у с. Венев-Монастырь” (2 га). Объект охраны: обнажения нижнекарбоновых известняков (тарусский и веневский ярусы). Карьер имеет высокие (до 12 м) террасированные стенки, частично заросшие березой и кустарниками. В северной части к нему примыкает большой массив дубового леса (Веневская засека). Обнажения по р. Осетр – одно из немногих мест в Центральной России, для которого имеются исторические бриологические материалы конца XIX в. (Zinger, 1893). Нами данный объект посещался неоднократно, популяции всех редких видов, найденные Н.В. Цингером около 150-ти лет назад, существуют и по настоящее время.

3. Карьер близ заброшенных гурьевских каменоломен, 2 км к западу от пос. Метростроевский, Веневский р-н (54°24'15"N 38°10'39"E): 33/21% (*Aloina rigida*, *Bryum funckii*, *Calliergonella lindbergii*, *Dicranella schreberiana*, *Didymodon ferrugineus*, *Hygroamblystegium varium*, *Pellia endiviifolia*). Масштабы современных разработок в окр. с. Карповка значительны.

4. Некрасовский карьер у с. Некрасово, Ленинский р-н (54°17'31"N 37°31'26"E): 37/24% (*Chiloscyphus polyanthus*, *Cirriphyllum piliferum*, *Hygrohypnum luridum*, *Hylocomium splendens*, *Nihpotrichum*

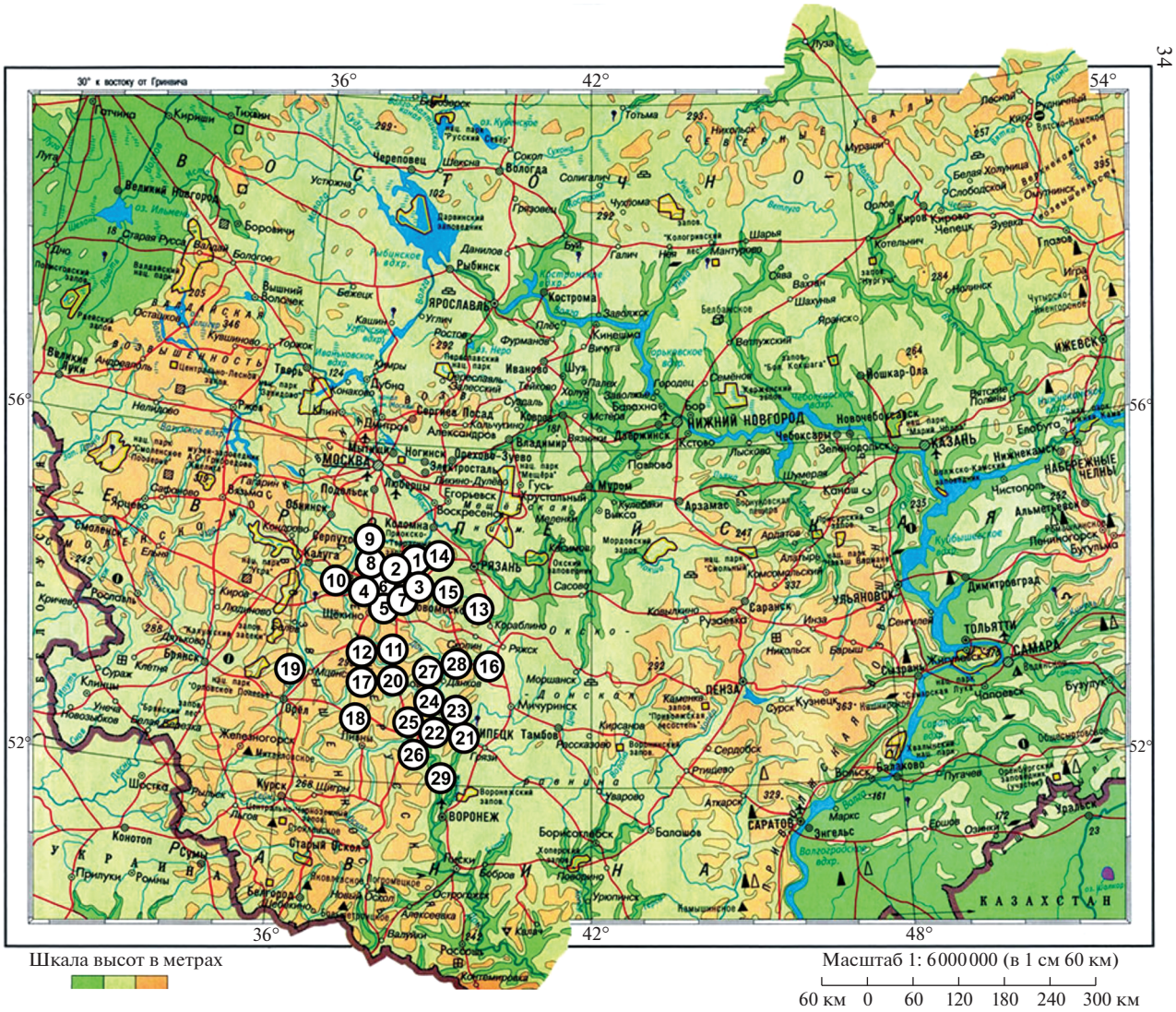

Рис. 1. Места нахождений изученных карьеров. Номера соответствуют перечню объектов в тексте статьи.
Fig. 1. Locations of the studied quarries. The numbers correspond to the list of objects in the text.

canescens, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Schistidium apocarpum*, *S. dupretii*). Карьер приватизирован, большая часть используется как парк активного отдыха.

5. Рождественский карьер у с. Рождествено, Ленинский р-н (54°17'14"N 37°33'08"E): 25/16% (*Homomallium incurvatum*, *Syntrichia intermedia*, *Schistidium apocarpum*, *Sciuro-hypnum populeum*). Карьер приватизирован, большая часть используется под стрельбища.

6. Барсуковский карьер у с. Барсуки, Ленинский р-н (54°15'30"N 37°30'11"E): 35/14.5% (*Campylium stellatum*, *Grimmia pulvinata*, *Leiocolea badensis*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Seligeria calcarea*). Используется жителями г. Тулы как место отдыха; уровень воды в озере в последние годы значительно упал.

7. Хомяковский карьер, 1 км к северу от пос. Восточный, Ленинский р-н (54°17'31"N 37°31'26"E): 63/33.3% (*Bryum weigelii*, *Calliergon giganteum*, *Calliergonella lindbergii*, *Campylophyllum sommerfeltii*, *Campylium stellatum*, *Chiloscyphus polyanthus*, *Cratoneuron filicinum*, *Didymodon ferrugineus*, *Drepanocladus polygamus*, *Hygroamblystegium humile*, *Hygrohypnum luridum*, *Leiocolea badensis*, *Pellia endiviifolia*, *Plagiochila porelloides*, *Plagiomnium elatum*, *Rhizomnium magnifolium*, *Rhynchostegium arcticum*, *Schistidium apocarpum*, *S. crassipilum*, *S. dupretii*, *Sciuro-hypnum populeum*). Хомяковский карьер (заброшенный участок, примыкающий к дачам) можно считать одним из интереснейших объектов, перспективных для организации памятника природы. В ландшафтной структуре карьера присутствуют все элементы ландшафта, включая не-

пересыхающее озеро. Помимо обилия редких мохообразных, нами отмечено произрастание ряда представителей орхидных, популяции которых весьма многочисленны. Карьер отличается высокой эстетичностью и является, на наш взгляд, образцом техногенных ландшафтов, заслуживающим безотлагательной охраны.

8. Карьер, 2 км к западу от д. Липки, Ленинский р-н (53°56'41"N 37°41'28"E): 12/20% (*Brachythecium glareosum*, *Bryum funckii*, *Schistidium dupretii*). Карьер заброшен не более 5 лет, процесс зарастания только начинается.

9. Ланьшинский карьер на южной окраине пос. Ланьшинский, Заокский р-н (54°49262"N 37°16'12"E): 27/22.2% (*Aloina rigida*, *Barbula convoluta*, *Brachythecium glareosum*, *Bryum weigelii*, *Gyroweisia tenuis*, *Thuidiun delicatulum*).

10. Берниковский карьер в окр. с. Верхние Брусы, Алексинский р-н (54°16'26"N 37°12'42"E): 21/14.3% (*Aloina rigida*, *Didymodon ferrugineus*, *Leiocolea badensis*).

11. Карьер на правобережье р. Турдей у пос. Казачка, Ефремовский р-н, (53°23'19"N 38°04'28"E): 14/0%.

12. Карьер у с. Красавка, Каменский р-н (53°21'46"N 38°02'53"E): 32/15.6% (*Aloina rigida*, *Didymodon ferrugineus*, *Hygroamblystegium humile*, *Leiocolea badensis*, *Pellia endiviifolia*).

Рязанская область

13. Карьер в окр. с. Погореловка Береговая вблизи р. Прони, Пронский р-н (54°05'07"N 39°43'45"E): 15/6.7% (*Aloina rigida*).

14. Карьер, 2 км к востоку от д. Серебрянь вблизи р. Прони, Михайловский р-н (54°14'54"N 38°51'06"E): 27/18.5% (*Aloina rigida*, *Bryum funckii*, *Didymodon ferrugineus*, *Leiocolea badensis*, *Schisitidium elongatulum*). Карьер входит в мощный комплекс Михайловского цементного завода, но северная часть заброшена уже давно, используется как место отдыха, поскольку имеется обширное чистое озеро.

15. Карьер в окр. с. Тырново (местное название “Хрустальный карьер”, из-за прослоек кварца в известняках) на правобережье р. Истьи, Старожиловский р-н (54°05'07"N 39°43'45"E): 35/20% (*Aloina rigida*, *Barbula convoluta*, *Bryum kunzei*, *Hygroamblystegium varium*, *Leiocolea badensis*, *Schistidium dupretii*, *Tortula muralis*). Карьер частично (отвалы вдоль реки) входит в памятник природы “Старожиловская лесостепь”. Целесообразно расширение границ ООПТ с включением всей территории карьера.

16. Карьер на восточной окраине с. Архангельское, Милославский р-н (53°25'10"N 39°18'04"E): 20/20% (*Aloina rigida*, *Calliergonella lindbergii*, *Grimmia pulvinata*, *Schistidium dupretii*).

Орловская область

17. Карьер в окр. с. Елагино, Верховский р-н (52°50'52"N 37°33'33"E): 11/18% (*Aloina rigida*, *Didymodon ferrugineus*). В последние годы вновь начаты разработки известняка.

18. Карьер, 1 км к северо-западу от с. Пеньшино, Верховский р-н (53°34'20"N 37°19'19"E): 41/24.4% (*Aloina rigida*, *Bryum kunzei*, *Bryum funckii*, *Campylium stellatum*, *Hygrohypnum luridum*, *Hygroamblystegium varium*, *Leiocolea badensis*, *Leucodon sciuroides*, *Seligeria pusilla*, *Schistidium dupretii*). Один из наиболее интересных карьеров Орловской обл., заслуживающий охраны; служит местом стихийного отдыха, некоторые участки сильно замусорены.

19. Карьер, 2 км к юго-востоку от станции Железница, Мценский р-н (53°11'58"N 36°23'31"E): 14/14.3% (*Campylium stellatum*, *Leiocolea badensis*).

20. Карьер, 1 км к юго-востоку от д. Каменка вблизи р. Любовша, Краснозоренский р-н (52°50'46"N 37°34'36"E): 32/22% (*Aloina rigida*, *Bryum kunzei*, *Leiocolea badensis*, *Pterygoneurum ovatum*, *Schistidium dupretii*, *Thuidium assimile*, *Tortula muralis*). Заслуживает охраны в ранге памятника природы.

Липецкая область

21. Студеновский карьер в г. Липецк, район Цементного завода (52°38'45"N 39°36'49"E): 13/0%. Карьер заброшен 5–7 лет назад, ландшафтная структура включает лишь террасированные борта карьера и сухое днище.

22. Хмелинецкий карьер на северо-восточной окраине с. Донское, Задонский р-н (52°37'20"N 39°00'20"E): 25/20% (*Aloina rigida*, *Bryum kunzei*, *Grimmia pulvinata*, *Schistidium dupretii*, *Cratoneuron filicinum*). Карьер частично засыпан, северная часть разрабатывается, озеро сохранилось.

23. Задоньевский карьер на правобережье р. Дон у пос. Задоньевский, Задонский р-н (52°39'21"N 38°27'27"E): 22/23% (*Aloina rigida*, *Bryum funckii*, *Grimmia pulvinata*, *Schisitidium crassipilum*, *S. dupretii*).

24. Карьер на западной окраине с. Голиково на правобережье р. Дон, Елецкий р-н (52°41'14"N 38°49'01"E): 23/13% (*Brachythecium rotaeanum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Serpoleskea subtilis*). Большая часть карьера активно разрабатывается.

25. Ламской карьер на северо-восточной окраине г. Елец, Елецкий р-н (52°38'18"N 38°32'22"E): 22/32% (*Aloina rigida*, *Brachythecium rotaeanum*, *Bryum kunzei*, *Grimmia pulvinata*, *Schistidium apocarpum*, *S. dupretii*, *Sciuro-hypnum populeum*).

26. Казинский карьер у с. Казинка на правобережье р. Дон, Елецкий р-н (52°36'07"N 38°31'20"E):

31/19.5% (*Sciuro-hypnum populeum*, *Grimmia muehlenbeckii*, *G. pulvinata*, *Homomallium incurvatum*, *Calliergonella lindbergii*, *Schistidium apocarpum*).

27. Карьер в 2 км к северу от пос. Лески, Лебедянский р-н (52°53'02"N 39°00'42"E): 30/19.5% (*Aloina rigida*, *Calliergonella lindbergii*, *Rhynchostegium arcticum*). Заброшенная северная часть карьера заслуживает охраны; выражены все характерные элементы ландшафта.

28. Карьер "Данков-Доломит" на левобережье р. Дон, 2 км к северу от г. Данков, Данковский р-н (53°16'12"N 39°09'49"E): 23/9% (*Schistidium dupretii*, *Barbula convoluta*). Заброшенная часть карьерных комплексов активно действующего промышленного комплекса частично служит местом стихийных свалок.

Воронежская область

29. Карьер у северной окраины с. Кривоборье на левобережье р. Дон, Рамонский р-н (50°24'42"N 39°28'48"E): 20/22% (*Aloina rigida*, *Bryum funckii*, *Pterygoneurum ovatum*, *Syntricha caninervis*, *Tortula modica*). Карьер интересен тем, что расположен на южной границе выходов известняков на дневную поверхность; ряд перечисленных аридных кальцефитов имеют здесь самые северные местонахождения в области. В последние годы вновь стал активно разрабатываться.

Видовое разнообразие мохообразных в промышленных объектах варьирует от 11 (Елагино; далее при перечислении примеров указывается только пункт) до 63 видов (Хомяковский карьер), среднее число видов на один объект – 26. Доля редких и интересных видов колеблется от нуля (Студеновский карьер) до 33.3% (Хомяковский карьер); в большинстве изученных объектов эта величина составляет 20%. Наибольшее число специфичных (встреченных только в одном из карьеров) видов отмечено в Хомяковском (5 видов), Некрасовском (4), Венев-Монастырском (3), Пеньшинском и Метростроевском (по 2) карьерах; в карьерах Голиково, Озеренский, Казинский, Кривоборье выявлено по 1 специфичному виду; всего таких видов, встреченных однократно – 21.

Кустарные карьеры

Кустарные карьеры, как правило, располагаются на крутых склонах речных долин или балок, имеют небольшие размеры и менее разнообразный спектр местообитаний (имеют место небольшие "стенки", насыпи рухляка, обводненные или сухие выемки). Эти особенности обусловливают и меньший уровень видового богатства мохообразных. Количество видов варьирует от 6 (Камынино) до 20 (Татинки), среднее число видов на один объект – 11. Специфичные виды выявлены в 2 кустарных карьерах (Чернава, Мещерка, Новотроицкое – по 1 виду).

30. Карьер на правобережье р. Кшень у с. Ломигоры (52°07'45"N 37°47'39"E, Воловский р-н, Липецкая обл.): 7/14.3% (*Pterygoneurum ovatum*).

31. Карьер на левобережье р. Быстрая Сосна у с. Чернава (52°25'59"N 38°05'51"E, Измалковский р-н, Липецкая обл.): 16/12.5% (*Bryum kunzei*, *Schistidium dupretii*).

32. Карьер на правобережье р. Олым у с. Новотроицкое (52°22'32"N 38°04'05"E, Долгоруковский р-н, Липецкая обл.): 14/21% (*Encalypta vulgaris*, *Weissia longifolia*, *Ortotrichum anomalum*).

33. Карьер у с. Малые Борки (52°06'14"N 39°36'49"E, Тербунский р-н, Липецкая обл.): 11/9% видов (*Tortula modica*).

34. Карьер на левобережье р. Чернава у с. Быковка (52°30'36"N 37°30'11"E, Измалковский р-н, Липецкая обл.): 9/1% (*Brachythecium glareosum*).

35. Карьер на правобережье р. Локотцы у с. Барсуково (52°57'57"N 37°53'48"E, Становлянский р-н, Липецкая обл.): 9/20% (*Pleuridium subulatum*, *Pterygoneurum ovatum*).

36. Карьер на правобережье р. Птань у с. Камынино (53°09'12"N 38°47'23"E, Данковский р-н, Липецкая обл.): 6/16.7% (*Pterygoneurum ovatum*).

37. Карьер в окр. д. Апушкина Гора (52°20'25"N 37°53'25"E, Ливенский р-н, Орловская обл.): 16/31% (*Bryum funckii*, *Hygroamblystegium varium*, *Pterygoneurum subsessile*, *Schistidium apocarpum*, *Weissia longifolia*).

38. Карьер на левобережье р. Кшень в окр. с. Навесное в урочище Белая гора (52°16'55"N 38°01'47"E, Ливенский р-н, Орловская обл.): 12/16.7% (*Bryum kunzei*, *Weissia longifolia*).

39. Карьер на левобережье р. Зуши у с. Новомалиново (53°13'03"N 37°17'56"E, Корсаковский р-н, Орловская обл.): 11/9% (*Aloina rigida*).

40. Карьер на левобережье р. Зуши в с. Корсаково (53°16'09"N 37°20'34"E, Корсаковский р-н, Орловская обл.): 12/16.7% (*Bryum kunzei*, *Schistidium dupretii*).

41. Карьер на правобережье р. Любовши у с. Верхняя Любовша (52°50'38"N 37°33'40"E, Новодеревеньковский р-н, Орловская обл.): 12/8.3% (*Bryum funckii*).

42. Карьер на правобережье р. Красивая Меча у с. Пожилино (53°07'14"N 37°57'33"E, Каменский р-н, Тульская обл.): 13/8% (*Aloina rigida*).

43. Карьер в окр. с. Кашово (53°54'34"N 36°29'37"E, Одоевский р-н, Тульская обл.): 11/9% (*Aloina rigida*).

44. Карьер на правобережье р. Дон напротив с. Татинки (53°47'15"N 38°35'19"E, Кимовский р-н, Тульская обл.): 20/25% (*Brachythecium rotaeanum*, *Bryum kunzei*, *Pterygoneurum ovatum*, *Schistidium*

dupretii, *Tortula muralis*). Объект входит в состав территории музея-заповедника “Куликово Поле”.

45. Карьер на правобережье р. Паника у с. Дивилки (53°36'41"N 39°01'07"E, Милославский р-н, Рязанская обл.): 16/18.8% (*Pterygoneurum ovatum*, *P. subsessile*, *Schistidium dupretii*).

В таблице 1 приведен список выявленных в карьерах мохообразных с указанием некоторых эколого-биологических характеристик, принадлежности к субстратам и местообитаниям; для редких и интересных видов указан номер соответствующего карьера.

В составе бриофлоры известняковых карьеров Среднерусской возвышенности выявлено 109 видов (6 печеночников из 4 семейств и 103 вида мхов из 27 семейств). Ведущими являются семейства Pottiaceae, Brachytheciaceae (по 15 видов), Amblystegiaceae (13), Bryaceae (12 видов); обращает на себя внимание довольно высокая численность Grimmiaceae (7), виды из главных родов этого семейства (*Grimmia*, *Schistidium*) являются облигатными петрофитами.

В бриофлоре карьеров преобладают виды с низкой встречаемостью (до 7.5%), таких видов около 50-ти, то есть примерно 46% от всей бриофлоры; если к ним прибавить виды с встречаемостью 10–20%, то доля спорадичных видов возрастет до 60%. Высокое постоянство в карьерном бриокомплексе (находки более чем в 60% обследованных карьеров) имеет лишь 11% видового состава; прочие виды характеризуются умеренной встречаемостью (21–60%).

Анализ репродуктивных особенностей видового состава в целом показал, что процент активно спороносящих видов не столь высок – 24%; доля неспороносящих видов довольно объемна – 45.5%, прочие 30% видового состава попадают в сборы со спорофитами или без них с равной долей вероятности. Среди жизненных форм явного перевеса между ковровыми (46%) и дерновинными формами (47%, с учетом разных вариантов дерновинной жизненной формы) не отмечается.

В сложении мохового покрова карьеров преобладают виды с баллом 2 (довольно низкая локальная встречаемость и относительно низкое покрытие – 36.7%), доля видов редких с очень низким покрытием (балл 1) – 19.3%, в сумме они дают 56%; видов частых высоко- и умереннообильных (баллы 4 и 5) в сумме всего 17.5%; спорадичных видов с умеренными показателями как покрытия, так и обилия – 26.6%. Многие кальцефильные и экологически индифферентные виды в карьерно-отвальных ландшафтах встречаются чаще и обильнее, чем в естественных местообитаниях с выходами известняков, таких видов 35. Среди них немало редких и даже охраняемых, например: *Aloina rigida*, *Pterygoneurum ovatum*, *P. subsessile* (по этой причине первые 3 вида переведены нами в мониторинговые списки в ряде областей), *Gyroweisia tenuis*, *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*, *Leiocolea badensis*, *Schistidium apocarpum*, *S. crassipilum*, *S. dupretii*, *S. elongatulum*, *Tortula muralis* var. *aestiva*, *Bryum weigelii*, *Campylium stellatum*, *Calliergonella lindbergii*, *Sanionia uncinata* и др.

В ландшафтной структуре известняковых карьеров с позиции контрастности биотопов можно выделить следующие элементы (рис. 2–10):

I – сырые или периодически обсыхающие днища (иногда озера); здесь выявлено около 25 видов преимущественно крупных гигрофильных мхов, многие из которых образуют сплошное покрытие (*Bryum pseudotriquetrum*, *B. weigelii*, *Brachythecium mildeanum*, *B. rivulare*, *Calliergonella cuspidata*, *Drepanocladus aduncus*, *Leptodictyum riparium* и др.);

II – вертикальные стенки, формирующие борта карьера или террасы; мхи заселяют выемки и ниши между плитами (*Bryum lonchocaulon*, *B. creberrimum*, *Leptobryum pyriforme*, *Dicranella varia*), нижние, влажные части стенок (*Tortula muralis* var. *aestiva*, *Gyroweisia tenuis*, *Seligeria pusilla*), обильно развиваются по бровкам известняковых стенок (*Abietinella abietina*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Aloina rigida*, *Brachythecium campestre*, *Bryum caespiticium*, *Didymodon fallax*); всего отмечено около 20 видов; облигатные петрофиты из родов *Schistidium*, *Orthotrichum* в данном элементе карьерного ландшафта отсутствуют поскольку для их поселения необходимы освещенные плотные поверхности известняков, подвергающиеся воздействию естественных факторов среды не менее 7–10 лет (наблюдения автора);

III – гривы и бугры (высотой до 2 м), сложенные мелким рухляком с примесью глины; в данном характерном для карьеров элементе ландшафта произрастает около 30 видов, примеры которых приведены при описании эпигейной субстратной группы;

IV – осыпи крупных глыб или довольно крупного рухляка на крутых или относительно пологих склонах, довольно часто здесь высачиваются минерализованные подземные воды; это самый благоприятный для мохообразных элемент карьерного ландшафта, поскольку характеризуется разнообразием экологических условий и субстратов, здесь произрастает не менее 75 видов мохообразных (примеры приведены при описании групп видов, приуроченных к известняковым глыбам и рухляку);

V – естественные ландшафты окраинной части карьера (берега рек, участки каменистых степей, на которых техногенные последствия проявляются в виде крупных отдельных глыб или осыпей; на небольшом пространстве по периферии карьеров отмечено около 15 видов, помимо

Таблица 1. Эколого-биологическая характеристика видового состава мохообразных известняковых карьеров Среднерусской возвышенности
Table 1. Ecological and biological characteristics of bryophyte species composition of limestone quarries of the Central Russian Upland

Вид Species	B	R	LF	A	Субстраты Substrates	Элементы ландшафта Landscape elements	Пункты Points
Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch.	85	S–	W	5	Д, И, Р	II, III, IV	
Aloina rigida (Hedw.) Limpr.	47.5	S+	t	4>	П	II, III	3, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 20, 23, 25, 27, 29, 39, 42, 43
Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al.	80	S±	Ms	3	Д, П, И, Р	I, III, IV	
Atrichum undulatum (Hedw.) P. Beauv.	2.5	S+	T	2	П	IV	4
Barbula convoluta Hedw.	7.5	S–	t	2>	П	I	9, 15, 28
Barbula unguiculata Hedw.	100	S±	t	4>	П	I, II, III	
Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	10	S+	Mr	3	Р	IV, V	2, 8, 31, 33
Brachythecium albicans (Hedw.) Bruch et al.	90	S–	Mr	5	П, Р	III, IV	
Brachythecium campestre (Muell. Hal.) Bruch et al.	60	S±	Mr	5>	П, И, Р	I, II, III, IV	
Brachythecium glareosum (Bruch ex Spru-ce) Bruch et al.	12.5	S–	Mr	2>	И, Р	IV	1, 2, 9, 34
Brachythecium mildeanum (Schimp.) Schimp.	42.5	S–	Mr	3	П, Р	I, IV	
Brachythecium rivulare Bruch et al.	7.5	S±	Mr	3	Р	I, IV	7, 18, 24, 25, 27
Brachythecium rotaeanum De Not.	7.5	S–	Mr	2	Д, Р	IV	24, 25 ,44
Brachythecium rutabulum (Hedw.) Bruch et al.	27.5	S+	Mr	3	Р	I	
Brachythecium salebrosum (F. Weber et D. Mohr.) Bruch et al.	70	S+	Mr	4	Д, Р	IV, Y	
Bryoerythrophyllum recurvirostrum (Hedw.) P.C. Chen	2.5	S+	t	1	Р	III	24
Bryum argenteum Hedw.	82.5	S±	t	4	П	III	
Bryum caespiticium Hedw.	82.5	S±	trh	5	П, И	II, III, V	
Bryum creberrimum Taylor	42.5	S±	trh	3	Р	II, IV	
Bryum funckii Schwaegr.	22.5	S–	t	3>	И	IV, V	2, 3, 5, 14, 18, 23, 29, 37, 41
Bryum kunzei Schimp.	22.5	S–	t	3>	П	IV	15, 18, 20, 22, 25, 31, 38, 40, 44
Bryum lonchocaulon Muell. Hal	2.5	S–	trh	1	И	II	1
Bryum moravicum Podp.	2.5	V+	t	1	Р	V	
Bryum pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaerth.	35	S±	Trh	4 >	Р	I, IV	
Bryum weigelii Spreng.	5	S–	Trh	3 >	Р	I	7, 9
Callicladium haldanianum (Grew.) H.F. Crum	2.5	S+	Mr	1	Д	IV	2
Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb.	2.5	S–	Mr	2	Р	I	7
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	22.5	S–	Mr	3>	Р	I, IV	4, 6, 7, 9, 14, 16, 15, 18, 26
Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenaes	20	S–	Mr	4>	Р	I, IV	2, 3, 6, 7, 16, 20, 26, 27
Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R.S. Chopra	40	S–	Mr	5>	И	II, IV	

Таблица 1. Продолжение

Вид Species	B	R	LF	A	Субстраты Substrates	Элементы ландшафта Landscape elements	Пункты Points
Campylophyllum sommerfeltii (Myr.) Hedenäs	5	S–	Ms	2	Р	IV	1, 7
Campylophyllum calcareum (Crundw. et Ny-holm) Hedenäs	35	S–	Ms	3>	П, И	III, IV, V	
Campylium stellatum (Hedw.) C.E.O. Jensen	10	S–	Mr	3	Р	IV	6, 7, 18, 19
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	100	S+	t	5	П	II, III, IV, V	
Chiloscyphus polyanthus (L.) Corda	5	S–	Ms	1	Р	IV	4, 7
Cirriphyllum piliferum (Hedw.) Grout	5	S–	Mr	2	Р	IV	4, 7
Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	10	S–	D	2	Р	I, IV	4, 6, 7, 26
Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce	5	S–	Mr	2	Р	IV	7, 22
Dicranella schreberiana (Hedw.) Hilf. ex H.A. Crum et L.E. Anderson	2.5	S–	t	1	П	III	3
Dicranella varia (Hedw.) Schimp.	40	S±	t	3>	П	II, III	
Dicranum scoparium Hedw.	2.5	S–	Tcu	1	Д	IV	18
Didymodon fallax (Hedw.) R.H. Zander	82.5	S±	t	5>	П	II, III, IV, V	
Didymodon ferrugineus (Schimp. ex Besch.) M. Hill	15	S–	t	2	Р	IV	3, 7, 10, 12, 14
Didymodon rigidulus Hedw.	47.5	V+	t	3>	И, Р	IV, V	
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	47.5	S±	Ms	4>	Р	I, IV	
Drepanocladus polygamus (Bruch et al.) Hedenäs	5	S–	Ms	2	Р	I	2, 7
Encalypta vulgaris Hedw.	2.5	S±	t	1	Р	V	32
Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	7.5	S±	Mr	3	П	II, III	
Fissidens taxifolius Hedw.	7.5	S±	t	2	П	IV	5, 6, 7
Funaria hygrometrica Hedw.	17.5	S±	t	2	П	I, III	
Grimmia muehlenbeckii Schimp.	2.5	V+	tcu	1	И	IV	26
Grimmia pulvinata Hedw.	17.5	S+	tcu	1	И	IV	2, 6, 16, 22, 23, 25, 26
Gyroweisia tenuis (Hedw.) Schimp.	5	V+	t	1>	И	II	2, 9
Homomallium incurvatum (Schrad. ex Brid.) Loeske	5	S–	Ms	1	И	V	5, 26
Hygroamblystegium humile (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet et Hedenäs	5	S±	Ms	2	Р	I, IV	7, 12
Hygroamblystegium varium (Hedw.) Moenk.	10	S±	Ms	2	И, Р	I, IV	3, 15, 18, 37
Hygrohypnum luridum (Hedw.) Jenn.	7.5	S±	Ms	2	Р	V	4, 7, 18
Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al.	2.5	S–	W	2	Р	IV	4
Hypnum cupressiforme Hedw.	7.5	S–	Ms	2	Д	IV	
Leiocolea badensis (Gott ex Rabenh.) Joerg.	20	S–	Ms	2>	П, И	II, III, IV	6, 7, 10, 12, 14, 18, 19, 20
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson	20	S+	t	3>	П	II	3, 6, 7, 12, 15, 20, 22
Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst.	25	S±	Ms	4	Д, И	I, IV	
Leskea polycarpa Hedw.	50	S+	Ms	3	Д, И	IV, V	
Leucodon sciuroides (Hedw.) Schwägr.	2.5	S–	Mr	1	Р	IV	18

Таблица 1. Продолжение

Вид Species	B	R	LF	A	Субстраты Substrates	Элементы ландшафта Landscape elements	Пункты Points
Lewinskya speciosa (Nees) F. Lara, Farilleti et Groffinet	50	S+	Cu	3	Д, И	I, IV	
Lophocolea heterophylla (Schrad.) Dum.	5	S–	Ms	2	Р	IV	7, 14
Lophocolea minor Nees	5	V+	Ms	2	Р	III	4, 7
Niphotrichum canescens Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra	2.5	S–	T	1	И	IV	4
Nyholmiella obtusifolia (Brid) Holmen et E. Warncke	5	V+	Cu	2	Д	I, IV	26, 28
Orthotrichum anomalum Hedw.	5	S+	Cu	1	И	IV	23, 32
Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske	60	S–	Mr	5>	П	I, II, II, IV	
Pellia endiviifolia (Hedw.) Loeske	7.5	V+	Tal	2	П	IV	3, 7, 12
Plagiochila porelloides (Torrey ex Nees) Lindenb.	2.5	S–	Mr	2	Р	IV	7
Plagiomnium cuspidatum (Hedw.) T.J. Kop.	32.5	S+	T	3	Р	II, IV	
Plagiomnium elatum (Bruch et al.) T.J. Kop.	2.5	S–	T	2	Р	IV	7
Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al.	5	V+	Ms	3	Д, И	IV	18, 44
Pleuridium subulatum (Hedw.) Rabenh.	2.5	S+	t	1	П	III	35
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	5	S–	W	2	Р	IV	2, 4
Pohlia nutans (Hedw.) Lindb.	2.5	S±	trh	2	Р	IV	7
Pohlia wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A.L. Andrews	2.5	S–	t	2	П	I, II, IV	2
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm	2.5	V+	Ms	2	Д, И	IV	2
Pterygoneurum ovatum (Brid.) Nyholm	17.5	S+	t	3	П	III	20, 29, 30, 35, 36, 44, 45
Pterygoneurum subsessile (Brid.) Jur.	5	S+	t	2	П	III	37, 45
Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al.	62.5	S+	Ms	3	Д, И	IV	7
Rhizomnium magnifolium (Horik.) T.J. Kop.	2.5	S+	Trh	2	Р	IV	3
Rhizomnium punctatum Hedw.) T.J. Kop.	2.5	S±	trh	2	Р	IV	
Rhynchostegium murale (Hedw.) Bruch et al.	5	S±	Mr	2	И	IV	7, 27
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	2.5	S–	W	3	Р	IV	4
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	20	S±	Mr	4>	Д	IV	3, 4, 6, 7, 15, 20
Schistidium apocarpum (Hedw.) Bruch et al.	22.5	S+	tcu	3>	И	IV	
Schisitidium crassipilum Blom	7.5	S+	tcu	2>	И	IV	7, 14, 23
Schistidium dupretii W.A. Weber	37.5	S+	tcu	3>	И	IV, V	
Schisitidium elongatulum Blom	2.5	S–	tcu	1>	И	IV	14
Schistidium submuticum Broth. ex H.H. Blom	100	S+	tcu	5>	И	IV, V	
Sciuro-hypnum populeum (Hedw.) Ignatov et Huttunen	17.5	S±	Mr	3>	И	IV	2, 4, 5, 6, 7, 25, 26
Sciuro-hypnum reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen	2.5	S±	Ms	2	Д	V	7
Seligeria calcarea (Hedw.) Bruch et al.	5	S±	t	1>	И	IV	2, 6
Seligeria pusilla (Hedw.) Bruch et al.	5	S±	t	1>	И	II	2, 18
Serpoleskea subtilis (Hedw.) Loeske	5	S–	Ms	1	Д, И	IV	7, 24
Stereodon pallescens (Hedw.) Mitt.	12.5	S±	Ms	3	Д	IV, V	1, 2, 5, 7, 18
Syntricha caninervis Mitt.	2.5	S–	T	2	Р	V	29
Syntrichia intermedia Brid.	5	S–	T	2	И	IV	2, 5

Таблица 1. Окончание

Вид Species	B	R	LF	A	Субстраты Substrates	Элементы ландшафта Landscape elements	Пункты Points
Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	62.5	S–	T	5	П	II, III, V	
Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger	7.5	S–	W	3>	Р	IV	5, 7, 20
Thuidiun delicatulum (Hedw.) Bruch et al.	7.5	S–	W	3	Р	IV	2, 7, 9
Tortula acaulon (With.) R.H. Zander	12.5	S+	t	2	П	III	15, 20, 29, 35, 44
Tortula modica R.H. Zander	5	S+	t	2	П	III	29, 33
Tortula muralis Hedw.	7.5	S±	t	1>	И	II	15, 20, 33
Tortula muralis var. *aestiva* Hedw.	27.5	S±	t	2>	И	II	
Weissia longifolia Mitt.	7.5	S±	t	1	Р	V	32, 37, 38

Примечание. B – встречаемость, %; R – репродукция (S+ всегда со спорофитами, S± иногда со спорофитами, S– спорофиты отсутствуют); V+ имеются специализированные выводковые органы; A – активность вида в баллах, определяемая на основе локальной встречаемости (в пределах карьера) и обилия (1 – встречается очень редко и имеет очень низкое обилие; 2 – встречается довольно редко, обилие довольно низкое; 3 – встречается спорадически, обилие умеренное; 4 – встречается довольно часто, обилие незначительное; 5 – встречается часто, обилие высокое; значком > отмечены виды, которые в карьерно-отвальных ландшафтах встречается чаще и обильнее, чем в естественных местообитаниях); LF – жизненные формы приводятся по: K. Magdefrau (1982); (T – высокие дерновинки; t – низкие дерновинки; Trh и trh – высокие и низкие плотные дерновинки; Tcu и tcu – высокие и низкие подушковидные дерновинки; D – древовидные формы; Cu – подушки; W – сплетения; Mr – грубые коврики; Ms – плоские коврики и нитевидные коврики; Tal – талломные коврики; W – сплетения); субстраты: Д – кора деревьев; П – бесструктурные почвогрунты; И – плотная поверхность, преимущественно крупных глыб известняков; Р – поверхность известняковых глыб и некрупного рухляка с наносами мелкозема.

Note. B – occurrence, %; R – reproduction (S+ always with sporophytes; S± sometimes with sporophytes; S– sporophytes absent); V+ specialized brood organs; A – species activity in points, determined on the base of local occurrence (within the quarry) and abundance (1 – occurs very rarely, with a very low abundance; 2 – occurs quite rarely, abundance is quite low; 3 – occurs sporadically, abundance is moderate; 4 – occurs quite often, abundance is insignificant; 5 – occurs frequently, abundance is high; the symbol > indicates the species that occur more frequently and more abundantly in quarry-dump landscapes than in natural habitats); LF – life forms according to K. Magdefrau (1982); (T – high turf; t – low turf; Trh and trh – high and low dense turf; Tcu and tcu – high and low cushion-shaped turf; D – dendroid forms; Cu – cushions; W – wefts; Mr – coarse mats; Ms – flat mats and threadlike mats; Tal – thallome mats); substrates: Д – tree bark; П – structureless soils; И – dense surface, mainly large blocks of limestone; P – surface of limestone blocks and small-sized crumble with deposits of fine earth.

широко распространенных экологически пластичных видов только здесь произрастают степные кальцефиты *Weissia longifolia*, *Syntricha caninervis*, гигрофильные кальцефиты *Hygrohypnum luridum*, *Homomallium incurvatum* и некоторые другие.

Склоны и днища карьера (I, III, IV) спустя 3–5 лет после выработки активно зарастают древесными эксплерентами (*Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L.), адвентами (*Acer negundo* L.) и др. На древесных субстратах произрастает 18 видов, причем эпифитные мхи могут осваивать как древесные субстраты, так и каменистые. Такие виды как *Pylaisia polyantha*, *Lewinskya speciosa*, *Pseudoleskeella nervosa*, *Brachythecium salebrosum*, *Serpoleskea subtilis* и некоторые другие могут формировать обильные обрастания на известняковых глыбах. Зачастую это обусловлено более стабильным режимом увлажнения каменистых субстратов.

На почвогрунтах, преимущественно глинистых, с выраженной щелочной реакцией среды (за счет выветривания и растворения мелкого рухляка) отмечено около 30-ти видов. Такой тип субстрата является одним из наиболее типичных для карьерно-отвальных ландшафтов и представляет собой благоприятный экотоп для заселения пионерными растениями, в частности, мхами (*Barbula unguiculata*, *Pterygoneurum ovatum*, *Tortula acaulon*, *T. modica*, *Pleuridium subulatum* и др.). Поэтому неслучайно в группе эпигейных мохообразных значительна доля эфемерных короткодерновинных видов с активным споровым размножением (около 30%).

Самым специфичным субстратом, безусловно, являются плотные поверхности известняковых глыб (35 видов), которые могут образовывать огромные нагромождения от борта карьера до днища. На горизонтальной, хорошо освещенной поверхности поселяются облигатные петрофиты подушковидно-дерновинной формы роста из родов *Schistidium*, *Grimmia*. Характерны в таких местообитаниях и *Bryum funckii*, *B. kunzei*, *B. caespiticium*, *Didymodon rigidulus*. На вертикальных стенках известняков, в их нижней части, изредка можно обнаружить мелкие дерновинки *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*, *Tortula muralis*, *T. muralis* var. *aestiva*, *Gyroweisia tenuis*. В более тенистых и увлажненных местах известняковые глыбы довольно плотно обрастают бокоплодными мхами: *Homomallium incurvatum*, *Rhynchostegium murale*, *Hygrohypnum luridum*, *Hygroamblystegium varium*, а в более сухих – *Hypnum cupressiforme*, *Leskea polycarpa*,

Рис. 2. Панорама Хомяковского карьера (№ 7).
Fig. 2. Panorama of Khomyakovskiy quarry (№ 7).

Рис. 3. Панорама Пеньшинского карьера (№ 18).
Fig. 3. Panorama of Penshinskiy quarry (№ 18).

Campyliadelphus chrysophyllus, *Brachythecium salebrosum* и др.

Весьма многочисленную группу слагают виды (около 50), которые приурочены к известняковым камням средних размеров (причем, плотного прирастания к поверхности известняков чаще всего не наблюдается), которые в изобилии имеются на крутых и пологих склонах карьеров, а также на его днище по краям озер. Мхи в таких местообитаниях довольно обильны, поскольку подветренная сторона карьера обычно затенена, часто высачиваются подземные воды. Характерными жизненными формами являются сплетения (*Rhytidiadelphus triquetrus*, *Thuidium assimile*,

Рис. 4. Заросший березняком старейший карьер у с. Венев-Монастырь (№ 2).
Fig. 4. The oldest quarry in Venev Monastyr village overgrown with birch (№ 2).

Рис. 5. Частично рекультивированный Хмелинецкий карьер (№ 22).
Fig. 5. Partially re-cultivated Khmelinetskiy quarry (№ 22).

Hylocomium splendens, *Abietinella abietina*), грубые (*Brachythecium rivulare*, *Campyliadelphus chrysophyllus*, *Cratoneuron filicinum*, *Cirriphyllum piliferum*) и талломные коврики (*Pellia endiviifolia*), высокодерновинные (*Rhizomnium magnifolium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. elatum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *B. weigelii*) и дендроидные формы (*Climacium dendroides*).

Бриофлора известняковых карьеров характеризуется значительной долей редких видов, подлежащих охране – 14 видов занесены в Красные книги или официальные перечни охраняемых видов в административных регионах Севера Среднерусской возвышенности (Krasnaya... Lipetsk. ..., 2014; Krasnaya... Kaluzh. ..., 2015; Krasnaya... Voronezh. ..., 2018; Krasnaya... Moskov. ..., 2018;

Рис. 6. Характерные местообитания мхов: гривы из рухляка (№ 14).
Fig. 6. Typical moss habitats: rubble manes (№ 14).

Рис. 7. Характерные местообитания мхов: глинистые осыпи (№ 7).
Fig. 7. Typical moss habitats: clayey screes (№ 7).

Krasnaya... Tula...., 2020; Postanovlenie..., 2020; Prikaz..., 2020]. Ниже приводится список таких видов с указанием эколого-географических особенностей и оценкой состояния популяций. Принятые сокращения: ВОР – Воронежская, ЛИП – Липецкая, ТУЛ – Тульская, ОРЛ – Орловская, МОС – Московская, КЛЖ – Калужская, РЯЗ – Рязанская области; МС – мониторинговый список.

Calliergon giganteum – КЛЖ (категория 1), ТУЛ (МС), ВОР (МС); бореальный гигрофит, приуроченный к минеротрофным болотам; состояние популяции удовлетворительное.

Campylium stellatum – КЛЖ (1), ТУЛ, ВОР, ОРЛ (МС); бореальный мезо-гигрофильный кальцефит; состояние популяций хорошее.

Рис. 8. Характерные местообитания мхов: вертикальные борта карьера (№ 9).
Fig. 8. Typical moss habitats: vertical sides of a pit (№ 9).

Рис. 9. Характерные местообитания мхов: осыпи крупных глыб (№ 7).
Fig. 9. Typical moss habitats: screes of large blocks (№ 7).

Encalypta vulgaris – КЛЖ (3), Тульская (3), ОРЛ (3), РЯЗ (2); аридный кальцефит; состояние популяции удовлетворительное.

Gyroweisia tenuis – КЛЖ (3), Липецкая (2), ТУЛ, ОРЛ, РЯЗ (МС); неморальный кальцефильный петрофит; контроль популяций затруднен в связи с мелкими размерами; численность популяций крайне мала.

Hygrohypnum luridum – ЛИП (3), ОРЛ, РЯЗ, ТУЛ (МС); бореальный гигрофильный кальцефит; состояние популяций удовлетворительное.

Hylocomium splendens – ТУЛ (3), ВОР (2), ОРЛ (3), ЛИП (МС); бореальный вид, доминирующий в напочвенном покрове хвойных лесов; отмечен также в дубово-березовых сообществах, местах

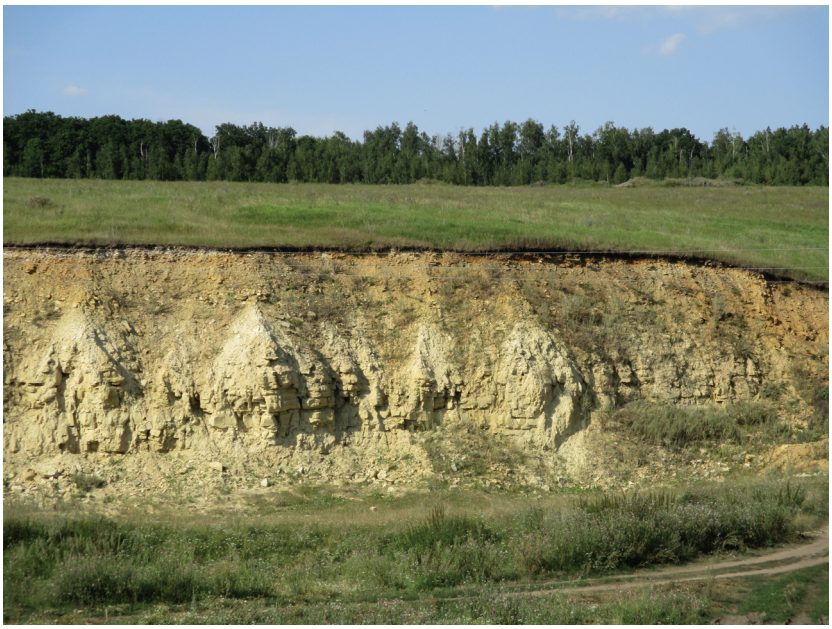

Рис. 10. Кустарный карьер на левобережье р. Зуши (№ 39).
Fig. 10. Artisanal quarry on the left bank of the Zusha River (№ 39).

выходов известняков; состояние популяции хорошее.

Leucodon sciuroides – ТУЛ (3), ВОР (3), ЛИП (3), ОРЛ (3), РЯЗ (3); неморальный эпифит, типичный представитель неморального базифильного комплекса; состояние популяции неудовлетворительное.

Ortotrichum anomalum – КЛЖ (3), ВОР, ОРЛ, РЯЗ (МС); бореальный кальцефильный петрофит; состояние популяции удовлетворительное.

Plagiochila porelloides – ЛИП (3), ОРЛ, РЯЗ (МС); состояние популяции хорошее.

Rhynchostegium murale – ТУЛ (3), ЛИП (3), ВОР (2); гигрофильный кальцефильный петрфит; состояние популяции удовлетворительное.

Rhytidiadelphus triquetrus – ВОР (2), ТУЛ (3), РЯЗ (МС); бореальный вид, характерный для напочвенного покрова хвойных лесов; отмечен также в местах выходов известняков; состояние популяции хорошее.

Schisitidium crassipilum – КЛЖ (3), ТУЛ, ВОР, РЯЗ (МС); бореальный кальцефильный петрофит; состояние популяции удовлетворительное, однако встречается спорадически небольшими подушечками.

S. elongatulum – ТУЛ (МС), ВОР, РЯЗ (МС); бореальный кальцефильный петрофит; состояние популяции удовлетворительное, однако встречается спорадически небольшими полушечками.

Seligeria calcarea – КЛЖ (3), ТУЛ (3), ЛИП (3), ВОР (3), ОРЛ (3), МОС (МС); бореальный кальцефильный петрофит; состояние популяции удовлетворительное, однако численность крайне мала.

S. pusilla – ТУЛ (3), ВОР (3), ЛИП (МС); бореальный кальцефильный петрофит; состояние популяции удовлетворительное, однако численность крайне мала.

В мониторинговые списки включены виды “второй очереди” охраны, популяции которых нуждаются в контроле: кальцефильные степные виды и петрофиты – *Aloina rigida* (ТУЛ, ВОР, ОРЛ, РЯЗ), *Pterygoneurum ovatum* (ТУЛ, ЛИП, ОРЛ, РЯЗ), *P. subsessile* (ТУЛ, ОРЛ, РЯЗ), *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (МОС, ТУЛ, ВОР), *Bryum lonchocaulon* (ТУЛ), *Didymodon ferrugineus* (ВОР, ТУЛ), *Leiocolea badensis* (ВОР, ТУЛ, ОРЛ, РЯЗ), *Syntricha caninervis* (ВОР), *S. intermedia* (РЯЗ), *Weissia longifolia* (РЯЗ,) *Tortula modica* (КЛЖ, ТУЛ, ЛИП, РЯЗ, ОРЛ); кальцефильные гигрофиты – *Drepanocladus polygamus* (КЛЖ), *Cratoneuron filicinum* (ВОР), *Pellia endiviifolia* (ЛИП, ВОР); петрофиты, безразличные к химизму субстрата – *Grimmia muehlenbeckii* (ТУЛ, ВОР, ЛИП, РЯЗ), *G. pulvinata* (ТУЛ, ОРЛ, РЯЗ); лесные эпифитно-петрофитные виды *Sciuro-hypnum populeum* (ТУЛ, РЯЗ, ВОР, ЛИП, ОРЛ), *Thuidium assimile* и *T. delicatulum* (ВОР); виды переувлажненных местообитаний – *Bryum weigelii* (ЛИП, ВОР), *Plagiomnium elatum* (ВОР). К числу редких и интересных видов, распространение и экология которых требуют уточнения, можно отнести: *Brachythecium glareosum*, *Bryum funcki*, *B. kunzei*, *Nihpotrichum canescens*, *Dicranella schreberiana*,

Hygroamblystegium varium, *Pleuridium subulatum*, *Rhizomnium magnifolium*.

Обосновывая тезис о том, что известняковые карьеры Калужской обл. – места сосредоточения редких видов сосудистых растений и мхов, Н.М. Решетникова и В.В. Телеганова (Reshetnikova, Teleganova, 2016) отмечают 16 редких видов мхов и проводят мысль, что подобные техногенные ландшафты являются аналогами редких природных местообитаний – минероторфных болот и скальных обнажений. В комплекс кальцефильных бореальных гигрофитов, приуроченных в природе к исчезающим минеротрофным болотам, авторы относят найденные в карьерах (правда, единично) *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus polygamus*, *Helodium blandowii*, *Philonotis caespitosa*, *Tomentypnum nitens*. Последние 3 вида на исследуемой нами территории пока не обнаружены. Подчеркивая роль карьеров в сохранении биоразнообразия аридных и бореально-неморальных кальцефильных петрофитов, авторы указанной публикации отмечают, что ряд видов обнаружен только в карьерах, а в природных местообитаниях они или не встречаются вовсе, или в крайне малых количествах (*Aloina rigida*, *Seligeria calcarea*, *Brachythecium glareosum*, *Pterygoneurum ovatum*, *Rhynchostegium murale*, *Timmia megapolitana*). Наши данные во многом согласуются с материалами по Калужской обл.; неполночленность минеротрофного комплекса вероятно можно связать с более низкой влажностью воздуха в направлении от северо-западной оконечности Среднерусской возвышенности (в пределах Калужской обл.) к юго-востоку. Высокий уровень разнообразия мохообразных – таксономического, ботанико-географического и эколого-биологического; а также высокую численность популяций стенотопных видов можно объяснить большой концентрацией редких и контрастных местообитаний, свойственных карьерным ландшафтам, и отсутствием конкуренции со стороны сосудистых растений. Например, в природе такие сукцессионные местообитания как глинисто-известняковые осыпи имеют очень малые площади и существуют непродолжительное время, постепенно зарастая травянистыми растениями; в карьерах же их площади исчисляются иногда гектарами, и сукцессионные процессы не затрагивают все такие участки одновременно. Скальные же местообитания в равнинных регионах Центральной России зачастую формируются только в карьерах, поскольку обнажения известняков на территории Среднерусской возвышенности довольно редки и не столь масштабны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Бриофлору известняковых карьеров Среднерусской возвышенности, насчитывающую 109 таксонов, можно оценить как весьма богатую. Состав бриофлоры характеризуется высоким уровнем таксономического, ботанико-географического, эколого-биологического разнообразия. По характеру встречаемости преобладают виды с низкой и относительно низкой встречаемостью – 60%. Около трети видов, преимущественно кальцефитов, в карьерно-отвальных ландшафтах характеризуются большей локальной встречаемостью и обилием, чем в естественных местообитаниях. В сложении мохового покрова преобладают виды с довольно низкой локальной встречаемостью и относительно низким или очень низким покрытием (56%).

В ландшафтной структуре карьеров по видовому разнообразию мохообразных выделяются осыпи крупных глыб или крупного рухляка на крутых склонах с высачиванием минерализованных подземных вод – 75 видов; на аккумулятивных гривах и буграх произрастает около 30 видов; по берегам или обсыхающим днищам озер – 25 видов, на вертикальных стенках и уступах – 20 видов. На древесных субстратах отмечено 18 видов, на глинисто-известняковых почвогрунтах – 30, на плотных поверхностях известняков – 35, на крупном рухляке с небольшими наносами мелкозема – около 50 видов. Появление на известняках, изъятых из подземных пластов, облигатных петрофитов подушковидно-дерновинных жизненных форм наблюдается не ранее, чем через 7–10 лет.

Известняковые карьеры являются местом произрастания большого количества редких видов (около 30% видового состава), 15 видов занесены в региональные Красные книги; состояние популяций оценивается как хорошее и удовлетворительное.

Таким образом, можно заключить, что известняковые карьеры Среднерусской возвышенности являются ценными техногенными ландшафтами, в составе биоты которых представлен редкий в Европейской России комплекс кальцефильных мохообразных. В ряде карьеров целесообразна организация охранного режима в ранге памятника природы или природного парка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2003. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М. С. 1–608.

[Ignatov, Ignatova] Игнатов М.С., Игнатова Е.А. 2004. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М. С. 609–944.

[Krasnaya... Kaluzh. ...] Красная книга Калужской области. Т. 1. Растительный мир. 2015. Калуга. 536 с.

[Krasnaya... Lipetsk. ...] Красная книга Липецкой области. Растения, грибы, лишайники. 2014. Липецк. 696 с.

[Krasnaya... Moskov. ...] Красная книга Московской области (издание третье, дополненное и переработанное). 2018. М. 810 с.

[Krasnaya... Tula...] Красная книга Тульской области: растения. 2020. Тула. 275 с.

[Krasnaya... Voronezh. ...] Красная книга Воронежской области. Т. 1. Растения. Лишайники. Грибы. 2018. Воронеж. 415 с.

Magdefrau K. 1982. Lifeforms of bryophytes. – Bryolophyte ecology. London; New-York. P. 45–48. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_2

[Moss...] Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales – Grimmiales. 2017. М. 560 с.

[Moss...] Флора мхов России. Т. 4. Bartramiaceae – Aulacomniaceae. 2018. М. 543 с.

[Popova] Попова Н.Н. 2017. Меловые и известняковые карьеры как места обитания редких мохообразных на Среднерусской возвышенности – В сб.: Мат-лы II Всеросс. конф. с Междунар. участием, посвящ. памяти Л.В. Бардунова "Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии". Иркутск. С. 84–87.

[Postanovlenie...] Постановление Минприроды Рязанской области № 46 от 28.12.2020 "Об утверждении перечней (списков) объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Рязанской области и исключенных из Красной книги Рязанской области".

[Potemkin, Sofronova] Потемкин А.Д., Софронова Е.В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. Т. 1. СПб.; Якутск. 368 с.

[Prikaz...] Приказ Департамента надзорной и контрольной деятельности Орловской области № 490 от 20.03.2020 года "Об утверждении перечня объектов животного и растительного мира, занесенных в Красную книгу Орловской области и исключенных из нее".

[Reshetnikova, Teleganova] Решетникова Н.М., Телеганова В.В. 2016. Значение карьеров Калужской области для сохранения и адвентизации флоры региона. – Бот. журн. 101(5): 547–576. https://doi.org/10.1134/S0006813616050057

[Zinger] Цингер Н.В. 1893. Материалы для бриологической флоры Тульской губернии. СПб. 38 с.

BRYOFLORA OF LIMESTONE QUARRIES OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLAND

N. N. Popova

Voronezh State Institution of Physical Culture
Karla Marksa Str., 59, Voronezh, 394000, Russia

e-mail: leskea@vmail.ru

The aim of this work is to perform a comprehensive analysis of the bryoflora of limestone quarries and assess the role of the latters in the conservation of rare bryophytes. Mosses were collected by the route method in 2014–2020; processing and determination were carried out according to generally accepted bryological methods; samples are stored in the herbarium of the "Galichya Gora" Nature Reserve (VU). 109 species were identified (6 liverworts from 4 families and 103 moss species from 27 families) in the studied bryoflora. The leading families are Pottiaceae, Brachytheciaceae (15 species each), Amblystegiaceae (13), Bryaceae (12 species), Grimmiaceae (7). The number of bryophyte species in the industrial quarries varies from 11 to 63 (Khomyakovskiy quarry, Tula Region); the average species number per object is 26. The share of rare and noteworthy species ranges from zero (Studenovskiy quarry, Lipetsk Region) to 33.3% (Khomyakovskyi quarry), being 20% in most of the quarries. The composition of the moss cover is dominated by species with low and relatively low occurrence and low coverage – 60%. About a third of the species, mainly calciphytes, are characterized by higher local occurrence and abundance in quarry-dump landscapes than in natural habitats. In the landscape structure of the quarries, the highest species diversity, namely 75 species, is observed on screes of large boulders or large rubble on steep slopes with the seepage of mineralized underground water; about 30 species occur on accumulative manes and mounds; 25 ones on the banks or drying bottoms of lakes, 20 on vertical walls and ledges. 18 species were found on wood substrates, 30 on clay-limestone soils, 35 on dense limestone surfaces, and about 50 species on large rubble with small deposits of fine-grained earth. The limestone quarries provide habitats of a large number of rare species (about 30% of the species composition), 15 species are listed in the Red Data Books of the regions located on the Central Russian Upland: *Calliergon giganteum*, *Campylium stellatum*, *Encalypta vulgaris*, *Gyroweisia tenuis*, *Hygrohypnum luridum*, *Hylocomium splendens*, *Leucodon sciuroides*, *Ortotrichum anomalum*, *Plagiochila porelloides*, *Rhynchostegium murale*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Schisitidium crassipilum*, *S. elongatulum*, *Seligeria calcarea*, *S. pusilla*. The bryoflora of the limestone quarries of the Central Russian Upland can be estimated as very rich. Its composition is characterized by a high level of taxonomic, botanical-geographical, ecological-biological diversity; the limestone quarries are valuable technogenic landscapes, whose biota in the European Russia includes a rare complex of calciphilous bryophytes; it is advisable to organize a conservation regime in the rank of natural monuments or natural parks in a number of the quarries.

Keywords: bryoflora, species diversity, Red Data books, bryophytes, limestone quarries, protected species, ecological and biological characteristics

REFERENCES

Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2003. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. Moscow. P. 1–608 (In Russ.).

Ignatov M.S., Ignatova E.A. 2004. Moss flora of the Middle European Russia. Vol. 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. Moscow. P. 609–944 (In Russ.).

Krasnaya kniga Kaluzhskoj oblasti. Vol. 1. Rastitel'nyy mir. 2015. [Red Book of the Kaluga region. Vol. 1. Plant world]. 536 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Lipetskoy oblasti. Rasteniya, griby, lishayniki [Red Book of the Lipetsk region. Plants, fungi, lichens]. 2014. Lipetsk. 696 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Moskovskoy oblasti [Red Book of the Moscow region]. 2018. Moskovskaya oblast. 810 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Voronezhskoy oblasti. Rasteniya. Lishayniki. Griby. Vol. 1. 2018. [Red Book of the Voronezh region. Plants. Lichens. Mushrooms. Vol. 1]. Voronezh. 415 p. (In Russ.).

Magdefrau K. 1982. Lifeforms of bryophytes. – In: Bryolophyte ecology. London; New-York. P. 45–48. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_2

Moss flora of Russia. Vol. 2. Oedipodiales – Grimmiales. 2017. Moscow. 560 p. (In Russ and Engl.).

Moss flora of Russia. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. 2018. Moscow. 543 p. (In Russ. and Engl.).

Popova N.N. 2017. Melovye i izvestnyakovye kar'ery kak mesta obitaniya redkikh mokhoobraznykh na Srednerusskoj vozvyshennosti [Chalk and limestone quarries as habitats of rare bryophytes on the Central Russian upland]. – In: Problemy izucheniya i sokhraneniya rastitel'nogo mira Evrazii: Materialy II Vseross. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashch. pamyati L.V. Bardunova. Irkutsk. P. 84–87 (In Russ.).

Postanovlenie Minprirody Ryazanskoy oblasti № 46 ot 28.12.2020 "Ob utverzhdenii perechney (spiskov) ob"ektov zhivotnogo i rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Ryazanskoy oblasti i isklyuchennykh iz Krasnoj knigi Ryazanskoj oblasti" ["On approval of lists (lists) of objects of the animal and plant world listed in the Red Book of the Ryazan region and excluded from the Red Book of the Ryazan region"] (In Russ.).

Potemkin A.D., Sofronova E.V. 2009. Liverworts and hornworts of Russia. Vol. 1. St. Petersburg; Yakutsk. 368 p. (In Russ. and Engl.).

Prikaz Departamenta nadzornoy i kontrol'noy deyatel'nosti Orlovskoy oblasti № 490 ot 20.03.2020 goda "Ob utverzhdenii perechnya ob"ektov zhivotnogo i rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Orlovskoy oblasti i isklyuchennykh iz nee" ["About the approval of the list of objects of the animal and plant world listed in the Red Book of the Oryol region and excluded from it"] (In Russ.).

Reshetnikova N.M., Teleganova V.V. 2016. Significance of quarries in preservation and transformation of flora in Kaluga region – Bot. Zhurn. 101 (5): 547–576 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813616050057

Zinger N.V. 1893. Materialy dlya briologicheskoy flory Tul'skoy gubernii [Materials for the bryo flora of the Tula province]. St. Petersburg. 38 p. (In Russ.).

EDN: HERMGG
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 333–349

СООБЩЕНИЯ

ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHRYSOPHYCEAE) ВОДОЕМОВ ЮЖНОГО УРАЛА И ЗАУРАЛЬСКОГО ПЛАТО. РОД *SYNURA* (SYNURACEAE) СЕКЦИЯ PETERSENIANAE

© 2022 г. Л. В. Снитько[1,*], Т. В. Сафронова[2], В. П. Снитько[1]

[1] *Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН, Миасс, Челябинская обл., 456317, Россия*

[2] *Ботанический Институт им. В.Л. Комарова РАН ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия*

**e-mail: lvs223@yandex.ru*

Поступила в редакцию 28.12.2020 г.
После доработки 09.12.2021 г.
Принята к публикации 14.12.2021 г.

В статье рассмотрены данные о распространении представителей рода *Synura* из видового комплекса *Synura petersenii*, полученные в результате морфометрического анализа кремнистых чешуек с применением сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии (СЭМ, ТЭМ). Видовой комплекс *Synura petersenii* sensu lato представляет собой космополитичные и очень разнообразные таксоны автотрофных пресноводных жгутиконосцев. В этой статье мы впервые описали и охарактеризовали 5 новых для изучаемого региона видов (S. *petersenii*, *S. americana, S. glabra, S. macropora, S. truttae*) и 2 находки чешуек, предположительно принадлежащих недавно выделенным видам (*S.* cf. *laticarina, S.* cf. *heteropora*). Виды были идентифицированы по результатам обширного многолетнего отбора проб пресноводных местообитаний горно-лесной зоны Южного Урала восточных предгорий и степного Зауралья в пределах Челябинской области и Оренбуржья. Описания обнаруженных видов дополнены оригинальными сведениями о местонахождениях, распространении и экологии в регионе исследования, иллюстрированы электронными микрофотографиями, включающими детали строения кремнистых покровов клеток. Полученные результаты дополняют сведения о флоре хризофитовых водорослей России и могут быть использованы в экологическом мониторинге водоемов.

Ключевые слова: Synura, таксономия, морфология, биогеография, экология, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813622030061

К роду *Synura* Ehrenberg принадлежат колониальные свободно плавающие золотистые водоросли, которые являются важным компонентом фитопланктона пресноводных водоемов мира (Kristiansen et Preisig, 2007; Škaloud et al., 2013) и могут доминировать в сообществах фитопланктона в южноуральском регионе в холодноводный период (Snit`ko et al., 2016, 2017). К настоящему времени известно уже более 40 действительно обнародованных таксонов рода *Synura* и практически ежегодно описываются новые (Gusev, Kapustin, 2015; Gusev et al., 2016, 2017; Škaloud et al., 2012, 2014, 2020).

Колонии видов рода *Synura* обычно округлой или овальной формы, состоящие из 2–180 клеток, соединенных дистальными концами (Ballonov, 1976; Kristiansen, Preisig, 2007). Форма клеток от шаровидных до удлиненно-обратно-яйцевидных, каждая клетка покрыта панцирем из кремнеземных чешуек, морфология которых является видоспецифичной. Десять лет назад в составе *Synura petersenii* Korshikov sensu lato был обнаружен комплекс скрытых видов (Boo et al., 2010; Kynčlová et al., 2010). Позже чешские исследователи выполнили таксономическую ревизию этого комплекса на основании молекулярно-генетических методов (с использованием полифазного подхода), при этом они уделили большое внимание морфологическим признакам описанных новых видов, которые необходимы при их идентификации из природных образцов (Škaloud et al., 2012, 2014).

Находки *Synura petersenii* sensu lato на территории России, основанные на данных ЭМ, обозначены в работах, посвященных исследованию флоры золотистых водорослей в водоемах Севера России (Kristiansen et al, 1997; Kristiansen, 2002; Kristiansen, Preisig, 2007; Voloshko, 2010, 2012, 2017; Safronova, 2012), Верхней и Средней Волги (Gusev et al., 2016, 2017), водоемов Восточной Си-

бири (Firsova et al., 2015; Bessudova et al., 2017; Bessudova, 2018).

На Южном и Среднем Урале в предыдущем исследовании (Snit`ko et al., 2016) с применением СЭМ выявлены представители комплекса видов *S. petersenii* sensu lato. В настоящей работе приведены результаты многолетних флористических исследований, в ходе которых выявлено 5 таксонов комплекса *Synura petersenii,* а также обнаружены чешуйки 2 таксонов, предположительно также принадлежащих к этому комплексу. Приведены их описания и распространение в водоемах Южного Урала из различных природно-географических зон – горно-лесной, лесной, лесостепной и степной. Описаны экологические условия развития видов и типы местообитаний в регионе по оригинальным материалам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили личные сборы авторов. Пробы планктона отбирали планктонной сетью с ячеей 14 мкм в диам. в 2015–2019 гг. в небольших озерах, водохранилищах и реках Южного Урала (рис. 1, табл. 1). Пробы отбирали круглогодично, большое внимание уделяли холодноводным периодам: подледному и весеннему, сразу после таяния льда в апреле–мае. Собранные пробы фиксировались формалином (2%), часть проб доставляли в лабораторию живыми.

Изучение общей морфологии клеток золотистых водорослей производили в живых пробах с применением светового микроскопа Nikon Eclipse E600 с использованием объективов Nikon 60×, 40×, 10×. Исследование кремниевых чешуек и шипов, составляющих панцирь клетки, проводили при помощи сканирующего (Tescan Vega 3Sbu при увеличении 2–20 × 10^3) и трансмиссионного (Hitachi-H600 при увеличении 1–18 × 10^3) электронных микроскопов. Для изучения объектов в СЭМ, аликвоту сгущенного планктона наносили на токопроводящий скотч и высушивали, напыление золотом производили с помощью ионно-плазменного напылителя Quorum Q150R ES. Для изучения объектов в ТЭМ на металлические сеточки “Mesh-200”, предварительно обезжиренные в спирте, наносилась пленка–подложка, которую готовили из 0.25% раствора формвара в дихлорэтане. На каждую сеточку с подложкой наносилось 20–30 мкл пробы, затем сеточки высушивались в течение 6 часов в чашках Петри. После высыхания на сеточки наносилось 20–30 мкл дистиллированной воды, сеточка переворачивалась материалом вниз, для отмывки образцов от крупных частиц грязи, далее сеточки высушивались на фильтровальной бумаге, после чего просматривались в ТЭМ.

Определение некоторых гидрохимических показателей и СЭМ выполнены на базе Южно-Уральского центра коллективного пользования по исследованию минерального сырья (аттестат аккредитации № РОСС RU.001.514536). ТЭМ-снимки сделаны на оборудовании отделения ТЭМ ЦКП БИН РАН.

Обследованные водоемы расположены близ границ водоразделов трех крупнейших речных бассейнов: Обского или бассейна Северного ледовитого океана в части Исетского и Тобольского речных бассейнов, Волго-Камского и бассейна реки Урал. Обследованные озера и реки находятся на территории центральных водораздельных хребтов Южного Урала и в восточных предгорьях лесной, лесостепной и степной природных зон Южного Урала в пределах Челябинской и Оренбургской областей. Были обследованы реки и небольшие слабопроточные мелководные озера, водохранилища, пруды, расположенные в диапазоне высот 262–469 м над уровнем моря. Ледостав в обследованных водоемах происходил в конце октября или начале ноября, сход льда отмечен в начале мая. В начале подледного периода и весной лед был слабо покрыт снегом, отмечались многочисленные открытые участки льда, что способствовало хорошей освещенности толщи воды. Степные местообитания вида *S. petersenii* на Южном Урале в азиатской его части – Зауралье – имеют интересную особенность: в степной зоне повсеместно происходит повышение минерализации поверхностных вод и почв, водоемы и водотоки становятся непригодными для пресноводных видов. Однако степь в пределах геоморфологической структуры Зауральского пенеплена характеризуется наличием выходов на поверхность кристаллических горных пород с лесной растительностью – островных сосновых боров, в которых берут начало степные речки. В пределах своего верхнего течения речки и пруды на них имеют низкую минерализацию и пригодны для обитания хризофитовых водорослей.

В местах сбора проб измеряли температуру воды, водородный показатель (pH), электропроводность (УЭП), также проводился отбор гидрохимических проб для оценки отдельных показателей. Цветность воды колебалась в различные сезоны от 19° до 87° по Pt–Co шкале, значения pH изменялись в диапазоне 6.1–7.8, обследованные водоемы лесной природно-географической зоны характеризовались относительно низкими показателями УЭП 55–369 μS cm^{-1}. Водоемы степной зоны имели более высокие значения УЭП 180–708 μS cm^{-1} (табл. 1).

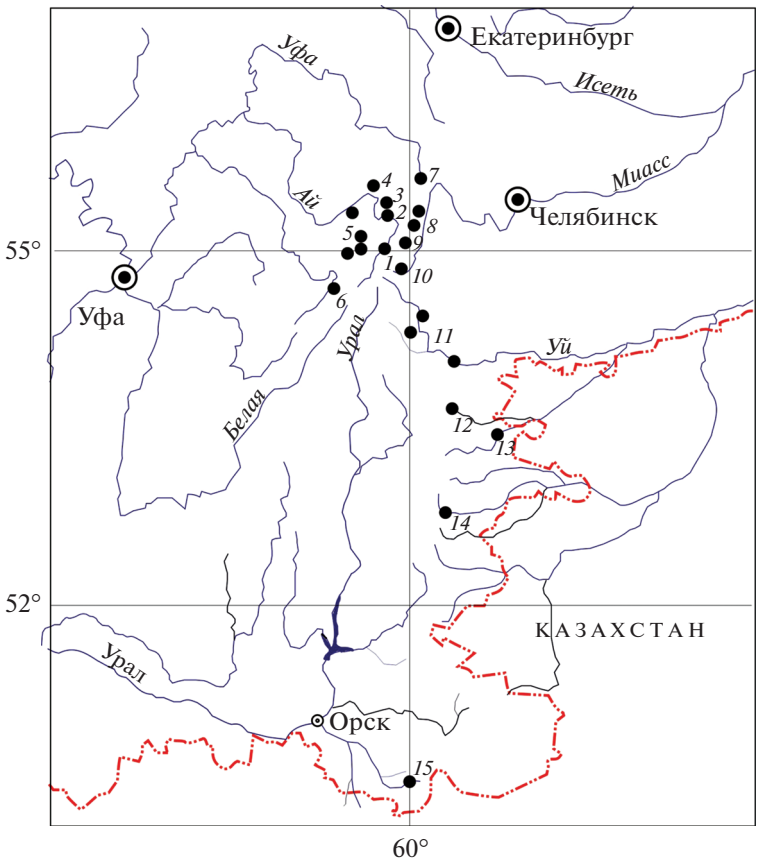

Рис. 1. Карта изученных водоемов; • – водоемы.

Лесные водоемы.

Водоемы горно-лесной зоны Волго-Камского речного бассейна: 1 – вдхр. Верхнеайское; 2 – Златоустовский гор. пруд; 3 – Тесьминское вдхр.; 4 – Кусинский гор. пруд; Юважелга (Магницкий) пруд; 5 – Саткинское вдхр.; Малосаткинское (Бакальское) вдхр.; Саткинский гор. пруд; вдхр. Порожской гидроэлектростанции на р. Большая Сатка; 6 – река Березяк.

Водоемы восточных предгорий Обского бассейна: 7 – оз. Барахтан; р. Киалим; вдхр. Киалимское; пруды Богородский и Тыелга; 8 – р. Миасс; р. Куштумга; оз. Тургояк; оз. Кошкуль; 9 – р. Сыростан; пруд Хребет; 10 – пруд р. Миасс.

Водоемы степной и лесостепной зоны Зауралья, бассейнов Обского (Тобольского) и реки Урал (Каспийского):

11 – р. Уй (с. Степное); Уйский пруд; р. Сорока; 12 – Чесменский пруд (с. Чесма); 13 – р. Нижний Тогузак (с. Варна); 14 – пруд р. Синташта (с. Бреды); 15 – вдхр. Ушкотинское (п. Домбаровский).

Fig. 1. Map of the studied waterbodies; • – waterbodies.

Forest waterbodies.

Waterbodies and of montane-forest zone of the Volga-Kama river basin: 1 – Verkhneayskoye Reservoir; 2 – Zlatoustovskiy city pond; 3 – Tesminskoye Reservoir; 4 – Kusinskiy city pond of the Kusa River; Yuvazhelga (Magnitsky) Pond; 5 – Satkinskoye Reservoir; Malosatkinskoye (Bakalskoye) Reservoir; Satkinskiy city pond; reservoir of Porozhskaya Hydro Plant on the Bolshaya Satka River; 6 – Berezyak River.

Waterbodies of the eastern foothills of the forest zone of the Ob River basin:

7 – Barakhtan Lake; Kialim River; Kialimskoye Reservoir; Bogorodskiy and Karabashsky ponds; Tyelga Pond; 8 – Miass River; Kushtumga River; Turgoyak Lake; Koshkul Lake; 9 – Syrostan River; Khrebet Pond; 10 – ponds of the Miass River.

Waterbodies of the Transural steppe and forest-steppe zone in the Ob (Tobol) basin and the Ural River basin (Caspian):

11 – Uy River (Stepnoye village); Uyskiy Pond; Soroka River; 12 – Chesmenskiy Pond (Chesma village); 13 – Nizhniy Toguzak River (Varna village); 14 – pond of the Sintashta River (Bredy village); 15 – Ushkotinskoye Reservoir (Dombarovskiy village).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В озерах, реках и водохранилищах Южного Урала идентифицированы 5 видов хризофитовых водорослей рода *Synura* секции Petersenianae, большинство из которых рассматривались ранее как *S. petersenii* sensu lato. В ходе исследований также были обнаружены малочисленные чешуйки 2 видов, предположительно принадлежащих к недавно выделенным видам (Škaloud et al., 2014),

Род *Synura* разделен на три секции: Synura, Petersenianae и Lapponicae (Ballonov, Kuzmin, 1974). Секция Petersenianae определяется по наличию у

Таблица 1. Значения некоторых физико-химических показателей в водоемах и водотоках Южного Урала
Table 1. The values of some physical and chemical parameters in waterbodies and streams of South Urals

	Водоемы и водотоки Waterbodies and streams	Площадь/ Area, km^2	Глубина/ Depth middle/max, m	УЭП/ Conductivity, μS cm^{-1}	pH	Фосфор минеральный/ Mineral phosphorus, mkg dm^{-1}	Координаты Coordinates	
							N	E
	Водоемы и водотоки горно-лесной зоны Волго-Камского бассейна Waterbodies and streams of montane-forest zone of the Volga-Kama basin							
1	Верхнеайское вдхр. Verkhneayskoye Reservoir of the Ay River	1.33	3/10	195.6	7.4	30	55°04'32.5"	59°40'00.0"
2	Златоустовский городской пруд Zlatoustovskiy city pond	4.10	2/9	242.4	7.5–7.7	35	55°10'51.0"	59°41'57.5"
3	Тесьминское вдхр. Tesminskoye Reservoir	0.88	5/14	21.0–55.0	6.1–7.5	14	55°12'56.3"	59°45'53.4"
4	Кусинский городской пруд (р. Куса) Kusinskiy city pond of the Kusa River	1.20	3/9	105.0	7.3	–	55°20'13.2"	59°27'10.3"
	Юважелга (Магницкий) пруд Yuvazhelga Pond	0.20	2/4	102.0	7.2	–	55°21'40.6"	59°39'01.0"
5	Саткинское вдхр., реки Большая Сатка Satkinskoye Reservoir of the Bolshaya Satka River	0.34	4/13	40.0–82.0	7.4	55	55°01'07.2"	59°05'39.0"
	Порожская ГЭС вдхр. реки Б. Сатка Porogi Pond, Porozhskaya Hydro Plant on the Bolshaya Satka River	0.80	8/21	85.0	7.4	–	55°16'52.8"	59°08'09.8"
	Бакальское вдхр. (Малосаткинское) Bakalskoye Reservoir of the Malaya Satka River	2.15	8/19	35.0–130.0	7.1	25	54°59'04.3"	58°57'11.0"
	Саткинский городской пруд Satkinskiy city pond	3.90	5/12	88.5	7.4	55	55°01'59.8"	59°01'32.5"
6	Березяк река Berezyak River	–	1/1	40.6	7.3	–	54°38'13.6"	58°48'06.2"
	Водоемы и водотоки восточных предгорий лесной зоны Обского речного бассейна Waterbodies and streams of the eastern foothills, of the forest zone of the Ob River basin							
7	Озеро Барахтан Barakhtan Lake	1.85	1.1/4.0	69.0–134.0	6.1–7.2	10–98	55°28'27.4"	60°09'9.5"
	Киалимское вдхр. Kialimskoye Reservoir	0.80	8/12	79.3	7.5	42	55°24'28.4"	60°08'02.0"
	Река Киалим Kialim River	–	1/1	85.0	7.5	40	55°24'00.0"	60°09'07.2"
	Карабашский пруд Karabashskiy Pond	0.45	2/5	465.0	7.4	53	55°28'33.2"	60°12'22.3"
	Богородский пруд Bogorodskiy Pond (Sak-Elga River)	1.24	2.0/5.5	102.0–416.0	5.0–7.0	23–28	55°26'52.5"	60°11'39.5"
	Пруд Тыелга Tyelga Pond	0.10	3/10	354.3	7.4	75	55°20'10.8"	60°11'40.3"

Таблица 1. Окончание

	Водоемы и водотоки Waterbodies and streams	Площадь/ Area, km^2	Глубина/ Depth middle/max, m	УЭП/ Conductivity, µS cm^{-1}	pH	Фосфор минеральный/ Mineral phosphorus, mkg dm^{-1}	Координаты Coordinates	
							N	E
8	Река Миасс Miass River	–	2/3	445.0	7.5	107	55°05'33.7"	60°05'53.5"
	Река Куштумга Kushtumga River	–	0.5/0.5	98.0–120	7.2	15	55°12'35.3"	60°09'28.5"
	Озеро Тургояк Turgoyak Lake	26.4	19/34	80–110.0	7.4–7.5	10–45	55°09'48.5"	60°00'30.0"
	Озеро Кошкуль Koshkul Lake	0.30	2/4	190.0	7.2–7.3	10–45	55°01'00.0"	60°02'07.0"
9	Река Сыростан Syrostan River	–	0.3/0.5	185.2	7.4	71	55°07'06.0"	59°50'10.8"
	Пруд Хребет Khrebet Pond	0.30	3/10	173.3	7.3	–	55°05'11.1"	59°51'07.1"
10	Пруд на реке Миасс Pond of the Miass River	0.60	2/4	340.0	7.4	55	54°53'48.6"	59°58'58.8"
	Водоемы и водотоки степной и лесостепной зоны Зауралья, Обского (Тобольского) речного бассейна и бассейна реки Урал Waterbodies and streams of the Transural steppe and forest-steppe zone in the Ob (Tobol) River basin and the Ural River basin							
11	Река Уй (с. Степное) Uy River (Stepnoye village)	–	0.7/1.5	214.0	7.2	–	54°03'46.2"	60°26'59.8"
	Уйский пруд (с. Уйское) Uyskiy Pond (Uyskoye village)	0.2	1/4	220.0–490	7.0–7.2	–	54°22'41.6"	59°59'43.6"
	Река Сорока Soroka River	–	0.5/1	211.0	7.1	–	54°16'46.7"	59°59'32.7"
12	Пруд Чесменский (с. Чесма) Chesmenskiy Pond (Chesma village)	0.1	1/1.5	590.0–640.5	7.1–7.4	–	53°48'02.2"	60°36'47.3"
13	Река Ниж. Тогузак (с. Варна) Nizhniy Toguzak River (Varna village)	–	1/2	542.0	7.4	–	53°24'15.4"	60°58'13.3"
14	Пруд реки Синташта (с. Бреды) Pond of the Sintashta River (Bredy village)	0.7	1/2	180.5	7.5	–	52°27'00.1"	60°18'24.0"
15	Ушкотинское вдхр. (п. Домбаровский) Ushkotinskoye Reservoir (Dombarovskiy village)	1.9	1.5/2.5	370.5	7.3	–	50°43'44.3"	59°35'26.0"

чешуек середины клетки медианного (центрального) гребня, который может заканчиваться выступом в виде острого шипа. От гребня по периметру чешуйки у большинства выделенных видов секции равномерно располагаются многочисленные ребра, у некоторых видов ребра соединены между собой поперечными перегородками. Внутри секции идентификация видов и внутривидовых таксонов основана на размерах и форме чешуек, гребня, пор на базальной пластинке, наличии и количестве ребер и перегородок между ними.

Первоначально секция Petersenianae включала пять видов: *Synura australiensis* Playfair, *S. longis-*

Таблица 2. Размеры чешуек середины панциря клетки и их структурных элементов у таксонов рода *Synura*, секция *Petersenianae*, из водоемов Южного Урала
Table 2. Sizes of the body scales and secondary silica structures on the scale surface in *Synura* section *Petersenianae* taxa found in waterbodies of South Urals

Показатель Character	*Synura petersenii*	*Synura americana*	*Synura truttae*	*Synura glabra*	*Synura macropora*	*Synura* cf. *laticarina*	*Synura* cf. *heteropora*
Длина чешуйки (body scale), мкм Scale length, μm	3.8–4.6	3.0–3.4	3.3–3.4	2.5–3.3	3.1–3.3	3.2–4.0	2.5–3.0
Ширина чешуйки (body scale), мкм Scale width, μm	1.6–2.2	2.2–2.4	1.7–1.8	1.9–2.3	1.7	2.1–2.4	1.1–1.7
Диаметр отверстия базальной пластинки в апикальной части, мкм Base hole diameter, μm	0.20–0.35	0.35–0.37	0.32–0.34	0.32–0.42	0.33	0.32–0.35	0.19–0.30
Диаметр пор базальной пластинки, нм Diameter of base plate pore, nm	20–30	25–35	20–22	30–40	80–100	18–20	20–30
Диаметр пор медиального гребня, нм Keel pore diameter, nm	40–70	40–80	50–70	60–100	90–130	40–90	50–100
Количество поперечных ребер Number of struts	26–32	21–24	28–32	18–22	21	30–32	22–28
Отношение ширины чешуйки к ширине медиального гребня Scale width to keel width ratio	2.7–3.6	2.8–3.5	2.3–2.4	3.8–4.5	2.9	2.5–2.7	1.8–3.0

quama Wujek, Elsner, *S. macracantha* (Petersen, Hansen) Asmund, *S. obesa* Němcová, Nováková, Rězáčová, Škaloudová, *S. petersenii* Korshikov (Kristiansen, Preisig 2007; Němcová et al., 2008). Кроме того, несколько внутривидовых таксонов *S. petersenii* были описаны на основе вариаций морфологии чешуек. Однако таксономический статус выделенных видов и внутривидовых таксонов по морфологическим отличиям был неопределенный (например, у *S. glabra* Korshikov, позже перенесенной в ранг формы *S. petersenii* f. *glabra* Korshikov) (Kristiansen, Preisig 2007). В последующих исследованиях внутри вида *S. petersenii* выделено более 10 видов из 6 клад на основе разных независимых подходов, включая молекулярные методы и традиционный анализ морфологии чешуек (Kynčlová et al., 2010). В ходе проведенных исследований были получены надежные доказательства присутствия существенных различий морфотипов у представителей вида *S. petersenii* sensu lato. На основе выявленных различий морфотипы возведены в ранг вида (Škaloud et al., 2012, 2013a, 2014, 2020; Jo et al., 2016).

Морфологические различия колоний, клеток и кремнистых чешуек для видов, выделенных внутри старого объема вида *S. petersenii* sensu lato, с применением световой, электронной сканирующей и трансмиссионной микроскопии были описаны в работах (Škaloud et al., 2012, 2014, 2020). Комплексное исследование 2020 г. (Škaloud et al., 2020), включающее как морфологические, так и молекулярные методы, показало, что сведения о разнообразии рода *Synura* недостаточны и ограничиваются несколькими изученными морфотипами. Каждый вид комплекса *S. petersenii* четко выделяется сочетанием нескольких морфологических и морфометрических особенностей (форма и размеры чешуек и гребня, количество ребер, наличие или отсутствие взаимосвязей между ними), поэтому микроскопическая идентификация по ним возможна. С помощью только морфологического подхода идентифицировано несколько видов из комплекса *S. petersenii* в России и Украине (Kapustin, Gusev et al., 2020; Gusev et al., 2016, 2017). На Южном Урале мы идентифицировали 5 таксонов из комплекса *Synura petersenii*: описание морфологии (размеры срединных чешуек и их структурных элементов) обнаруженных видов секции Petersenianae, а также чешуек 2 видов, предположительно принадлежащих к недавно выделенным видам (Škaloud et al., 2014), приведены в табл. 2.

Следует отметить, что при тщательно выверенных морфологических характеристиках при определении видов необходимы дополнительные исследования с применением молекулярного анализа.

В морфологических описаниях обнаруженных на Южном Урале видов рода *Synura* Sectio Petersenianae представлены оригинальные размеры чешуек и элементов их микроскульптуры.

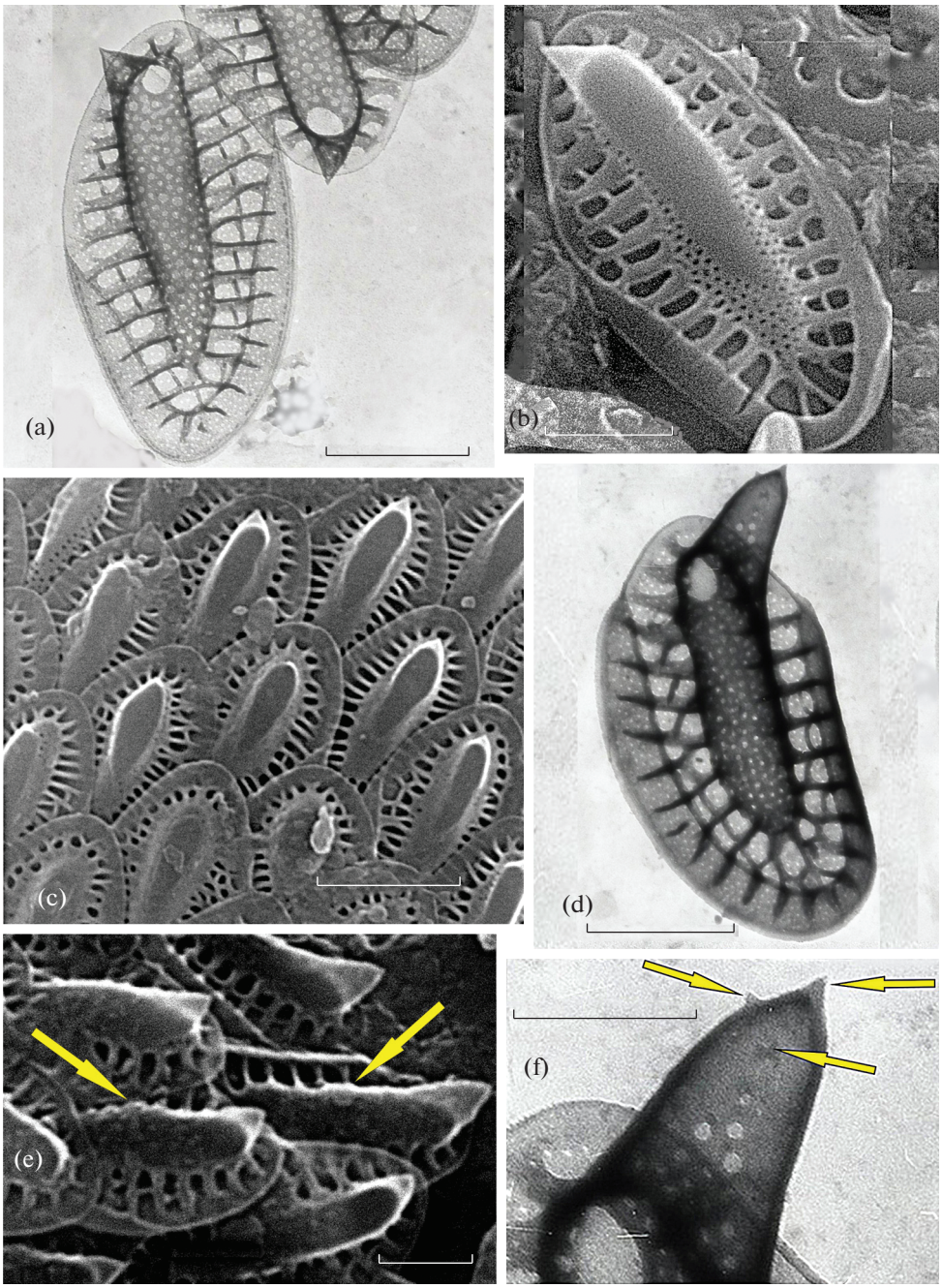

Рис. 2. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Petersenianae*:

a – *Synura petersenii* s. str. (ТЭМ), чешуйки середины клетки; b – *Synura petersenii* s. str. (СЭМ), чешуйка середины клетки;

c – *Synura truttae* (СЭМ): чешуйки середины клетки с ребрами, неопределенно соединенными между собой; d – *Synura truttae* (ТЭМ), апикальная чешуйка с закругленным концом и тремя зубцами; e – *Synura truttae* (СЭМ), расположение чешуек на середине клетки, гребни покрыты многочисленными бугорками, указаны стрелками; f – *Synura truttae* (ТЭМ), три зубца апикальной чешуйки указаны стрелками.

Масштабные линейки: a, b – 1 мкм; c – 2 мкм; d, e – 1 мкм; f – 0.5 мкм.

Fig. 2. Scale morphology of some species of *Synura* section *Petersenianae*:

a – *Synura petersenii* s. str. (TEM), body scales; b – *Synura petersenii* s. str. (SEM), body scale; c – *Synura truttae* (SEM): body scales with indefinite indications of interconnections between struts; d – *Synura truttae* (ТЭМ), apical scale with three teeth on a rounded keel tip; e – *Synura truttae* (SEM), arrangement of body scales on the cell, note the keels covered by numerous small bumps (arrows). f – *Synura truttae* (TEM), detail of an apical scale keel tip with 3 teeth (arrows).

Scale bars: a, b – 1 μm; c – 2 μm; d, e – 1 μm; f – 0.5 μm.

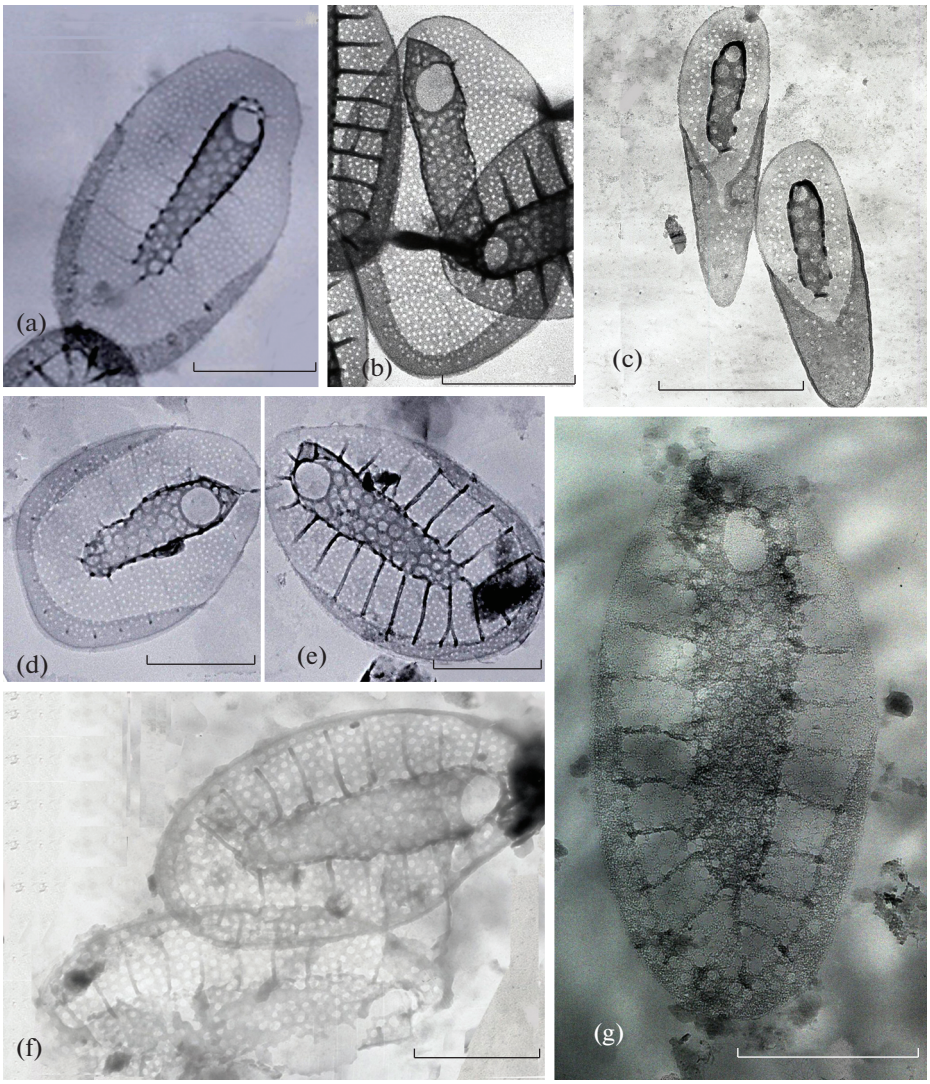

Рис. 3. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Petersenianae*:
a, b, d, e – *Synura glabra* (ТЭМ), чешуйки середины клетки; c – *Synura glabra* (ТЭМ), каудальные чешуйки; f, g – *Synura macropora* (ТЭМ).
Масштабные линейки – 1 мкм.
Fig. 3. Scale morphology of some species of *Synura* section *Petersenianae*:
a, b, d, e – *Synura glabra* (TEM), body scales; c – *Synura glabra* (TEM), rear scales; f, g – *Synura macropora* (TEM).
Scale bars – 1 μm.

Род *SYNURA* Ehrenberg

Sectio **Petersenianae** Petersen et Hansen ex Balonov et Kuzmin.

Synura petersenii **Korshikov emend. Škaloud et Kynčlová** (рис. 2 а; б).

Synura caroliniana Whitford; *S. petersenii* f. *kufferathii* Petersen et Hansen.

Чешуйки середины клетки (body scales) удлиненной формы, 3.8–4.6 мкм дл. и 1.6–2.2 мкм шир. Апикальные чешуйки более округлые, меньших размеров. Каудальные чешуйки намного меньше и узкие, 2.3–3.6 мкм дл. и 0.8–1.2 мкм шир. Гребень цилиндрический, чаще заканчивается острием, орнаментирован довольно мелкими порами (40–70 нм в диам.). Отношение ширины чешуйки к ширине гребня варьирует от 2.7 до 4.0. Многочисленные ребра (26–32), часто соединенные между собой поперечными перегородками, регулярно располагаются от гребня по периметру чешуйки. Расстояние между ребрами составляет от 0.24 до 0.28 мм. Базальная пластина с многочисленными мелкими порами (20–30 нм в диам.) спереди перфорирована отверстием округлой формы 0.20–0.35 мкм.

Вид относится к широко распространенным таксонам (Škaloud et al., 2012). Необходимо дополнительно проверять предыдущие находки в связи с выявлением недавно описанных видов комплекса *S. petersenii* (Škaloud et al., 2012, 2014, 2020). По молекулярным данным вид отмечен в Чешской республике, Германии, США, Австралии, Корее, Великобритании, Португалии (Wee et al., 2001; Boo et al., 2010; Kynčlová et al., 2010). По литературным данным нахождение вида подтверждается в Северной и Южной Америке, Европе, Мадагаскаре и Шри-Ланке (Škaloud et al., 2012). В России вид *S. petersenii* отмечен в водоемах Нижнего Новгорода, Рыбинском водохранилище, Ярославской и Владимирской областях (Gusev et al., 2017). Находки вида в России (в бассейне реки Волга: Рыбинском водохранилище, реках Нижегородской области) подтверждены молекулярно-генетическими методами (Gusev, Kapustin et al., 2016).

Отмечен в трех речных бассейнах различных природных зон Южного Урала. Чешуйки вида часто встречаются в водоемах Волго-Камского бассейна в горно-лесной зоне на территории водораздельных хребтов Южного Урала: в реке Ай с притоками (р. Большая Тесьма, р. Малая Тесьма, р. Большая Сатка, р. Малая Сатка, р. Куса, р. Юважелга) и водохранилищах на них (Верхнеайское, Бакальское или Малосаткинское, Саткинское, Тесьминское и прудах Златоустовский, Кусинский, Порожской гидроэлектростанции, Саткинский, Юважелга), реке Березяк. Вид отмечен в водоемах Обского речного бассейна, в пределах лесной зоны восточных предгорий Южного Урала: в прудах верхнего течения р. Миасс, оз. Кошкуль, р. Сыростан, пруде Хребет, р. Киалим, Киалимском водохранилище, прудах р. Тыелга, в водоемах зоны воздействия Карабашского медеплавильного комбината (Богородском пруде и оз. Барахтан); в лесостепной и степной природных зонах в притоках р. Тобол – р. Сорока, р. Уй и Уйском пруде, р. Нижний Тогузак, пруде у с. Бреды на притоке р. Синташты, Чесменском пруде. Вид *S. petersenii* отмечен и в бассейне р. Урал – в Ушкотинском водохранилище (рис. 1).

Вид встречался подо льдом с декабря по апрель, в безледный период – в мае, июне, сентябре, октябре. Обильное развитие отмечено при температуре 15.2° С в мае, в Уйском пруде при pH 7.2, УЭП 220 μS cm^{-1}. Экологический диапазон развития на Южном Урале широкий: температура 3.0–21.3°C, pH 6.1–7.6, УЭП 21–640 μS cm^{-1}. цветности 19–87° по Pt–Co, фосфоре минеральном 10–135 мкг $л^{-1}$. Местообитание в водоемах, находящихся в зоне воздействия медеплавильного комбината (Богородский и Карабашский пруд), где развитие *S. petersenii* отмечено единичными колониями, расположено в буферной зоне металлургического производства с повышенным содержанием тяжелых металлов в воде (Snit`ko, Snit`ko, 2019).

Synura truttae **(Siver) Škaloud et Kynčlová** (рис. 2. c, d, e, f)

(*Synura petersenii* Korshikov f. *truttae* Siver)

Чешуйки середины клетки округло-удлиненные, 3.3 мкм дл. и 1.8 мкм шир. (рис. 2 c). Медианный гребень имеет поры 50–70 нм в диам. Соотношение ширины чешуйки и гребня 2.4. На изображениях СЭМ гребень покрыт множеством небольших бугорков (рис. 2 e). Апикальные чешуйки более мелкие и более округлые, 2.7–2.8 мкм дл., 1.6 мкм шир. Гребень апикальной чешуйки оканчивается закругленным концом (рис. 2 d). Часто кончик гребня имеет от двух до четырех очень коротких зубцов на конце: у приведенной на фото чешуйки видны 3 зубца (рис. 2 f). Каудальные чешуйки меньше и более узкие: 2.4–3.0 мкм дл. и 0.8–1.0 мкм шир. От гребня по периметру чешуйки регулярно располагаются многочисленные ребра (28–32), они часто соединены между собой (рис. 2 c), расстояние между ребрами составляет около 0.2 мкм. Базальная пластина чешуек имеет многочисленные мелкие поры 20–22 нм в диам., спереди перфорирована большим, округло-продолговатым отверстием 0.32 мкм в диам.

Вид обнаружен в Чешской республике (Škaloud et al., 2012) и в Северной Америке (США) (Siver, Wujek 1993, 1999; Siver, Lott, 2004).

В России вид обнаружен электронно-микроскопическими методами в Восточной Сибири в нижнем течении реки Енисей (Bessudova, 2018). На Южном Урале чешуйки вида обнаружены в водоемах Волго-Камского речного бассейна в горно-лесной природной зоне: Златоустовском городском пруду и Верхнеайском водохранилище на реке Ай (рис. 1). Вид отмечен в безледный период – в мае, при температуре воды 12.5°C, цветности 19–40° по Pt–Co pH 7.4–7.5, фосфоре минеральном 30–35 мкг $л^{-1}$, УЭП 195.6–242.4 μS cm^{-1}.

Synura glabra Korshikov **emend. Kynčlová et Škaloud** (рис. 3a, b, c, d, e, 4c, d).

(*Synura petersenii* Korshikov var. *glabra* Huber-Pestalozzi nom. prov., *Synura petersenii* Korshikov f. *glabra* Kristiansen, Preisig)

Чешуйки середины клетки овальной формы, 2.5–3.3 мкм дл. и 1.9–2.3 мкм шир. Медианный гребень узкий и ближе к равномерной ширине или цилиндрической форме, обычно без острого кончика (рис. 3a, c) или есть небольшое острие (рис. 3b). Соотношение между шириной чешуйки и шириной гребня варьирует с 3.8 до 4.5. Гребень перфорирован порами среднего размера, часто поры на одном гребне имеют различный размер (рис. 3d), варьирует 60–100 нм в диам. Базальная

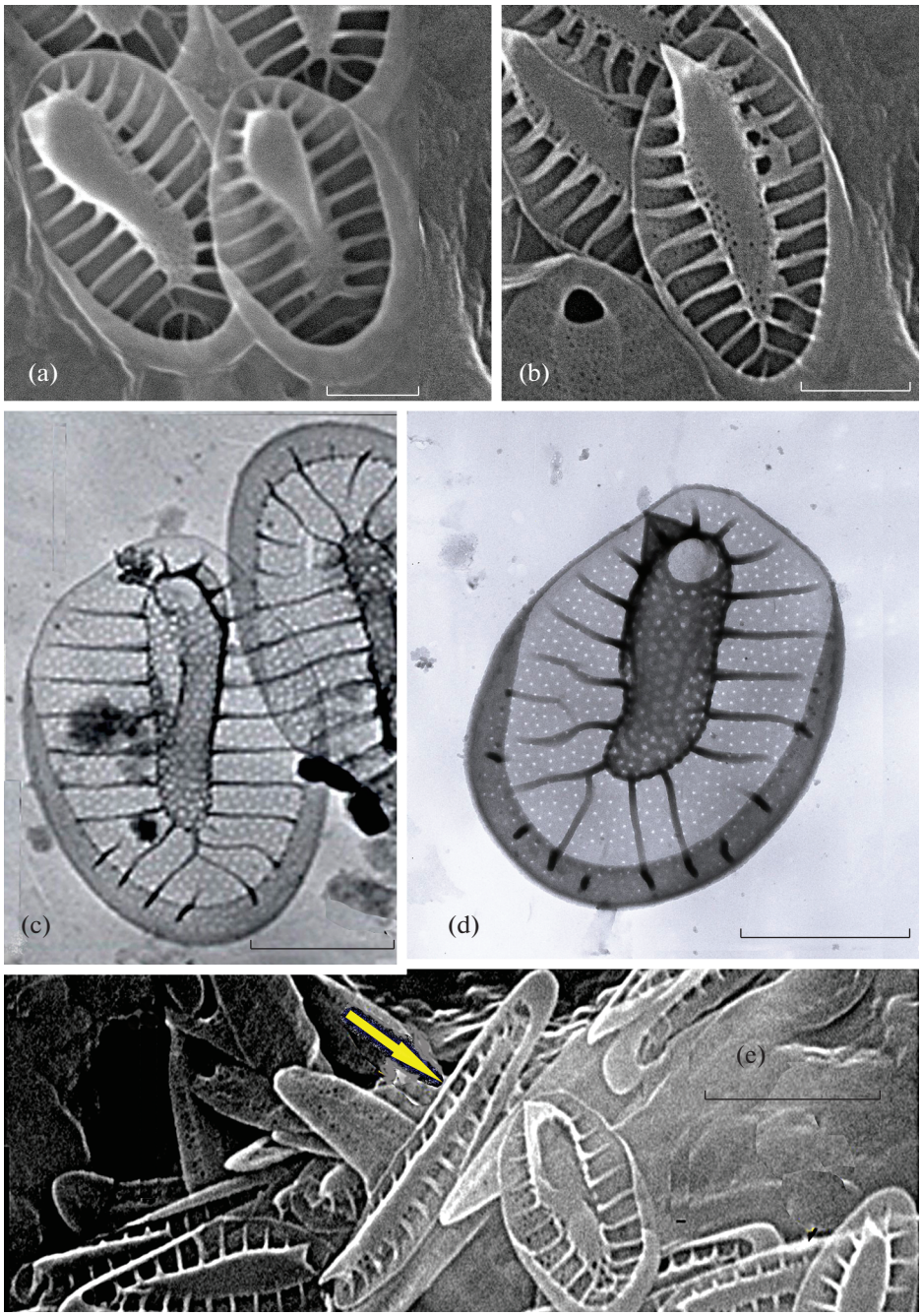

Рис. 4. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Petersenianae*:
a, b – *Synura americana* (СЭМ), чешуйки середины клетки; c, d – *Synura glabra* (ТЭМ), чешуйки середины клетки (c) и апикальная чешуйка (d); e – *Synura americana* (СЭМ), чешуйки середины клетки и длинные каудальные чешуйки (указаны стрелками).
Масштабные линейки – 1 мкм.

Fig. 4. Scale morphology of some species of *Synura* section *Petersenianae*:
a, b – *Synura americana* (SEM), body scales; c, d – *Synura glabra* (TEM), body scales (c) and apical scale (d); e – *Synura americana* (SEM), body scale and narrow long rear scales (arrows).
Scale bars – 1 μm.

пластинка орнаментирована порами 30–40 нм в диам. Диаметр отверстия в апикальной части базальной пластинки 0.32–0.42 мкм. Поперечные ребра несколько редуцированы, слабо выражены, часто не доходят до периметра края чешуйки и никогда между собой не соединены перегородками. Количество поперечных ребер варьирует от 18 до 22. Расстояние между ребрами варьирует от

0.28 до 0.33 мкм. Апикальные чешуйки меньше, 1.9–2.8 мкм дл. и 1.2–1.9 мкм шир., морфологически сходны с чешуйками середины клетки. Каудальные чешуйки (рис. 3 c) значительно меньше, 1.8–2.2 мкм дл. и 0.7–1.1 мкм шир.

Широко распространенный таксон, встречается в местообитаниях разного типа в Европе, Азии (Китай, Корея, Япония), в Северной Америке (Škaloud et al., 2012). В России отмечен на Верхней Волге в Рыбинском водохранилище, в реках Нижегородской области (Gusev et al., 2016, 2017). Находки вида в России (Рыбинском водохранилище, реках Нижнего Новгорода) подтверждены молекулярно-генетическими методами (Gusev, Kapustin et al., 2016).

Обнаружен в двух местообитаниях: в Верхнеайском водохранилище на р. Ай (Волго-Камский бассейн) и в небольшом пруду на р. Уй Тобольского (Обского) речного бассейна (рис. 3 a, b, c, d, e). Вид вегетировал в Уйском пруду в подледный период, весной после схода льда и осенью, в Верхнеайском водохранилище – весной после схода льда; диапазоны температуры воды 3.5°–16.0°C, pH 7.0–7.4, УЭП 195–490 μS cm^{-1}.

Synura macropora **Škaloud et Kynčlová** (рис. 3f, g).

Обнаружены чешуйки, идентифицированные по результатам ТЭМ, овальной формы, 3.1–3.3 мкм дл., 1.7 мкм шир. Соотношение ширины чешуйки и ширины гребня 2.9. Найденные единичные чешуйки относятся, предположительно, к промежуточным между чешуйками середины клетки и каудальными (rear scales), об отклонениях от размеров в местной популяции можно будет говорить при более многочисленных находках. По протологу (Škaloud et al., 2014) линейные размеры чешуйки 2.2–3.4 × 1.5–2.2 мкм. Выявленные нами размеры 3.1–3.3 мкм дл. и 1.7 мкм шир., обусловили более вытянутую в длину форму чешуйки, коэффициент отношения длины чешуйки к ширине чешуйки 2.9 увеличен по сравнению с протологом (Body scale length to width ratio 1.3–2.1 мкм).

Медианный гребень заканчивается нечетко выраженным острием, орнаментирован большими порами 90–130 нм в диам. Базальная пластинка орнаментирована отчетливыми, большими порами, сходными по диаметру с порами медиального гребня 80–100 нм. Диаметр отверстия в апикальной части базальной пластинки 0.33 мкм. От медианного гребня по периметру чешуйки располагаются ребра в количестве 21, они не соединяются поперечными перегородками.

Чешуйки, отнесенные к данному таксону по морфологическим характеристикам известны из Бразилии, Германии и Дании (Škaloud et al., 2012). Ранее чешуйки данного таксона отмечены для водоемов России под названием *Synura petersenii* f. *glabra* (Korshikov) Kristiansen et Preisig (Balonov, Kuzmin, 1974; Balonov, 1976; Kuzmin, Kuzmina, 1987; Voloshko, 2010), а также в комплексе *S. petersenii* sensu lato во многих водоемах (Škaloud et al., 2012). Вид *S. macropora* обнаружен по электронно-микроскопическим исследованиям в России в озерах Полярного Урала и Воркутинской тундры (Voloshko, 2017), в водоемах Нижнего Новгорода (Gusev et al., 2017), в Ленинградской области (Safronova, 2018).

По молекулярно-генетическим данным вид отмечен в Чехии (Kynčlová et al., 2010) и в России в реках г. Нижний Новгород (Gusev, Kapustin et al., 2016).

На Южном Урале чешуйки вида обнаружены в пруду Пороги у плотины Порожской гидроэлектростанции на р. Сатка, недалеко от впадения в р. Ай (Волго-Камский речной бассейн), при температуре воды 15.0°C, pH 7.4, УЭП 85 μS cm^{-1}.

Synura americana **Kynčlová et Škaloud** (рис. 4a, b, e).

Обнаруженные чешуйки середины клетки 3.0–3.4 мкм дл. и 2.2–2.4 мкм шир. Гребень заканчивается острым кончиком, чаще расширен в передней части – имеет близко к треугольной форму, орнаментирован порами среднего размера (40–80 нм в диам.). Соотношение ширины чешуйки и ширины гребня варьирует от 2.8 до 3.5. Базальная пластинка – с многочисленными мелкими порами (25–35 нм в диам.). Диаметр отверстия в апикальной части базальной пластинки 0.35–0.37 мм в диам. Ширина чешуек несколько больше, также больше и диаметр отверстия базальной пластинки, чем указано в протологе вида (Škaloud et al., 2014). Многочисленные ребра (21–24) регулярно через расстояние 0.30–0.34 мкм располагаются от гребня по периметру чешуйки, никогда не соединяются между собой поперечными перегородками. Однако в водах, богатых кремнеземом, либо при культивировании на среде с кремнеземом, поперечные перегородки изредка наблюдались (Škaloud et al., 2012). Апикальные чешуйки 2.7–3.4 мм дл., 1.8–2.3 мм шир., гребень апикальной чешуйки может оканчиваться закругленной вершиной. Каудальные чешуйки длинные и узкие, 3.6–5.0 мкм дл. и 0.9–1.3 мкм шир., их длина превышает длину чешуйки середины клетки: длинные каудальные чешуйки являются характерным отличием *S. americana* (рис. 4 e, указаны стрелками).

Доминирующее распространение вида по молекулярным данным указывается для Северной Америки (Канада, США), отмечен в Южной Америке (Колумбии), в Европе (Дании, Германии) (Boo et al., 2010; Škaloud et al., 2012). В России отмечался в г. Санкт-Петербурге при температуре 14°C; pH 7.3; УЭП 550 μS cm^{-1} (Safronova, 2018).

Распространение на Южном Урале ограничено лесной и лесо-степной природными зонами по обе стороны водораздельных хребтов. В водоемах

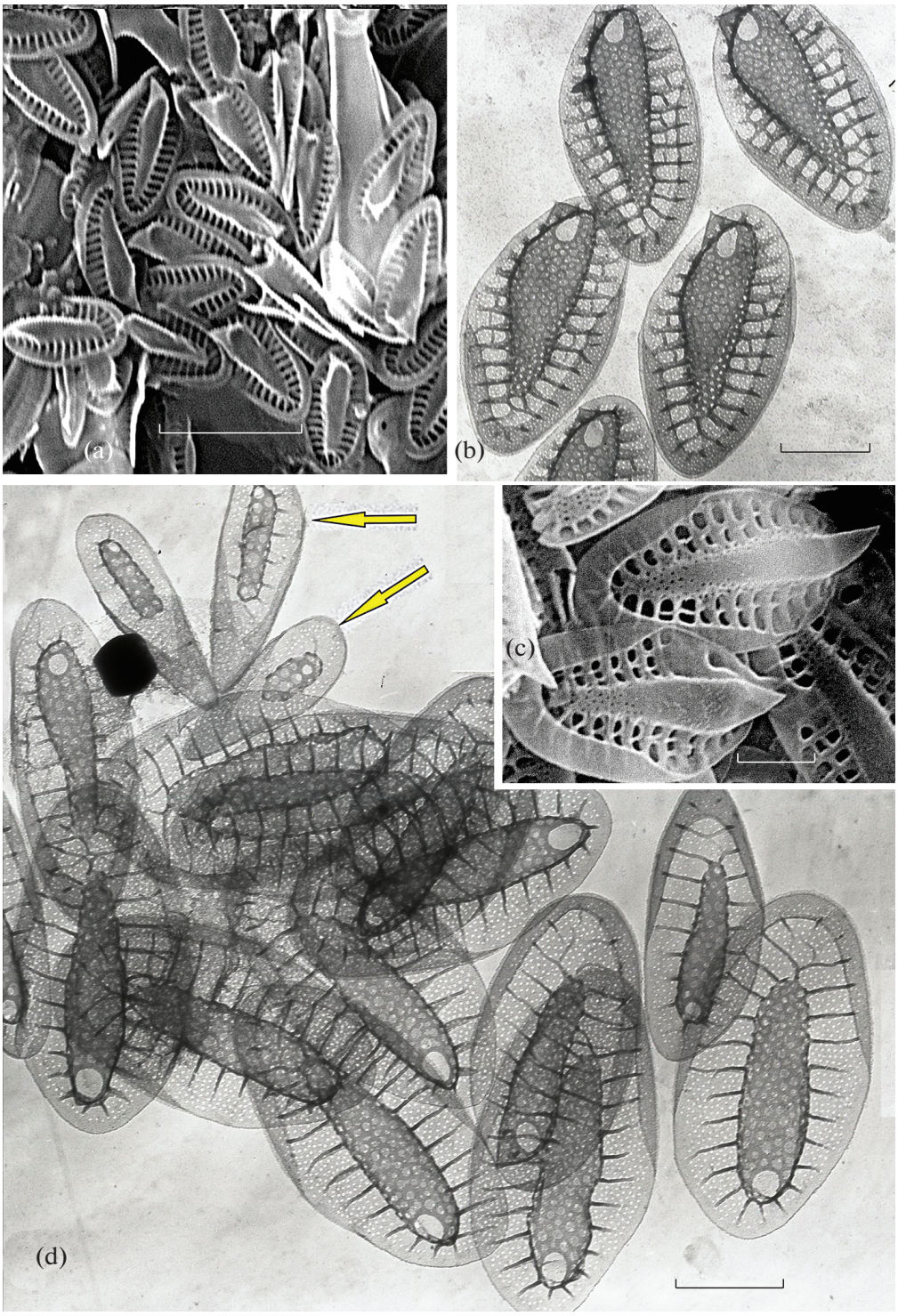

Рис. 5. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Petersenianae*:
a, b, c– *Synura* cf. *laticarina* (СЭМ, ТЭМ), чешуйки середины клетки; d – *Synura* cf. *heteropora* (ТЭМ), чешуйки середины клетки и промежуточные, стрелкой указаны каудальные чешуйки.
Масштабные линейки: a – 5 мкм; b–d – 1 мкм.

Fig. 5. Scale morphology of some species of *Synura* section *Petersenianae*:
a, b, c– *Synura* cf. *laticarina* (SEM, TEM), body scales; d – *Synura* cf. *heteropora* (TEM), body scales, intermediate scales, rear scales (arrows).
Scale bars: a – 5 μm; b–d – 1 μm.

Обского бассейна отмечен в реках Киалим, Куштумга, Сыростан, прудах Тыелга, Уйский, Хребет, оз. Кошкуль; в Волго-Камском бассейне отмечен в верховьях реки Ай – водохранилищах Верхнеайском, Малосаткинском, Тесьминском, прудах Златоустовском, Саткинском. В Уйском пруду обнаружен в весенних пробах при значительном количественном развитии *S. peresenii* при УЭП 220 μS cm^{-1}. Экологический диапазон развития вида: температура 3.0–19.0°C, pH 7.0–7.5, УЭП 21–220 μS cm^{-1}, цветности 19–34° по Pt–Co, фосфоре минеральном 10–71 мкг $л^{-1}$.

***Synura* cf. *laticarina* Škaloud et Škaloudová** (рис. 5a, b, c).

Обнаруженные чешуйки 3.2–4.0 мкм и 2.1–2.4 мкм, соответственно (рис. 5b, c). Диапазоны размеров входят в указанные в протологе (Škaloud et al., 2014). Медианный гребень у чешуек заканчивается выраженным острым наконечником. Гребень заметно расширен спереди, перфорирован порами среднего размера 40–90 нм, размах несколько выше, чем указан в протологе 52–76 нм (Škaloud et al., 2014). Соотношение между шириной чешуйки и шириной гребня колеблется от 2.5 до 2.7. Базальная пластинка имеет многочисленные мелкие поры 18–20 нм, в основании спереди перфорирована большим, овально-удлиненным отверстием (0.32–0.35 мкм в диам.). Многочисленные ребра (30–32) часто соединены поперечными перегородками, регулярно располагаются от гребня по периметру чешуйки.

Вид выявлен в Финляндии (Škaloud et al., 2014). Чешуйки *Synura* cf. *laticarina* отмечены на Южном Урале в единственном местообитании – глубоководном озере Тургояк (Обский бассейн), при температуре воды 12.0°C, pH 7.5, фосфоре минеральном 20 мкг $л^{-1}$, УЭП 80 μS cm^{-1}.

***Synura* cf. *heteropora* Škaloud, Škaloudová et Procházková** (рис. 5d).

Обнаруженные чешуйки середины клетки были 2.5–3.0 мкм дл. и 1.1–1.7 мкм шир., что входит в диапазон размеров протолога вида (Škaloud et al., 2014). Чешуйки состоят из базальной пластинки с медианным гребнем, оканчивающимся невыраженным кончиком. Гребень цилиндрический, иногда слегка расширен спереди и украшен более крупными порами 50–100 нм в диам. Вид получил название из-за различных размеров пор гребня (крупных) и базальной пластины (очень мелкие многочисленные поры 20–30 нм в диам.). Соотношение между шириной чешуйки и шириной гребня от 1.8 до 3.0. Базальная пластинка имеет спереди округлое отверстие 0.19–0.30 мкм в диам. Многочисленные ребра (22–28), иногда соединенные между собой поперечными перегородками, регулярно располагаются от гребня по периметру чешуйки. Апикальные чешуйки: 2.5–2.7 мкм дл. и 1.3–1.4 мкм шир. с гребнем, заканчивающимся закругленным кончиком. Каудальные чешуйки 1.7–2.1 мкм дл. и 0.6–0.8 мкм шир.

Распространение в мире: Австрия, Чехия, Эстония, Ирландия, Швеция, Норвегия, Великобритания (Škaloud et al., 2014), на Украине (Kapustin et al., 2020).

Чешуйки *Synura* cf. *heteropora* отмечены на Южном Урале в единственном местообитании в Уйском пруду Обского (Тобольского) речного бассейна, в мае вместе с отмеченным обильным развитием *S. petersenii*, при температуре 15.2°C, при pH 7.2, УЭП 220 μS cm^{-1}. Выявленное местообитание вида находится в лесо-степной природной зоне, как и на Украине (Kapustin et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Южного Урала в ходе обширного многолетнего отбора проб из пресноводных местообитаний описано и охарактеризовано 5 видов рода *Synura* секции Petersenianae: *S. petersenii*, *S. americana, S. glabra, S. macropora, S. truttae*, а также идентифицированы немногочисленные чешуйки, принадлежащие предположительно видам *S.* cf. *laticarina, S.* cf. *heteropora*.

Микроскопическая идентификация по сочетанию разных морфологических и морфометрических особенностей чешуек и их микроскульптурных элементов (гребня, ребер, взаимосвязей между ними) в пределах видового комплекса *S. petersenii* возможна (Kapustin, Gusev, 2015; Kapustin et al., 2020; Gusev et al., 2016, 2017). Однако необходимы дополнительные исследования разнообразия морфотипов представителей вида *S. petersenii* sensu lato в южноуральских водоемах с применением молекулярного анализа.

Настоящим исследованием установлено, что представители видового комплекса *Synura petersenii* широко распространены в горно-лесной зоне Южного Урала, в восточных предгорьях и в степном Зауралье в пределах Челябинской области и Оренбуржья в водоемах всех типов – верховьях горных, степных рек, прудах и водохранилищах на них, озерах мелких и относительно глубоких.

Широко распространенный вид *S. petersenii* sensu stricto обнаружен в наибольшем количестве местообитаний на Южном Урале. Распространение только в лесной зоне имел вид *S. americana*. Остальные виды секции Petersenianae выявлены также только в лесной зоне, единично. Отмеченные чешуйки *S.* cf. *heteropora* обнаружены в лесостепной зоне в малом пруду, вместе с развитием *S. petersenii* sensu stricto. В водоемах степной зоны Южного Урала обнаружен только вид *S. petersenii* sensu stricto.

В целом, экологические условия выявленных местообитаний представителей вида *Synura* секции Petersenianae характеризуются околоней-

тральными показателями pH и низкой электропроводностью воды.

Полученные результаты дополняют сведения о флоре хризофитовых водорослей России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья выполнена в рамках государственного задания ЮУФНЦ МиГ УрО РАН № ГР АААА-А19-119100200058-3 и БИН РАН № 121021600184-6. Авторы благодарят сотрудника кабинета электронной микроскопии ЮУФНЦ МиГ УрО РАН Блинова И.А. за помощь в работе на СЭМ. Огромную благодарность приносим Павлу Скалоуд (Pavel Škaloud, Charles University in Prague, Czech Republic) за неоценимую помощь и ценные замечания в определении таксонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Balonov] Баллонов И.М. 1976. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Биология, экология, систематика. – Труды инст. биол. внутр. вод АН СССР. 31 (34): 61–81.

[Balonov, Kuzmin] Балонов И.М., Кузьмин Г.В. 1974. Виды рода *Synura* Ehr. (Chrysophyta) в водохранилищах Волжского каскада. – Бот. журн. 59 (11): 1675–1686.

[Bessudova] Бессудова А.Ю. 2018. Чешуйчатые хризофитовые в разнотипных водоемах Восточной Сибири: Автореф. ... канд. биол. наук. Томск. 21 с.

Bessudova A.Iu., Domysheva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. – Acta Biologica Sibirica. 3 (3): 47–56. https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637

Boo S.M., Kim H.S., Shin W., Boo G.H., Cho S.M., Jo B.Y., Kim J., Kim J.H., Yang E.C., Siver P.A., Wolfe A.P., Bhattacharya D., Andersen R.A., Yoon H.S. 2010. Complex phylogeographic patterns in the freshwater alga *Synura* provide new insights into ubiquity vs. endemism in microbial eukaryotes. – Mol. Ecol. 19: 4328–4338. https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04813.x

Firsova A.D., Bessudova A.Iu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2015. The diversity of chrysophycean algae in an arctic zone of river and sea water mixing, Russia. – Am. J. Plant Sci. 6: 2439–2452. https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615246

[Gusev et al.] Гусев Е.С., Капустин Д.А., Мартыненко Н.А. 2016. Морфологическое и молекулярно-генетическое изучение видов рода *Synura* Ehrenb. (Chrysophyceae) из коллекции ИБВВ РАН. – Труды ИБВВ РАН. 73 (76): 5–11.

[Gusev et al.] Гусев Е.С., Перминова О.С., Старцева Н.А., Охапкин А.Г. 2017. Род *Synura* (Synurales, Synurophyceae) в малых городских реках Нижнего Новгорода. – Новости сист. низш. раст. 51: 57–70. https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.57

Jo Y., Kim J.I., Škaloud P., Siver P.A., Shin W. 2016. Multigene phylogeny of *Synura* (Synurophyceae) and descriptions of four new species based on morphological and DNA evidence. – Eur. J. Phycol. 51 (4): 413–430. https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1201700

Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitskaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. – Cryptogamie, Algologie. 41 (12): 121–135. https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12

Kristiansen J. 2002. The genius *Mallomonas*. A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles. – Opera Bot. 139: 218 p.

Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. – Nova Hedwigia. 65: 337–351.

Kristiansen J., Preisig H.R. 2007. Chrysophyceae and Haptophyceae. Vol. 2. Synurophyceae. – In: Susswasserflora von Mitteleuropa. V. 1/2. Copenhagen, Denmark. 121 p.

[Kuzmin, Kuzmina] Кузьмин Г.В., Кузьмина В.А. 1987. Панцирные представители золотистых водорослей из Магаданской области. – Новости сист. низш. раст. 24: 40–42.

Kynčlová A., Škaloud P., Škaloudová M. 2010. Unveiling hidden diversity in the *Synura petersenii* species complex (Synurophyceae, Heterokontophyta). – Nova Hedwigia, Beih. 136: 283–298. https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0283

Němcová Y., Nováková S., Řezáčová-Škaloudová M. 2008. *Synura obesa* sp. nov. (Synurophyceae) and other silica-scaled chrysophytes from Abisko (Swedish Lapland). – Nova Hedwigia. 86: 243–254. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2008/0086-0243

[Safronova] Сафронова Т.В. 2012. Новые для флоры Ленинградской области и России виды Chrysophyta. – Новости сист. низш. раст. 46: 60–67. https://doi.org/10.31111/nsnr/2012.46.60

[Safronova] Сафронова Т.В. 2018. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области и г. Санкт-Петербурга: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 204 с.

Siver P.A., Lott A.M. 2004. Further observations on the scaled Chrysophycean and Synurophycean flora of the Ocala National Forest, Florida, U.S.A. – Nord. J. Bot. 24: 211–233. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2004.tb00835.x

Siver P.A., Wujek D.E. 1993. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, USA. IV. The flora of Lower Lake Myakka and Lake Tarpon. – Florida Scientist. 56: 109–117.

Siver P.A., Wujek D.E. 1999. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, USA. VI. Observations on the flora from water bodies in the Ocala National Forest. – Nova Hedwigia. 68: 75–92. https://doi.org/10.4314/tfb.v12i1.20880

Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudová M. 2013. Developments in the taxonomy of silica-scaled chrysophytes – from morphological and ultrastructural to molecular approaches. – Nord. J. Bot. 31: 385–402. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00119.x

Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseu-

do-cryptic species. – Phycologia. 51: 303–329. https://doi.org/10.2216/11-20.1

Škaloud P., Škaloudová M., Procházková A., Němcová Y. 2014. Morphological delineation and distribution patterns of four newly described species within the *Synura petersenii* species complex (Chrysophyceae, Stramenopiles). – Eur. J. Phycol. 49 (2): 213–229. https://doi.org/10.1080/09670262.2014.905710

Škaloud P., Škaloudová M., Jadrná I., Bestová H., Pusztai M., Kapustin D., Siver P.A. 2020. Comparing morphological and molecular estimates of species diversity in the freshwater genus *Synura* (Stramenopiles): a model for understanding diversity of eukaryotic microorganisms. – J. Phycology. 56 (3): 574–591. https://doi.org/10.1111/jpy.12978

[Snitko et al.] Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Восточных предгорий Южного и Среднего Урала. – Бот. журн. 101 (12): 1361–1378. https://doi.org/10.1134/S0006813616120012

[Snit'ko, Voloshko] Снитько Л.В., Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в подледном планктоне озер восточных предгорий Южного Урала. – В сб.: Материалы III Междунар. конф. "Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем". СПб. С. 301–304.

Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2019. Taxonomic Structure and Ecology of Phytoplakton of Small Forest Lakes in the Zone of Technogenesis of Sulfide Deposite (South Urals). – Inland Water Biology. 12 (4): 393–400. https://doi.org/10.1134/S1995082919040151

Voloshko L.N. 2010. The chrysophycean algae from glacial lakes of Polar Ural (Russia). – Nova Hedwigia, Beih. 136: 191–212. https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191

[Voloshko] Волошко Л.Н. 2012. Новые таксоны рода *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) в Воркутинской тундре. – Бот. журн. 97 (9): 1090–1098. https://doi.org/10.1134/S123456781209008X

[Voloshko] Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. СПб. 380 с.

Watson S.B., Satchwill T. 2003. Chrysophyte odour production: the impact of resources at the cell and population levels. – Phycologia. 42: 393–405. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-4-393.1

CHRYSOPHYCEAN ALGAE (CHRYSOPHYCEAE) IN WATERBODIES OF THE SOUTH URALS AND TRANSURAL PLATEAU. GENUS *SYNURA* (SYNURACEAE) SECTION PETERSENIANAE

L. V. Snitko[a,#], T. V. Safronova[b], and V. P. Snitko[a]

[a] *South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology of the Ural Branch RAS Miass, Chelyabinsk Region, 456317, Russia*

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

[#]*e-mail: lvs223@yandex.ru*

The article contains data on the distribution of members of the genus *Synura* Ehrenberg from the *Synura petersenii* species complex based on the results of morphometric analysis of siliceous scales performed using scanning and transmission electron microscopy (SEM, TEM). The *Syura petersenii* species complex comprises common, cosmopolitan and highly diverse taxa of autotrophic freshwater flagellates. In this paper, we describe and characterize 5 species first discovered in the region under study (*S. petersenii*, *S. americana*, *S. glabra*, *S. macropora*, and *S. truttae*), and the scales similar to those of *S.* cf. *laticarina* and *S.* cf. *heteropora*. The species have been identified on the base of our extensive sampling in freshwater habitats of the montane-forest zone of the eastern foothills of the South Urals and the steppe Transuralia within the Chelyabinsk and Orenburg regions. The descriptions of the found species are supplemented with original information on their localities, distribution and ecology in the study region, illustrated with electron micrographs, including details of the structure of the siliceous cell covers. The obtained results supplement the information on the flora of chrysophycean algae in Russia and can be used in environmental monitoring of waterbodies.

Keywords: Synura, taxonomy, morphology, biogeography, ecology, South Urals

ACKNOWLEDGEMENTS

The article is made within the framework of the state assignments of South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology of the UB RAS № ГР АААА-А19-119100200058-3 and of the Komarov Botanical Institute RAS № 121021600184-6. The authors express their gratitude to the employee of SEM office of the South Ural SC MEG UB RAS I.A. Blinov for his help. We are very grateful to Pavel Škaloud (Charles University in Prague, Czech Republic) for his invaluable help and valuable comments on determining the species.

REFERENCES

Balonov I.M. 1976. Genus *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Biology, ecology, systematics. – Trudy inst. Biol. vnutr. vod of AS USSR. 31 (34): 61–81 (In Russ.).

Balonov I.M., Kuzmin G.V. 1974. Species of the genus *Synura* Ehr. (Chrysophyta) in the reservoirs of the Volga cascade. – Bot. Zhurn. 59 (11): 1675–1686 (In Russ.).

Bessudova A.Iu. 2018. Silica-scaled Chrysophytes in the different types of reservoirs in Eastern Siberia: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Tomsk. 21 p. (In Russ.).

Bessudova A.Iu., Domysheva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. – Acta Biologica Sibirica. 3 (3): 47–56. https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637

Boo S.M., Kim H.S., Shin W., Boo G.H., Cho S.M., Jo B.Y., Kim J., Kim J.H., Yang E.C., Siver P.A., Wolfe A.P., Bhattacharya D., Andersen R.A., Yoon H.S. 2010. Complex phylogeographic patterns in the freshwater alga Synura provide new insights into ubiquity vs. endemism in microbial eukaryotes. – Mol. Ecol. 19: 4328–4338. https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2010.04813.x

Firsova A.D., Bessudova A.Iu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2015. The diversity of chrysophycean algae in an arctic zone of river and sea water mixing, Russia. – Am. J. Plant Sci. 6: 2439–2452. https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615246

Gusev E.S., Kapustin D.A., Martynenko N.A. 2016. Morphological and molecular studies of the genus Synura Ehrenb. (Chrysophyceae) from the algae collection of IBIW RAS. – Trudy IBIW RAS. 73 (76): 5–11 (In Russ.).

Gusev E.S., Perminova O.S., Starceva N.A., Okhapkin A.G. 2017. Genus *Synura* (Synurales, Synurophyceae) in the small urban rivers of Nizhny Novgorod. – Novosti sist. nizsh. rast. 51: 57–70 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.57

Jo Y., Kim J.I., Škaloud P., Siver P.A., Shin W. 2016. Multigene phylogeny of *Synura* (Synurophyceae) and descriptions of four new species based on morphological and DNA evidence. – Eur. J. Phycol. 51: 413–30. https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1201700

Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitskaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. – Cryptogamie, Algologie. 41 (12): 121–135. https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12.

Kristiansen J. 2002. The genius *Mallomonas*. A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles. – Opera Bot. 139: 218 p.

Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. – Nova Hedwigia. 65: 337–351.

Kristiansen J., Preisig H.R. 2007. Chrysophyceae and Haptophyceae. Vol. 2. Synurophyceae. – In: Susswasserflora von Mitteleuropa. Vol. 1/2. Copenhagen, Denmark. 121 p.

Kuzmin G.V., Kuzmina V.A. 1987. Chrysophyta frustulata e province Magadan. – Novosti syst. nizsh. rast. 24: 40–42 (In Russ.).

Kynčlová A., Škaloud P., Škaloudová M. 2010. Unveiling hidden diversity in the *Synura petersenii* species complex (Synurophyceae, Heterokontophyta). – Nova Hedwigia, Beih. 136: 283–298. https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0283

Němcová Y., Nováková S., Řezáčová-Škaloudová M. 2008. *Synura obesa* sp. nov. (Synurophyceae) and other silica-scaled chrysophytes from Abisko (Swedish Lapland). – Nova Hedwigia. 86: 243–254. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2008/0086-0243

Safronova T.V. 2012. New for flora of Leningrad Region and Russia species of Chrysophyta. – Novosti syst. nizsh. rast. 46: 60–67 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/nsnr/2012.46.60

Safronova T.V. 2018. Golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) of specially protected natural territories of the Leningrad region and St. Petersburg: Diss. ... Kand. Sci. St. Peterburg. 204 p. (In Russ.).

Siver P.A., Lott A.M. 2004. Further observations on the scaled Chrysophycean and Synurophycean flora of the Ocala National Forest, Florida, U.S.A. – Nord. J. Bot. 24: 211–233. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2004.tb00835.x

Siver P.A., Wujek D.E. 1993. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, USA. IV. The flora of Lower Lake Myakka and Lake Tarpon. – Florida Scientist. 56: 109–117.

Siver P.A., Wujek D.E. 1999. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, USA. VI. Observations on the flora from water bodies in the Ocala National Forest. – Nova Hedwigia. 68: 75–92. https://doi.org/10.4314/tfb.v12i1.20880

Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudová M. 2013. Developments in the taxonomy of silica-scaled chrysophytes – From morphological and ultrastructural to molecular approaches. – Nord. J. Bot. 31: 385–402. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00119.x

Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species. – Phycologia. 51: 303–329. https://doi.org/10.2216/11-20.1

Škaloud P., Škaloudová M., Procházková A., Němcová Y. 2014. Morphological delineation and distribution patterns of four newly described species within the *Synura petersenii* species complex (Chrysophyceae, Stramenopiles). – Eur. J. Phycol. 49 (2): 213–229. http://dx.doi.org/10.1080/09670262.2014.905710

Škaloud P., Škaloudová M., Jadrná I., Bestová H., Pusztai M., Kapustin D., Siver P.A. 2020. Comparing morphological and molecular estimates of species diversity in the freshwater genus *Synura* (Stramenopiles): a model for understanding diversity of eukaryotic microorganisms. – J. Phycology. 56 (3): 574–591. https://doi.org/10.1111/jpy.12978

Snit'ko L.V., Snit'ko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in waterbodies of the Eastern foothills of the South and Middle Urals. – Bot. Zhurn. 101 (12): 1361–1378 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813616120012

Snit'ko L.V., Voloshko L.N. 2017. Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the under ice in lakes of the Eastern foothills of the South Urals. – In: Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems. Materialy mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii. St. Petersburg. P. 301–304 (In Russ.).

Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2019. Taxonomic Structure and Ecology of Phytoplakton of Small Forest Lakes in the Zone of Technogenesis of Sulfide Deposite (South Urals) – Inland Water Biology. 12 (4): 393–400. https://doi.org/10.1134/S1995082919040151

Voloshko L.N. 2010. The chrysophycean algae from glacial lakes of Polar Ural (Russia). – Nova Hedwigia, Beih. 136: 191–212. https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191

Voloshko L.N. 2012. New species of the genus *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) from ponds of Vokkuta tundra. – Bot. Zhurn. 97 (9): 1090–1098 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S123456781209008X

Voloshko L.N. 2017. Chrysophycean Algae in Water Bodies of the Northern Russia. St. Peterburg. 380 p. (In Russ.).

Watson S.B., Satchwill T. 2003. Chrysophyte odour production: the impact of resources at the cell and population levels. – Phycologia. 42: 393–405. https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-4-393.1

EDN: HURCXK
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 350–359

СООБЩЕНИЯ

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НАТУРАЛИЗАЦИЯ *AMBROSIA TRIFIDA* (ASTERACEAE) НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ

© 2022 г. А. Н. Афонин[1,*], О. Г. Баранова[2,], С. А. Сенатор[3,***], Ю. А. Федорова[4], Л. М. Абрамова[5], В. Е. Прохоров[6], Т. Ф. Бочко[7], Н. Н. Панасенко[8], Н. А. Пикалова[7], Д. Р. Владимиров[9], А. Я. Григорьевская[9], Ю. С. Ли**

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
[2] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
[3] Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия
[4] Уфимский институт биологии УФИЦ РАН
Проспект Октября, 69, Уфа, 450054, Россия
[5] Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН
ул. Менделеева, 195, корп. 3, Уфа, 450080, Россия
[6] Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Товарищеская, 5, Казань, 420097, Россия
[7] Кубанский государственный университет
ул. Ставропольская, 149, Краснодар, 350040, Россия
[8] Брянский государственный университет им. академика И.Г. Петровского
ул. Бежицкая, 14, Брянск, 241036, Россия
[9] Воронежский государственный университет
ул. Хользунова, 40, Воронеж, 394068, Россия
**e-mail: acer757@yandex.ru*
***e-mail: OBaranova@binran.ru*
****e-mail: stsenator@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.10.2021 г.
После доработки 05.11.2021 г.
Принята к публикации 16.11.2021 г.

Ambrosia trifida L. (Asteraceae) – североамериканское однолетнее растение, включенное в перечень карантинных объектов в Европе, в том числе в Российской Федерации и сопредельных странах. Обсуждаются результаты исследований 2017–2021 гг. по выявлению современного распространения и особенностей натурализации этого вида на европейской части России. Центрами массовой натурализации *A. trifida* на исследуемой территории являются Заволжье (Самарская область, юг Татарстана), Предуралье (Оренбургская область, Башкортостан), Предволжье (запад Саратовской области), Хоперско-Бузулукская равнина (северо-запад Волгоградской области), юго-запад Окско-Донского плоскоместья и Калачская возвышенность (центр и юг Воронежской области). Анклавы в виде натурализовавшихся популяций отмечены в Брянской и Владимирской областях, а также в городах Казань и Уфа. В дальнейшем можно ожидать распространение *A. trifida* на большой части европейской территории России.

Ключевые слова: Ambrosia trifida, Asteraceae, инвазии, чужеродные растения, натурализация, вторичный ареал

DOI: 10.31857/S0006813622020028

Виды рода *Ambrosia* L. (Asteraceae) имеют североамериканское происхождение. Они широко распространены в восточных и центральных штатах США и на юге Канады, в Центральной и Южной Америке (Allard, 1945; Mar'yushkina, 1986; Srother, 2006; Chauvel et al., 2021). В Европу амброзия занесена в XVIII в., в Россию – в начале XX в. (Nikitin, 1983; Mar'yushkina, 1986; Moskalenko, 2001; Vinogradova et al, 2010). В настоящее время виды этого рода широко расселились во мно-

гих странах Западной, Центральной и Восточной Европы, Восточной Азии и наносят значительный ущерб экосистемам, сельскому хозяйству и здоровью человека (Vasic, 1990; Jurik, 1991; Rybnicek et al., 2000; Pyšek et al., 2012; Anačkov et al., 2013; Smith et al., 2013; Qin et al., 2014; Dong et al., 2020; Chauvel et al., 2021; и др.).

В условиях современного изменения климата прогнозируется расширение вторичных ареалов всех видов рода амброзия в направлении Северной и Восточной Европы, в том числе в России и странах Балтии, с захватом таких крупных городов как Москва, Санкт-Петербург (Rasmussen et al., 2017; Chauvel et al., 2021).

На территорию России занесено три вида амброзий. Все они являются приоритетными объектами исследований и фитосанитарного контроля (Dergunova et al., 2012; Dgebuadze, 2014; *Ambrosia*..., 2020; Natsionalniy..., 2021). В статье представлена информация о современном распространении и особенностях натурализации амброзии трехраздельной (*Ambrosia trifida* L.) в европейской части России, полученная на основе экспедиционных маршрутных обследований.

Известно, что в России *A. trifida* произрастает в центральных и южных районах европейской части, на Северном Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке (Nikitin, 1983; Flora..., 1994; Abramova, 1997, 2017; Seregin, 2010; Baranova, Puzyrev, 2012; Dmitriev, Konovalenko, 2014; Pikalova, 2015; Kazhdan et al., 2018; Dmitriev, 2019; Pshegusov et al., 2019; Golubev, 2021; Abramova et al., 2017 a, b и др.). Вид входит в перечень 100 наиболее агрессивных чужеродных видов России (Samye..., 2018) и занесен в списки инвазионных видов Среднего Поволжья (Senator et al., 2017), Брянской (Panasenko, 2014), Воронежской (Grigoryevskaya et al., 2013), Волгоградской (Sagalaev, 2013), Оренбургской (Abramova и др., 2017) областей, Республики Башкортостан (Abramova, Golovanov, 2016). В Удмуртской Республике включен в список потенциальных инвазионных растений (Chernaya kniga..., 2016) и в список 100 наиболее опасных инвазионных видов Европы (Nentwig, 2018).

В предыдущих публикациях о географии *A. trifida*, к сожалению, не уделялось внимания оценке встречаемости и степени натурализации вида в административных субъектах Российской Федерации. Информация о местонахождениях вида, имеющаяся в GBIF (2021) и iNaturalist (*Ambrosia*..., 2021), не содержит сведений о натурализации вида в отмеченных локалитетах. В этой связи актуальны исследования современного распространения и натурализации *A. trifida* в пределах вторичного ареала вида, в частности в России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ambrosia trifida L. – однолетнее растение высотой 40–180 см. Цветет в июле, плодоносит в августе–сентябре. Плоды довольно многочисленные, обычно около 300–1000 шт. на одно растение (Nikitin, 1983; Abramova, 2012; Pikalova, 2017).

Первоначально нами была изучена информация о распространении *A. trifida* на европейской территории России, содержащаяся на платформах iNaturalist (*Ambrosia*..., 2021) и GBIF (2021), а также в литературных источниках (Abramova, 1997, 2017; Seregin, 2010; Baranova, Puzyrev, 2012; Dmitriev, Konovalenko, 2014; Pikalova, 2015; Senator et al., 2017; Abramova et al., 2017a, b; Dmitriev, 2019; Pshegusov et al., 2019; Golubev, 2021). Проанализированы экологические особенности вида, выявлены факторы, определяющие его распространение и намечены регионы, перспективные в отношении экспедиционного поиска и обследования популяций *A. trifida*.

Распространение *A. trifida* было изучено в ходе экспедиционных исследований 2017–2021 гг. в 817 точках на территории 15 административных субъектов Российской Федерации: Брянской, Владимирской, Волгоградской, Воронежской, Курской, Липецкой, Орловской, Оренбургской, Пензенской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской областей, Республик Башкортостан и Татарстан. Общая протяженность маршрутов составила более 14500 км.

При определении границы ареала вида в ходе полевых работ использовался метод экологических трансект. Первоначальный поиск местонахождений *A. trifida* проводился от известной области натурализации и широкого распространения вида в направлении градиентов основных лимитирующих его распространение факторов среды (теплообеспеченности на северной границе и влагообеспеченности на южной).

При дальнейшем планировании маршрута непосредственно в полевых условиях и выборе районов исследования внимание в первую очередь уделялось населенным пунктам. В регионах с аридным климатом обращали особое внимание на местообитания, представляющие растениям дополнительные условия влагообеспечения – ложбины, канавы, берега водоемов и водотоков.

При отсутствии населенных пунктов на территории исследования наблюдения проводили вдоль обочин дорог через каждые 10–20 км. В каждой точке вдоль дорог изучали по 100 метров по обеим сторонам дороги, обращая внимание на откосы дороги и прилегающую к ней территорию.

При обнаружении амброзии оценивалась численность растений и фаза развития. Одновременно фиксировались координаты местонахождений, велась фотосъемка растений и фитоценозов, в которых они произрастают.

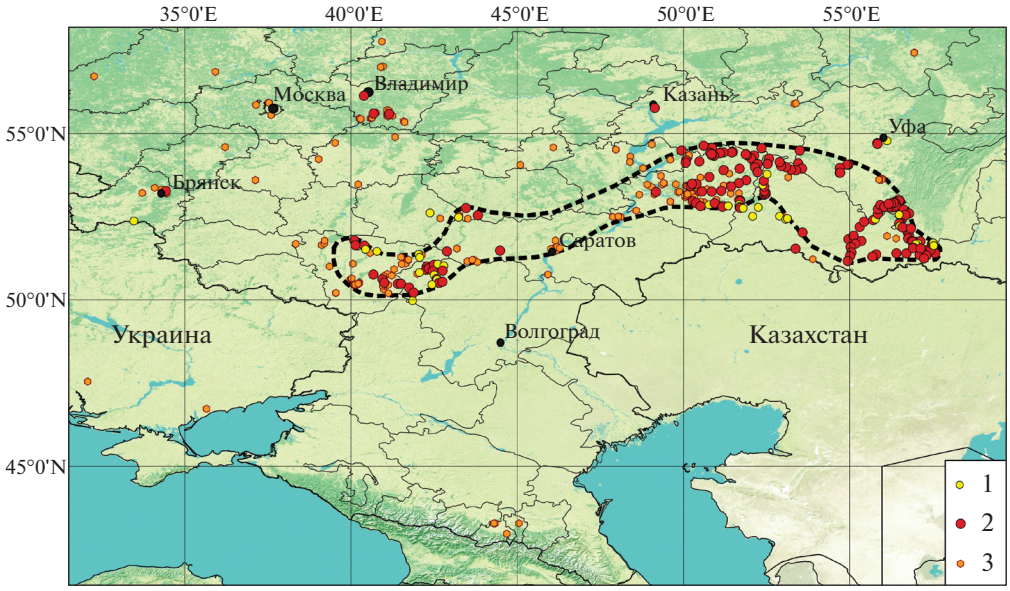

Рис. 1. Карта распространения *Ambrosia trifida* на европейской территории России. Натурализовавшиеся популяции, выявленные в ходе экспедиционных обследований, отмечены красным цветом, не натурализовавшиеся – желтым цветом. Местонахождения вида, приведенные по данным GBIF, отмечены оранжевым цветом. Пунктирная линия – граница массового распространения по состоянию на 2021 год.

Fig. 1. Distribution map of *Ambrosia trifida* in the European territory of Russia. The naturalized populations identified during the expeditions are marked with red dots, casual populations identified during the authors' surveys are marked with yellow dots. The localities given according to data from GBIF are marked with orange dots. The dotted line is the border of mass distribution as of 2021.

Критериями натурализации вида на территории служили следующие факторы: большой размер популяции; нахождение растений в момент обнаружения в фазе, позволяющей семенам созреть до окончания периода вегетации; присутствие сообщества *A. trifida* на одном месте в течение более чем одного года; наличие на прилегающих территориях других самоподдерживающихся популяций. Указания о длительности произрастания в конкретных местонахождениях для некоторых популяций вида были получены по литературным данным и от местных жителей.

Обнаруженные в результате проведенных исследований местонахождения амброзии были нанесены на карту, работа проводилась в ГИС TerrSet 2020 (TerrSet 2020/ 2021 Clark Labs, Clark University 950 Main St., Worcester MA 01610 USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования позволили выявить места произрастания *Ambrosia trifida* в 15 административных регионах на территории европейской части России и определить современную границу массового распространения натурализовавшихся популяций вида (рис. 1).

В первичном ареале *A. trifida* встречается по долинам рек и рудеральным местообитаниям, а также является широко распространенным сорняком в системах однолетнего земледелия (*Ambrosia*..., 2020; Chauvel et al., 2021). В настоящее время, находясь в европейской части России на экологическом пределе распространения, *A. trifida* почти не встречается в агрофитоценозах, и лишь иногда заходит на окрайки полей. Нами она выявлена по обочинам и на откосах автомобильных, реже – железных дорог. Наиболее типичными местообитаниями являются селитебные территории, где амброзия произрастает на пустырях, в заброшенных огородах, вдоль заборов, в канавах и в приречных кустарниках и берегах небольших речек и ручьев, в понижениях рельефа, предпочитая достаточно влажные и плодородные почвы.

Потенциал возможного распространения вида на территории России очень высокий – вплоть до 60° с. ш. (Moskalenko, 2001). Оптимальные экологические условия для *A. trifida* наблюдаются в Краснодарском крае и Ростовской области, однако в настоящее время вид там не встречается. По мере натурализации амброзия трехраздельная в зоне экологического оптимума может угрожать посевам.

В 2017–2021 гг. нами обследовано 817 пунктов, относящихся к 15 административным субъектам Российской Федерации. В таблице 1 представле-

Таблица 1. Распространение, встречаемость и статус натурализации *Ambrosia trifida* в субъектах Российской Федерации (по результатам экспедиционных исследований)
Table. Distribution, occurrence and naturalization status of *Ambrosia trifida* in the administrative subjects of the Russian Federation based on the results of field studies

Административный субъект Российской Федерации Constituent entity of the Russian Federation	Количество обследованных пунктов Number of studied points		Встречаемость*, % Occurrence, %	Натурализация по состоянию на 2021 г. Naturalization in 2021
	всего total	присутствия вида presence of the species		
Брянская область Bryansk Region	61	4	6.5	Натурализация только в г. Брянск/Only in Bryansk
Владимирская область Vladimir Region	3	3	Полное экспедиционное обследование не проводилось A full expedition survey was not carried out	Эпизодическая встречаемость. Натурализовавшиеся популяции в г. Владимир, г. Гусь-Хрустальный, на шоссе близ с. Лесниково Occasionally. Naturalized populations in Vladimir, Gus-Khrustalny, along the highway near the Lesnikovo village
Волгоградская область (северо-западная часть) Volgograd Region (northwest)	98	22	22.4	Широкая натурализация на северо-западе области Widespread naturalization in the northwest of the Region
Воронежская область (восточная часть) Voronezh Region (east)	135	12	8.9	Широкая натурализация на востоке, начало заселения на западе области Widespread naturalization in the east of the Region, start of distribution in the west of the Region
Курская область Kursk Region	90	0	–	–
Липецкая область Lipetsk Region	39	0	–	–
Оренбургская область Orenburg Region	129	56	43.4	Широкая натурализация на территориях с достаточным увлажнением Widespread naturalization in areas with sufficient moisture
Орловская область Orel Region	11	0	–	–
Пензенская область (юго-запад) Penza Region (southwest)	13	3	23.0	Натурализация на юго-западе области Naturalization in the southwest of the Region
Самарская область Samara Region	51	43	84.3	Широкая натурализация на территориях с достаточным увлажнением Widespread naturalization in areas with sufficient moisture

Таблица 1. Окончание

Административный субъект Российской Федерации Constituent entity of the Russian Federation	Количество обследованных пунктов Number of studied points		Встречаемость*, % Occurrence, %	Натурализация по состоянию на 2021 г. Naturalization in 2021
	всего total	присутствия вида presence of the species		
Саратовская область Saratov Region	32	2	6.2	Натурализация на западе области на территориях с достаточным увлажнением Naturalization in the west of the Region in areas with sufficient moisture
Тамбовская область Tambov Region	33	1	3.0	Встречается на востоке области. Вид пока не натурализовался Found in the east of the Region, casual
Республика Башкортостан (южная часть) Republic of Bashkortostan (south)	87	58	66.7	Широкая натурализация на юге и юго-западе республики на территориях с достаточным увлажнением Widespread naturalization in the south and southwest of the Republic in areas with sufficient moisture
Республика Татарстан (южная часть) Republic of Tatarstan (south)	36	7	19.4	Натурализация на самом юге и юго-востоке республики на территориях с достаточным увлажнением. Анклав натурализации в Казани Naturalization in the south and southeast of the Republic in areas with sufficient moisture, and in Kazan
Ульяновская область Ulyanovsk Region	21	3	14.3	Процесс инвазии. Натурализация в отдельных локалитетах Invasion process. Naturalization in some localities
Всего Total	817	203		

Примечание. * Встречаемость рассчитана как процентное отношение количества пунктов, в которых зафиксирован вид, к общему количеству обследованных пунктов.

Note. * The occurrence is calculated as the percentage of the number of points with found species in the total number of the studied points.

ны сведения о встречаемости и характере натурализации *A. trifida* на территории исследований.

Как видно из табл. 1 и рис. 1, амброзия трехраздельная обнаружена в 203 (24.8%) из 817 исследованных пунктов. Большая часть местонахождений расположена между 50° и 55° с.ш. Наибольшее количество мест натурализации вида выявлено на территориях Республики Башкортостан, Оренбургской и Самарской областей.

Центрами массовой натурализации *A. trifida* на европейской территории России в настоящее время являются Заволжье (Самарская область, юг Татарстана), Предуралье (Оренбургская область, Башкортостан), Предволжье (запад Саратовской области), Хоперско-Бузулукская равнина (северо-запад Волгоградской области), юго-запад Окско-Донского плоскоместья и Калачская возвышенность (центр и юг Воронежской области).

Здесь сформировалось “ядро” вторичного ареала *A. trifida* на европейской территории России. Анклавы в виде натурализовавшихся популяций отмечены в Брянской и Владимирской областях, а также в городах Казань и Уфа. Произрастание натурализовавшейся амброзии трехраздельной на значительном удалении от зоны современного массового распространения вида свидетельствует о большом потенциале его дальнейшего распространения.

В период с 2017 по 2021 г. отмечалось довольно быстрое расселение вида. Так, в ходе экспедиционных исследований в 2017 г. самое западное местонахождение натурализовавшихся популяций амброзии трехраздельной было отмечено восточнее Воронежа, однако ряд недавно обнаруженных местонахождений *A. trifida*, сведения о которых есть и в GBIF (2021), свидетельствуют о продвижении вида уже до западной границы Воронежской области.

С 2012 г. вид регулярно отмечался в г. Брянске, но обнаруженные популяции на следующий год не регистрировались. В 2019–2021 гг. число находок *A. trifida* здесь резко увеличилось, а в двух местонахождениях устойчивые популяции вида существуют уже три года.

Сдерживающим фактором распространения *A. trifida* до последнего момента являлось то, что основные центры распространения вида находились в зонах его экологического пессимума по фактору тепло- и влагообеспеченности. Однако в процессе расселения с востока на запад *A. trifida* заходит в зону экологического оптимума, поэтому дальнейшее ее распространение может пойти с большей скоростью.

По данным, содержащимся в GBIF (2021), *A. trifida* отмечена также в г. Москва, Республике Мордовия, Ивановской, Калужской, Рязанской, Тульской областях, однако натурализация вида на этих территориях требует подтверждения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить современное распространение *A. trifida* на европейской территории России и степень натурализации вида.

Северная граница территории современного массового распространения и натурализации *A. trifida* в европейской части России проходит по северо-востоку Воронежской, северо-западу Саратовской областей, захватывая юго-запад Пензенской области, далее через Ульяновскую область переходит в Заволжье, где проходит по северу Самарской области, югу Татарстана; в Башкирии от г. Октябрьский опускается на юг к г. Стерлитамак. Восточная граница проходит по западным отрогам Южного Урала, спускаясь на юг до г. Соль-Илецк. Южная граница распространения вида определяется нарастающей к югу аридностью территории. В Заволжье она проходит по линии с. Илек (Оренбургская область) – с. Подъем-Михайловка (Самарская область), далее проходит по северо-восточной границе Саратовской области, затем по линии Саратов – Урюпинск и по южной границе Воронежской области. Современная западная граница зоны массовой натурализации амброзии трехраздельной проходит примерно по меридиану Воронежа.

По-видимому, вид не достиг своих возможных пределов распространения на юг, север и запад, о чем свидетельствуют натурализовавшиеся анклавы в г. Брянске, Владимирской области, городах Уфе и Казани. В будущем можно ожидать дальнейшего расселения *A. trifida* на значительной части европейской территории России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-05-00610.

Благодарность Морозовой Ираиде Михайловне, педагогу Детского эколого-биологического центра “Росток” (г. Уфа) – за помощь в обнаружении самых северных популяций амброзии на территории Республики Башкортостан.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abramova] Абрамова Л.М. 1997. *Ambrosia artemisiifolia* и *Ambrosia trifida* (Asteraceae) на юго-западе Республики Башкортостан. – Бот. журн. 82 (1): 66–74.

[Abramova] Абрамова Л.М. 2012. Экспансия чужеродных видов растений на Южном Урале (Республика Башкортостан): анализ причин и экологических угроз. – Экология. 5: 1–7.

[Abramova] Абрамова Л.М. 2017. Распространение инвазионных видов рода *Ambrosia* L. на Южном Урале (Республика Башкортостан). – Российский журнал биологических инвазий. 10 (4): 3–12.

[Abramova, Golovanov] Абрамова Л.М., Голованов Я.М. 2016. Инвазивные виды Республики Башкортостан: “черный список”, библиография. – Известия Уфимского научного центра РАН. 2: 54–61.

[Abramova et al.] Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Хазиахметов Р.М. 2017a. Инвазивные растения Оренбургской области. – Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 1 (63): 184–186.

[Abramova et al.] Abramova L.M., Pikalova E.V., Nurmieva S.V. 2017b. Secondary range of *Ambrosia trifida* L. in the Southern Urals (Bashkortostan Republic and Orenburg Region). – Skvortsovia. 3 (2): 57–62.

Allard H.A. 1945. Flowering, behavior and natural distribution of the eastern ragweeds (*Ambrosia*) as affected by length of day. – Ecology. 26 (4): 387–394.

Ambrosia trifida L. 2020. EPPO Bull. 50 (2). P. 243–248. https://doi.org/10.1111/epp.12661

Ambrosia trifida on iNaturalist. https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=53034 (accessed: 07 Oct 2021).

Anačkov G.T., Rat M.M., Radak B.D., Igić R.S., Vukov D.M., Rućando M.M., Krstivojević M.M., Radulović S.B., Cvijanović D.L., Milić D.M., Boža P.P., Panjković B.I., Szabados K.L., Perić R.D., Kiš A.M., Stojšić V.R. 2013. Alien invasive neophytes of the southeastern part of the Pannonian Plain. – Cent. Eur. J. Bot. 8 (10): 1032–1043. https://doi.org/10.2478/s11535-013-0225-6

[Baranova, Puzyrev] Баранова О.Г., Пузырев А.Н. 2012. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения). М.; Ижевск. 212 с.

Chauvel B., Fried G., Follak S., Chapman D., Kulakova Yu., Le Bourgeois Th., Marisavljevic D., Monty A., Rossi J.-P., Starfinger U., Tanner R., Tassus X., Van Valkenburg J., Regnier E. 2021. Monographs on invasive plants in Europe N° 5: *Ambrosia trifida* L. – Botany Letters. 168 (2): 167–190. https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1879674

[Chernaya kniga...] Черная книга флоры Удмуртской Республики / О.Г. Баранова, Е.Н. Бралгина, Е.А. Колдомова, Е.М. Маркова, А.Н. Пузырев. 2016. М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований. 68 с.

Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Yu.Yu. 2012. Priority targets for alien species control in Russia. – J. Ecol. Safety. 6: 372–389.

[Dgebuadze] Дгебуадзе Ю.Ю. 2014. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований. – Российский журнал биологических инвазий. 1: 2–8.

[Dmitriev] Димитриев А.В. 2019. Дополнительные сведения о распространении видов амброзий в Чувашии. – Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 13: 134–137.

[Dmitriev, Konovalenko] Димитриев А.В., Коноваленко Е.И. 2014. Данные о распространении *Ambrosia trifida* L. в Чувашской Республике. – Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 7: 14–16.

Dong H., Liu T., Liu Y., Ma Q., Song Z., Liu Z., Chen B., Li Z. 2020. Causes of differences in the distribution of the invasive plants *Ambrosia artemisiifolia* and *Ambrosia trifida*in the Yili Valley, China // Ecol. & Evol. 10 (23): 13122–13133. https://doi.org/10.1002/ece3.6902

[Flora...] Флора европейской части СССР. Род 23. Амброзия–*Ambrosia* L. 1994. Т. VII. СПб. С. 46–48.

Global Biodiversity Information Facility. GBIF Occurrence Download. 05 Oct 2021. https://doi.org/10.15468/dl.7f35bc

[Golubev] Голубев Ф.В. 2021. Амброзия трехраздельная (*Ambrosia trifida* L.) на территории Владимирской области. – Овощи России. 2: 82–85. https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021- 2-82-85

[Grigoryevskaya et al.] Григорьевская А.Я., Лепешкина Л.А., Владимиров Д.Р., Сергеев Д.Ю. 2013. К созданию Черной книги Воронежской области. – Российский журнал биологических инвазий. 1: 8–26.

Jurik T. 1991. Population distribution of plant size and light environment of giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) at three densities. – Oecologia. 87 (4): 539–550.

[Kazhdan et al.] Каждан А.В., Заверткина И.В., Коренев А.А., Жирова О.С. 2018. Амброзия трехраздельная (*Ambrosia trifida* L.) на территории Новосибирской области. – Карантин растений. Наука и практика. 3 (25): 61–62.

[Mar'yushkina] Марьюшкина В.Я. 1986. Амброзия полыннолистная и основы борьбы с ней. Киев. 120 с.

[Moskalenko] Москаленко Г.П. 2001. Карантинные сорные растения России. М. 280 с.

[Natsionalniy...] Национальный доклад о карантинном фитосанитарном состоянии территории Российской Федерации в 2020 год. 2021. М. 34 с.

Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. 2018. More than "100 worst" alien species in Europe. – Biol. Invasions. 20: 1611–1621. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6

[Nikitin] Никитин В.В. 1983. Сорные растения флоры СССР. Л. 454 с.

Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. – Russian Journal of Biological Invasions. 5 (3): 203–205. https://doi.org/10.1134/s2075111714030102

[Pikalova] Пикалова Е.В. 2015. Биология и распространение основных очагов *Ambrosia trifida* L. на территории Оренбургской области. – Вестник Оренбургского государственного университета. 10 (185): 55–58.

[Pikalova] Пикалова Е.В. 2017. Семенная продуктивность *Ambrosia trifida* L. в условиях Оренбургского Предуралья. – Вестник Оренбургского педагогического университета. Электронный научный журнал. 1 (21): 43–48.

[Pshegusov et al.] Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А., Комжа А.Л. 2019. Пространственное моделирование распространения и долгосрочная климатогенная динамика видов рода *Ambrosia* L. на Кавказе. – Российский журнал биологических инвазий. 12 (4): 94–106.

Pyšek P., Pergl J., Sádlo J., Wild J., Chytrý M. 2012. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. – Preslia. 84 (3): 575–629.

Qin Z., DiTommaso A., Wu R.S., Huang H.Y. 2014. Potential distribution of two *Ambrosia* species in China under projected climate change. – Weed Research. 54 (5): 520–531.

Rasmussen K., Muscarella R., Thyrring J., Borchsenius F. 2017. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. – Peer J. 5: e3104. https://doi.org/10.7717/peerj.3104

Rybnicek O., Novotna B., Rybnickova E., Rybnicek K. 2000. Ragweed in the Czech Republic. – Aerobiologia. 16 (2): 287–290. https://doi.org/10.1023/A:1007611715820

[Sagalaev] Сагалаев В.А. 2013. К инвентаризации инвазивных видов флоры Волгоградской области. – Вестник Тверского государственного университета. Серия “Биология и экология”. 32 (31): 102–105.

[Samye...] Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018. М. 688 с.

Senator S.A., Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Rakov N.S. Invasive and Potentially Invasive Plants of the Middle Volga Region. 2017. – Russian Journal of Biological Invasions. 8 (2): 158–167.

[Seregin] Серегин А.П. 2010. Очаги амброзии трехраздельной во Владимирской области. – Защита и карантин растений. 12: 33–34.

Smith M., Cecchi L., Skjøth C.A., Karrer G., Šikoparija B. 2013. Common ragweed: a threat to environmental health in Europe. – Environ. Int. 61: 115–126. https://doi.org/10.1016/j.envint.2013.08.005

Strother J.I. 2006. *Ambrosia* L. –In: Flora of North America: North of Mexico. Vol. 21. Oxford. P. 10–18.

Vasic O. 1990. *Ambrosia trifida* L. (Asteraceae) new adventive plant in Slovenia.–Razpr. Razr. naravosl. Vede / SAZU. 31: 391–396.

[Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М. 512 с.

DISTRIBUTION AND NATURALIZATION OF *AMBROSIA TRIFIDA* (ASTERACEAE) ON THE EUROPEAN TERRITORY OF RUSSIA

A. N. Afonin[a,#], O. G. Baranova[b,##], S. A. Senator[c,###], Y. A. Fedorova[d], L. M. Abramova[e], V. E. Prokhorov[f], T. F. Bochko[g], N. N. Panasenko[h], N. A. Pikalova[g], D. R. Vladimirov[i], A. Ya. Grigorjevskaja[i], and Y. S. Li

[a] *Saint-Petersburg State University*
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

[b] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences*
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[c] *Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences*
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

[d] *Institute of Biology, Ufa Research Center of the Russian Academy of Sciences*
Oktabrya Ave., 69, Ufa, 450054, Russia

[e] *South Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Research Center of the Russian Academy of Sciences*
Mendeleeva Str., 195, Ufa, 450080, Russia

[f] *Kazan Federal University*
Tovarishcheskaya Str., 5, Kazan, 420097, Russia

[g] *Kuban State University*
Stavropolskaya Str., 149, Krasnodar, 350040, Russia

[h] *Bryansk State University*
Bezhitskaya Str., 14, Bryansk, 241036, Russia

[i] *Voronezh State University*
Kholzunova Str., 40, Voronezh, 394068, Russia

[#]*e-mail: acer757@yandex.ru*

[##]*e-mail: OBaranova@binran.ru*

[###]*e-mail: stsenator@yandex.ru*

Ambrosia trifida L. (Asteraceae) is a North American annual plant listed as a quarantine species in Europe, including Russian Federation and the neighboring countries. The article discusses the results of 2017–2021 studies to identify the current distribution and naturalization of this species in the European part of Russia. The centers of mass naturalization of *A. trifida* in the European territory of Russia are the Trans-Volga region (Samara Region and the south of Tatarstan), Cis-Ural region (Orenburg Region, Bashkortostan), Pre-Volga region (west of Saratov Region), Khopyorsko-Buzulukskaya Plain (northwest of Volgograd Region), southwest of the Oka-Don flatlands and the Kalach Upland (center and east of Voronezh Region). Enclaves in the form of naturalized populations were detected in Bryansk and Vladimir Regions, as well as in the cities of Kazan and Ufa. *A. trifida* has not reached its ecological limits of distribution to the south, north, and west; therefore, the species can be expected to spread over a large part of the European part of Russia in the future.

Keywords: Ambrosia trifida, Asteraceae, invasions, alien plants, great ragweed, naturalization, secondary distribution area

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was supported by the grant of the Russian Foundation for Basic Research № 19-05-00610.

We are grateful to Iraida Mikhailovna Morozova, the teacher of the Children's Center for Ecology and Biology "Rostok" (Ufa) for assistance in finding the northernmost populatios of the ragweed in the Republic of Bashkortostan.

REFERENCES

Abramova L.M. 1997. *Ambrosia artemisiifolia* i *Ambrosia trifida* (Asteraceae) nayugo-zapade Respubliki Bashkortostan [*Ambrosia artemisiifolia* and *Ambrosia trifida* (Asteraceae) in the south-west of the Republic of Bashkortostan]. – Bot. Zhurn. 82 (1): 66–74 (In Russ.).

Abramova L.M. 2012. Ekspansiya chuzherodnikh vidov rasteniy na Yuzhnom Urale (Respublika Bashkortostan): analiz prichin i ecologicheskih ugroz [Expansion of alien plant species in the Southern Urals (the Republic of Bashkortostan): analysis of causes and environmental threats]. – Ecology. 5: 1–7 (In Russ.).

Abramova L.M. 2017. Rasprostranenie invasionnih vidov roda *Ambrosia* L. na Yuzhnom Urale (Respublika Bashkortostan) [Distribution of invasive species of *Ambrosia* L. genera in the South Urals (the Republic of Bashkortostan)]. – Russian Journal of Biological Invasions. 10 (4): 3–12 (In Russ.).

Abramova L.M., Golovanov Ya. M. 2016. Invasivnie vidy Respubliki Bashkortostan: "cherniy spisok", bibliografiya [Invasive species of the Republic of Bashkortostan: "the Black List", bibliography]. – Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra RAN 2: 54–61 (In Russ.).

Abramova L.M., Golovanov Ya.M., Khaziakhmetov R.M. 2017a. Invasionnie rasteniya Orenburgskoy oblasti [Invasive plants of Orenburg Oblast']. – Izvestiya Orenburgskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. 1 (63): 184–186 (In Russ.).

Abramova L.M., Pikalova E.V., Nurmieva S.V. 2017b. Secondary range of *Ambrosia trifida* L. in the Southern Urals (Bashkortostan Republic and Orenburg Region). – Skvortsovia. 3 (2): 57–62.

Allard H.A. 1945. Flowering, behavior and natural distribution of the eastern ragweeds (*Ambrosia*) as affected by length of day. – Ecology. 26 (4): 387–394.

Ambrosia trifida L. 2020. EPPO Bull. 50 (2). P. 243–248. https://doi.org/10.1111/epp.12661

Ambrosia trifida on iNaturalist. https://www.inaturalist.org/observations?taxon_id=53034 (accessed: 07 Oct 2021).

Anačkov G.*T*., Rat M.M., Radak B.D., Igić R.S., Vukov D.M., Rućando M.M., Krstivojević M.M., Radulović S.B., Cvijanović D.L., Milić D.M., Boža P.P., Panjković B.I., Szabados K.L., Perić R.D., Kiš A.M., Stojšić V.R. 2013. Alien invasive neophytes of the southeastern part of the Pannonian Plain. – Cent. Eur. J. Bot. 8 (10): 1032–1043. https://doi.org/10.2478/s11535-013-0225-6

Baranova O.G., Puzyrev A.N. Konspekt flory Udmurtskoi Respubliki (sosudistye rasteniya) [Conspectus of flora of the Udmurt Republic (vascular plants)]. Moscow; Izhevsk. 212 p. (In Russ.).

Chauvel B., Fried G., Follak S., Chapman D., Kulakova Yu., Le Bourgeois Th., Marisavljevic D., Monty A., Rossi J.-P., Starfinger U., Tanner R., Tassus X., Van Valkenburg J., Regnier E. 2021. Monographs on invasive plants in Europe N° 5: *Ambrosia trifida* L. – Botany Letters. 168 (2): 167–190. https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1879674

[Chernaya kniga] Chernaya kniga flory Udmurtskoi Respubliki [The Black Book of Flora of the Udmurt Republic]. 2016. Moscow; Izhevsk. 68 p. (In Russ.).

Dergunova N.N., Petrosyan V.G., Dgebuadze Yu.Yu. 2012. Priority targets for alien species control in Russia. – J. Ecol. Safety. 6: 372–389.

Dong H., Liu T., Liu Y., Ma Q., Song Z., Liu Z., Chen B., Li Z. 2020. Causes of differences in the distribution of the invasive plants *Ambrosia artemisiifolia* and *Ambrosia trifida* in the Yili Valley, China // Ecol. & Evol. 10 (23): 13122–13133. https://doi.org/10.1002/ece3.6902

Global Biodiversity Information Facility. GBIF Occurrence Download. 05 Oct 2021. https://doi.org/10.15468/dl.7f35bc

Golubev F.V. 2021. Ambrosiya trekhrazdel'naya (*Ambrosia trifida* L.) na territorii Vladimirskoy oblasti [Great ragweed (*Ambrosia trifida* L.) on the territory of Vladimir Oblast']. – Vegetable crops of Russia. 2: 82–85 (In Russ.). https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-2-82-85

Grigor'yevskaya A.Ya, Lepeshkina L.A., Vladimirov D.R., Sergeev D.Yu. 2013. K sozdaniy Chernoy knigi Voronezhskoy oblasti [Towards a creation of the Black Book of Voronezh Oblast']. – Russian Journal of Biological Invasions.1: 8–26 (In Russ.).

Dgebuadze Yu.Yu. 2014. Chuzherodnie vidy v Golarctike: nekotorye rezul'taty i perspectivy issledovaniy [Alien species in the Holarctic: some results and research prospects]. – Russian Journal of Biological Invasions. 1: 2–8 (In Russ.).

Dmitriev A.V. 2019. Dopolnitel'nye svedeniya o rasprostranenii vidov ambrosii v Chuvashii [Additional information about ragweed species distribution in Chuvashia]. – Nauchnye Trudy Cheboksarskogo filiala Glavnogo botanicheskogo sada imeni N.V. Tsytsyna RAN. 13: 134–137 (In Russ.).

Dmitriev A.V., Konovalenko E.I. 2014. Dannye o rasprostranenii *Ambrosia trifida* L. v Chuvashskoy Respublike [Information about *Ambrosia trifida* L. distribution in Chuvashskaya Republic]. – Nauchnye Trudy Cheboksarskogo filiala Glavnogo botanicheskogo sada imeni N.V. Tsytsyna RAN. 7: 14–16 (In Russ.).

Flora Evropeyskoy chasti SSSR. Rod 23. Ambrosiya – *Ambrosia* L. [Flora of European part of the USSR. 23 Ragweed gen. – *Ambrosia* L.]. 1994. Vol. VII. Saint Petersburg. P. 46–48 (In Russ.).

Jurik T. 1991. Population distribution of plant size and light environment of giant ragweed (*Ambrosia trifida* L.) at three densities. – Oecologia. 87 (4): 539–550.

Kazhdan A.V., Zavertkina I.V., Korenev A.A., Zhirova O.S. 2018 Ambrosiya trekhrazdel'naya (*Ambrosia trifida* L.) na territorii Novosibirskoy oblasti [Ragweed (*Ambrosia trifida* L.) on the territory of Novosibirsk Oblast']. – Karantinrasteniy. Nauka i practika. 3 (25): 61–62 (In Russ.).

Mar'yushkina V.Ya1986. Ambrosiya polynnolistnaya i osnovybor'by s ney [*Ambrosia artemisiifolia* and the basics of combating it]. Kiev. 120 p. (In Russ.).

Moskalenko G.P. 2001. Karantinnye sornye rasteniya Rossii [Quarantine weeds of Russia]. Moscow. 280 p. (In Russ.).

Natsionalniy doklad o karantinnom fitosanitarnom sostoyanii territorii Rossiyskoy Federatsii v 2020 god. [National report on the quarantine phytosanitary state of the Russian Federation territory in 2020]. 2021. Moscow. 34 p. (In Russ.).

Nentwig W., Bacher S., Kumschick S., Pyšek P., Montserrat V. 2018. More than "100 worst" alien species in Europe. – Biol. Invasions. 20: 1611–1621. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1651-6

Nikitin V.V. 1983. Sornye rasteniya flory SSSR [Weeds of the USSR flora]. Leningrad. 454 p. (In Russ.).

Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. – Russian Journal of Biological Invasions. 5 (3): 203–205. https://doi.org/10.1134/s2075111714030102

Pikalova E.V. 2015. Biologiya i rasprostranenie osnovnykh ochagov *Ambrosia trifida* L. na territorii Orenburgskoy oblasti [Biology and distribution of the main places of *Ambrosia trifida* L. concentration in Orenburg Oblast']. – Vestnik Orenburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 10 (185): 55–58 (In Russ.).

Pikalova E.V. 2017. Semennaya produktivnost' *Ambrosia trifida* L. v usloviyah Orenburgskogo Predural'ya [*Ambrosia trifida* L. seed productivity in conditions of Orenburg Cis-Urals]. – Vestnik Orenburgskogo pedagogicheskogo Universiteta. Electronniy Nauchiny Zhurnal. 1 (21): 43–48 (In Russ.).

Pshegusov R.H., Chadaeva V.A., Komzha A.L. 2019. Prostranstvennoe modelirovanie rasprostraneniya i dolgosrochnaya klimatogennaya dinamika vidov roda *Ambrosia* L. na Kavkaze [Spatial modeling of distribution and long-term climatogenic dynamics of species gen. *Ambrosia* L. in the Caucasus]. – Russian Journal of Biological Invasions. 12 (4): 94–106 (In Russ.).

Pyšek P., Pergl J., Sádlo J., Wild J., Chytrý M. 2012. Plant invasions in the Czech Republic: current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. – Preslia. 84 (3): 575–629.

Qin Z., DiTommaso A., Wu R.S., Huang H.Y. 2014. Potential distribution of two *Ambrosia* species in China under projected climate change.–Weed Research. 54 (5): 520–531.

Rasmussen K., Muscarella R., Thyrring J., Borchsenius F. 2017. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. – Peer J. 5: e3104. https://doi.org/10.7717/peerj.3104

Rybnicek O., Novotna B., Rybnickova E., Rybnicek K. 2000. Ragweed in the Czech Republic. – Aerobiologia. 16 (2): 287–290. https://doi.org/10.1023/A:1007611715820

Sagalaev V.A. 2013. K inventarizatsii invasionnikh vido v flory Volgogradskoy oblasti [Inventory of Volgograd Oblast' invasive flora]. – Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo Universiteta. Seriya "Biologiya i ecologiya". 32 (31): 102–105 (In Russ.).

Samye opasnye invasionnye vidy Rossii (TOP-100) [The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100)]. 2018. M. 688 p. (In Russ.).

Senator S.A., Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Rakov N.S. 2017. Invasive and Potentially Invasive Plants of the Middle Volga Region. – Russian Journal of Biological Invasions. 8 (2): 158–167.

Seregin A.P. 2010. Ochagi ambrosii trekhrazdel'noy vo Vladimirskoy oblasti [Places of ragweed concentration in Vladimirskaya oblast']. – Zashchita I Karantin Rasteniy. 12: 33–34 (In Russ.).

Smith M., Cecchi L., Skjøth C.A., Karrer G., Šikoparija B. 2013. Common ragweed: a threat to environmental health in Europe. – Environm. Int. 61: 115–126. https://doi.org/10.1016/j.envint.2013.08.005

Strother J.I. 2006. *Ambrosia* L. – In: Flora of North America: North of Mexico. Vol. 21. Oxford. P. 10–18.

Vasic O. 1990. *Ambrosia trifida* L. (Asteraceae) new adventive plant in Slovenia. –Razpr. Razr. naravosl. Vede / SAZU. 31: 391–396.

Vinogradova Yu. K., Mayorov S. R., Khorun L. V. 2010. Chernaya kniga flory Sredney Rossii: chuzherodnye vidy rasteniy v ekosistemakh Sredney Rossii [A black book on the flora of Central Russia: alien plant species in the ecosystems of Central Russia]. Moscow. 512 p. (In Russ.).

EDN: MGJUXL
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 360–384

СООБЩЕНИЯ

ГОДИЧНЫЙ ПРИРОСТ РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ В ЛОКАЛЬНЫХ УЧАСТКАХ КАМБИАЛЬНОЙ ЗОНЫ СТВОЛА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ЭТАПОВ РОСТА И РАЗВИТИЯ ДЕРЕВА *QUERCUS ROBUR* (FAGACEAE)

© 2022 г. А. В. Тихомиров
e-mail: dendrodoctor@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.05.2018 г.
После доработки 19.01.2022 г.
Принята к публикации 25.01.2022 г.

В стволе *Quercus robur* L. в течение жизненного цикла локального участка камбиальной зоны доля поздней древесины относительно ранней древесины в годичном кольце уменьшается, стремясь к нулю. С учетом этого фактора введены понятия контрольного и нормированного возраста, характеризующие возрастные этапы жизнедеятельности участка камбиальной зоны. Описан способ их определения. Продолжительность жизнедеятельности участка камбиальной зоны может быть в пределах от нескольких десятков до сотен лет. Для сравнительной характеристики соотношения поздней и ранней древесины в однозначные нормированные периоды развития камбиальных зон выделено пять возможных вариантов, которые могут быть выражены в балльной системе. После начального периода закономерного увеличения годичного прироста ранней древесины по радиусу и по площади характер изменения их трендов может быть различен. В пределах ствола рост и развитие локальных участков камбиальных зон находится под общим контролем целостной системы дерева. Показатели контрольного и нормированного возраста камбиальных зон позволяют оценить особенности состояния дерева в различные периоды его жизни.

Ключевые слова: ствол, камбиальная зона, ранняя древесина, поздняя древесина, онтогенез, прогноз, дуб черешчатый, *Quercus robur* L.

DOI: 10.31857/S000681362204007X

Задача оценки состояния деревьев является одной из важнейших в лесоводстве. Знание о возможной продолжительности жизни конкретного дерева и признаков, характеризующих различные временные периоды жизни, позволяет более точно оценивать его текущее состояние. В процессе своего развития дерево проходит различные этапы: молодость, зрелость, старение, которые отражаются на всех его структурных и функциональных уровнях (Chailakhyan, 1980).

Годичный радиальный прирост древесины ствола представляет одну из наиболее информативных структур, фиксирующих состояние дерева. Как отмечает К. Эзау (Ezau, 1980), анализ серийных срезов годичных колец древесины позволяет получить представление о состоянии и особенностях поведения камбия в прошлом.

В течение жизни дерева в структуре древесины происходят направленные изменения. В первые 10–20 лет формируется молодая древесина, затем зрелая (Zobel, Sprague, 1998), изменения продолжаются и в дальнейшем (Leprovost, Stokes, 2001).

Вопросы оценки этапов онтогенеза и продолжительности жизни дерева тесно взаимосвязаны. Одним из признаков скорого отмирания дерева является заметное уменьшение годичного прироста диаметра ствола. Его значение, равное 0.1 мм, было предложено в качестве тестового признака, свидетельствующего о вероятном усыхании дерева (Botkin et al., 1972). Различия в годичном приросте древесины у отмерших и оставшихся в живых деревьев могут наблюдаться за несколько десятилетий до момента усыхания (Bigler, Bugmann, 2004). Вместе с тем, диагностика природного потенциала, устойчивости и продолжительности жизни дерева остается малоизученной областью лесоведения (Dobbertin, 2005; Rohner , 2012).

Объектом наших исследований являлся анализ годичного прироста ранней и поздней древесины в стволах дуба черешчатого (*Quercus robur* L.).

В годичном приросте ствола дуба черешчатого ранняя древесина состоит из крупных сосудов, расположенных в один или несколько слоев, аксиальной паренхимы, вазицентрических трахеид,

могут присутствовать древесные волокна. Поздняя древесина включает в свой состав древесные волокна, волокнистые трахеиды, клетки паренхимы, мелкие сосуды (Vikhrov, 1953; Yatsenko-Khmelewski, Kobak, 1978).

Формирование ранней древесины происходит большей частью за счет питательных веществ, накопленных растением в прошлом сезоне. Формирование поздней древесины идет за счет ассимилянтов текущего года и продолжается до конца августа – начала сентября (Vikhrov, 1954; Grudzinskaya, 1962; Elagin, 1962, и др.).

Радиальный годичный прирост поздней древесины дуба проявляет более высокую изменчивость, чем ранняя древесина (Yakovlev, 1949; Samtsov, 1966; Rusalenko, 1986, и др.). В.К. Ширнин (Shirnin, 1986) отнес ширину годичного слоя и долю (%) поздней древесины к признакам со слабой генетической обусловленностью. По мнению Н.Е. Косиченко (Kosichenko, 1999) изменчивость ширины ранней древесины в течение онтогенеза у кольце-сосудистых растений выражена в меньшей степени и находится под более жестким генетическим контролем, чем ранняя древесина у хвойных деревьев, и в эволюционном плане является более прогрессивной частью годичного кольца.

В процессе старения у дуба снижается доля поздней древесины в годичном кольце (Vikhrov, 1954; Mikhailov, 1959; Chevedaev, 1963; Kosichenko, 1999, и др.). При ухудшении его состояния наблюдается уменьшение радиального прироста и процента поздней древесины (Savina, 1941, 1956; Yakovlev, 1949; Vakin, 1954; Vikhrov, 1954 и др.).

С возрастом изменяются темп и особенности функционирования эмбриональных тканей в различных частях дерева, меняются соотношения анатомических элементов (Raskatov, 1950, 1956; Palandzhyan, 1989).

В течение жизнедеятельности камбиальной зоны характер трендов радиального годичного прироста ранней и поздней древесины изменяются соответственно “кривой биологического роста”: вначале они увеличиваются, а затем уменьшаются (Vikhrov, 1954; Shiyatov, 1973, 1986). При этом различные воздействия, связанные с циклами солнечной активности, климатическими аномалиями, поражением от вредителей вызывают продолжительные (до десятилетия и более) отклонения прироста от усредненного его значения (Lovelius, 1979, Bigler, 2003).

Согласно теории циклического старения и омоложения Н.П. Кренке (Krenke, 1940), растение и формирующиеся в процессе роста и развития новые его части изначально обладают определенным потенциалом жизнеспособности и периодом развития. Этот вывод справедлив как для метамеров, образованных в результате деятельности претерпевающей циклически прогрессивное старение верхушечной апикальной меристемы побега, так и для участков камбия, формируемых латеральной меристемой.

Цель работы – анализ общих закономерностей годичного прироста ранней и поздней древесины и их взаимосвязи в стволе дуба черешчатого (*Quercus robur*) в процессе его онтогенеза и разработка на их основе метода возрастной диагностики состояния дерева.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Структуру радиального годичного прироста дуба черешчатого изучали на спилах модельных деревьев, взятых на разной высоте ствола и кернах, взятых приростным буравом из ствола на высоте 1.3 м. Периметры стволов, из которых отбирали керны и выпилы, не имели ран и открытых дупел. На спилах и кернах последовательное измерение радиальных значений ранней и поздней древесины для каждого годичного кольца проводили за весь период роста камбиальной зоны, начиная от сердцевины до последнего года прироста. Измерение проводили под бинокулярной лупой с точностью до 0.05 мм. На спилах модельных деревьев общий для каждого годичного кольца размер радиальных приростов ранней и поздней древесины определяли как среднее из четырех их значений, полученных при анализе крестообразно расположенных от сердцевины направлений. Суммируя полученные средние радиальные размеры годичных приростов ранней и поздней древесины до конкретного годичного кольца, определяли его расстояние по радиусу от сердцевины. Используя эти данные, рассчитывали по формуле площади круга значения площадей поперечного сечения, как до текущего фрагмента анализируемого годичного кольца, так и включая прирост ранней или поздней древесины в этом годичном кольце. Рассчитав разницу между ними, получали значение площади годичного прироста ранней или поздней древесины в годичном кольце для всего периметра на определенной высоте ствола. Рассчитывая последовательно от первого годичного кольца до последнего, получали ежегодные значения прироста площадей ранней и поздней древесины и годичного кольца в целом за весь период роста камбиальной зоны.

Основной объем исходного полевого материала был собран в Теллермановском опытном лесничестве Воронежской области в период с 1986 по 1992 год. Кроме того, взяты 3 модельных дерева в Шацком лесничестве Рязанской области и керны у 4 дубов в Воронежском лесничестве Воронежской области. Всего было взято 19 модельных деревьев, 97 выпилов и 17 кернов.

При анализе данных были использованы как абсолютные значения годичных радиальных приростов ранней и поздней древесины, так и их относительные величины.

Для характеристики соотношения в годичном кольце радиальных размеров ранней и поздней древесины определялось соотношение ширины поздней и ранней древесины. Оно рассчитывалось как отношение величины радиального прироста поздней древесины к величине прироста ранней древесины.

Для сравнительного анализа показателей радиального прироста в локальных камбиальных зонах абсолютные значения признака переводили в относительные величины по отношению к норме, характерной для данного признака. В качестве базового значения для такой нормы конкретного ряда годичных радиальных приростов ранней древесины мы принимали среднюю из 2–3-х последовательных максимальных величин радиальных приростов, фиксирующих окончание периода начального закономерного ее увеличения, по отношению к которой рассчитывались остальные значения.

Так как в течение жизнедеятельности участка камбиальной зоны наблюдается устойчивая тенденция к понижению соотношения ширины поздней и ранней древесины, то единый тренд такого соотношения может быть использован для оценки динамики функционирования камбиальной зоны.

Для расчета единого тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины в течение жизнедеятельности участка камбиальной зоны были использованы алгоритмы регрессионных уравнений логарифма, полинома и экспоненты из программы Statistica 7 (StatSoft Statistica 7.0.61.0 En, 2006). Как правило, только часть годичного тренда, рассчитанного по этим алгоритмам, адекватно описывает исходное соотношение ширины поздней и ранней древесины. Регрессионные уравнения логарифма или полинома применяли для описания начальных этапов роста, а уравнение экспоненты – для последующего заключительного периода деятельности камбиальной зоны, учитывая, что в состоянии, близком к отмиранию, поздняя древесина почти не образуется и значение соотношения ширины поздней и ранней древесины стремится к нулю. Для получения единого тренда за весь период жизнедеятельности камбиальной зоны часть годичных значений начального периода роста, полученных на основе уравнений логарифма или полинома, соединяли с годичными значениями на заключительном периоде роста, рассчитанными по уравнению экспоненты. При этом критерием объединения двух этих трендов конкретного года служат одинаковые для них годичные значения соотношения ширины поздней и ранней древесины.

Список введенных автором терминов и параметров

Соотношение ширины поздней и ранней древесины – отношение радиального прироста поздней древесины к приросту ранней древесины в годичном кольце.

Контрольный возраст (A_{con}) – возраст участка камбиальной зоны, при котором среднее значение соотношения ширины поздней и ранней древесины равно 0.4. В процессе жизнедеятельности камбиальной зоны доля поздней древесины в годичном кольце уменьшается, приближаясь к нулю. При данном значении соотношения ширины поздней и ранней древесины наблюдается наибольшая вероятность отмирания дерева.

Нормированный возраст ($A_{stand.}$) – возраст годичного кольца в относительных величинах, определяемый как частное от деления возраста конкретного годичного кольца ($A_{\text{годичного кольца}}$) на величину контрольного возраста (A_{con}).

$$A_{stand.} = \frac{A_{\text{годичного кольца}}}{A_{con}}. \quad (1)$$

Вариант взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста. – Вариант тренда взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины, наблюдаемый в камбиальных зонах в течение их жизнедеятельности. В камбиальных зонах тренды могут существенно различаться по таким соотношениям. Для оценки в баллах подобных различий в качестве маркеров выделено 5 трендов возможных вариантов взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста.

Реперная зона радиального годичного прироста ранней древесины ($Z_{\text{реперное}}$) – зона, расположенная в верхней точке начального закономерного увеличения радиального годичного прироста ранней древесины. Она включает в себя 2–3 годичных кольца с максимальным приростом.

Реперная зона годичного прироста площади ранней древесины ($S_{\text{реперное}}$) – зона, которая фиксирует, согласно тренду, окончание начального, закономерного увеличения средней годичной площади ранней древесины, перед последующим снижением такого прироста.

Относительное значение радиального годичного прироста ранней древесины ($Z_{\text{относительное}}$) – частное от деления величины данного годичного прироста ранней древесины (Z_n) на среднее из 2–3 максимальных значений годичного прироста ранней

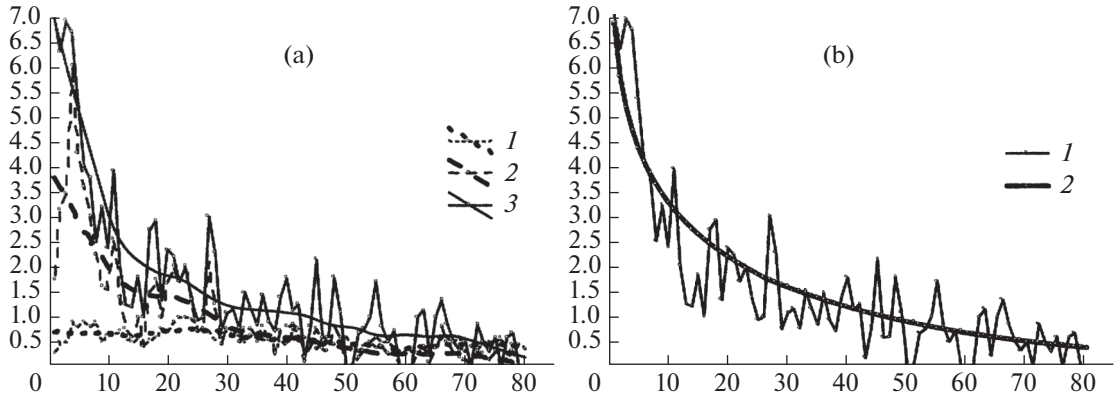

Рис. 1. Радиальный годичный прирост ранней и поздней древесины, соотношение ширины поздней и ранней древесины и их тренды в течение жизнедеятельности участка камбиальной зоны ствола на примере усохшего дерева дуба.

(a) Значения годичного радиального прироста ранней древесины (*1*), поздней древесины (*2*), соотношения ширины поздней и ранней древесины (*3*) и их тренды, рассчитанные по принципу скользящей средней.

(b) Значения соотношения ширины поздней и ранней древесины (*1*) и их тренд (*2*), рассчитанный с помощью функций: логарифмической (начальный период роста) и экспоненциальной (последующий период роста).

По оси абсцисс – возраст участка камбиальной зоны, годы; по оси ординат – размер годичного радиального прироста ранней и поздней древесины в мм и значение соотношения ширины поздней и ранней древесины.

Fig. 1. Radial annual increment of earlywood and latewood, latewood/earlywood width ratio and their trends through the lifetime of a local portion of cambium in a selected dead oak tree.

(a) values of the annual radial earlywood increment (*1*), values of the annual radial latewood increment (*2*), latewood/earlywood width ratio (*3*) and their trends, calculated on the basis of moving average method.

(b) values of latewood/earlywood width ratio (*1*) and their trends (*2*), calculated using logarithmic (initial growth period) and exponential (subsequent growth period) functions.

X-axis – cambium portion age, years; Y-axis – value of the annual radial earlywood/latewood increment (mm) and the value of latewood/earlywood width ratio.

древесины, расположенных в реперной зоне ($Z_{\text{реперное}}$).

$$Z_{\text{относительное}} = \frac{Z_n}{Z_{\text{реперное}}}. \quad (2)$$

Относительное значение годичного прироста площади ранней древесины ($S_{\text{относительное}}$) – частное от деления величины годичного прироста площади ранней древесины (S_n) на ее значение в реперной зоне ($S_{\text{реперное}}$).

$$S_{\text{относительное}} = \frac{S_n}{S_{\text{реперное}}}. \quad (3)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

I. Локальный участок камбиальной зоны

В течение онтогенеза дуба доля поздней древесины закономерно уменьшается, приближаясь к нулю в момент его отмирания. Годичные значения общего совмещенного тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины, полученного по описанной выше методике, характеризуют особенности развития участка камбиальной зоны в течение всего периода его жизнедеятельности. Связь между фактическими годичными значениями соотношения ширины поздней и ранней древесины и общим их трендом оценивали на основе анализа 30 участков камбиальных зон, взятых у 10 моделей в нижней, средней и верхней части ствола. Среднее значение коэффициентов парной корреляции между ними составило: $r = 0.83 \pm 0.020$, что указывает на наличие тесной связи. Среднее значение достоверности коэффициентов регрессии между ними равно: $t_{\text{reg}} = 11.8 \pm 1.06$ для критерия Стьюдента $t_{\text{std}} = 3.66$ при уровне значимости $P = 0.001$. Существует тесная связь годичных значений общего тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины с фактическими годичными значениями за весь период жизнедеятельности участка камбиальной зоны. При этом анализ тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины позволяет оценить различные этапы ее развития.

На рис. 1a приведен пример типичного изменения годичного радиального прироста ранней и поздней древесины, соотношения ширины поздней и ранней древесины и их трендов у усохшего дерева на высоте 1.3 м.

Линия тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины (рис. 1b) характеризует потенциал метаболической активности участка камбиальной зоны на разных этапах жизнедеятельности.

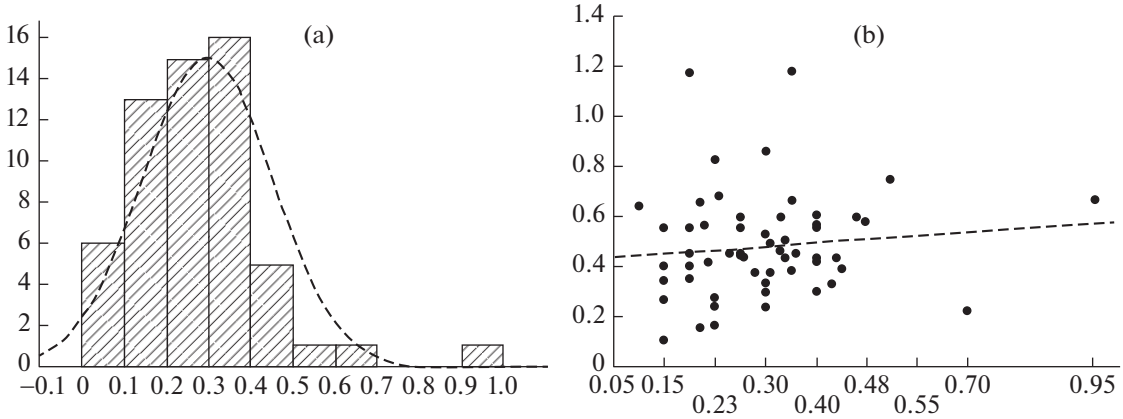

Рис. 2. Показатели радиального годичного прироста для 58 участков камбиальных зон в год отмирания, расположенных на разной высоте ствола у 12 модельных деревьев:

(a) Распределение участков камбиальных зон относительно размера радиального прироста.

По оси абсцисс – размер годичного радиального прироста в мм; по оси ординат – количество участков камбиальных зон в группе.

(b) Отношение значений радиального прироста и соотношения ширины поздней и ранней древесины.

По оси абсцисс – размер годичного радиального прироста в мм; по оси ординат – значение соотношения ширины поздней и ранней древесины.

Fig. 2. Radial annual increments for 58 portions of cambium zones in the year of a tree death, located at different trunk height of 12 model trees:

(a) Distribution of cambium portions with respect to radial increment.

X-axis – annual radial increment (mm); Y-axis – number of cambium portions in the group.

(b) Relationship of radial increments and latewood/earlywood width ratio.

X-axis – annual radial increment (mm); Y-axis – latewood/earlywood width ratio.

Рассмотрим в год отмирания дерева выровненные по тренду значения общего годичного прироста и соотношение поздней и ранней древесины для 58 участков камбия, расположенных на разной высоте в стволах 12 усохших модельных деревьев дуба черешчатого. Для анализа камбиальных зон у каждой модели выпилы брали из нижней, средней и верхней части ствола. У некоторых модельных деревьев брали промежуточные выпилы. Общее количество участков камбиальных зон в пределах ствола у разных моделей было разным, от 3 до 13. Для определения расположения камбиальной зоны по высоте ствола рассчитывали относительную высоту, как отношение высоты камбиальной зоны к общей длине дерева. Среднее значение относительной высоты для всех камбиальных зон: $M = 0.41 \pm 0.040$. Коэффициенты парной корреляции между относительной высотой дерева и годичным радиальным приростом древесины в год отмирания дерева: $r = -0.17$ при $P = 0.3$, между относительной высотой дерева и соотношением ширины поздней и ранней древесины в год отмирания дерева: $r = -0.21$ при $P = 0.18$. Следовательно, достоверной связи между данными показателями не обнаружено.

На рис. 2a представлено распределение участков камбиальных зон по размеру годичного прироста в год усыхания дерева. Его значение у большинства участков камбиальных зон (44 из 58) составляет 0.1–0.4 мм. Эти величины несколько выше значения радиального прироста равного 0.05 мм, при котором дерево полностью теряет способность к выживанию (Botkin et al., 1972). Вместе с тем, радиальный прирост менее 0.5 мм свидетельствует о значительном ослаблении устойчивости дерева и увеличении вероятности его отмирания.

На рис. 2b приведено отношение годичного радиального прироста и соотношение ширины поздней и ранней древесины, определенные по характеру тренда в год усыхания дерева. Радиальный прирост в большинстве случаев менее 1.0 мм, а показатель соотношения ширины поздней и ранней древесины менее 0.7. Заметной связи между ними не наблюдается.

Отношение ширины поздней и ранней древесины на момент отмирания участка камбиальной зоны (рис. 3a) варьирует в пределах 0–1.2, средняя величина такого отношения равна $0.48 \pm \pm 0.027$. Наиболее многочисленная группа значений (25% от общего числа) находится в пределах от 0.4 до 0.5. Количество зон прироста со значением менее 0.4 равно 36%.

На рис. 3b представлено распределение конечных значений величины соотношения ширины поздней и ранней древесины на момент усыхания

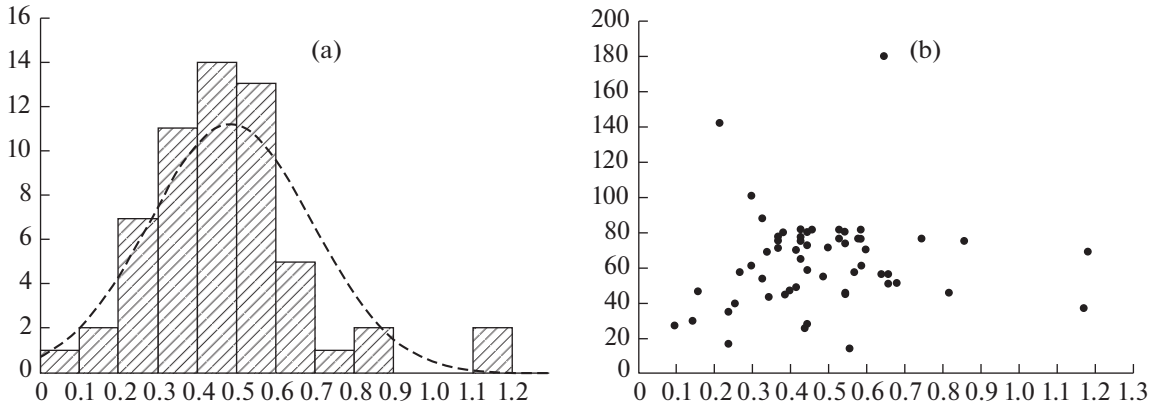

Рис. 3. Значения соотношения ширины поздней и ранней древесины для 58 участков камбиальных зон в год отмирания, расположенных на разной высоте ствола у 12 модельных деревьев:

(a) Диаграмма распределения участков камбиальных зон по величине соотношения ширины поздней и ранней древесины.

(b) Распределение участков камбиальных зон по возрасту и величине соотношения ширины поздней и ранней древесины.

По оси абсцисс – значение соотношения ширины поздней и ранней древесины; по оси ординат: (a) количество участков зон камбиального прироста в группе; (б) возраст участка камбиальной зоны, годы.

Fig. 3. Values of the latewood/earlywood width ratio for 58 cambium portions in the year of tree death, located at different trunk height of 12 model trees:

(a) Distribution of cambium portions in respect to the latewood/earlywood width ratio.

(b) Distribution of cambium portions in respect to the age and the latewood/earlywood width ratio.

X-axis – latewood/earlywood width ratio; Y-axis: (a) number of cambium portions in the group; (b) age of cambium portion, years.

в зависимости от возраста участков камбиальных зон в диапазоне от 14 до 180 лет. Связи между возрастом участка камбиальной зоны и конечным значением соотношения ширины поздней и ранней древесины на момент усыхания не наблюдается.

Так как тренд соотношения ширины поздней и ранней древесины в течение жизни дерева проявляет явную тенденцию к понижению, стремясь к нулю, то логично связать различные этапы формирования тренда с определенным периодом функционирования участка камбиальной зоны. Используя нормированное время, можно провести сравнительный анализ периодов развития различных участков камбиальных зон.

Для относительной оценки подобных возрастных изменений идеальным временем отсчета является период, в котором участок камбиальной зоны полностью израсходовал свой жизненный потенциал и находится на грани отмирания, а соотношение ширины поздней и ранней древесины по тренду равно нулю. На практике, однако, такие случаи довольно редки, так как часто усыхание происходит на более раннем этапе. В исследуемой группе участков камбиальных зон у отмерших деревьев наибольшее их количество приходится на градацию тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины в интервале 0.4–0.5. По данным Н.М. Завады (Zavada, 1983) необратимый процесс усыхания дубов после объедания их листогрызущими насекомыми наступает, когда в течение 3 лет доля ранней древесины в годичном кольце была более двух третей, т.е. соотношение ширины поздней и ранней древесины составляло менее 0.5.

Поэтому, в качестве возрастной точки отсчета, приближенной к максимально ослабленному состоянию участка камбиальной зоны, рассчитанной по тренду, было принято значение соотношения ширины поздней и ранней древесины, равное величине 0.4.

Обозначим возраст локального участка камбиальной зоны в точке тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины, равный величине 0.4, как контрольный – A_{con}.

Для сравнительной оценки периодов в процессе жизнедеятельности различных участков камбиальных зон введем показатель нормированного возраста – A_{stand}. Он определяется как частное от деления возраста годичного кольца на величину контрольного возраста:

$$A_{stand.} = \frac{A_{\text{годичного кольца}}}{A_{con}}. \quad (4)$$

В год, когда значение по тренду соотношения ширины поздней и ранней древесины участка

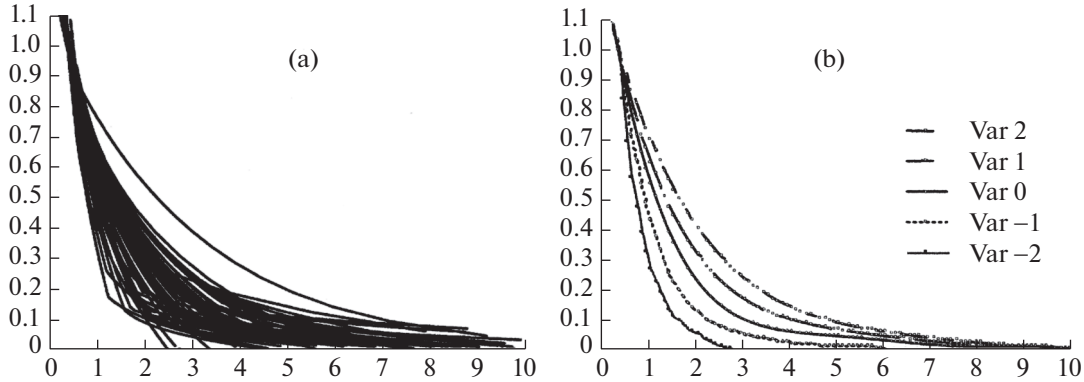

Рис. 4. Взаимосвязь значений соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста в участках камбиальных зон.

(a) Общая совокупность для 49 участков камбиальных зон.

(b) Выделенные 5 вариантов взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста.

По оси абсцисс – значение соотношения ширины поздней и ранней древесины; по оси ординат – значение нормированного возраста.

Fig. 4. Relationship of latewood/earlywood ratio to normalized age of cambium portions.

(a) 49 curves for all examined cambium portions.

(b) Five regression lines calculated for different types of relationship between latewood/earlywood ratio and normalized age of cambium.

X-axis – the value of latewood/earlywood ratio; Y-axis – normalized age.

камбиальной зоны равно 0.4, нормированный возраст равен 1.0.

Для оценки связи тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом был проведен анализ данных участков камбиальных зон, имеющих величину тренда соотношения ширины поздней и ранней древесины равного 0.4.

В графическом виде связь между трендами соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированным возрастом для 49 камбиальных зон изображена на рис. 4a. Она имеет форму, где наибольшие расхождения между ними приходятся на первые периоды жизни участка камбиальной зоны. Все линии трендов стремятся к единой точке, определяемой нормированным возрастом, равным единице. Следует отметить, что существенных взаимных пересечений линий трендов, после прохождения ими зоны нормированного возраста, равного 0.2, относительно мало, (они найдены только в 3 случаях). При этом участки камбиальных зон, имеющие равные значения нормированного возраста, могут существенно различаться по величине соотношения ширины поздней и ранней древесины. В разных камбиальных зонах при нормированном возрасте 0.3 величина соотношения годичного прироста от поздней древесины к ранней может изменяться от 1 до 4.

Биологический смысл данного факта указывает на способность участков камбиальных зон осуществлять весь цикл своего развития при различном начальном соотношении годичного радиального прироста поздней и ранней древесины. При этом надо учитывать, что одинаковые значения соотношения ширины поздней и ранней древесины могут характеризовать различные этапы развития камбиальных зон.

Камбиальные зоны в течение жизнедеятельности могут существенно различаться по соотношению поздней и ранней древесины относительно равным значениям нормированного возраста. Для сравнительной оценки значений взаимосвязей соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста конкретного участка камбиальной зоны в течение его жизнедеятельности было выделено 5 вариантов промежуточных трендов, равномерно распределенных в зоне возможного проявления соотношения поздней и ранней древесины (рис. 4b). Такое количество вариантов, с точки зрения автора, оптимально для последующих расчетов. Находящийся в центре тренд обозначен как “Var 0”, а тренды, расположенные выше и ниже, соответственно, как: “Var 1”, “Var 2” и “Var-1”, “Var-2”.

Ниже для данных вариантов приведены формулы связи нормированного возраста и соотношения ширины поздней и ранней древесины, обозначенного символом *“SI”* (формулы № 5–9).

$$\text{“Var 2”};\ A_{\text{stand.}} = 1.242 - 0.625SI + 0.137SI^2 - 0.0154SI^3 + 0.0009SI^4 - 0.00002SI^5; \quad (5)$$

Таблица 1. Варианты взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста
Table 1. Variants of relationship between of the normalized age value and the latewood/earlywood width ratio

ВАР VAR	Значения нормированного возраста/Normalized age value										
	0.05	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
	Соотношение ширины поздней и ранней древесины/Latewood/earlywood width ratio										
Var -2	2.08	1.76	1.33	1.08	0.92	0.82	0.73	0.64	0.54	0.44	0.4
Var -1	3.36	2.42	1.8	1.44	1.19	1.02	0.88	0.74	0.61	0.49	0.4
Var 0	4.64	3.08	2.26	1.79	1.46	1.21	1.02	0.84	0.68	0.53	0.4
Var 1	5.62	3.98	2.85	2.22	1.8	1.47	1.21	0.97	0.77	0.58	0.4
Var 2	6.6	4.87	3.44	2.64	2.14	1.73	1.39	1.1	0.86	0.63	0.4

Примечание. ВАР – варианты отношения нормированного возраста и соотношения ширины поздней и ранней древесины.
Note. VAR – variants of relationship between the normalized age value and the latewood/earlywood width ratio.

$$\text{“Var 1”};\ A_{\text{stand.}} = 1.307 - 0.841SI + 0.238SI^2 - 0.035SI^3 + 0.0025SI^4 - 0.00007SI^5; \quad (6)$$

$$\text{“Var 0”};\ A_{\text{stand.}} = 1.372 - 1.057SI + 0.34SI^2 - 0.054SI^3 + 0.0042SI^4 - 0.0001SI^5; \quad (7)$$

$$\text{“Var-1”};\ A_{\text{stand.}} = 1.648 - 1.861SI + 0.897SI^2 - 0.22SI^3 + 0.0271SI^4 - 0.0013SI^5; \quad (8)$$

$$\text{“Var-2”};\ A_{\text{stand.}} = 2.083 - 3.59SI + 2.674SI^2 - 1.024SI^3 + 0.195SI^4 - 0.0146SI^5. \quad (9)$$

В табл. 1 приведены конкретные значения соотношения ширины поздней и ранней древесины для выделенных вариантов при различных значениях нормированного возраста.

Оценить характер тренда показателя отношения приростов для конкретного участка камбиальной зоны относительно выделенных выше пяти вариантов можно следующим расчетно-графическим способом. Используя значения выровненного тренда показателя отношения приростов для каждого годичного кольца по формулам (5–9), следует рассчитать соответствующие предполагаемые значения нормированного возраста для всех пяти вариантов. Затем, преобразуя формулу (4), надо определить отдельно по вариантам для каждого года предполагаемый контрольный возраст, разделив возраст годичного кольца на вычисленный нормированный возраст. В системе координат по осям представлены реальный возраст участка камбиальной зоны и шкала контрольного возраста. Расчетные линии контрольных возрастов для пяти вариантов будут представлены в виде различных линий, сходящихся в одну точку. Для конкретной камбиальной зоны значения такой точки по шкале расчетного контрольного возраста и по шкале реального возраста будут одинаковыми. В случае, когда динамика приростов камбиальной зоны точно соответствуют одному из пяти вариантов, расчетные значения контрольного возраста для такого варианта будут однозначны и представлены в виде прямой линии. Но чаще всего такого совпадения нет. В этом случае искомый контрольный возраст будет соответствовать точке пересечения трендов всех вариантов, однозначной по обеим возрастным шкалам (рис. 5а).

На рис. 5а приведен пример расчета контрольного возраста и номера варианта на основе 5 выделенных вариантов соотношения ширины поздней и ранней древесины. Тренды контрольных возрастов выделенных вариантов не совпадают с реальным значением контрольного возраста, представленного прямой линией на уровне 78 лет. Она расположена между линиями трендов вариантов “Var-1” и “Var-2”. Для более детальной характеристики соотношения ранней и поздней древесины в опытном образце можно использовать номера вариантов в качестве балльной оценки. Прямая линия реальных значений контрольного возраста несколько смещена от линии варианта “Var-1” к варианту “Var-2”, примерно на 0.1 расстояния между ними. Поэтому по балльной шкале распределения вариантов уровень взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста для данного участка камбиальной зоны оценивается как равный – 1.1 балла. Следует отметить, что данный способ определения контрольного возраста и номера его варианта за первые 10–20 лет роста участка камбиальной зоны малоинформативен из-за высокой изменчивости его расчетных значений.

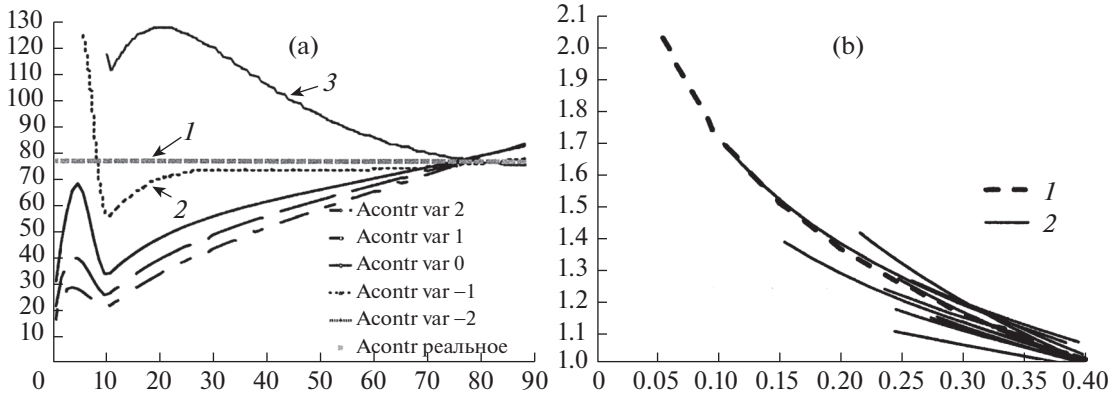

Рис. 5. (a) Пример результатов расчета контрольного возраста для зоны камбиального прироста по пяти вариантам формул (№ 5–9), описывающих связь нормированного возраста с соотношением ширины поздней и ранней древесины, и его реальное значение.

Цифрами со стрелками обозначено значение контрольного возраста: *1* – реальное значение; *2* – для варианта Var -1; *3* – для варианта Var -2.

По оси абсцисс – возраст камбиальной зоны, годы; по оси ординат – расчетные значения контрольного возраста, годы.

(b) Значение нормированного возраста для жизнеспособных участков камбиальных зон при величине соотношения ширины поздней и ранней древесины менее 0.4: *1* – среднее значение, *2* – отдельные участки камбиальных зон.

По оси абсцисс – значение соотношения ширины поздней и ранней древесины; по оси ординат – нормированный возраст.

Fig. 5. (a) Calculation data example of the cambium increment zone age by five different formulas (No. 5–9) specifying the relationship between the normalized age and the latewood/earlywood ratio as well as its measured value.

The numerals with arrows indicate the control ages: *1* – actual value; *2* – for the line Var -1; *3* – for the line Var -2.

X-axis – cambium zone age, years; Y-axis – calculated control age, years.

(b) Normalized age for the viable cambium portions with the latewood/earlywood width ratio less than 0.4: *1* – average value, *2* – selected cambium portions.

X-axis – latewood/earlywood width ratio; Y-axis – normalized age.

Часть деревьев дуба сохраняют жизнеспособность при значениях соотношения ширины поздней и ранней древесины менее 0.4 и нормированного возраста более 1.0. В этом случае взаимосвязь данных показателей приведена на примере анализа 15 участков зон камбиального прироста (рис. 5b). Тренд такой взаимосвязи описывается формулой № 10, где $A_{\text{stand.}}$ – значение нормированного возраста, SI – соотношение ширины поздней и ранней древесины годичного кольца.

$$A_{\text{stand.}} = 0.5497 - 1.1579\log10(SI). \qquad (10)$$

Конечное значение трендов нормированного возраста на момент отмирания данных участков камбиальных зон в основном не выше 1.4. При этом продолжительность жизни после достижения контрольного возраста, чаще всего не более 20% от его значения и при максимуме около 70%.

Особенности формирования ранней древесины в процессе жизнедеятельности камбиальной зоны анализировались на основе двух показателей: годичного прироста по радиусу и годичного прироста по площади. В динамике их формирования наблюдается существенное различие. Тренд радиального прироста после начального увеличения, достигнув максимума, затем постепенно понижается. Его форма соответствует типичной возрастной кривой развития, имеющей восходящие и нисходящие ветви (Krenke, 1940). Вершина кривой приходится на период максимального потенциала радиального прироста ранней древесины. Тренд площади поперечного сечения годичного прироста ранней древесины по всему периметру ствола вначале так же закономерно увеличивается до некоторого момента, после которого в различных случаях его величина или продолжает повышаться, как правило, с меньшей интенсивностью, или остается стабильной, или понижается.

Фрагменты линии тренда, в которых наблюдается закономерное изменение его динамики, свидетельствуют о завершении участком камбиальной зоной определенных этапов ее жизнедеятельности и могут быть использованы в качестве реперных зон.

На рис. 6а приведены значения годичного прироста ранней древесины по радиусу и по площади поперечного сечения, взятые на срезе усыхающего дерева дуба на высоте 1.3 м. На графике выделены две реперные зоны. Реперная зона максимального значения радиального годичного прироста (1-1 на рис. 6а) размером в 1.39 мм,

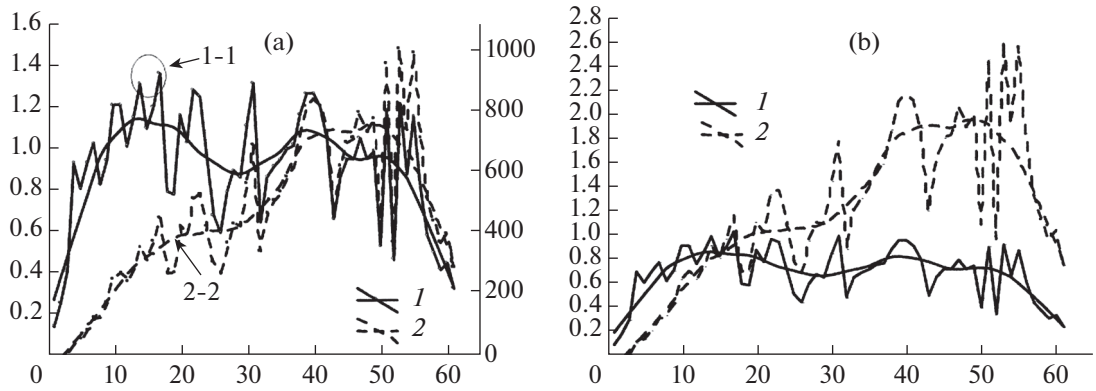

Рис. 6. Пример изменения во времени радиального прироста и площади ранней древесины на срезе усыхающего дерева дуба на высоте 1.3 м.

(a) Годичный прирост ранней древесины, выраженный в натуральных единицах. По оси абсцисс – возраст участка камбиальной зоны, годы. По левой оси ординат: размер годичного радиального прироста ранней древесины, мм; по правой оси ординат: размер площади годичного прироста ранней древесины, мм^2; *1* – радиальный прирост ранней древесины, *2* – прирост ранней древесины по площади. 1-1 – реперная зона максимального радиального прироста ранней древесины, 2-2 – реперная зона окончания начального закономерного этапа увеличения прироста ранней древесины по площади.

(b) Годичный прирост ранней древесины, выраженный в относительных величинах. *1* – относительный радиальный прирост ранней древесины, *2* – площадь относительного прироса ранней древесины в квадратных единицах.

По оси абсцисс – возраст участка камбиальной зоны, годы. По оси ординат – размер годичного прироста ранней древесины в относительных единицах.

Fig. 6. An example of the change in time of the radial growth and the area of early wood on a section of a drying oak tree at a height of 1.3 m.

(a) Annual growth of early wood, expressed in natural units. The abscissa shows the age of the cambial zone area, years. On the left Y-axis: the size of the annual radial growth of early wood, mm; on the right Y-axis: the size of the area of the annual growth of early wood, mm^2; *1* – radial growth of early wood, *2* – growth of early wood by area. 1-1 – reference zone of maximum radial growth of early wood, 2-2 – reference zone of the end of the initial regular stage of increase in growth of early wood over the area.

(b) Annual growth of early wood, expressed in relative terms. *1* – relative radial growth of early wood, *2* – area of relative growth of early wood in square units.

The abscissa shows the age of the cambial zone area, years. On the Y-axis – the size of the annual growth of early wood in relative units.

определяющая меру ростовых возможностей камбиальной зоны, и реперная зона, фиксирующая окончание закономерного начального увеличения годичного прироста площади ранней древесины (2-2 на рис. 6а) величиной в 390 мм^2. Годичный прирост площади ранней древесины в дальнейшем может возрастать, но с меньшей интенсивностью.

При сравнительной оценке этапов жизнедеятельности участков камбиальных зон в течение всего периода их деятельности абсолютные размеры годичного прироста не являются достаточно релевантными показателями такого процесса, так как в однотипные периоды развития они могут различаться по интенсивности роста. Корректнее использовать относительные значения приростов с учетом ростовых возможностей конкретного участка камбиальной зоны. По этой причине абсолютные значения годичного радиального прироста ранней древесины были переведены нами в относительные величины. Для радиального годичного прироста ранней древесины относительная величина рассчитывалась как частное от деления величины годичного прироста на среднюю из 2–3 самых больших его значений, расположенных в реперной зоне. Для годичного прироста ранней древесины по площади всего периметра относительные величины рассчитывались как частное от деления величины площади каждого годичного прироста на усредненное значение площади годичного прироста в реперной зоне 2-2 на рис. 6а. Пример подобных преобразований показан на рис. 6b, где в относительных величинах выражены значения годичного прироста ранней древесины того же участка камбиальной зоны, что и на рис. 6а.

Реперные зоны ранней древесины могут являться маркерами определенных этапов в жизнедеятельности локального участка камбиальной зоны. Связь реперных зон с соотношением ширины поздней и ранней древесины и нормированным возрастом была исследована на образцах 114 участков камбиальных зон.

На рис. 7а приведено распределение таких зон с соотношением ширины поздней и ранней древесины. Среднее значение показателя отношения

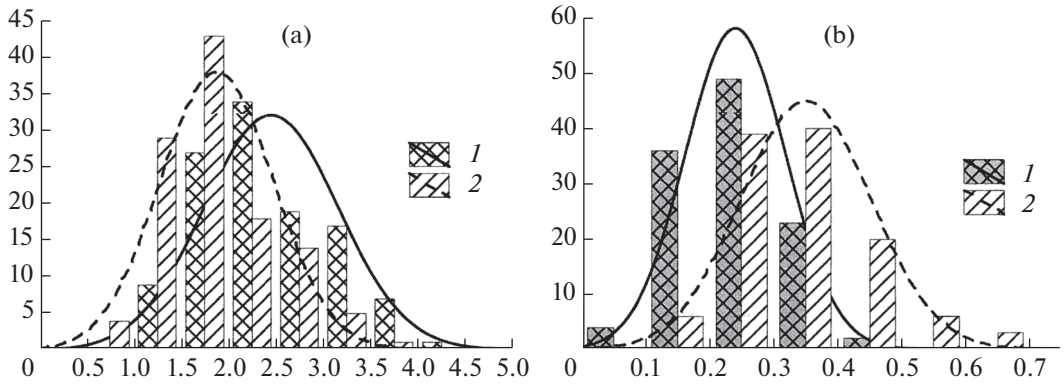

Рис. 7. Распределение 114 реперных зон годичного прироста ранней древесины по радиусу и по площади относительно соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста.

1 – годичный радиальный прирост ранней древесины, *2* – годичный прирост площади ранней древесины.

(a) Диаграмма распределения реперных зон относительно соотношения ширины поздней и ранней древесины.

(b) Диаграмма распределения реперных зон относительно нормированного возраста.

По оси абсцисс: (a) значение соотношения ширины поздней и ранней древесины в группе; (b) значение нормированного возраста в группе; по оси ординат – количество участков камбиальных зон в группе.

Fig. 7. Distribution of 114 reference zones in respect to the annual earlywood increment in terms of radius/area in relation to the of latewood/earlywood width ratio and normalized age.

1 – annual radial earlywood increment, *2* – annual earlywood area increment.

(a) Reference zones distribution in respect to latewood/earlywood width ratio.

(b) Reference zones distribution in respect to normalized age values.

X-axis: (a) latewood/earlywood width ratio in the group; (b) normalized age per group; Y-axis – number of cambium portions per group.

приростов для реперной зоны радиального годичного прироста ранней древесины равно 2.44 ± ± 0.066, а для реперной зоны годичного прироста площади ранней древесины 1.87 ± 0.056. Средняя разница значений показателя отношения приростов между данными точками равна 0.6 ± 0.047 и достоверна при уровне значимости $P = 0.001$.

На рис. 7a приведено распределение таких зон с соотношением ширины поздней и ранней древесины. Среднее значение соотношения ширины поздней и ранней древесины для реперной зоны радиального годичного прироста ранней древесины равно 2.44 ± 0.066, а для реперной зоны годичного прироста площади ранней древесины 1.87 ± 0.056. Средняя разница значений соотношения ширины поздней и ранней древесины между данными точками равна 0.6 ± 0.047 и достоверна при уровне значимости $P = 0.001$.

На рис. 7b представлено распределение реперных зон относительно значений нормированного возраста. Средняя величина нормированного возраста для реперной зоны радиального годичного прироста ранней древесины равна 0.24 ± 0.008, а для реперной зоны годичного прироста площади ранней древесины она составляет 0.35 ± 0.009. Средняя разница значений нормированного возраста между данными реперными зонами достоверна и равна 0.11 ± 0.007 и достоверна при $P < 0.001$. Полученные данные свидетельствуют о том, что период начального развития и закономерного повышения размеров годичного прироста ранней древесины приходится на первую треть общего времени жизнедеятельности участка камбиальной зоны. При этом после достижения радиальными годичными приростами ранней древесины максимальных значений, площадь годичного кольца ранней древесины в дальнейшем некоторое время продолжает увеличиваться с прежней интенсивностью.

Нормированный возраст позволяет провести сравнительную оценку камбиальных зон по периодам их жизнедеятельности. Период, когда происходит закономерное увеличение прироста ранней древесины по радиусу и по площади, ограничивается значением нормированного возраста равного 0.3 (рис. 7b), затем наступает период постепенного уменьшения радиального прироста ранней древесины, а прирост по площади может быть различным, увеличиваться или уменьшаться (рис. 6). Заключительный период наступает, когда возрастает вероятность отмирания дерева при нормированном возрасте, близком к единице и значению соотношения ширины поздней и ранней древесины, равному 0.4 (рис. 3a).

Особенности взаимосвязи абсолютных размеров радиальных годичных приростов ранней и поздней древесины можно оценить, сравнивая максимальные значения радиального годичного

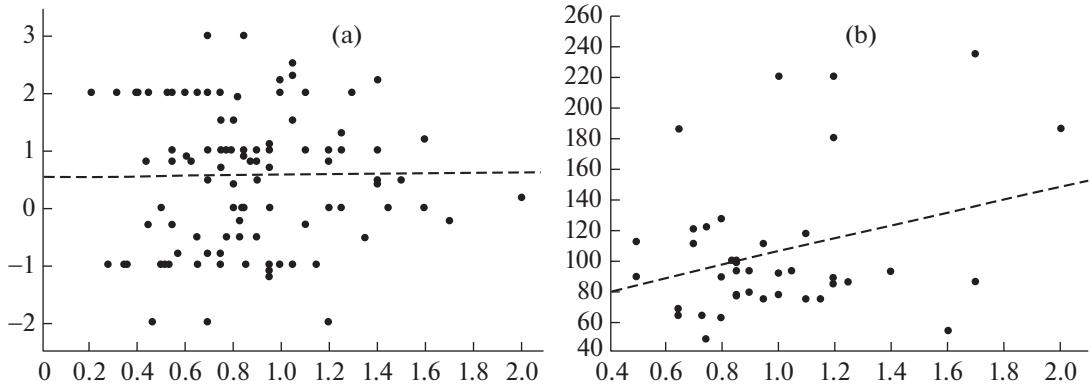

Рис. 8. Распределение максимальных значений годичного радиального прироста ранней древесины в реперных зонах относительно балльных оценок взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом для 106 участков камбиальных зон (a) и относительно контрольного возраста для 40 участков камбиальных зон (b).

По оси абсцисс – значение годичного радиального прироста ранней древесины в реперной зоне, мм; по оси ординат: (a) Вариант взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом, баллы; (b) значение контрольного возраста, годы.

Fig. 8. Distribution of maximal values of the annual radial earlywood increments in the reference zones in relation to numerical score of relation between the latewood/earlywood width ratio and normalized age for 106 cambium portions (a) and in relation to control age for 40 cambium portions (b).

X-axis – the value of the annual radial earlywood increment in the reference zone, mm; Y-axis: (a) type of relationship between the latewood/earlywood width ratio and normalized age, scores; (b) control age, years.

прироста ранней древесины в реперной зоне с вариантами связи соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом. На рис. 8a приведены результаты такого сравнения для 106 участков камбиальных зон.

Достоверной связи между данными показателями не наблюдается. В пределах всего спектра возможных соотношений поздней и ранней древесины, от минимального (вариант “Var-2”) до близкого к максимальному (вариант “Var 2”), в реперной зоне наблюдается формирование различных значений годичного радиального прироста ранней древесины размерами от 0.2 до 1.2 мм. Это значит, что при одинаковой максимальной величине радиального годичного прироста ранней древесины в реперной зоне при нормированном возрасте около 0.25 соотношение поздней древесины к ранней может изменяться примерно в 2.5 раза (табл. 1). Эти результаты согласуются с выводами Косиченко (Kosichenko, 1999) о том, что формирование ранней и поздней древесины у кольцесосудистых растений не находится в тесной взаимосвязи друг с другом и контролируется разными метаболическими системами.

На рис. 8b приведена взаимосвязь размеров годичного прироста ранней древесины в реперной зоне и контрольного возраста для 40 участков камбиальных зон деревьев на высоте ствола 1.3 метра. Существенной связи между данными показателями нет. Коэффициент парной корреляции равен: $r = 0.31$ при $P = 0.054$. В пределах диапазона годичного радиального прироста ранней древесины в размере от 0.6 до 1.7 мм величина контрольного возраста изменяется от 50 до 180 лет и выше. Это значит, что потенциальная способность камбиальной зоны формировать низкие или высокие значения радиального годичного прироста ранней древесины не имеет тесной связи со временем ее жизнедеятельности.

Тренд площади годичного прироста ранней древесины может быть одним из признаков, характеризующих состояние камбиальной зоны. Его форма зависит не только от величины радиального прироста ранней древесины, но и от протяженности периметра ствола, который в свою очередь обусловлен как размерами общего годичного прироста в предшествующий период, так и возрастом дерева. Их комбинации могут быть разнообразными. Для понимания некоторых особенностей взаимосвязи динамики годичного прироста ранней древесины по радиусу и по площади в процессе жизнедеятельности камбиальной зоны ниже приведены их тренды, смоделированные в пределах конкретных временных и ростовых параметров.

В моделируемых трех вариантах в масштабе нормированного возраста были заданы значения радиального прироста ранней древесины, выраженные в относительных единицах. При этом увеличение годичного прироста ранней древесины до реперной зоны у них было идентичным, а после нее интенсивность уменьшения прироста в вариантах изменялась в разной степени (рис. 9a).

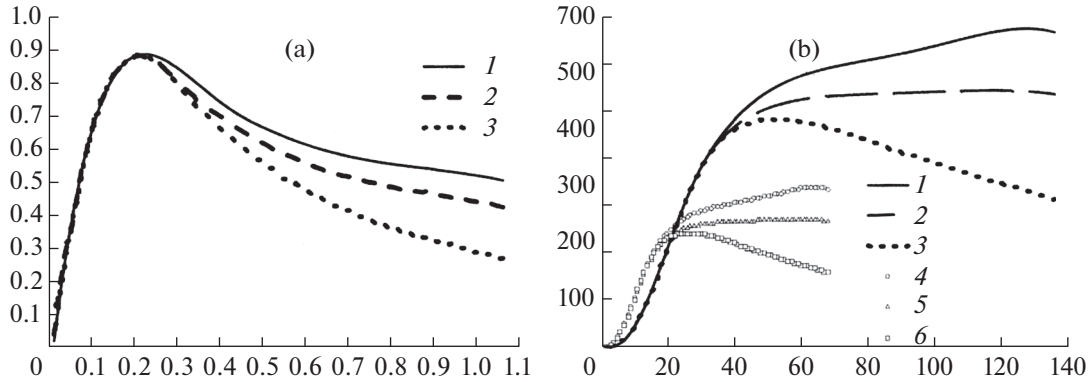

Рис. 9. Тренды годичного прироста ранней древесины.

(a) Тренды радиального годичного прироста ранней древесины. *1*, *2*, *3* – варианты трендов с различной интенсивностью понижения своих значений после реперной зоны.

По оси абсцисс – значение нормированного возраста; по оси ординат – значение годичного радиального прироста ранней древесины в относительных единицах.

(b) Тренды площади годичного прироста ранней древесины, соответствующие ее радиальным значениям в вариантах на рис. 9, A и рассчитанные для двух групп с различным контрольным возрастом: *1*, *2*, *3* – варианты трендов с контрольным возрастом 128 лет; *4*, *5*, *6* – варианты трендов с контрольным возрастом 64 года.

По оси абсцисс – возраст годичного кольца, годы; по оси ординат – площадь годичного прироста ранней древесины в относительных квадратных единицах.

Fig. 9. Trends of the annual earlywood increments.

(a) Trends of the radial annual earlywood increment. *1*, *2*, *3* – different trends with various value decrease rate beyond the reference zone.

X-axis – normalized age; Y-axis – relative annual radial earlywood increment in terms of area.

(b) Trends of the annual earlywood area increments plotted relating to their radial increments specified in the versions shown in Fig. 9, A, calculated for two groups with different control ages: *1*, *2*, *3* – different trends with control age 128 years; *4*, *5*, *6* – different trends with control age 64 years.

X-axis – tree-ring age, years; Y-axis – relative annual earlywood increment in terms of area.

Для двух значений контрольного возраста, равных 64 и 128 годам, были рассчитаны шкалы нормированного возраста. На их основе, используя относительные значения радиального годичного прироста ранней древесины, с помощью регрессионного уравнения, характеризующего соотношения поздней и ранней древесины и нормированного времени в варианте “Var 0” (табл. 1), были определены для каждого года относительные значения приростов ранней и поздней древесины, общий годичный прирост и соответствующие значения годичного прироста площади ранней древесины (рис. 9b).

При равных относительных значениях годичного прироста ранней древесины и едином характере ее взаимосвязи с размером поздней древесины в процессе жизненного цикла камбиальной зоны форма тренда годичного прироста площади ранней древесины не зависит от продолжительности жизнедеятельности. В приведенном примере с контрольными возрастами в 64 и 128 лет тренды различаются по абсолютным значениям, но аналогичны по форме.

После реперной зоны динамика прироста ранней древесины по площади в пределах одного варианта соотношения поздней и ранней древесины зависит от интенсивности понижения ее радиального прироста. Стабильное уменьшение радиального прироста обусловлено понижением ростовой активности камбиальной зоны и является определенной характеристикой ее состояния. При этом увеличение или уменьшение годичного прироста по площади ранней древесины может отражать общее состояние проводящей структуры, обеспечивающей объем вертикального тока метаболитов. У дуба формирование зоны ранней древесины играет особо важную роль, так как ее проводящая способность полностью сохраняется только в течение года ее формирования (Zimmermann, 1983).

Процесс увеличения или уменьшения годичного прироста площади ранней древесины при стабильном уменьшении радиального прироста зависит как от динамики общего годичного прироста древесины, так и от размеров периметра ствола. У старых деревьев, при заметном уменьшении радиального прироста ранней древесины, но при большом диаметре ствола, площадь годичного прироста ранней древесины со временем может не только оставаться стабильной, но и увеличиваться. Можно предположить, что сохранение определенного функционального равновесия между приростами ранней древесины по радиусу и по площади есть необходимое условие для под-

Таблица 2. Размерные показатели 12 модельных деревьев
Table 2. Size parameters of 12 model trees

Показатели Data	Среднее арифметическое Mean	Минимум Minimum	Максимум Maximum
Диаметр ствола на высоте 1.3 метра без коры, см Trunk diameter at a height of 1.3 m without bark, cm	38 ± 11.0	16	99
Высота, м Height, m	24 ± 6.9	18	33
Возраст, лет Age, years	111 ± 17.9	61	230

держания стабильной жизнеспособности деревьев дуба.

II. Ствол дерева

Для изучения особенностей развития участков камбиальных зон, расположенных на разной высоте ствола, были отобраны 12 модельных деревьев, имеющих величину соотношения ширины поздней и ранней древесины равную или близкую к 0.4, позволяющую определить контрольный возраст. Общая характеристика модельных деревьев приведена в табл. 2.

Высоты и диаметры стволов без коры на 1.3 м у модельных деревьев показаны на рис. 10a. Всего на разной высоте ствола модельных деревьев было взято 74 поперечных среза. Соотношение реального, на момент взятия модели, и контрольного возрастов для анализируемых участков камбиальных зон приведено на рис. 10b. Между ними наблюдается определенное различие. Вместе с тем, значения реального и контрольного возраста у отдельно взятых участков камбиальных зон близки между собой. Коэффициент корреляции составляет: r = 0.9. Можно предположить, что данные деревья находились на заключительных этапах своего онтогенеза.

Для сравнительного анализа участков камбиальных зон, расположенных на разной высоте по стволу модельного дерева, значения по высоте перевели в относительные нормированные величины – "$H_{\text{nor.}}$", рассчитанные как отношение конкретной высоты участка камбиальной зоны к общей высоте дерева.

На рис. 11a представлено распределение значений контрольного возраста участков камбиальных зон по нормированной высоте ствола модельных деревьев.

По стволу дерева от комля к вершине наблюдается тенденция к уменьшению величины кон-

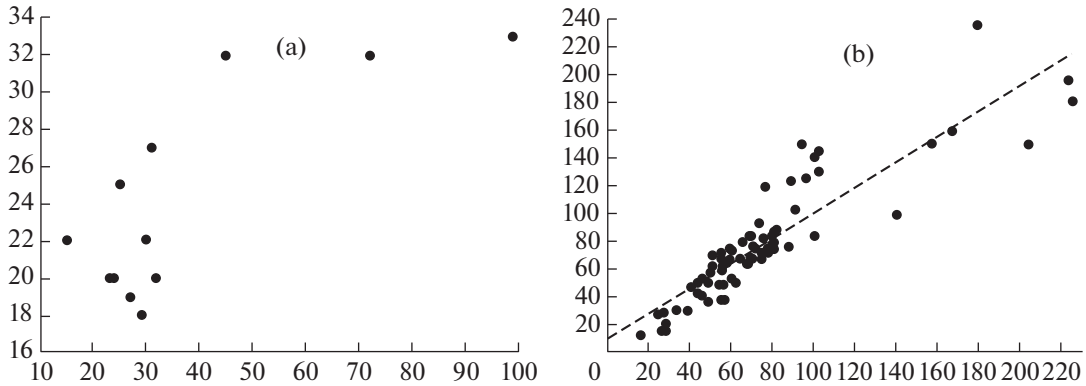

Рис. 10. (a) Диаметр без коры и высота 12 модельных деревьев.
По оси абсцисс – диаметр без коры на высоте 1.3 м, см; по оси ординат – высота дерева, м.
(b) Реальный возраст и контрольный возраст 74 участков камбиальных зон модельных деревьев.
По оси абсцисс – реальный возраст, годы; по оси ординат – контрольный возраст, годы.
Fig. 10. (a) Trunk diameter without bark and the height of 12 model trees.
X-axis – diameter without bark at a height of 1.3 m, cm; Y-axis – tree height (m).
(b) Actual/control age of 74 cambium portions of model trees.
X-axis – actual age, years; Y-axis – control age, years.

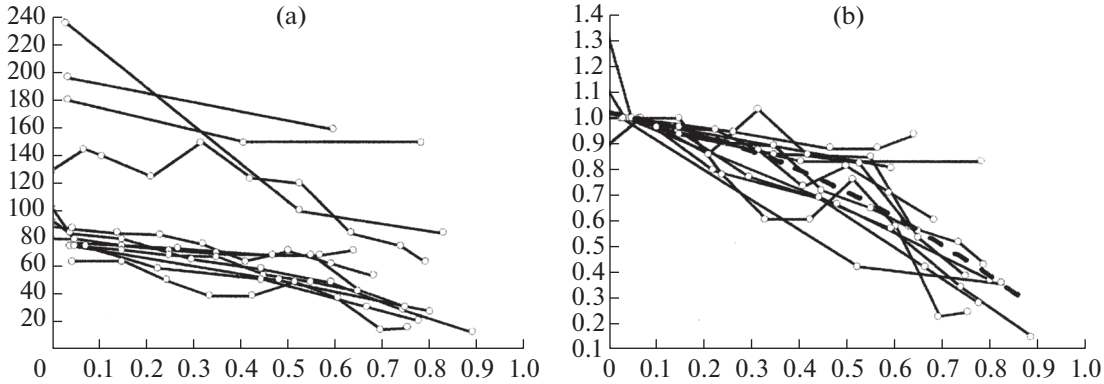

Рис. 11. Распределение значений контрольного возраста для 74 участков камбиальных зон по высоте ствола 12 модельных деревьев.

(a) По оси абсцисс – высота дерева, относительные значения; по оси ординат – контрольный возраст, годы.

(b) По оси абсцисс – высота дерева, относительные значения; по оси ординат – контрольный возраст, относительные значения.

Fig. 11. Distribution of the control age values for 74 cambium portions in respect to the trunk height of 12 model trees.

(a) X-axis –relative tree height; Y-axis – control age, years.

(b) X-axis – relative tree height; Y-axis – relative control age.

трольного возраста участков камбиальных зон. Поскольку у разных деревьев на одной и той же относительной высоте абсолютные значения контрольного возраста не одинаковы, контрольный возраст участков камбия в пределах ствола дерева также был переведен в относительные нормированные единицы – "$A_{\text{con. stand.}}$", рассчитанные как отношение контрольного возраста конкретного участка камбиальной зоны к контрольному возрасту участка камбиальной зоны на высоте 1.3 м (рис. 11b). Относительная величина контрольного возраста участков камбиальных зон с увеличением высоты по стволу дерева достоверно уменьшается, коэффициент корреляции $r = -0.85$ при $P = 0.05$.

Тренд данной зависимости описывается формулой полинома № 11.

$$A_{\text{con.stand.}} = 1.0221 - 0.3131H_{\text{nor.}} + 0.5964H^2_{\text{nor.}}. \quad (11)$$

Уменьшение величины контрольного возраста локальных участков камбиальных зон по направлению от комля к вершине ствола дерева свидетельствует о закономерном сокращении периода их развития. Эти данные подтверждают вывод, сделанный Кренке (Krenke, 1940) о том, что однотипные метамерные части одного растения обладают различной скоростью старения, так как, имея различный собственный возраст, они в процессе своего развития приходят в конечном итоге к равному функциональному состоянию. Л.А. Лебеденко (Lebedenco, 1955, 1959) указывает, что с увеличением возраста и высоты ствола дуба скорость старения и формирования признаков зрелой древесины в пределах отдельных участков камбиальных зон возрастает.

Согласно теории Кренке (Krenke, 1940) имеющийся на данный момент наличный потенциал жизнеспособности для любой части растения равен исходному общему потенциалу минус использованная его доля за истекший срок жизни. Это положение справедливо как для метамеров, формируемых апикальной первичной меристемой стебля, так и для производных камбия, то есть вторичной латеральной меристемы. Контрольный возраст участка камбиальной зоны в определенной степени является аналогом понятия потенциала жизнеспособности. Его значение по высоте ствола согласно данной теории должно закономерно изменяться. Поэтому следует ожидать, что для ствола в целом соотношение контрольных возрастов камбиальных зон представляет собой некую заданную величину, которая на любой его высоте равна сумме, состоящей из количества лет, прошедших до момента достижения апикальным побегом данной высоты, и значения контрольного возраста участка камбиальной зоны, сформированной на данной высоте. В этом случае контрольный возраст участка камбиальной зоны в нижней части ствола наиболее полно характеризует общий контрольный возраст дерева. Для сравнительного анализа динамики контрольного возраста по высоте у различных стволов их значения были преобразованы в относительные величины, которые были получены как частное от деления суммы значений контрольного возраста конкретного участка камбиальной зоны на определенной высоте и предшествующего ей возраста ствола на контрольный возраст участ-

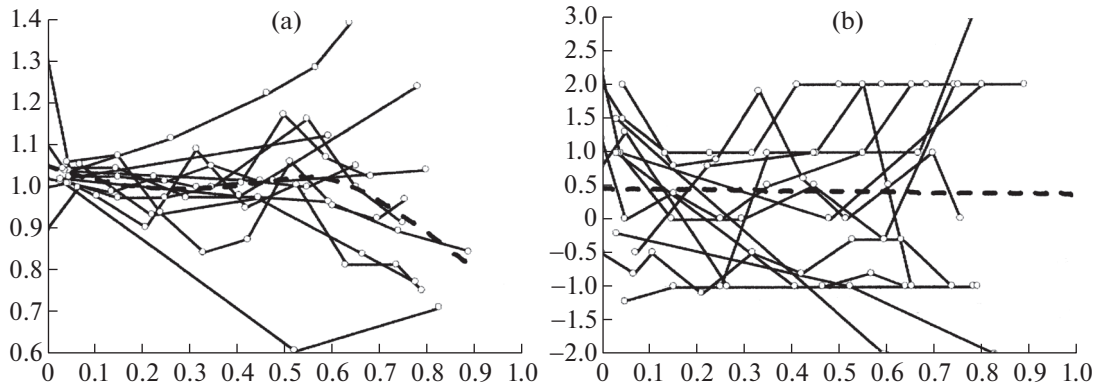

Рис. 12. (a) Значение расчетного комплексного возраста для участков камбиальных зон на различной высоте ствола у 12 модельных деревьев.

(b) Значения вариантов связи соотношения ширины поздней и ранней древесины, выраженные в баллах, с нормированным возрастом для участков камбиальных зон на различной высоте ствола 12 модельных деревьев.

По оси абсцисс – высота модельного дерева, относительные значения; по оси ординат: (a) значение расчетного комплексного возраста участка камбиальной зоны; (b) значение баллов для вариантов связи соотношения ширины поздней и ранней древесины и нормированного возраста.

Fig. 12. (a) Combined tree age estimation for cambium portions located at different trunk height of 12 model trees.

(b) Types of relationship between latewood/earlywood width ratio specified as scores and normalized age for cambium portions of 12 model trees.

X-axis – relative height of model tree; Y-axis: (a) estimated combined age of cambial portions; (b) score number for the types of relationship between the latewood/earlywood width ratio and the normalized age.

ка камбиальной зоны из нижней части ствола (формула 12). В случае если проверяемая гипотеза справедлива, то частное от такого деления должно быть близко к единице. Обозначим данное значение как комплексный возраст:

$$F = \frac{(A_{\text{con.}n} + A_n)}{A_{\text{con.1.3}}}, \qquad (12)$$

где F – расчетный комплексный возраст соответствующей определенному (n) участку камбиальной зоны ствола; $A_{\text{con.}n}$ – контрольный возраст участка камбиальной зоны на данной (n) высоте ствола; A_n – возраст ствола до высоты данной (n) зоны прироста; $A_{\text{con.1.3}}$ – контрольный возраст участка камбиальной зоны на высоте 1.3 м.

На рис. 12a приведено распределение значений комплексного возраста участков камбиальных зон по относительной высоте ствола у 12 модельных деревьев.

Количество участков камбиальных зон, расположенных выше 1.3 м, равно 56. Среднее для них значение комплексного возраста равно: 0.99 ± ± 0.018 при лимитах 0.6–1.4. Оно близко к гипотетической величине, равной 1.0. Фактическая величина нормированного отклонения составляет: t = 0.55. Данное значение меньше стандартного нормированного отклонения равного: t = 1.96 при P = 0.05, что указывает на принадлежность анализируемых данных к одной генеральной совокупности в пределах нормального распределения (Lakin, 1973). Этот результат не отвергает выдвинутую гипотезу о наличии некоторого общего возрастного максимума, когда различные по высоте ствола участки камбиальных зон одновременно достигают контрольного возраста. Он согласуется с выводом Кренке (Krenke, 1940) о зависимости потенциала жизнеспособности отдельных метамеров от времени их формирования по отношению к общему периоду жизни растения. В этом плане контрольный возраст в нижней части ствола можно рассматривать как показатель, характеризующий возрастное состояние всего ствола в целом.

На рис. 12b представлено распределение балльных значений, характеризующих варианты связи соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом, для участков камбиальных зон, расположенных по относительной высоте стволов модельных деревьев. Как видно, в стволе дерева могут формироваться камбиальные зоны, существенно различающиеся по значениям вариантов связи соотношения ширины поздней и ранней древесины в годичном кольце, включая все возможные варианты от “Var-2” до “Var 2”.

Результаты анализа, приведенные на рис. 11a, 11b и 12a, 12b, указывают на то, что макроструктура годичных колец ствола дуба черешчатого в течение его онтогенеза формируется под влиянием двух факторов. С одной стороны, участки камбиальных зон на разной высоте ствола относительно синхронно завершают этапы своего развития, что предполагает закономерное уменьшение

Таблица 3. Характеристика модельных деревьев
Table 3. Characteristics of model trees

Таксационные параметры ствола Taxation parameters of a trunk					Характеристики камбиальной зоны Characteristics of a cambial zone					
1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*	9*	10*	11*
1	32	72	Живое Alive	231	1.3	226	36.0	180	1.20	1.0
					13	204	25.7	150	0.86	–1.0
					25	157	13.5	150	0.50	–1.0
2	33	100	Усохшее Dried	185	1.3	180	49.3	235	1.70	–0.2
					17	141	20.7	100	1.15	–1.0
					27	101	5.0	84	0.47	–2.0
3	19	27	Живое Alive	107	1.3	103	13.5	145	0.70	–0.8
					8	89	10.3	150	0.75	–0.8
					15	57	3.3	63	0.36	–1.0
4	18	16	Усохшее Dried	74	1.3	69	8.1	64	0.22	2.0
					7	55	7.0	39	0.18	1.9
					16	27	2.3	16	0.14	0.0

Примечание. 1* – № модели; 2* – высота, м; 3* – диаметр на 1.3 м без коры, см; 4* – состояние дерева; 5* – возраст дерева, лет; 6* – высота участка камбиальной зоны, м; 7* – возраст участка камбиальной зоны, лет; 8* – радиус ствола без коры, см; 9* – контрольный возраст, лет; 10* – максимальное значение радиального прироста ранней древесины, мм; 11* – варианты отношения нормированного возраста и соотношения ширины поздней и ранней древесины, баллы.

Note. 1* – № of model; 2* – height, m; 3* – diameter at 1.3 m without bark, cm; 4* – vital state of tree; 5* – age of tree, years; 6* – height of the cambial zone portion, m; 7* – age of the cambial zone portion, years; 8* – trunk radius without bark, cm; 9* – control age, years; 10* – maximum value of the earlywood radial growth, mm; 11* – versions of relationship between the normalized age and the latewood / earlywood width ratio, points.

со временем доли поздней древесины (рис. 11a, 11b). С другой стороны, соотношение поздней и ранней древесины в разных частях ствола может быть различным.

Ниже приведены параметры годичных радиальных приростов, сформированных камбиальными зонами в нижней, средней и верхней части ствола у 4 моделей (табл. 3).

Между локальными камбиальными зонами в пределах одного дерева на разной высоте ствола наблюдаются различия по следующим показателям: контрольный возраст, максимальный размер годичного радиального прироста ранней древесины в реперной зоне, вариант взаимосвязи соотношения ширины поздней и ранней древесины с нормированным возрастом. Контрольный возраст участков камбиальных зон ствола на высоте 1.3 м варьирует от 64 до 235 лет, что указывает на существенные различия в продолжительности онтогенеза модельных деревьев.

На рис. 13 представлены данные по соотношению нормированного возраста участков камбиальных зон на разной высоте стволов 4 модельных деревьев в процессе их роста.

Характер изменения нормированного возраста участков камбиальных зон по стволу дерева имеет ряд общих закономерностей. В большинстве случаев их значения со временем сближаются и в графическом изображении даже пересекаются. Это значит, что до пересечения нормированного возраста вышерасположенные по стволу участки камбиальных зон находятся на более ранних этапах развития, а после пересечения они выравниваются или становятся в стадийном отношении более старыми. Время таких пересечений зависит от индивидуальных особенностей дерева. На тот факт, что у молодых деревьев вышерасположенные участки камбиальных зон по развитию являются более молодыми, чем нижние, указывает ряд авторов (Wimmer, 1994; Zobel, Jett; 1995).

Нормированный возраст участка камбиальной зоны позволяет выделить три периода ее функционального состояния. До величины нормированного возраста равного 0.2–0.3 наблюдается потенциальное увеличение размеров радиального прироста ранней древесины и, соответственно, период активного роста. Далее, до значения 0.8 – время активной жизнедеятельности, но одновременно это и период старения. У большинства отмерших деревьев значение конечного нормированного возраста участков камбиальных зон находится в пределах: 0.8–1.4. Этот диапазон может

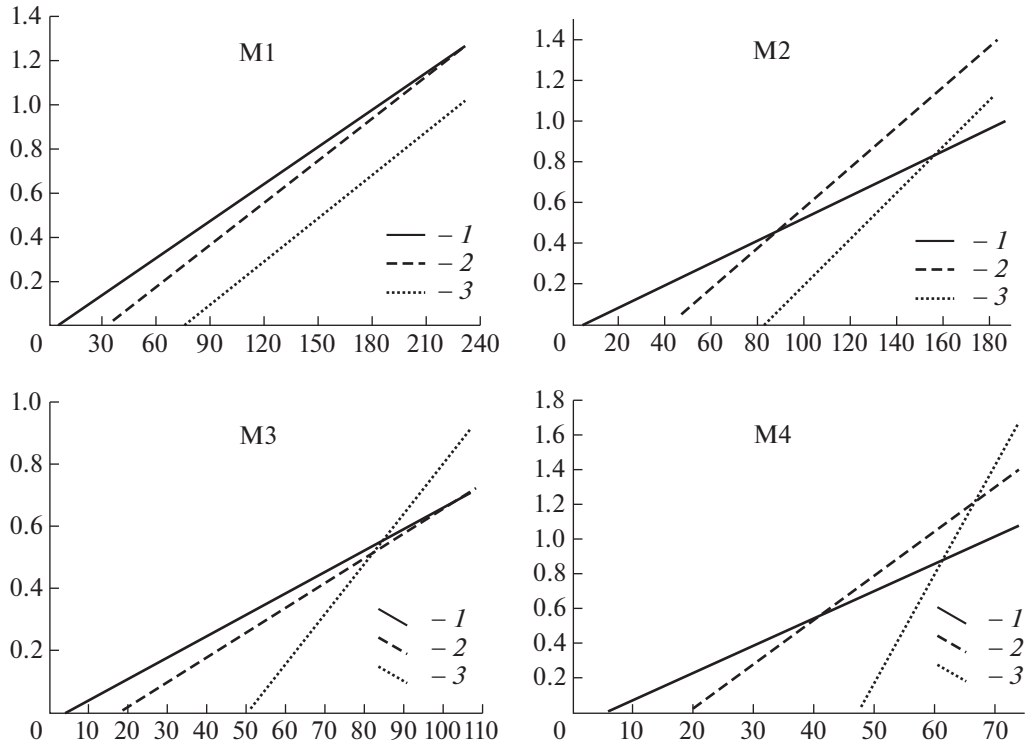

Рис. 13. Изменение нормированного возраста участков камбиальных зон, расположенных на разной высоте ствола, в течение жизни дерева.

М – 1, 2, 3, 4 – номер модели. *1*, *2*, *3* – высота расположения участка камбиальной зоны по стволу. *1* – 1.3 м; *2* и *3* соответственно: М1 – 13 и 25 м; М2 – 17 и 27 м; М3 – 8 и 15 м; М4 – 7 и 16 м.

По оси абсцисс – возраст дерева, год; по оси ординат – значение нормированного возраста.

Fig. 13. Normalized age of cambium portions located at different trunk height through the tree life.

M – 1, 2, 3, 4 – model number. *1*, *2*, *3* – location of the cambium portion at the trunk height. *1* – 1.3 m; *2* and *3*, respectively: M1 – 13 and 25 m; M2 – 17 and 27 m; M3 – 8 and 15 m; M4 – 7 and 16 m.

X-axis – tree age, years; Y-axis – normalized age.

служить ориентиром при оценке возрастного состояния деревьев дуба черешчатого с повышенной вероятностью отмирания. Интенсивность развития деревьев в онтогенезе может быть различной. Дерево дуба может достичь контрольного возраста, и, соответственно, нормированного возраста равного 1, характеризующих период возможного скорого отмирания, как в возрасте около 200 лет (рис. 13, М1), так и в возрасте около 70 лет (рис. 13, М4).

Ствол дерева представляет собой целостную функциональную систему. Вместе с тем, в различные периоды жизни отдельные участки в комлевой и вершинной его части могут существенно различаться по своему состоянию. На графиках рис. 13 в позиции М1 и М3 представлены живые деревья, а в позиции М2 и М4 усохшие. У усохших деревьев в последние годы все участки камбиальных зон ствола по значению нормированного возраста были близки или выше единицы, особенно в верхней части. Вероятнее всего эти деревья испытывали ослабление по вершинному типу. Дерево М1 живое, но камбиальные зоны имеют нормированный возраст 1 и выше. Вероятно, дерево находилось в критическом состоянии. Дерево М3 более благополучно, но нормированный возраст вершины приближается к 1, что предполагает начало процессов значительного ослабления.

Таким образом, сравнительный анализ нормированного возраста участков камбиальных зон по высоте ствола позволяет дать общую оценку этапов развития дерева дуба в различные периоды его жизни.

Рассматривая процессы формирования ранней и поздней древесины в стволе дуба черешчатого в качестве критерия состояния, следует отметить следующие на первый взгляд противоречивые связи между характером прироста и особенностями роста дерева. С одной стороны, в лучших условиях роста деревья дуба формируют больший процент поздней древесины (Korovin, Oganesyants, 2007), а в процессе старения или ослабления дерева доля поздней древесины

уменьшается. Вместе с тем, как показано выше, деревья изначально могут заметно различаться по данному признаку (табл. 1 и 3).

Наблюдается прямая зависимость между размером поздней древесины предшествующего года и размером ранней древесины последующего года (Belov, 1987; Tikhomirov, 1989). Это связано с тем, что условия роста предшествующего года во многом определяют интенсивность формирования поздней, а в следующем году и ранней древесины. Прослеживается прямая связь между содержанием крахмала в заболони осенью предыдущего года и приростом ранней древесины последующего года (Rubtsov, Utkina, 2008). Вместе с тем, не прослеживается четкой взаимосвязи между максимальными размерами радиального годичного прироста ранней древесины в реперной зоне и такими признаками, как доли поздней древесины в годичном кольце (рис. 8a) и контрольным возрастом (рис. 8b).

Вопрос заключается в том, насколько величина годичного прироста и доля поздней древесины могут служить показателем состояния дуба? С одной стороны, их уменьшение наблюдается у ослабленных и стареющих деревьев, вместе с тем, в природе существуют нормально развивающиеся деревья, значительно различающиеся по данным признакам. Для одних деревьев одинаковые значения признака служат показателями их ослабления, для других они являются нормой.

Данные противоречия можно устранить, если предположить в качестве гипотезы, что в начальный период жизнедеятельности участка камбиальной зоны формируется определенный тип нормы реакции генотипа с характерным для нее уровнем метаболической активности, определяющий затем величину соотношения размеров поздней и ранней древесины. Под нормой реакции генотипа понимается наследственно обусловленная амплитуда возможных изменений в реализации генотипа, которая определяет число и характер возможных вариантов фенотипа, или модификаций, при различных условиях внешней среды (Dudka et al., 1984). Как отмечал П.Б. Раскатов (Raskatov, 1979), норма реакции имеет приспособительный характер к воздействию различных факторов. Выделенные варианты взаимосвязи показателя отношения приростов с нормированным возрастом указывают на существенное различие камбиальных зон по данному признаку в течение всего периода их жизнедеятельности (рис. 4a), которое может наблюдаться как между деревьями, так и в пределах одного ствола (рис. 12b).

Существенное различие в соотношении поздней и ранней древесины в годичных кольцах наблюдается и на разной высоте одного ствола (рис. 12b). Условия деятельности камбиальных зон в стволе могут зависеть от состояния ветвей кроны. В литературе имеются данные, указывающие, что между суммой площадей сечения ветвей первого порядка и массой фракции крон, включая скелет и листья, существует очень тесная связь (Gul'be et al., 1988). У деревьев дуба черешчатого с более развитой кроной формируется больший радиальный размер ранней и поздней древесины, чем у деревьев с менее развитой кроной (Kaplina, 2019).

Формирование древесины в годичном кольце происходит под воздействием различных стимуляторов роста. Важнейшими из них являются гормоны, играющие определенную роль в формировании годичных колец в зависимости от зоны развития, в которой они действуют. Градиент распределения по стволу ауксина и гиббереллина во многом определяет структуру годичного кольца (Menailo, 1987; Buttò et al., 2020). Как указывает R. Aloni (2007), ауксин является основным гормональным сигналом, контролирующим образование древесины. Он в основном производится в молодых побегах, движется вниз через камбий и стимулирует формирование древесины. Уменьшение концентрации ауксина вызывает изменения состава и плотности древесины. Молодая древесина на деревьях индуцируется молодыми листьями, в то время как взрослая древесина может образовываться дальше от этих листьев. Цитокинин от корней движется вверх, увеличивает чувствительность камбия к сигналу ауксина и стимулирует деление камбиальных клеток. Гиббереллин способствует удлинению побегов и образованию длинных волокон и трахеид. Центробежное движение этилена из дифференцирующихся клеток ксилемы наружу к коре индуцирует радиальные сосудистые лучи. Johnsson C. et al. (2019) пришли к выводу, что образование древесины регулируется интегрированным сочетанием как ауксина, так и гиббереллиновой кислоты.

При этом выдвинуто мнение, что переход от ювенильной древесины к зрелой ее форме контролируется уменьшающимся вниз градиентом ауксина. Повышенная концентрация ауксина увеличивает активность камбиальной зоны и интенсивность формирования ксилемы (Uggla, Mellerowitcz et al., 1998). Количество сахара, его доступность в зоне камбия влияют на формирование структуры древесины. Резкие градиенты концентрации сахаров предполагают роль передачи сигналов в процессе формирования структуры сосудов у сосны и образованию ранней и поздней древесины (Uggla et al., 2001). Моделирование позволяет лучше понять роль сахаров в процессе формирования древесины. По данным Cartenì F. et al. (2018) модель достоверно воспроизводит анатомические особенности и кинетику трахеид четырех видов хвойных. В начале вегетационного периода низкая доступность сахара в

камбии приводит к медленному отложению стенки, что позволяет растянуть время увеличения, таким образом, получаются большие клетки с тонкими стенками (т.е. ранняя древесина). В конце лета и в начале осени из-за высокой доступности сахара образуются более узкие клетки с толстыми клеточными стенками (т.е. поздняя древесина).

В этой связи логично сделать предположение, что состояние ветвей, степень их облиственности определяет количество ауксина, поступающего в ствол дерева, и оказывает влияние на процесс формирования ранней и поздней древесины и их соотношение. Имеются данные о генетическом контроле формирования древесины. Результаты изучения генома древесных растений подтверждают роль генов на разных этапах формирования древесины и на взаимосвязанное функционирование различных меристем (Schrader, 2003; Groover, Robischon, 2006). Выделены два гена MADS-бокса, которые регулируют активность сосудистого камбия и вторичный рост, модулируя гомеостаз ауксина у рода *Populus* (Zhu et al., 2018).

Обобщая данные литературы о формировании ранней и поздней древесины в стволе дерева, можно сделать вывод, что этот процесс является следствием взаимосвязи многих внутренних факторов, таких как продуцирование, взаимосвязь и концентрация различных гормонов и углеводов, состояния дерева и его ветвей, генетического контроля. Представленные в статье данные указывают на регулирующую роль этих процессов со стороны целостной системы дерева, как в пределах ствола, так и во времени. С увеличением высоты ствола дуба формирование ранней и поздней древесины в процессе прохождения возрастных стадий от ювенильной к зрелой и затем стареющей ускоряется. В результате к моменту глубокой старости ствола по всей его высоте камбиальные зоны находятся в примерно одинаковом состоянии завершения своего возрастного развития.

ВЫВОДЫ

В течение жизнедеятельности участка камбиальной зоны отношение радиальных приростов поздней древесины к ранней уменьшается, стремясь к нулю. Предложено понятие контрольного возраста, при котором для дуба черешчатого соотношение средних значений радиального годичного прироста поздней древесины к ранней древесине равно 0.4, что соответствует состоянию деревьев с повышенной вероятностью его отмирания.

Нормированный возраст, определяемый как отношение возраста годичного кольца к контрольному возрасту, позволяет дать различным камбиальным зонам сравнительную оценку в относительных величинах по возрастным периодам их жизнедеятельности и старения. В онтогенезе он изменяется от 0.1 до 1.0 и выше. До значения равного 0.3 наблюдается закономерное увеличение прироста ранней древесины по радиусу и по площади. Далее радиальный прирост ранней древесины постепенно уменьшается, а прирост по площади может быть различным, увеличиваться или уменьшаться. При значении нормированного возраста близкого к единице высока вероятность отмирания дерева.

Камбиальные зоны при одинаковом нормированном возрасте могут существенно различаться по величине отношения приростов. Для оценки подобного различия в пределах возможного спектра изменений было выделено пять равномерно отдаленных трендов, описывающих варианты связи отношения приростов и нормированного возраста за период от 0.1 до 1.0. Этим трендам присвоены балльные значения, позволяющие более детально характеризовать промежуточные варианты. Приведена методика расчета указанных трендов.

Не наблюдается тесной взаимосвязи между продолжительностью жизни участка камбиальной зоны и максимальной величиной радиального годичного прироста ранней древесины в период ее наиболее интенсивного роста.

В начальный период жизнедеятельности камбиальных зон, при нормированном возрасте в пределах его значений 0.1–0.3, происходит увеличение радиального прироста ранней древесины до некоторого максимума, после которого наблюдается уменьшение ее прироста. При этом характер формирования годичного прироста площади ранней древесины, ее увеличение или уменьшение, зависит от интенсивности понижения радиального прироста ранней древесины.

В стволе дерева по направлению от комля к вершине ускоряются процессы старения локальных участков камбиальных зон, так как, различаясь по календарному возрасту, они примерно одновременно достигают контрольного возраста. Этот факт указывает на существование общего механизма, регулирующего жизнедеятельность участков камбиальных зон ствола дерева в процессе его онтогенеза. Контрольный возраст участков камбиальных зон, расположенных в нижней части ствола, более полно отражает общий период развития дерева.

На разной высоте ствола в однотипные периоды развития участков камбиальных зон средние значения соотношения годичного прироста поздней и ранней древесины могут быть различными.

Деревья дуба черешчатого в процессе онтогенеза могут существенно различаться по скорости

своего развития. Критерием такого процесса служат значения нормированного возраста для участков камбиальных зон на различной высоте ствола.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН А.Ф. Ильюшенко за ценные консультации, И.А. Уткиной и В.В. Рубцову за критический просмотр рукописи и ценные замечания, Д.А. Алексееву за активную помощь в подготовке настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Aloni R. 2007. Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees. – In: The compromised wood workshop. P. 1–22.

[Belov] Белов А.Н. 1987. Соотношение прироста ранней и поздней древесины в очагах массового размножения насекомых фитофагов. – Изв. ТСХА. 4: 192–201.

Bigler C.J. 2003. Growth-dependent tree mortality: ecological processes and modeling approaches based on tree-ring data: A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology Zurich for the degree of Doctor of Sciences, co-examiner. Diss. ETH No. 15145. 131 p.

Bigler C., Bugmann H. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. – Ecol. Appl. 14: 902–914.

Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. – J. Ecol. 60: 849–872.

Buttò V., Deslauriers A., Rossi S., Morin H., Rozenberg P., Shishov V. 2020. The role of plant hormones in tree-ring formation. – Trees – structure and function. 34 (2): 315–335.

Cartenì F., Deslauriers A., Rossi S., Morin H. 2018. The Physiological Mechanisms Behind the Earlywood-To-Latewood Transition: A Process-Based Modeling Approach. – Frontiers in Plant Science. 9:1053: 1–12.

[Chailakhyan] Чайлахян М.Х. 1980. Целостность организма в растительном мире. – Физиология растений. 27 (5): 917–941.

[Chevedaev] Чеведаев А.А. 1963. Дуб, его свойства и значение. М. 234 с.

Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. – European Journal of Forest Research. 124 (4): 319–333.

[Dudka] Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Блюм О.Б., Зиман С.Н., Мусатенко Л.И., Брайон А.В., Лагутина А.В. 1984. Словарь ботанических терминов. Киев. 308 с.

[Elagin] Елагин И.Н. 1962. Методика изучения процессов формирования годичного кольца у дуба. – В кн.: Физиология древесных растений. М. С. 262–275.

[Ezau] Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 1. М. 224 с.

Groover A., Robischon M. 2006. Developmental mechanisms regulating secondary growth in woody plants. – Curr. Opin. Plant Biol. 9 (1): 55–58.

[Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1962. Зависимость строения годичного кольца древесины от развития побегов у дуба. – В кн.: Физиология древесных растений. М. С. 246–261.

[Gul'be] Гульбе Т.А., Рождественский С.Г., Уткин А.И., Каплина Н.Ф., Гульбе Я.И., Ермолова Л.С. 1988. Связь между массой кроны и суммой площадей сечения ветвей первого порядка у деревьев разных пород. – В кн.: Анализ продуктивной структуры древостоев. М. С. 28–48.

Johnsson C., Jin X., Xue W., Dubreuil C., Lezhneva L., Fischer U. 2019. The plant hormone auxin directs timing of xylem development by inhibition of secondary cell wall deposition through repression of secondary wall NAC-domain transcription factors. – Physiol. Plant. 165 (4): 673–689.

[Kaplina] Каплина Н.Ф. 2019. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого. – В кн.: Вестник Поволжского гос. технологического ун-та. Серия: лес, экология, природопользование. 2 (42): 17–25

[Korovin, Oganesyants] Коровин В.В., Оганесянц Л.А. 2007. Дуб в лесоводстве и виноделии. М. 480 с.

[Kosichenko] Косиченко Н.Е. 1999. Влияние генотипа – среды на формирование микроструктуры стебля и диагностика технических свойств, роста и устойчивости древесных растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж. 40 с.

[Krenke] Кренке Н.П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М. 136 с.

[Lakin] Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М. 343 с.

[Lebedenco] Лебеденко Л.А. 1955. Онтогенез древесины корней и стволов некоторых представителей порядка букоцветных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 21 с.

[Lebedenco] Лебеденко Л.А. 1959. Формирование древесины корней и ствола у дуба восточного (*Quercus macranthera* F. et M.). – Биол. науки. Науч. доклады высшей школы. 2: 131–162.

Leprovost G., Stokes A. 2001. Wood Formation in Trees. – Plant Physiol. 127: 1513–1523.

[Lovelius] Ловелиус Н.В. 1979. Изменчивость прироста деревьев. Л. 232 с.

[Menailo] Менайло Л.Т. 1987. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск. 184 с.

[Mikhailov] Михайлов М.М. 1959. Физико-механические свойства древесины дуба Чувашской АССР у деревьев различного возраста. – Науч. докл. высш. школы. Лесоинженерное дело. 1: 160–163.

[Palandzhyan] Паланджян В.А. 1989. Структурно-функциональные изменения древесины в онтогенезе растения. – Биологич. журн. Армении. 42 (3): 181–186.

[Raskatov] Раскатов П.Б. 1950. О зависимости структуры годичных колец древесины от онтогенеза образовательных тканей. – Докл. АН СССР. Новая серия. 71 (4): 749–751.

[Raskatov] Раскатов П.Б. 1956. Анатомические исследования древесины в целях познания закономерностей онтогенеза дерева. – В сб.: Науч. зап. Воронежского лесотехнического ин-та. Воронеж. 15. С. 163–176.

[Raskatov] Раскатов П.Б. 1979. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников. Воронеж. 181 с.

Rohner B. 2012. Growth and mortality of oak (*Quercus* spp.): a combined analysis of monitoring and tree-ring data from Swiss forest reserves: A dissertation submitted to ETH ZURICH for the degree of Doctor of Sciences presented by DISS. ETH NO. 20595. 145 p.

[Rubtsov, Utkina] Рубцов В.В., Уткина И.А. 2008. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М. 302 с.

[Rusalenko] Русаленко А.И. 1986. Годичный прирост деревьев и влагообеспеченность. Минск. 238 с.

[Samtsov] Самцов А.С. 1966. Периодичность роста и формирование структуры древесины рано и поздно распускающихся форм дуба черешчатого в БССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск. 22 с.

[Savina] Савина А.В. 1941. Влияние рубок ухода на строение древесины дуба. – В сб.: Физиологические исследования древесных пород. ВНИИЛХ. Вып. 21. Пушкино. С. 137–144.

[Savina] Савина А.В. 1956. Физиологическое обоснование рубок ухода. М.– Л. 74 с.

Schrader. J. 2003. Developmental Biology of Wood Formation – Finding Regulatory Factors Through Functional Genomics: Diss. ... Doct. Sci. 60 p. ISSN. 1401–6230. ISBN 91-576-6526-5

[Shiyatov] Шиятов С.Г. 1973. Дендрохронологическая шкала кедра сибирского на северной границе его произрастания в долине р. Таз. – Лесоведение. 4: 40–45.

[Shiyatov] Шиятов С.Г. 1986. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М. 136 с.

[Shirnin] Ширнин В.К. 1986. Селекция дуба черешчатого на качество древесины. – В сб: науч. тр. Селекция и семеноводство дуба черешчатого. Воронеж. С. 40–52.

StatSoft Statistica 7.0.61.0 En. 2006. Platform: Windows.

[Tikhomirov] Тихомиров А.В. 1989. Структура радиального годичного прироста как показатель состояния дуба черешчатого. – В кн.: Состояние дубрав лесостепи. М. С. 77–97.

Uggla C., Magel E., Moritz T., Sundberg B. 2001. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine. – Plant Physiol. 125: 2029–2039.

Uggla C., Mellerowitcz E., Sunberg B. 1998. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. – Plant Physiol. 117: 113–121.

[Vakin] Вакин А.Т. 1954. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса. – Тр. инст. леса АН СССР. 16: 50–109.

[Vikhrov] Вихров В.Е. 1953. Строение и физико-механические свойства ранней и поздней древесины дуба. – Тр. инст. леса АН СССР. 9: 29–38.

[Vikhrov] Вихров В.Е. 1954. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М. 264 с.

Wimmer R. 1994. Structural, chemical and mechanical trends within coniferous trees. – In: Modeling tree-ring development cell structure and environment. Freiburg. P. 2–11.

[Yakovlev] Яковлев Ф.С. 1949. Фитоценологическое и эколого-анатомическое изучение сухостоя дуба. – Тр. Воронежского заповедника. Вып. 3. М. С. 34–69.

[Yatsenko-Khmelewski] Яценко-Хмелевский А.А., Кобак К.И. 1978. Анатомическое строение древесины основных лесообразующих пород СССР. Л. 64 с.

[Zavada] Завада Н.Д. 1983. Дендрохронологический анализ прироста в связи с кумулятивным эффектом дефолиации насаждения. – В кн.: Пути повышения продуктивности лесов Украины и Молдавии. Киев. С. 83–86.

Zhu Y., Song D., Xu P. 2018. A HD-ZIP III gene, PtrHB4, is required for interfascicular cambium development in *Populus*. – Plant Biotechnol. J. 16 (3): 808–817.

Zimmermann M.H. 1983. Xylem structure and ascent of sap. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 143 p.

Zobel B.J., Jett J.B. 1995. Genetics of wood production. Berlin. 337 p.

Zobel B.J., Sprague J.R. 1998. Juvenile wood in forest trees. Berlin. 300 p.

ANNUAL INCREMENT OF EARLYWOOD AND LATEWOOD IN LOCAL PORTIONS OF CAMBIAL ZONE AS INDICATOR OF THE STAGES OF TREE GROWTH AND DEVELOPMENT OF *QUERCUS ROBUR* (FAGACEAE) TRUNK

A. V. Tikhomirov

e-mail: dendrodoctor@yandex.ru

The latewood/earlywood ratio in the annual ring of the *Quercus robur* L. trunk reduces towards zero through the lifetime of a local portion of the cambial zone. The latewood/earlywood radial annual increments ratio is used to characterize such phenomena within the local cambium portion. With its value 0.4, the greatest probability of the tree drying is observed. Accordingly, the term "control age" was introduced, i. e. the age of the annual ring with latewood / earlywood ratio 0.4. Furthermore, the term "annual ring normalized age" was introduced, defined as the relationship between the specific annual ring and the control age. The cambium portion lifespan may vary from several dozens to several hundreds of years. The normalized age allows to analyze cambium zones in similar periods of their development. Meanwhile, the latewood/earlywood ratio of different cambium zones may vary several-fold. In order to analyze them, five types of proportion between the increment ratio and the normalized age, which may be defined in a scoring system, were distinguished. A comparative analysis of the earlywood annual increment formation in terms of radius and area was conducted. Following the initial periods of the earlywood regular annual increment increase in terms of radius and area, their trend behavior may be different. During this period, the earlywood radial increment decreases but the area increment, depending on this decrease intensity, may increase, remain constant or decrease. The analysis of the control age in the local cambium portions at the various trunk height shows that cambium zones through the tree life can be at different stages of their development, but generally they are controlled by the overall ontogenesis rate. The indicators of cambium zones control/normalized age allow to evaluate characteristics of the tree condition it different times of its life.

Keywords: trunk, cambial zone, earlywood, latewood, ontogeny, forecast, English oak, *Quercus robur* L.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses deep gratitude to the staff of the Laboratory of Ecology of Broad-Leaved Forests of the Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences: A.F. Ilyushenko for valuable consultations, I.A. Utkina and V.V. Rubtsov for a critical review of the manuscript and valuable comments, D.A. Alekseev for his active assistance in preparation of this work.

REFERENCES

Aloni R. 2007. Phytohormonal mechanisms that control wood quality formation in young and mature trees. – In: The compromised wood workshop. P. 1–22.

Belov A.N. 1987. The ratio of early- and latewood increments in the areal centers of mass reproduction of pests. – Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy. 4: 192–201 (In Russ.).

Bigler C.J. 2003. Growth-dependent tree mortality: ecological processes and modeling approaches based on tree-ring data: A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology Zurich for the degree of Doctor of Sciences, co-examiner. Diss. ETH No. 15145. 131 p.

Bigler C., Bugmann H. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. – Ecol. Appl. 14: 902–914.

Botkin D.B., Janak J.F., Wallis J.R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. – J. Ecol. 60: 849–872.

Buttò V., Deslauriers A., Rossi S., Morin H., Rozenberg P., Shishov V. 2020. The role of plant hormones in tree-ring formation. – Trees – structure and function. 34 (2): 315–335.

Cartenì F., Deslauriers A., Rossi S., Morin H. 2018. The Physiological Mechanisms Behind the Earlywood-To-Latewood Transition: A Process-Based Modeling Approach. – Frontiers in Plant Science. 9:1053: 1–12.

Chailakhyan M.H. 1980. The integrity of the organism in the plant world. – Plant Physiol. 2 (5): 917–941 (In Russ.).

Chevedaev A.A. 1963. Oak, its properties and significance. Moscow. 234 p. (In Russ.).

Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. – European Journal of Forest Research. 124 (4): 319–333.

Dudka I.A., Wasser S.P., Golubinskii I.N., Shelyag-Sosonko Yu.R., Blyum O.B., Ziman S.N., Musatenko L.I., Braion A.V., Lagutina A.V. 1984. Glossary of botanical terms. Kiev. 308 p. (In Russ.).

Elagin I.N. 1962. Methods of studying the processes of formation of the annual rings of oak. – In: Physiology of woody plants. Moscow. P. 262–275 (In Russ.).

Ezau K. 1980. Anatomy of seed plants. Book 1. Moscow. 224 p. (In Russ.).

Groover A., Robischon M. 2006. Developmental mechanisms regulating secondary growth in woody plants. – Curr. Opin. Plant Biol. 9 (1): 55–58.

Grudzinskaya I.A. 1962. Structure of dependence on the annual rings of wood of oak shoots. – In: Physiology of woody plants. Moscow. P. 246–261 (In Russ.).

Gul'be T.A., Rozhdestvenskii S.G., Utkin A.I., Kaplina N.F., Gul'be Ya.I., Ermolova L.S. 1988. The relationship between the weight of the crown and the sum of cross-sectional area of the first order branches from trees of different species. – In: Analysis of the productive structure of forest stands. Moscow. P. 28–48 (In Russ.).

Johnsson C., Jin X., Xue W., Dubreuil C., Lezhneva L., Fischer U. 2019. The plant hormone auxin directs timing of xylem development by inhibition of secondary cell wall deposition through repression of secondary wall NAC-domain transcription factors. – Physiol. Plant. 165 (4): 673–689.

Kaplina N.F. 2019. Influence of crown development on radial growth of early and late wood of the pedunculate oak trunk. – In: Bulletin of the Volga State University of Technology. Series: forest, ecology, nature management. 2 (42): 17–25 (In Russ.).

Korovin V.V., Oganesyants L.A. 2007. Oak tree in forestry and winemaking. Moscow. 480 p. (In Russ.).

Kosichenko N.E. 1999. Influence of genotype – environment on the formation of the stem of the microstructure and properties of technical diagnostics, growth and sustainability of woody plants: Abstr. ... Diss. Doct. St. Voronezh. 40 p. (In Russ.).

Krenke N.P. 1940. Theory of cyclic aging and rejuvenation of plants and its practical application. Moscow. 136 p. (In Russ.).

Lakin G.F. 1973. Biometrics. Moscow. 343 p. (In Russ.).

Lebedenco L.A. 1955. Ontogenez wood roots and trunks of some representatives fagales order: Abstr. ... Diss. Cand. St. Moscow. 21 p. (In Russ.).

Lebedenco L.A. 1959. Formation in eastern oak roots and trunk (*Quercusmacranthera* F. et M.). – Biological sciences. Scient. reports of higher education. 2: 131–162 (In Russ.).

Leprovost G., Stokes A. 2001. Wood Formation in Trees. – Plant Physiol. 127: 1513–1523.

Lovelius N.V. 1979. Variability growth trees. Leningrad. 232 p. (In Russ.).

Menailo L.T. 1987. Hormonal regulation of xylogenesis of conifers. Novosibirsk. 184 p. (In Russ.).

Mikhailov M.M. 1959. Physical and mechanical properties of wood of oak trees in the Chuvash ASSR different ages. – Scientific. doc. supreme. school. Forest engineering. 1: 160–163 (In Russ.).

Palandzhyan V.A. 1989. Structural and functional changes in the ontogeny of the plant timber. – Biological Journal Armenia. 42 (3): 181–186 (In Russ.).

Raskatov P.B. 1950. On the dependence of the structure of annual rings of wood from the ontogeny of educational tissues. – Rep. of the Acad. of Scien. Akad. nauk SSSR. the new series. 71 (4): 749–751 (In Russ.).

Raskatov P.B. 1956. Anatomical studies of wood for cognition of regularities of ontogenesis tree. – In: Scient. Notes Voronezh Forestry Institute. Voronezh. 15. P. 163–176 (In Russ.).

Raskatov P.B. 1979. Ecological anatomy of vegetative organs of trees and shrubs. Voronezh. 181 p. (In Russ.).

Rohner B. 2012. Growth and mortality of oak (*Quercus* spp.): a combined analysis of monitoring and tree-ring data from Swiss forest reserves: A dissertation submitted to ETH ZURICH for the degree of Doctor of Sciences presented by DISS. ETH NO. 20595. 145 p.

Rubtsov V.V., Utkina I.A. 2008. Adaptation oak response to defoliation. Moscow. 302 p. (In Russ.).

Rusalenko A.I. 1986. Annual growth of trees and the moisture content. Minsk. 238 p. (In Russ.).

Samtsov A.S. 1966. Frequency of growth and formation of wood structure early and late blooming of forms of English oak in Byelorussia: Abstr. ... Diss. Cand. St. Minsk. 22 p. (In Russ.).

Savina A.V. 1941. Influence of thinning on the structure of oak wood. – In: Physiological studies of tree species. VNIILH, Pushkino, vol. 21. P. 137–144 (In Russ.).

Savina A.V. 1956. Physiological substantiation of thinning. Moscow – Leningrad. 74 p. (In Russ.).

Schrader. J. 2003. Developmental Biology of Wood Formation –Finding Regulatory Factors Through Functional Genomics: Diss. ... Doct. Sci. ISSN. 1401–6230. ISBN 91-576-6526-5. 60 p.

Shiyatov S.G. 1973. Dendrochronological Siberian cedar scale on the northern border of its habitat in the valley. Taz. – Silviculture. 4: 40–45 (In Russ.).

Shiyatov S.G. 1986. Dendrochronology upper forest border in the Urals. Moscow. 136 p. (In Russ.).

Shirnin V.K. 1986. Selection English oak on the quality of wood. – In: nauchn. trud. Scientific works: Selection and seed production of pedunculate oak. Voronezh. P. 40–52 (In Russ.).

StatSoftStatistica 7.0.61.0 En. 2006. Platform: Windows.

Tikhomirov A.V. 1989. Structure radial annual growth as an indicator of the state of English oak. – In: Status oak forest. Moscow. P. 77–97 (In Russ.).

Uggla C., Magel E., Moritz T, Sundberg B. 2001. Function and dynamics of auxin and carbohydrates during earlywood/latewood transition in Scots pine. – Plant Physiol. 125: 2029–2039.

Uggla C., Mellerowitcz E., Sunberg B. 1998. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling. – Plant Physiol. 117: 113–121.

Vakin A.T. 1954. Phytopathologic state Tellerman oak forest. – Proceedings of Forest Inst. Akad. nauk SSSR. 16: 50–109 (In Russ.).

Vikhrov V.E. 1953. Structure and physico-mechanical properties of the early and late oak. – Proceedings of Forest Inst. Akad. nauk SSSR. 9: 29–38 (In Russ.).

Vikhrov V.E. 1954. The structure and physico-mechanical properties of oak wood. Moscow. 264 p. (In Russ.).

Wimmer R. 1994. Structural, chemical and mechanical trends within coniferous trees. – In: Modeling tree-ring development cell structure and environment. Freiburg. P. 2–11.

Yakovlev F.S. 1949. Phytocenological and eco-anatomical study of dead oak. – In: Tr. Voronezh Reserve. Vol. 3. Moscow. P. 34–69 (In Russ.).

Yatsenko-Khmelewski A.A., Kobak K.I. 1978. The anatomical structure of the wood main forest-forming species of the USSR. Leningrad. 64 p. (In Russ.).

Zavada N.D. 1983. Dendrochronological analysis of the growth due to the cumulative effect of defoliation plantations. – In: Ways to improve the productivity of forests of Ukraine and Moldova. Kiev. P. 83–86 (In Russ.).

Zhu Y., Song D., Xu P. 2018. A HD-ZIP III gene, PtrHB4, is required for interfascicular cambium development in Populus. – Plant Biotechnol. J. 16 (3): 808–817.

Zimmermann M.H. 1983. Xylem structure and ascent of sap. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 143 p.

Zobel B.J., Jett J.B. 1995. Genetics of wood production. Berlin. 337 p.

Zobel B.J., Sprague J.R. 1998. Juvenile wood in forest trees. Berlin. 300 p.

EDN: EUXSLJ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 385–396

СООБЩЕНИЯ

PHOTOSENSITIVITY OF SEED GERMINATION OF *CYMBIDIUM DAYANUM* (ORCHIDACEAE)

© 2022 г. A. V. Balashova[1], E. V. Andronova[1,#], A. A. Kovaleva[1], and O. G. Butuzova[1]
[1] *Komarov Botanical Institute of RAS*
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[#]*e-mail: elena.andronova@mail.ru*
Received February 26, 2021; Revised January 12, 2022; Accepted January 25, 2022

The study of the seed germination and the development *in vitro* of rare white-flowered form of *Cymbidium dayanum* was carried out. The seeds were germinated in conditions of darkness and light, at 20°C and with a transfer to 26°C in the 10th week of cultivation. Seed germination was successful at both 20°C and 26°C, however optimal temperature for development of the seedlings was 26°C. At 20°C in the light, seed germination began in the 20th week after sowing, whereas in the darkness in the 5th week. Thus, the light significantly increased the time before germination. In addition, the germination rate slowed down five weeks after the cultures transfer to 26°C and to the light, and by the end of the experiment, the percentage of germination was 80% compared with 94% in the dark. The results indicate a negative effect of light on the duration of germination suggesting its photosensitivity. The unusual type of germination was identified. The protocorm emergence took place from the chalazal end of the seed, instead of its middle part as in most orchids.

Keywords: Cymbidium dayanum, Orchidaceae, seed and seedling morphometry, seed germination, photosensitivity of seeds, protocorm development

DOI: 10.31857/S0006813622040020

Many tropical orchid species have been introduced and successfully propagated in culture, both vegetatively and by means of seeds, using the method of germination on a nutrient medium in culture *in vitro*. Some orchids are known to be characterized by difficult seed germination, the mechanism of which is not always clear (see review by Andronova et al., 2009). Among the factors influencing the success of an orchid seed germination, the most important ones are the composition of nutrient media, temperature regime and light (Arditti, 1967; Fast, 1982; Rasmussen, 1995; Cherevchenko et al., 2008). The point of view on the taxon-specificity of seed germination conditions is currently supported. The factors affecting germination are likely differed in various species, subspecies, forms, and varieties, as it was demonstrated for other groups of flowering plants (Nikolaeva et al., 1999).

Cymbidium dayanum Rchb. f. is a tropical orchid species native to Southeast Asia. It is a highly decorative species that is in demand by orchid lovers and is very popular in the flower market in Asia (De, 2020; Nahar et al., 2013). The quantity of *C. dayanum* in nature is decreasing due to negative anthropogenic impact (Kumar et al., 2018). Since 1990 it has been listed in the Red Book of India (Nongdam, Chongtham, 2012).

Plants of *C. dayanum* are epiphytic or lithophytic, growing on trees and on steep rocky slopes (Pridgeon et al., 1999; Pratt, Bio, 2012; Averyanov et al., 2018). Usually, the flowers have white tepals with a longitudinal purple stripe and a purple with a yellow stripe three-lobed labium (Hartini, Wawangningrum, 2019; Matsuda, Sugiura, 2019). The form with pure white labium and tepals is very rare.

There is information on the germination of seeds and the cultivation of seedlings of some *Cymbidium* species including *C. dayanum* in sterile *in vitro* culture (Matsui et al., 1970; Prasad, Mitra, 1975; Paek, Murthy, 2002; Chang et al., 2005; Cherevchenko et al., 2008; Yuanhua et al., 2008; Nongdam, Chongtham, 2012; Mahendran et al., 2013). However, no special studies on the effect of temperature and light on the germination of *C. dayanum* seeds were carried out. The data on seed germination and *in vitro* cultivation of the rare white-flowered form of *C. dayanum* is completely absent in the literature.

The aim of the present study was to investigate the influence of cultivation conditions on the seed germination and the peculiarities of plant development of plants *in vitro* of the white-flowered form of *C. dayanum*.

MATERIALS AND METHODS

The seeds of *C. dayanum* from a single seed capsule were used for planting. It was cut on 16.10.2017 from a

plant in a private collection. The date of pollination and the type of crossing (self-pollination or cross-pollination) are unknown. The term of fruit development was presumably 1 year. The seeds were sown on 21.11.2017.

A modified nutrient medium according to Harvais (1973) was used for germination of the seeds: $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 400 mg/l, KH_2PO_4 – 200 mg/l, KCl – 100 mg/l, KNO_3 – 200 mg/l, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 200 mg/l, NH_4NO_3 – 400 mg/l, $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ – 27.8 mg/l, Na_2EDTA – 37.3 mg/l, $MnSO_4 4H_2O$ – 0.5 mg/l, H_3BO_3 – 0.5 mg/l, $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0.5 mg/l, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$ – 0.5 mg/l; vitamins: nicotinamide (PP) – 1 mg/l, thiamine (B1) – 1 mg/l; pyridoxine (B6) – 1 mg/l; grated potatoes – 90 g/l, sucrose – 20 g/l, agar-agar – 8 g/l.

Before sowing, the fruit was thoroughly washed with soap and rinsed under running water, then it was immersed in 96% ethanol and burned in the flame of an alcohol burner. After that, it was placed for 30 minutes in a disinfectant solution consisting of 100 ml of bleach and 150 ml of distilled water. Then it was washed with sterile distilled water three times for 10 minutes each.

Sterile plastic Petri dishes (90 ml) were used. The seeds were removed from the capsule and sown on the surface of the nutrient medium. In total, 10 dishes were used with 200–300 seeds in each. Eight dishes were placed in the dark, and two were exposed to constant light at 1000 lx (fluorescent lighting of 2850 lm). Germination of seeds both in the dark and in the light was carried out at temperature of 20°C. The seed germination experiment lasted 26 weeks in total, but some variants were completed in the 20th week.

For some part of the seedlings kept in the darkness at 20°C from the beginning, the growing conditions were changed after 10 weeks of cultivation. They were transferred to 26°C. At the same time, some of them were placed in conditions of darkness, while others were placed under light (photoperiod 16/8 hours day/night). Two Petri dishes were used in each of them. The cultures were observed once a week.

The structure of seeds at the time of sowing on a nutrient medium, as well as that of germinating seeds and protocorms at the early stages of their development, was studied in the 10th week (one dish with 200–300 seeds from darkness at 20°C) using the method of clearing in methyl benzoate. For this purpose, the material was fixed in 70% ethanol or in a FAA mixture consisting of 70% ethanol, 45% formalin, and glacial acetic acid in a ratio of 100: 7: 7, respectively. Then it was washed from the fixative and dehydrated through a series of alcohols with increasing concentration. Then it was passed through a series of three mixtures of 96% ethanol and methyl benzoate (in a ratio of 2: 1; 1: 1; 1: 2, respectively). The material was kept in each liquid for 10 minutes, at the end it was poured with pure methyl benzoate. Then the material was transferred to a glass slide in a drop of methyl benzoate and covered with a cover glass, which was sealed at the edges with colorless nail polish. Immediately after that, the slides were examined and photographed using an Axioplan-2 MOT microscope (Zeiss). An AxioCam MRc 5 camera (Zeiss) and the AxioVision 4.8 software (Zeiss) were used to take images.

Size measurements of 30–100 embryos and protocorms were carried out every week for 20 weeks from the moment of sowing the seeds. The length and width were measured on unfixed material, without opening the Petri dish, using a Stemy 2010 Zeiss stereoscopic microscope and the Image-Pro Insight 8.0 software package.

Analysis of variance and pairwise comparison of data samples were used for statistical processing of the results. Pairwise comparison of morphometric parameters was performed based on the parametric Student's t-criterion; for multiple comparisons, univariate dispersive analysis was used, taking into account the Bonferroni correction. Differences in the percentage of germination in different variants of the experiment were calculated similarly, but for pairwise comparisons of specimens, the nonparametric Mann-Whitney U test was used.

To assess the influence of environmental factors (temperature and light) on sizes and on the percentage of seed germination, two-factor analysis was used. Statistical analysis was carried out using the Microsoft Office Excel 2003, PAST and RStudio software package. The statistical significance of the differences was established at a probability level of 0.5.

RESULTS

Seed morphology

The seeds had an oblong spindle-shaped shape (Fig. 1, *1*). The embryo was very small with a branched suspensor. The volume of the embryo was much smaller than the volume inside the seed cavity where it was located (Fig. 1, *1*).

The embryos were predominantly oviform (Fig. 1, *1*, 2, *1*), however, the seeds with embryos of spherical and ellipsoidal shapes were sometimes found (Fig. 1, *1*).

The seed length was 818.9 ± 60.7 μm in average, the embryo length and width were 130.8 ± 17.6 μm and 72.3 ± 10.9 μm.

The seeds used in this study were mature and completely formed.

Seed morphology during germination

The seeds began to swell after sowing. During the first week of cultivation, the embryo size increased slightly under all conditions (Fig. 1, *2*), the embryo's suspensor turned black and was clearly visible under a

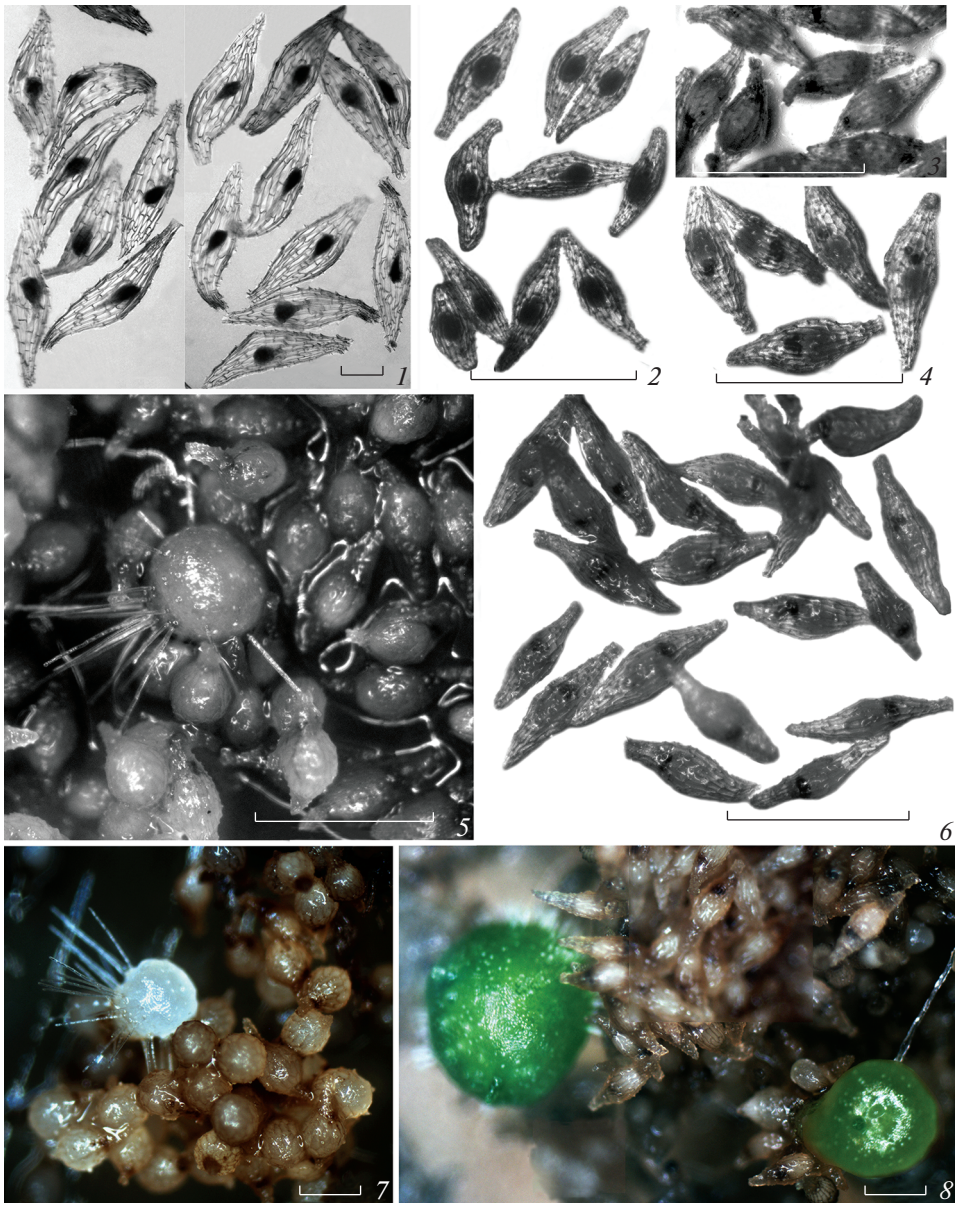

Fig. 1. Seeds of *Cymbidium dayanum* after sowing (*1,* clearing in methyl benzoate) and during germination (*2–8,* unfixed materials): *2* – 1 week after sowing, *3, 4* – after 5 weeks in the darkness (*3*) and in the light (*4*), *5, 6* – after 10 weeks in the darkness (*5*) and in the light (*6*), *7, 8* – after 20 weeks in the darkness (*7*) and in the light (*8*). Scale bars: *1* – 200 μm, *2–8* – 1 mm.

microscope (Fig. 2). Within a few weeks, the embryo was growing inside the seed and no rupture of the seed coat was noted (Fig. 2, *2–10*). The sizes of the embryo increased gradually, due to both the cell expansion in its basal and central parts, and cell division in its apical part. The embryo width growth was insufficient to rupture the seed coat in central part of the seed. Germination was occurred through the chalazal end as a result of the embryo growth along the apical-basal axis (Fig. 2, *11, 12*).

At the moment of emergence from the seed coat, the protocorm was ovoid (Fig. 2, *11*). At that stage of development, histological differentiation of cells was observed in it. In the apical part, the cells were comparatively smaller, closely adjacent to each other, and comparatively larger in the basal part.

The formation of hairs occurred at different stages of germination depending on experimental conditions. Under darkness, the first hairs could often be found in the embryo growing inside the seed, even before its complete release from the seed coat (Fig. 2, *6, 7, 9, 10*). Under light, they were formed after germination at the protocorm stage. At the early developmental stages, the hairs were usually uniseriate (Fig. 2, *6, 11*). With the development of the protocorm, the

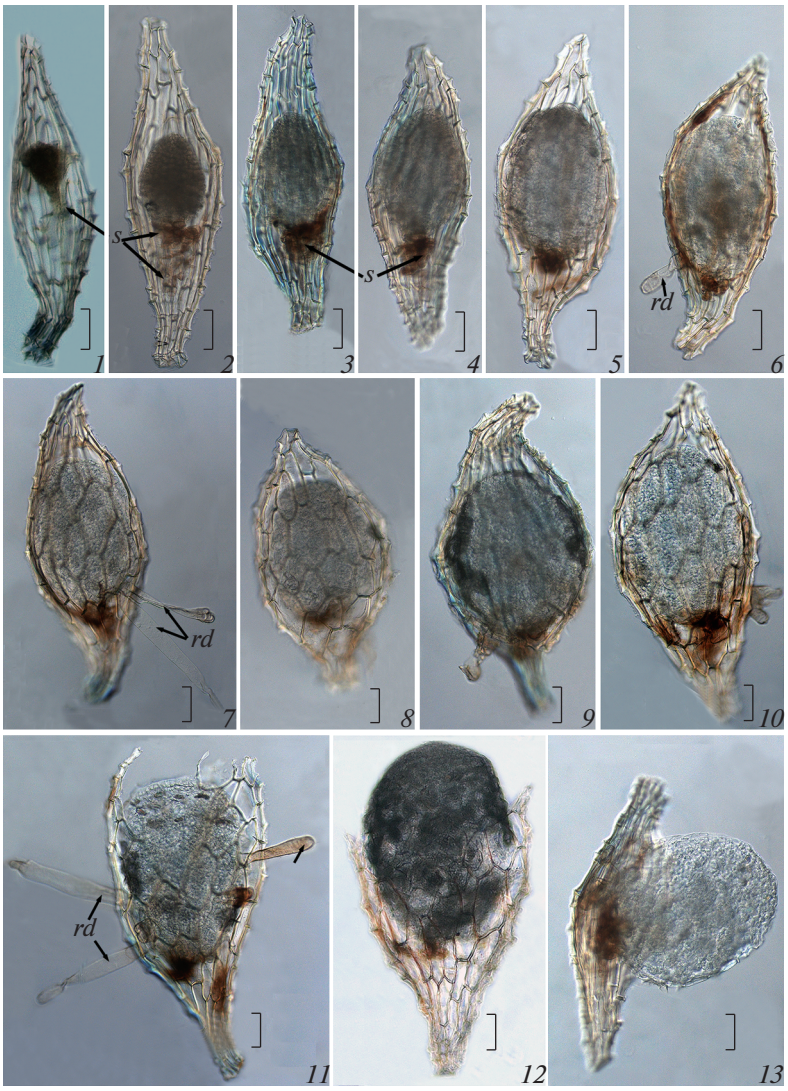

Fig. 2. Change of seed morphology in *Cymbidium dayanum* during germination (clearing in methyl benzoate). *1* – seed at the moment of sowing on a nutrient medium, *2–10* – intraseminal growth of the embryo, *11–13* – protocorm emergence from the seed coat. Scale bars: 100 μm. *rd* – rhizoid, *s* – suspensor.

number of epidermal hairs increased, and they were multiseriate (Fig. 1, *5, 7, 8*).

Germinated orchid seeds are hardly distinguished from non-germinated ones. We considered the seed germinated if there was a rapture in the seed coat or the appearance of epidermal hairs was observed. The first signs of seed germination were noted in the 5th week in the dark (Fig. 1, *3*), and only in the 15th week after sowing in light (Fig. 1, *4, 6*).

At the moment of emergence from the seed coat, the protocorm shape was ovoid regardless of the cultivation conditions. Subsequently, the protocorms which developed in the light acquired an oblong or pear-like shape. After the leaf primordium formation, the protocorm shape became spherical or ovoid under all experimental conditions.

Hairs in the protocorms that developed in the light generally appeared later and in smaller numbers than in the protocorms that grew in the dark. They were relatively short (not longer than the radius of the protocorm itself, but in most cases even shorter). In the protocorms that developed in the dark, the length of the hairs often exceeded their diameter.

Changing the percentage of seed germination

Data on the dynamics of seed germination depending on the cultivation conditions are shown in Fig. 3.

The maximum percentage of seed germination was marked only under darkness. In the 20th week of cultivation at 26°C, it was 94%, and at 20°C – 91%. Despite some difference between the values noted above, there were no significant differences based on the Student's t-criterion between them.

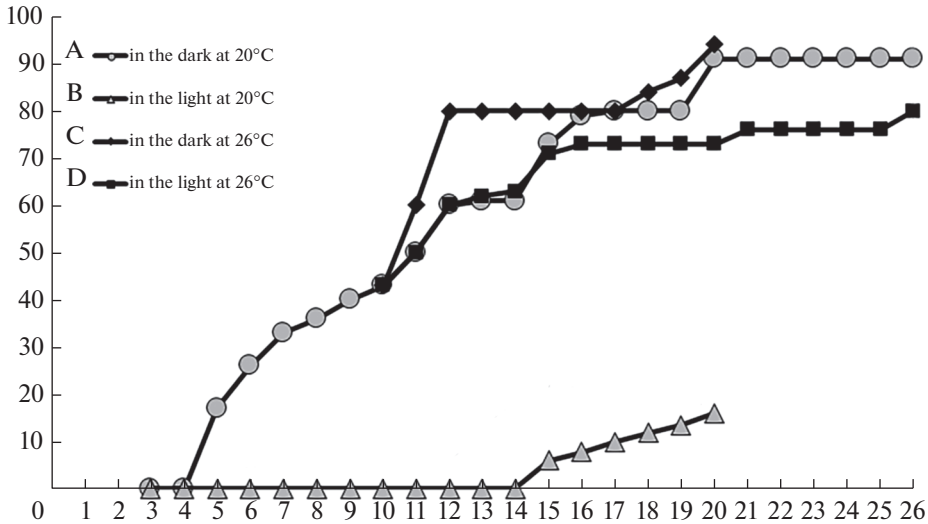

Fig. 3. Dynamics of germination of the *Cymbidium dayanum* seeds. The Y-axis shows the percentage of seed germination, the X-axis shows the weeks after sowing the seeds. At $p < 0.05$, statistically significant differences between variants A and B appeared from the 5th to the 26th week; between A and C from the 12th to the 14th week; between A and D from 20th to the 26th week; between C and D from the 12th to the 14th week, and in the 20th week.

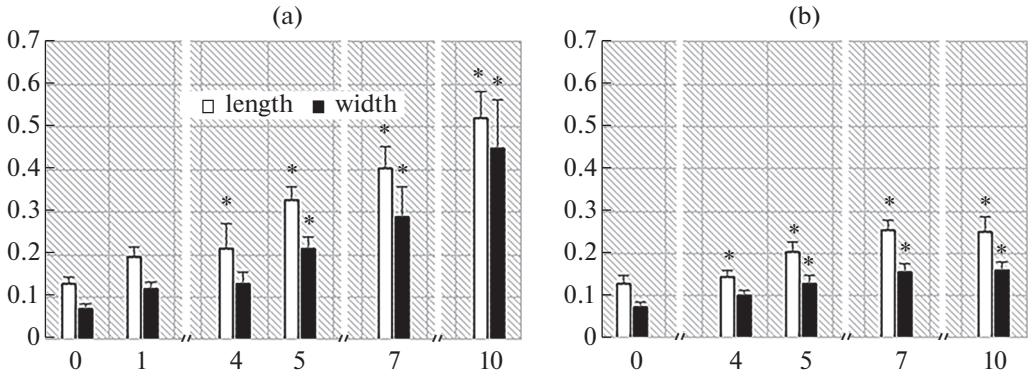

Fig. 4. Changes in the size of embryos and protocorms during germination of *Cymbidium dayanum* seeds at 20°C under darkness (a) and light (b). The Y-axis shows the length and width (mm), the X-axis – the weeks after sowing the seeds. * – differences between sizes in the light and in the dark are statistically significant at $p < 0.05$.

After the cultures were transferred from dark conditions to light and from 20 to 26°C, the percentage of germination in the 26th week was only 80%, this was significantly lower than in the variants in the darkness both at 20 and 26°C.

The lowest percentage of seed germination was observed in the variant under light at 20°C. In the 20th week, it was only 16%. The differences between it and the percentage of seed germination in all other variants of the experiment occurred to be statistically significant.

Morphometric analysis during seed germination

The length and width of the embryos changed in different ways under dark and light. However, the most informative for comparison were the data from the 1st to the 10th week of cultivation, since during this period the most important processes, such as the swelling and intraseminal growth of the embryo, as well as the release of protocorms from the seed coat took place. In this regard, the sizes of embryos and protocorms are presented in diagrams up to the 10th week of cultivation (Fig. 4), and these values in the following weeks are given in the text.

Sizes of embryos cultured in the darkness change significantly (Mann-Whitney test) after first week. In this case, the mean value of the embryo length changed from 0.130 mm to 0.195 mm, the mean value of its width from 0.072 mm to 0.120 mm. During the 2nd, 3rd and 4th weeks after sowing, they also increased, but not considerably. Thus, in the 4th week of the ex-

periment in the darkness, the average embryo length was 0.21 mm and its width was 0.13 mm.

The sizes of the embryos exposed to the light did not practically change in the first 4 weeks of cultivation. By the 4th week, the length increased from 0.130 mm to 0.140 mm, and the width increased from 0.072 mm to 0.100 mm.

Thus, in the first weeks after sowing, a more intensive growth of the embryos was observed under the dark than under the light. Differences in the parameters of embryos germinating in the light and in the darkness were reliable at $p < 0.05$.

From the 4th to the 10th weeks of cultivation in the darkness, the length and width of embryos and protocorms gradually increased. By the 10th week, when 50% of the seeds were already germinated (Fig. 1, *5*), the length was 0.52 mm, and the width was 0.45 mm.

From the 4th to the 10th weeks of cultivation at the light, the length and width of the embryos and protocorms increased insignificantly. By the 10th week, the length was 0.25 mm and the width 0.16 mm. These parameters under light were 2–3 times less than those in the darkness (Fig. 1, *5, 6*).

The differences in the sizes of embryos and protocorms in the dark and in the light, beginning from the 1st week of the experiment were statistically significant. The most considerable differences in length and width were observed from the 5th to the 10th week.

From the 10th to the 12th week of cultivation in the darkness, the measured parameters did not practically change, and from the 12 th to 16 th week there was a distinct protocorm growth, as a result the average value of length and width increased to 1.87 and 1.75 mm, respectively. From the 16th to 18th week of cultivation, the average value of the length and width of the protocorms practically did not change.

In the variant of the experiment at 20°C, the average sizes of the protocorms were higher when the experiment was carried out in the darkness. By the 18th week of the experiment, the average length and width of the protocorms under the light exposition was 1.4 and 1.3 mm, and in the darkness 1.9 and 1.8 mm, respectively.

With an increase in the cultivation time, the heterogeneity of the sizes of the measured structures increased, which was expressed in an increase in the index of standard deviation from the average. Its value was especially high in the variant of the experiment in the darkness. This is due to the increase in heterogeneity of the sample in the 13th–18th weeks of cultivation under dark, since it included both non-germinated seeds and protocorms at different stages of development (some of which were formed 9 weeks ago). In the variant of seed germination in the light, only single protocorms were formed, and even in the 20th week after sowing, most of the seeds remained non-germinated (Fig. 1, *8*).

Influence of light on seed germination after transferring from 20°C to 26°C

A part of the cultures, which were kept for 10 weeks in the darkness at 20°C, was transferred to the climatic chamber where the cultivation temperature was increased to 26°C. Some of the cultures were placed in the dark, and their other part in the light (photoperiod 16/8 hours day/night). At the date of this experiment beginning, the seeds were swollen or germinated, the percentage of seed germination was about 50%. In the 20th week at 26°C, it reached 70% in the light, and 94% in the darkness. In the 26th week in the light, the percentage of seed germination was 80%, in the darkness it remained 94% (Fig. 3).

An increase of the cultivation temperature, while maintaining dark conditions, led to a drastic increase in the percentage of seed germination already in the 1st week after changing the conditions, i.e. led to acceleration of the germination rate. After 2 weeks under the new conditions, the percentage of germination remained practically unchanged or changed more smoothly. The maximum percentage was reached in the dark 10 weeks after the rising of the cultivation temperature, i.e. in the 20th week after sowing seeds, as in the variant at 20°C. Herewith the maximum percentage of germinated seeds was approximately the same at both 26 and 20°C.

Figure 3 demonstrates that after transfer to a temperature 26°C, the percentage of germination was lower in light conditions compared to dark conditions for all weeks of its measurement.

The graphs of the change in the percentage of seed germination at 26°C in the light and at 20°C in the dark for 5 weeks coincided, i.e. germination rates remained similar after changing the cultivation conditions. Subsequently, the rate of germination in the light decreased markedly.

The highest percentage of germination was observed at all stages of cultivation in the dark as compared to light conditions. Obviously, the reason for the differences in results in the dark and in the light is not related to the degree of seed viability but is determined by the inhibitory effect of light on the rate of germination.

From the 10th to the 12th week, the sizes of embryos and protocorms practically did not change after transfer from darkness and 20°C to new conditions. Apparently, a slight change in the size of the protocorms was not the result of stress after an increase in the cultivation temperature, since during the same period the growth of seedlings left under the same conditions was also insignificant.

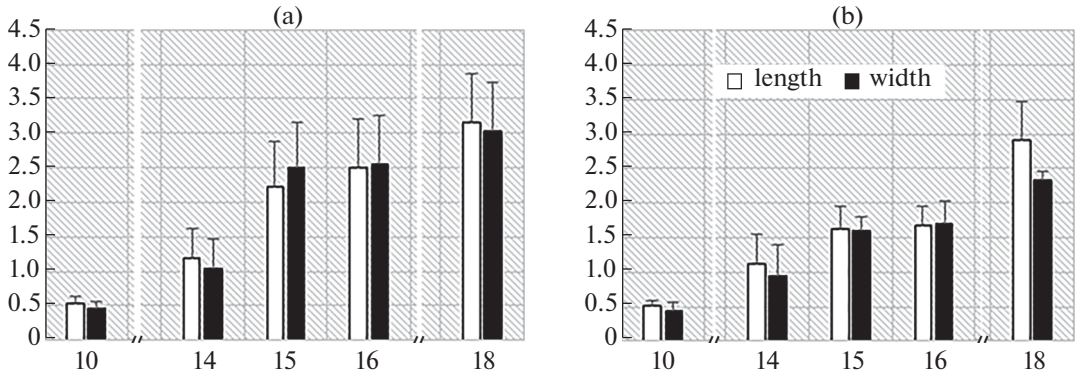

Fig. 5. Changes in the size of embryos and protocorms during germination of *Cymbidium dayanum* seeds 26°C in the dark (a) and in the light (b). During the first 10 weeks, the experiment was conducted in the dark and at 20°C. The Y-axis shows the length and width in mm, the X-axis shows the weeks after sowing the seeds.

After the 12th week, the growth of protocorms cultured at 26°C, both in the light and in the darkness, increased dramatically. By the 15th week, the average length of protocorms kept in the darkness increased from 0.45 mm to 2.25 mm, and the width increased from 0.3 mm to 1.6 mm. Up to the 18th week, the values of these parameters also increased, but more smoothly, reaching the following values: length 3.2 mm and width 3 mm. The mean of the sizes of the protocorms exposed to light were lower than in the darkness (Fig. 5), however, the differences were statistically insignificant.

In general, by the end of 18 weeks after sowing, the percentage of germination was 70–85%, the length and width of the protocorms growing at 26°C was significantly higher than of those at 20°C. Moreover, significant differences were established precisely between the sizes of protocorms cultivated at different temperatures, and they did not depend on the presence or absence of light. The maximum length of protocorms was observed in the darkness at a temperature of 26°C (3.16 ± 0.8 mm), the minimum – under constant artificial light and 20°C (1.42 ± 0.3 mm). The results obtained indicate a positive effect of a temperature of 26°C on the dynamics of an increase in the sizes of protocorms during cultivation.

When the seeds were germinated in both darkness and light, the embryos were white. In this regard, *C. dayanum* can be distinguished as leucoembryophyte, according to the concept of M.S. Yakovlev and G.Ya. Zhukova (1973). The seedlings forming in darkness and their leaves also were white (Fig. 6, *1, 1a*); they obtained a green color only after transfer to the light (Fig. 6, *2*).

When the seeds germinated under the light, the chlorophyll appeared in the apical part of the protocorm at the stage of the first leaf primordium initiation (Fig. 6, *2–6*). The rest part of the protocorm below the first shoot node never turned green. Thereby, the chlorophyll appeared already in the post-seed period and only at a certain stage of seedling development. This distinguishes the studied orchid species from the other epiphytic orchids in which the embryo in the process of germination under the light and undifferentiated protocorms are already chlorophyllous, for example those in *Epidendrum fulgens* (Voges et al., 2014).

During subsequent development, in some protocorms both in the dark and in the light, the formation of 2–3 shoot apices with leaf primordia or several protocorm-like structures was observed. However, in most cases, only one protocorm with a single shoot apex developed from the embryo.

DISCUSSION

According to the literature data, the length of a mature seed of *C. dayanum* ranges from 650 up to 900 μm, and the width from 200 to 300 μm (Chang et al., 2005). The embryo has spherical shape, its length and width are similar, about 130 ± 9 μm (Kolomeitseva et al., 2012). In our experiment, the embryo length did not practically differ from previously published, and the width of the embryo was 2 times less than its length, so the embryo was predominantly ovoid (Fig. 1, *1*, 2, *1*), however, seeds with embryos of spherical and ellipsoidal shapes were rarely found (Fig. 1, *1*). Literature and our data indicate that *C. dayanum* shows a high degree of interspecific variability in the shape and sizes of an embryo.

Orchid seeds germinate not in the same way as the other angiosperms. According to M.G. Nikolaeva et al. (1999) "germination is considered as the pecking out the root from the seed coat", usually in the hilum area. In orchids, the embryo has no embryonic root. As a rule, at the early stages of germination the orchid embryo evenly increases in size exclusively through cell growth, due to this, it ruptures the seed coat in the middle part of the seed (Rasmussen, 1995; Vinogradova, Andronova, 2002; Chang et al., 2005). The main role in this process is played by embryo growth in

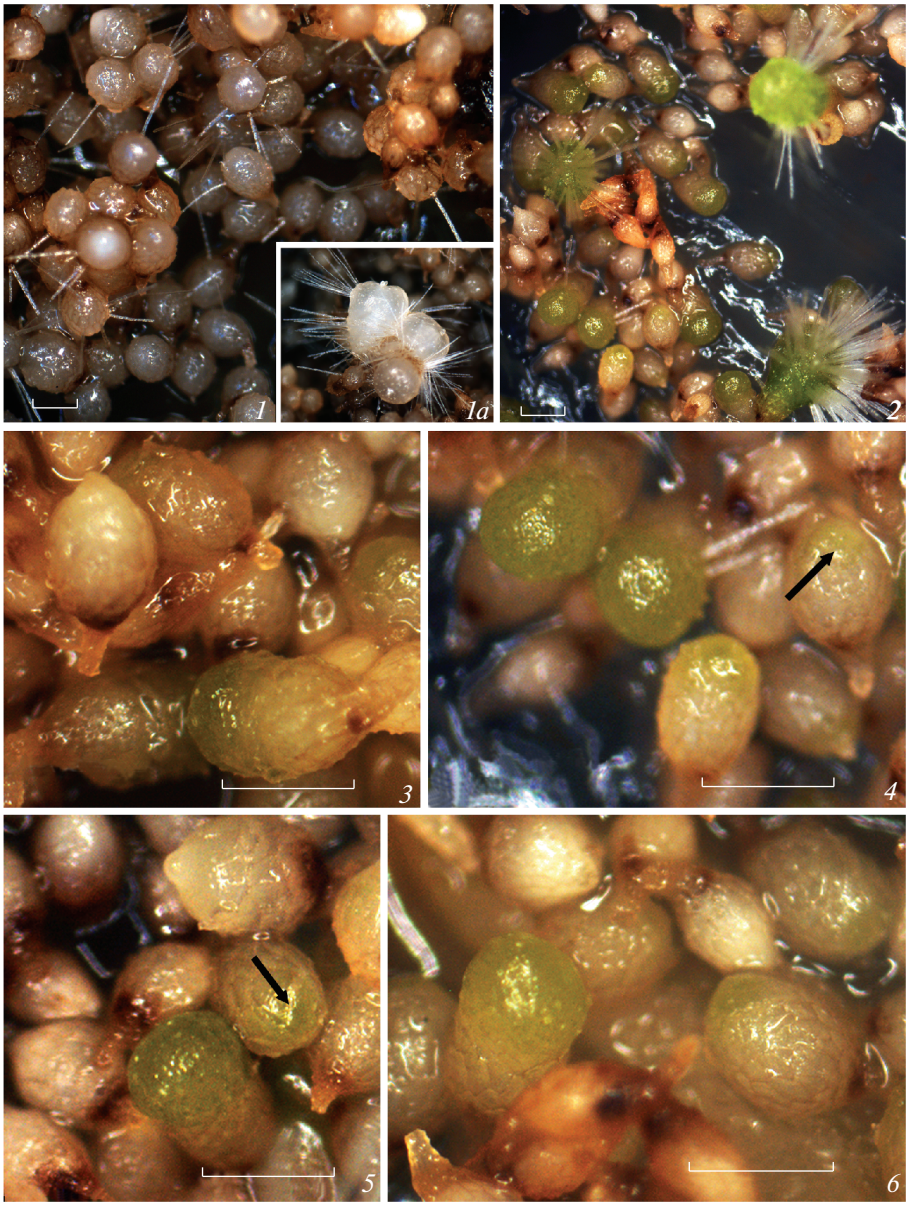

Fig. 6. Influence of light on seed germination after transferring from 20°C to 26°C. *1–6* – cultures after 26 weeks of experiment at the darkness (*1, 1a*) and at the light (*2–6*). Some fragments of photo *2* are given on a larger scale (*3–6*). The arrows mark the places of initiation of the primordium of the first leaf. It can be seen that the apical part of the protocorm turns green at the stage of initiation of the primary leaf. Scale bars: 1 mm.

width only due to the cell expansion, but without their division. The seed coat ruptures when the embryo width exceeds the seed width. The embryo of *C. dayanum* in the present study was 2 times narrower than usually indicated for this species, however, it was located in the seeds that did not differ in size from the previously reported. In this regard, the growth of cells during the period of swelling, apparently, could not ensure the rupture of the seed coat, since the size of the swollen embryo did not exceed the width of the seed, and it remained inside it. After the embryo has swollen, the process of cell division begins. In the case of orchid embryo, the ability to division is characteristic only for some cells in its apical part. Despite opposing opinions on the presence or absence of the shoot apex in the embryo of orchids, it is widely accepted that the embryo has polarity by the apical-basal axis, and the location of the shoot apex can always be accurately indicated (Veyret, 1965, 1974). The shape of the embryo, its extremely small sizes especially compared to the volume of seed cavity, in which it is located, can affect the germination process. A small, narrow embryo, as in the present study, can germinate only due to its growth in length. In this case, the rupture of the

seed coat and the protocorm emergence took place from the chalazal end of the seed, instead of its middle part. In the present study, an unusual type of germination was identified. We have not found other examples among orchids for which this type of germination was indicated. However, germination through the chalazal end of the seed was noted for some plants with underdeveloped embryos in mature seeds, for example in *Fritillaria pallidiflora* (Pozdova et al., 2008).

The duration of seed germination in *C. dayanum* slightly varied between different studies. According to Nongdam and Chongtham (2012), *C. dayanum* seeds began to germinate 2 weeks after sowing. In that study, immature seeds from capsules in the 5th month after pollination were used. According to Chang et al. (2005) the seeds of *C. dayanum* germinated after one month. These were mature seeds, from the capsules in the 12th month after pollination, which were sown on a nutrient medium immediately after cutting. In both studies, seed germination was carried out at 25°C and in the light. There was no variant in darkness in the experiments above mentioned. In our experiment, mature seeds were used, as in Chang et al. (2005), but from the fruit one and a half months after it was cut. Despite the fact that the germination temperature was 20°C, i.e. lower than those of the aforementioned researchers, the seeds also began to germinate one month after sowing. However, this was observed only under darkness. Surprisingly it was the lack of germination in the light up to 14 weeks of cultivation.

The composition of the nutrient medium is one of the factors affecting the success of germination of orchid seeds. Tropical orchid species are believed to be less difficult to cultivate *in vitro* than northern ones. For the latter, a suboptimal composition of the nutrient medium can be the reason for the absence of seed germination (Fast, 1982). For seed germination of the most tropical orchid species there are no specific requirements for the mineral composition of culture media (Arditti, 1982). In this regard, it is not surprising that media of different compositions were used for *C. dayanum* (Chang et al., 2005; Yuanhua et al., 2008; Nongdam, Chongtham, 2012). However, the percentage of seed germination on nutrient media of similar composition varied significantly. For example, in Nongdam and Chongtham (2012) the percentage of *C. dayanum* seed germination on MS medium was only 30%, while in Yuanhua et al. (2008) it was 98%. Probably, this may depend on the quality and state of the seeds, as well as on the cultivation conditions.

In the present study, a modified Harvais medium was used. It was developed for hardy *Cypripedium* (Harveis, 1973), but it turned out that it could be used for seed germination and cultivation of seedlings of *Cymbidium dayanum* as well, since the percentage of seed germination and seedling viability was very high.

The effect of temperature on the germination of orchid seeds has not been studied in detail. For many orchid species, temperature occurs to be the main seasonal signal regulating seed dormancy. The response to temperature is highly species-specific (Arditti, 1967; Rasmussen et al., 2015). For example, stressful exposure to high temperatures causes delayed germination in some species. With prolonged exposure to high temperatures (20–25°C), seeds can undergo secondary dormancy, or, conversely, the heat can promote germination (Johnson, Kane, 2012). Also, temperature has a significant effect on the rate of seed germination (Rasmussen, 1995).

Germination of orchids is possible in a rather wide temperature range, but maximum germination is achieved within narrow limits. For most species, the optimum temperature is considered to be 20–25°C (Arditti, 1982; Rasmussen, 1995; Kauth et al., 2008). For the members of *Cymbidium* genus, including *C. dayanum*, the seeds are usually germinated at 25°C (Paek, Murthy, 2002; Chang et al., 2005; Tawaro et al., 2008; Yuanhua et al., 2008; Nongdam, Chongtham, 2012; Mahendran et al., 2013). In our experiment, the maximum percentages of seed germination in *C. dayanum* practically did not differ under conditions of 20 and 26°C, and amounted to 91% and 94%, respectively. Thus, we can say that in the darkness, at both 20 and 26°C, seed germination proceeded successfully. This is not surprising since the temperatures used are in the 20–26°C range recommended for germination of tropical orchid species (Arditti, 1982). However, in the present study, the seeds germinated at different times, and the maximum percentage of germination was achieved in the dark in the 20th week after the start of the experiment. The maximum percentage of germination (98%) in the work of Yuanhua et al. (2008) was recorded in the 10th week after sowing the seeds and germinating in the light. The seeds we studied germinated for a longer time compared with the seeds of the same genus used in the experiments of foreign colleagues.

Analysis of dynamics of the protocorm sizes indicates that temperature is an important factor that affects their growth and development. The protocorms transferred to 26°C reached the maximum size. Obviously, this temperature, in comparison with 20°C, is optimal for growing seedlings of the white-flowered form of *C. dayanum*.

Multivariate dispersive analysis confirmed the effect of temperature only, but not light, on the change in the protocorms sizes during *in vitro* cultivation. No interaction of these 2 factors was noted.

Light is a key environmental factor that determines seed germination in some species, stimulating or inhibiting this process (Rasmussen, 1995). The phenomenon of photosensitivity is observed in seeds of many taxonomic groups (Nikolaeva et al., 1999); for orchids this problem remains poorly investigated. There are several points of view regarding the effect of light on the germination of orchid seeds. It is generally

accepted that the seeds of epiphytic orchids germinate better in the light, and those of terrestrial ones in the darkness (Rasmussen et al., 2015). However, according to P.J. Kauth et al. (2008), this reaction is rather species-specific and does not depend on ecological characteristics of the species.

Experimental data on the effect of light on seed germination in the members of the genus *Cymbidium* are contradictory. In most cases, it is believed that *Cymbidium* seeds germinate better under conditions of a 16-hour photoperiod, however, there is also an opposite data about better germination in the darkness (Arditti, 1967; Paek, Murthy, 2002). For *C. dayanum*, studies on the effect of light on seed germination have not yet been carried out, and all known experiments were realized exclusively at the light (Chang et al., 2005; Yuanhua et al., 2008; Nongdam, Chongtham, 2012).

Analysis of the dynamics of seed germination of *C. dayanum* in the darkness and in the light indicates the inhibitory effect of light on seed germination. As follows from Figure 3, the seed germination percentage in the dark reached a plateau with an increase in the cultivation temperature earlier than with maintaining the initial conditions of the experiment. Whereas, in the light without changing the temperature regime, the percentage of germination was minimal and changed slightly, and after the transfer of already swollen seeds to conditions of 26°C and light, the germination process noticeably slowed down compared to the variant of the experiment in the darkness. This indicates that light had a significant effect on the growth rate of the embryo, both during and after the swelling of seeds. Although a heterogeneity of seeds in sensitivity to light occurred, for most of the seeds used in the experiment, light markedly increased the germination time.

Seed germination response to light depends on many conditions: its intensity and duration of exposure, temperature, atmospheric gas composition, osmotic factor, as well as on the water content and state of the seeds themselves. It can vary in different species of the same genus, or even in different varieties within the same species (Nikolaeva et al., 1999). The present study revealed the phenomenon of photosensitivity of the *C. dayanum* seed germination process. At the moment, we do not know how often it is manifested in this species. It is possible that this phenomenon is typical for the rare white-flowered form or only for a part of seeds including those used in the study. However, it should be emphasized that literature data and our results show that *C. dayanum* obtain intraspecific variability not only in the shape and size of the embryo inside the seed, but also in sensitivity to environmental factors in the course of seed germination.

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (no. AAAA-A18-118051590112-8) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “The diversity of morphogenetic programs of plants reproductive structures development, natural and artificial models of their realization”.

REFERENCES

Andronova E.V., Kulikov P.V., Philippov E.G., Vasilyeva V.E., Batygina T.B. 2009. Problems and Perspectives of in vitro seed propagation in orchids of temperate zone. In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 3. Reproductive systems. Enfield USA, Plymouth UK. P. 367–375, 567.

Arditti J. 1967. Factors affecting the germination of orchid seeds. – The Botanical Review. 33 (1): 1–97.

Arditti J. 1982. Tropical orchids (epiphytic and terrestrial). In: Orchid Biology: Reiews and Perspectives. Vol II. Ithaca, London. P. 273–278.

Averyanov L.V., Averyanova A.L., Nguyen K.S., Orlov N.L., Maisak T.V., Nguyen H.T. 2018. New and rare orchid species (Orchidaceae) in the flora of Cambodia and Laos. – Novitates Syst. Pl. Vasc. 49: 24–41. https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.24

Chang C., Ying C.C., Yen H.F. 2005. Protocorm or rhizome? The morphology of seed germination in *Cymbidium dayanum* Reichb. – Bot. Bull. Acad. Sin. 46: 71–74.

Cherevchenko T.M., Lavrentyeva A.N., Ivannikov R.V. 2008. Biotechnology of tropical and subtropical plants in vitro. Kyiv. 560 p. (In Russ.).

De L.C. Varietal Wealth in Orchids. 2020. – Biotica Research Today. 2 (4): 40–46.

Fast G. 1982. European Terrestial Orchids (symbiotic and asymbiotic methods). – In: Orchid Biology: Reiews and Perspectives. Vol. II. Ithaca, London. P. 309–326.

Hartini S., Wawangningrum H. 2019. Orchids from Mount Sago Nature Reserve, West Sumatera. – In: Proceedings SATREPS Conference. 1: 137–145.

Harvais G. 1973. Growth requirements and development of *Cypripedium reginae* in axenic culture. – Can. J. Bot. 51 (2): 327–332.

Johnson T.R., Kane M.E. 2012. Effects of temperature and light on germination and early seedling development of the pine pink orchid (*Bletia purpurea*). – Plant Species Biology. 27: 174–179. https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00347.x

Kauth P.J., Dutra D., Johnson T.R., Stewart S.L., Kane M.E. Vendrame W. 2008. Techniques and applications of in vitro orchid seed germination. – In: Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology. V. 375–391.

Kolomeitseva G.L., Antipina V.A., Shirokov A.I., Khomutovskiy M.I., Babosha A.V., Riabchenko A.S. 2012. Orchid seeds: development, structure, germination. Moscow. 352 p. (In Russ.).

Kumar S., Singh P.D., Devi H.S., Thongam B., Somkuwar B.G., Thorat S.S. 2018. *Cymbidium dayanum* and *Cymbidium sinense* (Orchidaceae): two new additions to the

orchid wealth of Manipur, India. – Richardiana. 2: 82–87.

Mahendran G., Muniappan V., Ashwini M., Muthukumar T., Bai V.N. 2013. Asymbiotic seed germination of *Cymbidium bicolor* Lindl. (Orchidaceae) and the influence of mycorrhizal fungus on seedling development. – Acta physiologiae plantarum. 35 (3): 829–840. https://doi.org/10.1007/s11738-012-1127-3

Matsuda Y., Sugiura N. 2019. Specialized pollination by honeybees in *Cymbidium dayanum*, a fall–winter flowering orchid. – Plant Species Biol. 34 (1): 19–26. https://doi.org/10.1111/1442-1984.12231

Matsui T., Kawai K., Samata Y. 1970. The effects of' `N-benzylaminopurine and α-naphthaleneacetic acid on organogénesis in *Cymbidium*. – Bulletin of the Faculty of Agriculture. Tamagawa University. 10: 99–106.

Nahar S.J., Shimasaki K., Haque S.M. 2013. In vitro growth and development of Cymbidium orchid. – In: 11th Asia Pacific Orchid Conference. P. 171–176.

Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M. 1999. Biologiya semyan [The biology of seeds]. St. Petersburg. 231 p. (In Russ.)

Nongdam P., Chongtham N. 2012. In vitro seed germination and mass propagation of *Cymbidium dayanum* Reichb.: An important ornamental orchid of North-East India. – Trends in Horticultural Research. 2 (2): 28–37. https://doi.org/10.3923/thr.2012.28.37

Paek K.-Y., Murthy H.N. 2002. Temperate oriental *Cymbidium* species. Orchid Biology: Reviews and Perspectives. Vol. VIII. Dordrecht, Boston, London. P. 235–286.

Pozdova L.M., Titova G.E., Butuzova O.G. 2008. Seed germination in *Fritillaria pallidiflora* (Liliaceae) under gibberellins and kinetin influence. – Rastitelnye resursy. 4: 30–42 (In Russ.).

Prasad R.N., Mitra G.C. 1975. Nutrient requirements for germination of seeds and development of protocorms and seedlings of *Cymbidium* in aseptic cultures. – Indian Journal of Experimental Biology. 13 (2): 123–126.

Pratt L.W., Bio K.F. 2012. New plant records from Hawaii Island. – Bishop Museum Occasional Papers. 113: 75–80.

Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. 1999. Genera *Orchidacearum*. Vol. 1. Apostasioideae and Cypripedioideae. Oxford. 240 p.

Rasmussen H.N. 1995. Terrestrial orchids: from seed to mycotrophic plant. Cambridge. 460 p.

Rasmussen H.N., Dixon K.W., Jersáková J., Těšitelova T. 2015. Germination and seedling establishment in orchids: a complex of requirements. – Annals of Botany. 116: 391–402. https://doi.org/10.1093/aob/mcv087

Tawaro S., Suraninpong P., Chanprame S. 2008. Germination and regeneration of *Cymbidium findlaysonianum* Lindl. on a medium supplemented with some organic sources. – Walailak Journal of Science and Technology (WJST). 5 (2): 125–135.

Veyret Y. 1965. Embryogénie compare et blastogénie chez les Orchidaceae. – Monandrae. Paris. P. 1–106.

Veyret Y. 1974. Development of the embryo and the young seedling stages of orchids. – In: The orchids scientific studies. New York etc. P. 223–265.

Vinogradova T.N., Andronova E.V. 2002. Development of orchid seeds and seedlings. – In: Orchid biology: Reviews and Perspectives. Vol. VIII. Dordrecht Boston, London. P. 167–234.

Voges J.G., Rafael Fonseca Benevenuto R.F., Fritsche Y., Guerra M.P. 2014. Protocorm development of *Epidendrum fulgens* (Orchidaceae) in response to different saline formulations and culture conditions. – Acta Scientiarum. Biological Sciences. 36 (3): 287–292.

Yuanhua L., Qingyun L., Rao M., Yeyuan C. 2008. Asymbiotic germination and low–temperature in vitro conservation of *Cymbidium dayanum*. – Agricultural Science and Technology. 36 (19): 8068–8069, 8119.

Yakovlev M.S., Zhukova G.Ya. 1973. Angiosperms with green and colourless embryo (chloro- and leucoembryophytes). Leningrad. 101 p. (In Russ.).

СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ПРОЦЕССА ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН *CYMBIDIUM DAYANUM* (ORCHIDACEAE)

А. В. Балашова[a], Е. В. Андронова[a,*], А. А. Ковалева[a], О. Г. Бутузова[a]

[a] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

**e-mail: elena.andronova@mail.ru*

Проведено исследование влияния освещения и температуры на прорастание семян и рост *in vitro* сеянцев редкой белоцветковой формы *Cymbidium dayanum*. Показано, что в условиях темноты при 20°C прорастание начиналось после 4-й недели, а при освещении после 14-й недели от начала эксперимента. Это свидетельствует о том, что свет заметно удлинял период времени, предшествующий прорастанию. Семена на свету прорастали неодновременно, т.е. имела место гетерогенность семян по чувствительности к свету. В условиях темноты через 20 недель культивирования процент прорастания был более 90%, в условиях освещения он составил только 16%. Через 10 недель часть культур из темноты и 20°C была перенесена на 26°C в условия темноты и освещения. На 26-й неделе процент прорастания составил в темноте 94%, а на свету 80%. Было сделано заключение о светочувствительности процесса прорастания семян у данного вида, а также о том, что свет оказывает ингибирующее действие на темпы роста зародыша, как в период набухания семян, так и после. Проращивание семян можно проводить в температурном диапазоне 20–26°C, однако для роста

протокормов оптимальной температурой является 26°C. Значения двух из трех параметров семян у изученной редкой белоцветковой формы (средняя длина семени составила 818.9 ± 60.7 мкм, средняя длина зародыша – 130.8 ± 17.6 мкм) из настоящего исследования практически не отличались от имеющихся в литературе, тогда как средняя ширина зародыша была 72.3 ± 10.9 мкм, что в 2 раза меньше, чем по сведениям из литературы. Выявлен необычный для изученного вида тип прорастания семян. Мелкий зародыш узкой формы прорастал за счет своего роста в длину в результате деления и роста клеток апикальной части, при этом разрыв семенной кожуры и выход протокорма осуществлялся не в средней части семени, как у большинства орхидных, а с его халазального конца.

Ключевые слова: Cymbidium dayanum, Orchidaceae, морфометрия семян и проростков, процент прорастания семян, светочувствительность семян, развитие протокормов

БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящее исследование выполнено в рамках государственного задания (АААА-А18-118051590112-8) БИН РАН “Разнообразие морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации”.

EDN: AOBRZQ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 397–400

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА “КРАСНОЯРСКИЕ СТОЛБЫ”

© 2022 г. Д. Ю. Полянская[1,*], Н. В. Степанов[2,]**

[1] Национальный парк “Красноярские Столбы”
ул. Карьерная, 26а, г. Красноярск, 660006, Россия
[2] Сибирский федеральный университет
пр. Свободный, 79, г. Красноярск, 660041, Россия
**e-mail: nau-stolby@yandex.ru*
***e-mail: stepanov-nik@mail.ru*

Поступила в редакцию 15.03.2021 г.
После доработки 04.11.2021 г.
Принята к публикации 16.11.2021 г.

Изучению флоры национального парка “Красноярские Столбы”, расположенного на юге Красноярского края, посвящено большое количество работ. На основе анализа имеющихся данных и полевых изысканий 2019–2020 гг. выявлены 10 новых видов сосудистых растений, не указывавшихся ранее для флоры заповедной территории.

Ключевые слова: Красноярский край, флора национального парка “Красноярские Столбы”, редкие виды, Красная книга

DOI: 10.31857/S0006813622020090

Национальный парк[1] “Красноярские Столбы” (НП) располагается на юге Красноярского края, в окрестностях г. Красноярск (между 55°42'–55°57' с.ш. и 92°41'–92°56' в.д.). Природные условия местности определяются положением на окраине обширной Алтае-Саянской горной области: северо-западная оконечность Восточного Саяна в зоне контакта Западно-Сибирской равнины и Среднесибирского плоскогорья.

Флоре НП посвящено немало работ. Наиболее полные сводки публиковались с середины XX века (Vereshchyagin, 1940; Shtarker, 1988; Andreeva, Stepanov et al., 2010; Andreeva, Tupitsyna, 2014 и др.). После 2014 г. также было несколько работ, дополняющих флору НП (Kurbatskiy, 2016; Andreeva, Polyanskaya et al., 2017; Kurbatskiy, Andreeva, 2017; Polyanskaya, Shcherbina et al., 2018). Тем не менее, ежегодно на территории выявляются новые виды сосудистых растений. Так, при полевых исследованиях НП в 2019–2020 гг. и критическом изучении фондов гербариев (НП, KRSU и др.) выявлен ряд видов сосудистых растений, новых для заповедной территории. Названия видов даны по сводке С.К. Черепанова (Cherepanov, 1995) с учетом новейших изменений (Plantarium, 2007–2021).

Далее приводится список видов, новых для флоры НП “Красноярские Столбы”. Для каждого вида указаны места обитания и дана их характеристика.

Cotoneaster tjuliniae Pojark. ex Peschkova (Rosaceae) – Барьеры, 31.07.2008, Е. Андреева; в сосняке разнотравно-остепненном на гриве от скал Откликные к скалам Воробушки в правобережье ручья Моховая, в бассейне Базаихи, 05.08.2010, Е. Андреева; в сосняке в районе скал Барьеры, 13.08.2010, Е. Андреева; на каменисто-осыпном склоне под пологом лиственницы, у скалы Такмак, 02.09.2012, Н. Степанов. Очень редкий вид. Эндемик. Ранее был известен только с территорий, прилегающих к оз. Байкал (Kurbatskiy, 1988). Приенисейский фрагмент ареала вида изолирован обширной дизъюнкцией от байкальского.

Cerasus tomentosa (Thunb.) Yas. Endo (Rosaceae) – рядом с Каштаковской тропой, проходящей над склоном, недалеко от Смотровой площадки, 04.06.2016, Н. Гончарова; в охранной зоне, по тропе на Дырявую избу, над пионерским лагерем и остепненным склоном, напротив кордона Калтат, 02.06.2018, Н. Гончарова; в охранной зоне, вдоль старой канатной трассы, на северо-восточном склоне руч. Каштак, 06.06.2019, Д. Полянская. Антропофит. Произрастает единично. Вид,

[1] Территория, просуществовавшая в статусе заповедника с 1925 года вплоть до конца 2019, в декабре 2019 г. преобразована в национальный парк.

натурализовавшийся на юге Красноярского края около 20 лет назад. Спорадически встречается на обжитых территориях в степных и лесостепных районах. Тенденции к увеличению численности не наблюдается.

Convallaria keiskei Miq. (*Convallariaceae*) – в молодом осиннике с северо-восточной стороны скалы Первый Столб, 08.08.2017, Д. Полянская; в верхней части подъема от Перевала к Первому Столбу, ниже "Чертовой кухни", слева от тропы, 04.06.2019, Д. Полянская. Произрастает локально, спорадически. Растения характеризуются полушаровидной формой цветка, утолщенными в центральной части внешними листочками околоцветника и сравнительно крупными размерами всего растения, в особенности, листьев, а также расширенной формой последних. Аналогичные растения встречаются в окрестностях г. Красноярска довольно регулярно, причем в ненарушенных лесах. По нашему мнению, они являются аборигенными, реликтовыми. Впервые о красноярском ландыше было указано в статье И.В. Васильева (Vasil'ev, 1953:738): "В число спутников широколиственного леса необходимо включить и ландыш..., изредка встречающийся в окрестностях Красноярска (Гербарий БИН АН СССР, Я.О. Макарова, 1900)". При этом растения первоначально определялись как *Convallaria majalis* L. Более длительное наблюдение над живыми растениями в природе привели нас к выводу, что они более соответствуют описанию дальневосточного вида. Ситуация осложняется тем, что *Convallaria majalis* широко культивируется в регионе и способен натурализоваться, но его полудикие популяции встречаются исключительно в антропогенных местообитаниях и отличаются внешне. Здесь же мы имеем дело с растениями, хорошо "вписанными" в местные, ненарушенные экосистемы. Похожая ситуация имеет место в Иркутской области, где также локально встречается ландыш, определявшийся по-разному. Г.А. Пешкова (Peshkova, 1979) во "Флоре Центральной Сибири" считает, что байкальский ландыш принадлежит виду *Convallaria keiskei*. В последней же сводке он обозначен вновь как *Convallaria majalis* (Konspekt flory.., 2008). В свете новейших полученных данных по молекулярно-генетическому анализу иркутских популяций ландыша (Verkhozina, Kulakova et.al., 2020) можно более уверенно сказать, что приенисейские, как и байкальские популяции являются аборигенными и принадлежат виду *Convallaria keiskei*. Такие же данные, полученные только на основе морфологических характеристик, не казались достаточно убедительными. При этом, в более крупном регионе, куда относятся и "Красноярские Столбы" – Приенисейских Саянах, – есть ряд неморальных реликтовых видов, имеющих сходный характер ареала и похожие дизъюнкции западных частей их ареалов: *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch s.l. (incl. *Waldsteinia tanzybeica* Stepanov и *Waldsteinia maximovicziana* (Teppner) Probat.), *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb. s.l. (incl. *Anemone glabrata* (Maxim.) Juz. и др.), *Camtosorus sibiricus* Rupr., *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *Carex hancockiana* Maxim., *Chrysosplenium sedakowii* Turcz., *Viola dactyloides* Schult., *Circaea caulescens* (Kom.) Nakai ex Hara, *Liparis kumokiri* Maekawa, *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Rydb. и многие другие (Stepanov, 2016). Таким образом, находка *Convallaria keiskei* на юге Приенисейской Сибири вполне соответствует данным фитогеографии, показывающим здесь значительную долю восточно-азиатского геоэлемента среди неморальных видов.

Stellaria longifolia H.L. Muhl. ex Willd. (Caryophyllaceae) – на замшелом валеже в нижнем течении руч. Большая Плетняжка; долина Базаихи, 22.08.17, Д. Полянская, опр. Д. Полянская, С. Щербина. Произрастает единично.

Pulsatilla herba-somnii Stepanov (Ranunculaceae) – Каменистая степь юго-западного склона у скалы Чертов Палец, в долине р. Лалетина, близ северной границы заповедника "Столбы", 15.05.1999, Н.В. Степанов (KRSU). В верхней части крутого юго-западного склона Голубой горки, в долине р. Базаихи, 09.05.2005, Е. Андреева, опр. Н. Степанов, 2015.; там же, 18.05.2005, Е. Андреева, В. Штаркер, опр. Н. Степанов, 2015. Довольно редкий, эндемичный вид региона (Stepanov, 2014).

Pulsatilla orientali-sibirica Stepanov (Ranunculaceae) – каменистая степь юго-западного склона в долине р. Лалетина, близ северной границы заповедника "Столбы", 7.04.2014, Н.В. Степанов (KRSU).

Corydalis bombylina Stepanov (Fumariaceae) – в светлохвойном лесу в долине Маны, около кордона, 08.06.1979, Арнольд; в ельнике злаково-зеленомошном в пойме рч. Веселый, в долине реки Базаихи, 17.06.1986, В. Штаркер; у скалы Чертов Палец, в основании склона в долине р. Лалетина, 13.05.2012, Н.В. Степанов (KRSU). Вид имеет массовое распространение к востоку от р. Енисей. На территории НП смешивался с похожим видом *Corydalis bracteata* (Stephan) Pers.

Corydalis talpina Stepanov (Fumariaceae) – в осиново-березовом лесу заповедника "Столбы", 10.06.1954 коллектор неизвестен; в пойме рч. Каменка Столбинского нагорья, 10.05.1982, В. Штаркер; в зарослях черемухи в долине р. Лалетина, в охранной зоне, 31.05.2014, Н.В. Степанов (KRSU); возле избы-стационара в верховьях Большого Инжула, 17.05.2017, Д. Полянская; очень редкий вид, ограниченный распространением в цен-

тральной части юга Приенисейской Сибири. Реликт, связанный с рефугиумом неморальной флоры.

Oxytropis ammophila Turcz. (Fabaceae) – на каменистом степном склоне, близ скалы Чертов Палец, у северной границы заповедника “Столбы”, 31.05.2014, Н. Степанов. Очень редкий вид, описан из окр. г. Красноярска, внесен в “Красную книгу” РФ (Red data book.., 2008).

Hemerocallis lilio-asphodelus L. (Hemerocallidaceae) – в долине ручья Калтат, 05.07.1954, В. Штаркер. Для Сибири обычно указывался один вид “*Hemerocallis minor* Mill.” и синонимом к нему *Hemerocallis lilio-asphodelus* auct., non L. (Vlasova, 1987), при этом в сопредельных флорах указывали для Сибири оба вида (Ikonnikov, 1979; Barkalov, 1987). Эти близкие виды, вполне хорошо различимы не только морфологически и экологически, но и по кариологии (Stepanov, 2018).

Таким образом, видовой список флоры национального парка пополнился, как редкими, краснокнижными и эндемичными видами (*Cotoneaster tjuliniae*, *Convallaria keiskei*, *Pulsatilla herba-somnii*, *Corydalis talpina*, *Oxytropis ammophila*), а также, находящимися на границе ареала (*Corydalis bombylina*), так и нативными (*Pulsatilla orientali-sibirica*, *Hemerocallis lilio-asphodelus*, *Stellaria longifolia*) и антропофитными (*Cerasus tomentosa*) видами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Andreeva, Stepanov et al.] Андреева Е.Б., Степанов Н.В., Штаркер В.В. 2010. Конспект флоры высших растений – В сб.: Труды государственного заповедника “Столбы”. Красноярск. Вып. XVIII. С. 59–155.

[Andreeva, Tupitsyna] Андреева Е.Б., Тупицына Н.Н. 2014. Флора заповедника “Столбы”. Новосибирск. 304 с.

[Andreeva, Polyanskaya et al.] Андреева Е.Б., Полянская Д.Ю., Гончарова Н.В. 2017. Новые находки во флоре заповедника “Столбы” – В сб.: Проблемы изучения растительного покрова Сибири: материалы VI Международной научной конференции, посвященной 100-летию профессора А.В. Положий (Томск 24–26 октября 2017 г.), с. 21.

[Barkalov] Баркалов В.Ю. 1987. *Hemerocallis* L. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Под ред. С.С. Харкевича. Л. С. 393–397.

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

[Ikonnikov] Иконников С.С. 1979. *Hemerocallis* L. – В кн.: Флора европейской части СССР / Под ред. Ан.А. Федорова. Т. 4. Л.: Наука. С. 216–217.

[Konspekt flory...] Конспект флоры Иркутской области. 2008. В.В. Чепинога и др.; под ред. Л.И. Малышева. Иркутск. 327 с.

[Red data book...] Красная книга Российской Федерации: растений и грибов. 2008. Под ред. Р.В. Камелина, В.С. Новикова. М. 855 с.

[Kurbatskiy] Курбатский В.И. Род *Cotoneaster* – Кизильник – В кн.: Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск: Наука, 1988. С. 21–25.

[Kurbatskiy] Курбатский В.И. 2016. Флористические находки на юге Средней Сибири – Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. № 113: 64–67.

[Kurbatskiy, Andreeva] Курбатский В.И., Андреева Е.Б. 2017. Новые и редкие растения во флоре государственного природного заповедника “Столбы” – Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. № 115: 44–48.

[Peshkova] Пешкова Г.А. 1979. Семейство Liliaceae – В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука. С. 211–230.

[Plantarium] Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007–2021. http://www.plantarium.ru/

[Polyanskaya, Shcherbina et al.] Полянская Д.Ю., Щербина С.С., Гончарова Н.В. 2018. Новые находки во флоре заповедника “Столбы” – Бот. журн. 103 (9): 1174–1176.

[Shtarker] Штаркер В.В. 1988. Флора южного и юго-западного макросклонов главного междуречья заповедника “Столбы”. Вып. XV. Красноярск, изд. Красноярского университета. С. 3–87.

[Stepanov] Степанов Н.В. 2014. Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из Приенисейских Саян. – Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н.Крылова Томского государственного университета. 109: 6–19.

[Stepanov] Степанов Н.В. 2016. Сосудистые растения Приенисейских Саян: монография. – Красноярск. 252 с.

[Stepanov] Степанов Н.В. 2018. Числа хромосом некоторых видов с юга Приенисейской Сибири – Turczaninowia. 21 (1): 35–40.

[Vasil’ev] Васильев Иг.В. 1953. Новые данные о липе в окрестностях Красноярска – Бот. журн. 38 (5): 737–742.

[Vereshchyagin] Верещагин В.И. 1940. Инвентарь флоры государственного заповедника “Столбы” – Труды государственного заповедника “Столбы”. Вып. I. 82 с.

[Verhozina, Kulakova et al.] Верхозина А., Кулакова Н., Кривенко Д., Мурашко В. 2020. *Convallaria majalis* L. s.l. (Asparagaceae juss.) in Baikal Siberia – BIO Web of Conferences 24, 00092. https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400092

[Vlasova] Власова Н.В. 1987. *Hemerocallis* L. – В кн.: Флора Сибири. Под ред. Л.И. Малышева, Г.А. Пешковой. Т. 4. Новосибирск: Наука. С. 49.

NEW SPECIES TO THE FLORA OF NATIONAL PARK "KRASNOYARSKIE STOLBY"

D. Yu. Polyanskaya[a,#] and N. V. Stepanov[b,##]

[a] *National Park "Krasnoyarskie Stolby" Karyernaya Str., 26a, Krasnoyarsk, 660006, Russia*

[b] *Siberian Federal University Svobodny Ave., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russia*

[#]*e-mail: nau-stolby@yandex.ru*

[##]*e-mail: stepanov-nik@mail.ru*

The National Park "Krasnoyarskie Stolby" is located in the southern Krasnoyarsk Territory. A large amount of works is devoted to the study of its flora. Based on the analysis of available data, we have discovered 10 vascular plant species, which were not previously reported for the flora of the protected area.

Key words: Krasnoyarsk Territory, flora of the National Park "Krasnoyarskie Stolby", rare species, Red Data Book

REFERENCES

Andreeva E.B., Stepanov N.V., Shtarker V.V. 2010. Abstract of the flora of higher plants. – Proceedings of the state reserve "Stolby". Krasnoyarsk. 18: 59–155.

Andreeva E.B., Tupitsyna N.N. 2014. Flora of the "Stolby" Reserve, Novosibirsk. 304 s.

Andreeva E.B., Polyanskaya D.Yu, Goncharova N.V. 2017. New finds in the flora of the "Stolby" reserve – Problems of studying the vegetation cover of Siberia: materials of the VI International scientific conference dedicated to the 100th anniversary of the professor A.V. Polozhiy (Tomsk October 24–26, 2017), p. 21.

Barkalov V.Yu. 1987. Hemerocallis L. – In: Vascular plants of the Soviet Far East. Ed. S. S. Kharkevich. Leningrad. Vol. 2: 393–397.

Cherepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). – St. Petersburg. 990 p.

Ikonnikov S.S. 1979. Hemerocallis L. – Flora of the European part of the USSR / Ed. An. A. Fedorova. Leningrad. 4: 216–217.

Konspekt of the flora of the Irkutsk region. 2008. V.V. Chepinoga and others; ed. L.I. Malysheva. Irkutsk. 327 p.

Krasnaya kniga of the Russian Federation: Plants and Mushrooms. 2008. Moscow. 855 p.

Kurbatskiy V.I. 1988. Genus Cotoneaster – Cotoneaster // Flora of Siberia. Rosaceae. Novosibirsk. P. 21–25.

Kurbatskiy V.I. 2016. Floristic finds in the south of Central Siberia – Systematic notes, 113: 64–67.

Kurbatskiy V.I., Andreeva E.B. 2017. New and rare plants in the flora of the state nature reserve "Stolby" – Systematic notes .., 115: 44–48.

Peshkova G.A. 1979. Family Liliaceae – In: Flora of Central Siberia. Vol. 1. Novosibirsk. P. 211–230.

Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighboring countries. 2007–2021. http://www.plantarium.ru/

Polyanskaya D.Yu., Shcherbina S.S., Goncharova N.V. 2018. New finds in the flora of the Stolby Reserve – Botanicheskiy zhurnal. 103 (9): 1174–1176.

Shtarker V.V. 1988. Flora of the southern and southwestern macroslopes of the main interfluve of the "Stolby" reserve. Issue XV. Krasnoyarsk. S. 3–87.

Stepanov N.V. 2014. Notes on some species of *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) from the Yenisei Sayan Mountains – Systematic notes, 109: 6–19.

Stepanov N.V. 2016. Vascular Plants of the Yenisei Sayan Mountains: Monograph. – Krasnoyarsk. 252 p.

Stepanov N.V. 2018. Numbers of chromosomes of some species from the south of the Yenisei Siberia – Turczaninowia 21 (1): 35–40.

Vasiliev Ig.V. 1953. New data on linden in the vicinity of Krasnoyarsk – Botanicheskiy zhurnal. 38 (5): 737–742.

Vereshchagin V.I. 1940. Inventory of flora of the state reserve "Stolby" – Proc. state reserve "Stolby". Issue I. Moscow. 82 p.

Verhozina A., Kulakova N., Krivenko D., Murashko V. 2020. *Convallaria majalis* L. s.l. (Asparagaceae juss.) in Baikal Siberia – BIO Web of Conferences. 24. 6 c.

Vlasova N.V. 1987. *Hemerocallis* L. – In: Flora of Siberia. Ed. L.I. Malysheva, G.A. Peshkova. Novosibirsk: Science. 4: 49.

EDN: EBFXIA
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 401–403

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ *ROSA* (ROSACEAE) ДЛЯ ДАГЕСТАНА

© 2022 г. Б. А. Рамазанова[1,*], З. М. Асадулаев[1], Г. А. Садыкова[1], М. М. Маллалиев[1]
[1] *Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН*
ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000, Россия
**e-mail: baizana@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.09.2021 г.
После доработки 20.01.2022 г.
Принята к публикации 25.01.2022 г.

Приводятся сведения о 4 новых для флоры Дагестана видах шиповника, выявленных в ходе полевых исследований в Буйнакском, Шамильском, Левашинском, Казбековском, Тляратинском, Гунибском, Чародинском, Цумадинском, Рутульском и Лакском районах. Впервые для флоры России указывается *Rosa kazarjanii* Sosn. Приводятся новые местонахождения для *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr.

Ключевые слова: флористические находки, Дагестан, *Rosa*
DOI: 10.31857/S0006813622040068

В ходе экспедиций, проведенных сотрудниками ГорБС ДФИЦ РАН в 2018–2020 гг., были выявлены новые для флоры республики виды шиповников, ранее не отмеченные для Дагестана (Murtazaliev, 2009). Из них один вид оказался новым для флоры России (*R. kazarjanii* Sosn.) и 3 – новыми для региона: *Rosa adenophylla* Galushko, *R. alexeenkoi* Crep. ex Juz., *R. valentinae* Galushko. Приводятся сведения о распространении этих находок.

1. *Rosa adenophylla* Galushko. ЦК: Малк. Эндемик Кавказа. Вид описан с Эльбруса: “на сухих каменистых склонах, в среднем поясе, до 1800 м над ур. м.” (Galushko, 1980: 109). И.О. Бузунова и Р.В. Камелин отмечали близость *R. adenophylla* к виду *R. gorenkensis* Bess. (Buzunova, Kamelin, 2004). В Дагестане *R. adenophylla* обнаружена в нижнем и среднем горном поясах: Дагестан, Левашинский р-н, окр. с. Цудахар, Цудахарская экспериментальная база, 1140 м над ур. м., 10 IX 2018, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG, LE), 42°19'662"N, 47°09'877"E; Дагестан, Тляратинский р-н, окр. с. Бетельда, сев. склон, 1828 м над ур. м., 18 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 41°56'873"N, 46°32'411"E; Дагестан, Шамильский р-н, окр. с. Кахиб, 1507 м над ур. м., 18 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°25'682'N, 46°35'031"E; Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Дылым, в направлении с. Алмак, 655 м над ур. м., 25 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 43°03'697"N, 46°37'865"E; Дагестан, Буйнакский р-н, окр. с. Верхний Дженгутай, 722 м над ур. м., 25 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°40'468"N, 47°14'329"E.

2. *R. alexeenkoi* Crep. ex Juz. ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв. Эндемик Кавказа. Описан из Азербайджана, Кубинский р-н, с. Судур (Yuzepchuk, 1941). С.В. Юзепчук считал данный вид гибридогенным (Yuzepchuk, 1941). В Дагестане вид обнаружен в Буйнакском р-не, окр. с. Карамахи, перевал Волчьи ворота, 1460 м над ур. м., 25 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG, LE), 42°35'341"N, 47°13'927"E.

3. *R. kazarjani* Sosn. ЮЗЗ: Джав.-В. Ах., Араг. Антропатанский вид. Описан из Армении, гора Бужакан. На Кавказе также встречается в Грузии, окр. оз. Табисцхури (Grossheim, 1952). Впервые приводится для флоры России. В Дагестане данный вид собран в следующих пунктах: Дагестан, Чародинский р-н, окр. с. Урух-Сота, сев. склон, 1950 м над ур. м., 20 IX 2018, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG, LE), 42°14'029"N, 46°40'635"E; Дагестан, Цумадинский р-н, окр. сел. Хуштада, вост. склон, под дорогой, насыпной откос, 1620 м, 03 IX 2020, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°31'258"N, 46°08'469"E. Отмечено две куртины площадью 10 и 15 м^2.

4. *R. valentinae* Galushko. ЦК: Малк. Эндемик Кавказа. Отмечен в Кабардино-Балкарии, в Черекском р-не до среднегорья и по р. Чегем

(Shkhagapsoev S.H., Starikiva N.V., 2002), а также в Ингушетии, в ущелье р. Армхи (Dobrieva et al., 2009). В Дагестане данный вид был обнаружен в следующем пункте: Дагестан, Рутульский р-н, окр. с. Лучек, сев.-зап. склон, 1635 м над ур. м., 27 IX 2018, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG, LE), 41°40'495"N, 47°14'121"E.

Также были обнаружены новые места произрастания *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr. ЦК: В. Кум. Западно-палеарктический вид, описан из Приуралья. Впервые в Дагестане был найден Е.С. Колобовым в Рутульском р-не, с. Аракул, в 1.5 км ниже селения, на меже, 15 VII 1975 (Kolobov, 1985). Сотрудниками ГорБС ДФИЦ РАН выявлены следующие места произрастания *R. glabrifolia*: Дагестан, Гунибский р-н, окр. с. Гуниб, Гунибская экспериментальная база, сев. склон, 1675 м над ур. м., 19 IX 2018, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG, LE), 42°26'966"N, 46°55'277"E; Дагестан, Гунибский р-н, окр. с. Гуниб, сев.-вост. склон, сосново-березовый лес, 1743 м над ур. м., 19 IX 2018, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°24'267"N, 46°54'985"E; Дагестан, Лакский р-н, окр. с. Кули, 1902 м над ур. м., 06 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°01'188"N, 47°14'218"E; Дагестан, Тляратинский р-н, окр. с. Бетельда, сев. склон, 1828 м над ур. м., 18 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 41°56'873"N, 46°32'411"E; Дагестан, Шамильский р-н, окр. с. Кахиб, 1507 м над ур. м., 18 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°25'682"N, 46°35'031"E; Дагестан, Казбековский р-н, окр. с. Алмак, 1331 м над ур. м., 25 IX 2019, З. Асадулаев, Г. Садыкова, М. Маллалиев (DAG), 42°57'887"N, 46°36'822"E.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы “Структурные и функциональные особенности растительных сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов (на примере Восточного Кавказа)” (рег. № НИОКТР АААА-А19-119020890099-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Buzunova, Kamelin] Бузунова И.О., Камелин Р.В. 2004. Виды рода *Rosa* L. (Rosaceae) секции Cinnamomeae DC. во флоре Кавказа. – Новости сист. высш. раст. 36: 112–122.

[Galushko] Галушко А.И. 1980. Флора Северного Кавказа. Т. 2. Ростов-н/Д. 351 с.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1952. Флора Кавказа. Баку. 453 с.

[Dobrieva] Добриева З.У., Мелик-Гусейнов В.В., Иванов А.Л., Дакиева М.К. 2009. Обзор видов рода *Rosa* L. флоры Ингушетии. – Вестник Ставропольского гос. ун-та. Биологические науки. 4: 114–117.

[Kolobov] Колобов Е.С. 1985. Шиповники Дагестана: Дис. ... канд. биол. наук. М. 207 с.

[Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект флоры Дагестана. Махачкала. Т. 2. 248 с.

[Shkhagapsoev, Starikiva] Шхагапсоев С.Х., Старикова Н.В. Анализ естественной дендрофлоры Кабардино-Балкарии. 2002. Нальчик. 113 с.

[Yuzepchuk] Юзепчук. С.В. 1941. Флора СССР. Т. 10. М., Л. 656 с.

SPECIES OF *ROSA* (ROSACEAE) NEW FOR DAGESTAN

B. A. Ramazanova[a,#], Z. M. Asadulaev[a], G. A. Sadykova[a], and M. M. Mallaliev[a]

[a] *Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Center of RAS*
M. Gadjieva Str., 45, Makhachkala, 367000, Russia
[#]*e-mail: baizana@mail.ru*

Four species of the genus *Rosa* L. new to the flora of Dagestan were discovered during field research. *R. kazarjanii* Sosn. was recorded for the first time in the flora of Russia. New localities of *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr. are reported.

Keywords: floristic records, Dagestan, *Rosa*

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the project “Structural and functional features of plant communities with the participation of populations of rare and resource tree species (on the example of the Eastern Caucasus)” (no. NIOKTR AAAA-A19-119020890099-4).

REFERENCES

Buzunova I.O., Kamelin R.V. 2004. Species of the genus *Rosa* L. (Rosaceae) of the section Cinnamomeae DC. in the flora of the Caucasus. – News system. vyssh. rast. 36: 112–122 (In Russ.).

Galushko A.I. 1980. Flora Severnogo Kavkaza (Flora of the North Caucasus). Vol. 2. Rostov-na-Donu. 351 p. (In Russ.).

Grossheim A.A. 1952. Flora Kavkaza (Flora of the Caucasus). Baku. 453 p. (In Russ.).

Dobrieva Z.U., Melik-Huseynov V.V., Ivanov A.L., Dakieva M.K. 2009. Obzor vidov roda Rosa L. flory Ingushetii (Overview of the species of the genus *Rosa* L. flora of Ingushetia). – Bulletin of the Stavropol State University. Biological Sciences. 4: 114–117 (In Russ.).

Kolobov E.S. 1985. Rosehips of Dagestan: Diss. Kand. Sci. Moscow. 207 p. (In Russ.).

Murtazaliev R.A. 2009. Conspectus of the flora of Dagestan. Makhachkala. Vol. 2. 248 p. (In Russ.).

Shkhagapsoev S.H., Starikiva N.V. Analysis of the natural dendroflora of Kabardino-Balkaria. 2002. Nalchik. Kabardino-Balkarskiy universitet. 113 p. (In Russ.).

Yuzepchuk. S.V. 1941. Flora SSSR (Flora of the USSR). Vol. 10. Moscow, Leningrad. 656 p. (In Russ.).

EDN: MUSHRX
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 4, с. 404–416

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ АНДРЕЯ ЛЬВОВИЧА БУДАНЦЕВА (1957–2021)

© 2022 г. Д. В. Гельтман[1,*], Н. А. Медведева[1,]**
[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: geltman@binran.ru*
***e-mail: medvedeva@binran.ru*

Поступила в редакцию 13.01.2022 г.
После доработки 15.01.2022 г.
Принята к публикации 25.01.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622040044

2 ноября 2021 г. Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (БИН) и все ботаническое сообщество России постигла тяжелая утрата: после непродолжительной тяжелой болезни скончался Андрей Львович Буданцев – главный научный сотрудник БИНа, руководитель лаборатории растительных ресурсов института, доктор биологических наук, профессор, главный редактор “Ботанического журнала”.

Андрей Львович родился 5 мая 1957 г. в семье известных ученых-палеоботаников. Его мать, Анна Ивановна Киричкова, долгое время работала во Всесоюзном (позднее – Всероссийском) нефтяном научно-исследовательском геолого-разведочном институте; отец, Лев Юстианович Буданцев (1929–2012), работал в БИНе с 1952 г., был заведующим Ботаническим музеем и лабораторией палеоботаники, а в 1986–2001 гг. возглавлял это старейшее научное учреждение нашей страны.

Детство Андрея Львовича было связано с БИНом. Его семья первое время жила в ведомственном доме на Лесопарковой улице (тогда это была далекая окраина Ленинграда), возведенном сотрудниками методом народной стройки; Андрей ходил в детский сад института, летом выезжал на его дачу, находившуюся на территории научной станции на берегу озера Отрадное на Карельском перешейке. В школе его интересовали естественнонаучные дисциплины, а также музыка, одно время он даже всерьез задумывался о карьере музыканта. Хотя эти планы не осуществились, он всегда сохранял интерес к музыке, еще в школьные годы собрал большую коллекцию записей классической музыки, любил балет, но довольно прохладно относился к опере.

После окончания школы в 1974 г. Андрей Львович поступил на вечернее отделение географического факультета Ленинградского университета и в этот же год стал работать лаборантом в отделе растительных ресурсов БИНа. Учебу и работу прервала служба в армии. Андрей Львович, выделявшийся высоким ростом и хорошей выправкой, нес службу в элитном подразделении, охранявшем первых лиц государства.

После окончания службы Андрей Львович продолжил учебу уже на биолого-почвенном факультете университета, продолжая работать в БИНе, активно участвовал в экспедициях, организованных институтом, в том числе как начальник отряда. Одной из тем, которую отдел растительных ресурсов выполнял в те годы, была работа по поиску растений – источников ихтиоцидов (ими, являлись, в частности, представители рода *Verbascum*). Экспедиции проходили в основном в Средней Азии, что дало возможность Андрею Львовичу ближе познакомиться с природой этого очень интересного региона. Систематика и география представителей рода *Verbascum* Средней Азии и Казахстана стала темой его дипломной работы, защищенной с отличием в 1983 г. В 1985 г. Андрей Львович был избран на должность младшего научного сотрудника отдела растительных ресурсов.

С 1986 г. долговременным научным направлением отдела растительных ресурсов БИНа стало изучение представителей семейства губоцветных. Андрею Львовичу было предложено заняться изучением рода *Dracocephalum*. Систематика и география этого рода в пределах СССР, возможности его практического использования стали темой кандидатской диссертации, успешно защищенной в 1987 г. под руководством Р.В. Камелина. Другим направлением работ отдела стала подготовка инициированной А.Л. Тахтаджяном сводки “Растительные ресурсы СССР”, которая в итоге вышла в 9 томах (1984–1996). Андрей Львович активно включился и в эту работу, а завершена она была уже под его руководством.

После защиты кандидатской диссертации предмет научных интересов Андрея Львовича

расширился до всей трибы *Nepeteae* семейства губоцветных. В это время он принимал активное участие в экспедиционных работах не только на территории СССР, но и в Монголии и во Вьетнаме. За сравнительно короткий срок он смог подготовить монографический обзор этой трибы в полном объеме и в 1993 г. успешно защитил докторскую диссертацию на тему "Триба Nepeteae Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования). Большое влияние при подготовке этой диссертации также оказал Р.В. Камелин, которого Андрей Львович всегда считал своим учителем в науке.

В 1992 г. Андрей Львович становится старшим научным сотрудником, а с 1994 г. – заведующим отделом растительных ресурсов БИНа (существовал до 1999 г.) и лабораторией растительных ресурсов, которую возглавлял до конца своих дней. Фактически с 1994 г. Андрей Львович встал во главе ресурсоведческого научного направления в отечественной ботанике, успешно продолжал и развивал традиции, заложенные М.М. Ильиным, Ал.А. Федоровым и П.Д. Соколовым.

Изменение социально-политических условий в начале 1990-х годов потребовало и перемен в характере научной работы. Плановых экспедиций стало меньше, но, тем не менее, в 1995–1996 гг. при поддержке зарубежных партнеров удалось провести масштабные полевые исследования перспективных лекарственных растений на Дальнем Востоке и в Забайкалье. Основное внимание ресурсоведов БИНа во главе с Андреем Львовичем теперь было направлено на оценку полезных свойств растений флоры России. Несмотря на непростую экономическую ситуацию, в ноябре 1996 г. под руководством Андрея Львовича успешно прошла I Всероссийская конференция по ботаническому ресурсоведению. Вскоре был подготовлен и издан справочник "Дикорастущие полезные растения России" (2001), где оценка полезных свойств растений давалась на уровне рода.

В это же время начинается педагогическая деятельность Андрея Львовича. В 1995 г. он стал читать лекции в Санкт-Петербургском химико-фармацевтическом институте (с 1996 г. – химико-фармацевтическая академия, с 2018 г. – Санкт-Петербургский химико-фармацевтический университет), а в 2004–2008 гг. заведовал кафедрой фармакогнозии этого учебного заведения. Он читал курс общей фармакогнозии и разработанный им курс "Ресурсоведение лекарственных растений", подготовил ряд методических руководств и пособий. В 2001 г. Андрею Львовичу было присвоено звание профессора. Для студентов-биологов Санкт-Петербургского государственного университета им был разработан и прочитан курс лекций "Основы ботанического ресурсоведения"; в течение многих лет он возглавлял государственную экзаменационную комиссию для бакалавров и магистров биологического факультета (профиль "биоразнообразие"). Под руководством А.Л. Буданцева защитили кандидатские диссертации В.С. Березина, Д.Г. Мельников, Н.В. Петрова, М.Н. Повыдыш, Н.В. Скляревская, он был также научным консультантом докторской диссертации О.В. Созинова.

В XXI в. основной задачей лаборатории растительных ресурсов стала подготовка многотомного справочника "Растительные ресурсы России", в котором были систематизированы сведения о компонентном составе и биологической активности дикорастущих растений страны. Первые шесть томов этой сводки (2008–2014) были посвящены цветковым растениям, а седьмой (2016) – сосудистым споровым и голосеменным. Андрей Львович возглавил эту работу и был ответственным редактором всех томов. Это издание широко используется в самых различных целях и является наиболее авторитетным источником информации в области, привлекающей внимание широкого круга пользователей.

Редакторские и организаторские способности Андрея Львовича очень ярко проявились при подготовке двух региональных определителей растений. Г.П. Яковлев, в конце 1990-х гг. занимавший пост ректора Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии, предложил сотрудникам БИНа подготовить хорошо иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка, на территории которого расположена база учебных практик академии. С самого начала ставилась задача максимально полно иллюстрировать это издание, причем не только общий облик растений, но и содержание ступеней определительного ключа. Андрей Львович стал одним из редакторов этого издания. Опыт подготовки такой книги, изданной в 2000 г., оказался очень удачным и был расширен до "Иллюстрированного определителя Ленинградской области" (2006); Андрей Львович был одним из редакторов и основным "двигателем" этого издания.

В 2003–2016 гг. А.Л. Буданцев был главным редактором журнала "Растительные ресурсы" – важнейшего отечественного ботанического периодического издания, не имеющего полных зарубежных аналогов. В 2016 г., после кончины Р.В. Камелина, он стал во главе редакции "Ботанического журнала" – главного отечественного периодического издания в области изучения растительного мира. Усилия Андрея Львовича привели к тому, что этот журнал стал реферироваться системой "Скопус", его высокий уровень неизменно поддерживался, несмотря на разнообразные и многочисленные турбулентности в издании отечественных научных журналов. Редакторская работа явно нравилась Андрею Львовичу, в ней

Андрей Львович Буданцев
Andrey Lvovich Budantsev

он в известной мере “нашел себя”. Перед каждым съездом Русского ботанического общества он тщательно редактировал присланные тезисы.

Андрей Львович с огромным уважением относился к своему учителю Р.В. Камелину и много сделал для увековечивания его памяти. Он участвовал в подготовке к печати нескольких работ Рудольфа Владимировича, изданных уже после его кончины, а также опубликовал ряд очень точных и, можно сказать, проникновенных статей с анализом его научного наследия. Большое впечатление оставили его доклады о научных идеях и подходах Р.В. Камелина на первых и вторых Камелинских чтениях, последний – чуть более чем за месяц до внезапной кончины Андрея Львовича. Он также подготовил к печати сборник научных работ отца – Л.Ю. Буданцева.

Заслуги Андрея Львовича были отмечены несколькими ведомственными наградами, а в 2020 г. он был удостоен медали ордена “За заслуги перед Отечеством” II степени. Но главное – уважение, признание и доверие коллег. Широкая эрудиция, острый ум, наблюдательность, интеллигентность – именно это ценили в Андрее Львовиче его коллеги. Его обычно немногословные, но очень точные оценки и суждения на заседаниях Ученого совета, семинарах, конференциях, защитах диссертаций всегда с большим вниманием воспринимались сотрудниками БИНа и дирекцией института. Неслучайно Андрей Львович был председателем двух избирательных комиссий по выборам директора института, входил в состав Ученого совета института и одного из советов по защите диссертаций. Большую работу А.Л. Буданцев вел и в Русском ботаническом обществе, где он был вице-президентом и членом Президиума.

Внезапный уход из жизни Андрея Львовича стал большим горем для БИНа, Русского ботанического общества, его коллег и родных. Многим его планам и замыслам, к сожалению, не суждено было быть воплощенными в жизнь. Память об Андрее Львовиче сохранится в его делах, публикациях, учениках, воспоминаниях об общении с ним.

Список опубликованных научных работ А.Л. Буданцева

1984. Буданцев А.Л., Фокина Г.А. Сем. Cannabaceae Endl. – коноплевые, сем. Urticaceae Juss. – крапивные. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Magnoliaceae – Limoniaceae. Л.: Наука. С. 135–140.

1985. Буданцев А.Л. О возможности использования в качестве эфирномасличных растений некоторых видов рода *Dracocephalum* L. – В кн.: Основные направления научных исследований по интенсификации эфирномасличного производства/Всесоюзное научно-техническое совещание “Основные направления научных исследований по интенсификации эфирномасличного производства” (IV симпозиум по эфиромасличным

Будущий ученый
Future scientist

Выпускник школы
School graduate

растениям и маслам), 1–4 октября 1985 г.: Тезисы докладов и сообщений. Симферополь. Ч. 1. С. 96.

Шаварда А.Л, Буданцев А.Л. Химическая изменчивость терпеноидного состава змееголовника вонючего (*Dracocephalum foetidum* Bunge), произрастающего в МНР. – В кн.: Основные направления научных исследований по интенсификации эфирномасличного производства/Всесоюзное научно-техническое совещание “Основные направления научных исследований по интенсификации эфирномасличного производства” (IV симпозиум по эфиромасличным растениям и маслам), 1–4 октября 1985 г.: Тезисы докладов и сообщений. Симферополь. Ч. 2. С. 121–122.

Кузьмина Л.В., Кузнецова Г.А., Уличева Г.М., Богаткина В.Ф., Буданцев А.Л. и др. Ихтиотоксическая активность некоторых видов рода *Verbascum* L. отечественной флоры. – В кн.: Подготовка озер-питомников химическим методом. Л.: Промрыбвод. С. 29–37 (Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства: Сборник научных трудов. Вып. 234).

1986. Буданцев А.Л. Числа хромосом и некоторые вопросы систематики рода *Dracocephalum* (Lamiaceae). – Бот. журн. 71 (9): 1211–1217.

Буданцев А.Л., Буйко Р.А., Кузьмина Л.В. Сем. Brassicaceae Burnett (Crucuferae Juss.) – крестоцветные. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование: Семейства Paeoniaceae – Thymelaeaceae. Л.: Наука. С. 42–97.

Буданцев А.Л., Кузьмина Л.В. Обзор видов рода *Verbascum* L. Средней Азии и Казахстана. – Растит. ресурсы. 22 (2): 158–171.

Буданцев А.Л., Кузьмина Л.В., Уличева Г.М. О коровяках Казахстана и возможности их использования в народном хозяйстве. – В кн.: Рациональное использование растительных ресурсов Казахстана. Алма-Ата: Наука. С. 35–37.

Буданцев А.Л., Телепова М.Н., Шаварда А.Л. О положении *D. nodulosum* Rupr. в системе рода *Dracocephalum* L. – В кн.: Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений: Тезисы докладов I Всесоюзного совещания. М. С. 37–38.

Буданцев А.Л. Некоторые спорные вопросы систематики и таксономии рода *Dracocephalum* L. – В кн.: Труды I молодежной конференции ботаников г. Ленинграда. Л. Ч. 1. С. 91–103. Деп. в ВИНИТИ 23.06.1986. № 6847–886.

Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Химический состав и полезные свойства видов рода *Dracocephalum* L. флоры СССР. Сообщение 1. Содержание и состав эфирных масел. – Растит. ресурсы. 22 (4): 550–561.

Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Ботанико-географические особенности змееголовника узловатого (*Dracocephalum nodulosum* Rupr.) и состав его эфирного масла. – В кн.: Рациональное использование растительных ресурсов Казахстана: Сборник статей. Алма-Ата: Наука. С. 90–92.

1987. Буданцев А.Л. Система рода *Dracocephalum* (Lamiaceae). – Бот. журн. 72 (2): 260–267.

Буданцев А.Л. Новые таксоны рода *Dracocephalum* (Lamiaceae) из Монголии и Китая. – Бот. журн. 72 (1): 92–93.

Буданцев А.Л. Виды рода *Dracocephalum* L. флоры СССР (систематика, география, возможности использования). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 22 с.

Буданцев А.Л., Бакина Л.А. Род *Waldsteinia* Willd. – вальдштейния. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae. Л.: Наука. С. 101–102.

Буданцев А.Л., Данчул Т.Ю. Роды *Fragaria* L. – земляника, *Geum* L. – гравилат, *Parageum* Nakai et Hara – лжегравилат. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hydrangeaceae – Haloragaceae. Л.: Наука. С. 47–51, 57.

Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Химический состав и полезные свойства видов *Dracocephalum* L. флоры СССР. Сообщение 2. – Растит. ресурсы. 23 (2): 287–295.

1988. Камелин Р.В., Губанов И.А., Дариймаа Ш., Буданцев А.Л., Гамболд Э. Новинки флоры Монгольской Даурии. – Бот. журн. 73 (10): 1483–1488.

Буданцев А.Л., Колалите М.Р. Особенности опушения листьев некоторых видов рода *Dracocephalum* L. – В кн.: Материалы научных трудов IV Всесоюзного симпозиума “Ультраструктура растений”. Киев. С. 53.

Буданцев А.Л., Медведев В.Н. Сем. Balsaminaceae – бальзаминовые. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Rutaceae – Elaeagnaceae. Л.: Наука. С. 47–48.

Буданцев А.Л., Телепова М.Н., Шаварда А.Л., Колалите М.Р. Ультраструктура железистых волосков листа рода *Dracocephalum* L. в связи с синтезом терпенов. – В кн.: XIII Всесоюзная конференция по электронной микроскопии, г. Звенигород, октябрь 1988 г. М. С. 258.

1989. Буданцев А.Л. Конспект рода *Dracocephalum* L. (Lamiaceae), 1. – Новости сист. высш. раст. 26: 135–142.

Губанов И.А., Камелин Р.В., Буданцев А.Л., Гамболд Э., Дариймаа Ш. Новинки флоры Восточной Монголии. – Бот. журн. 74 (2): 255–267.

Камелин Р.В., Губанов И.А., Буданцев А.Л., Гамболд Э., Дариймаа Ш. Три новых рода сосудистых растений во флоре Монголии. – Бот. журн. 74 (9): 1355–1357.

1990. Буданцев А.Л. Систематика рода *Nepeta* L. (Lamiaceae). Виды секции *Schizocalyx* Pojark. – Новости сист. высш. раст. 27: 121–125.

Военнослужащий внутренних войск
Internal troop soldier

Буданцев А.Л. Конспект рода *Dracocephalum* L. (Lamiaceae), 2. – Новости сист. высш. раст. 27: 125–135.

Буданцев А.Л. Систематика рода *Nepeta* (Lamiaceae). Виды секции *Spicatae*. – Бот. журн. 75 (7): 1004–1013.

Губанов И.А., Камелин Р.В., Буданцев А.Л., Гамболд Э., Дариймаа Ш. Новые виды и роды растений для флоры Монголии и отдельных ее районов. – Бюл. Московск. общ. испыт. природы. Отдел биол. 95 (1): 117–123.

Камелин Р.В., Буданцев А.Л. К систематике *Lamium album* L. (Lamiaceae) – Новости сист. высш. раст. 27: 137–139.

Камелин Р.В., Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Thymus* L. во флоре МНР. – Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отдел биол. 95 (3): 91–98.

Фокина Г.А., Буданцев А.Л. Иридоидоносные растения сем. Lamiaceae . Сообщение 1. Виды родов *Phlomis* L.и *Phlomoides* Moench. Сообщение I. – Растит. ресурсы. 26 (4): 550–555.

Шаварда А.Л., Телепова М.Н., Буданцев А.Л. Сравнительное изучение состава эфирных масел и ультраструктуры железистых волосков листа у некоторых видов р. *Dracocephalum* L. – Растит. ресурсы. 26 (3): 352–362.

В экспедиции по изучению флоры Псковской области. Слева направо: П.Ю. Колмаков (Витебский университет), А.Л. Буданцев, Г.Ю. Конечная, И.Г. Милевский (водитель).

In the expedition to study the flora of the Pskov Region. From left to right: P.Yu. Kolmakov (Vitebsk University), A.L. Budantsev, G.Yu. Konechnaya, I.G. Milevsky (driver).

Заседание редакционной коллегии “Ботанического журнала”
Meeting of the Editorial Board of the “Botanicheskiy Zhurnal”

1991. Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). Секции *Capituliferae* и *Denudatae*. – Бот. журн. 76 (9): 1317–1322.

Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). Секции *Macrostegiae* и *Setanepeta*. – Бот. журн. 76 (11): 1600–1607.

Буданцев А.Л., Фокина Г.А. Роды *Melittis* L. – кадило, *Mentha* L. – мята, *Molucella* L. – молюцелла, *Mosla* Buch.-Ham. ex Maxim. – мосла. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hippuridaceae – Lobeliaceae. СПб.: Наука. С. 50–55.

Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Роды *Dracocephalum* L. – змееголовник, *Marrubium* L. – шандра, *Melissa* L. – мелиса, *Micromeria* Benth. – микромерия, *Nepeta* L. – котовник. – В. кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства Hippuri-

daceae – Lobeliaceae. СПб.: Наука. С. 19–24, 47–50, 55–59.

1992. Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). Секция *Nepeta*. – Бот. журн. 77 (1): 115–126.

Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). Секции *Micranthae* и *Micronepeta*. – Бот. журн. 77 (6): 78–88.

Буданцев А.Л. Морфологические преобразования соцветий у видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). – Бот. журн. 77 (7): 79–84.

Буданцев А.Л. Система и конспект рода *Lophanthus* (Lamiaceae). – Бот. журн. 77(9): 69–77.

Буданцев А.Л. Обзор видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). Секция *Sparthonepeta*. – Бот. журн. 77 (10): 75–82.

Буданцев А.Л. Конспект трибы *Nepeteae* (Lamiaceae). Роды *Meehania*, *Glechoma*, *Drepanocaryum*, *Marmoritis* и *Hymenocrater*. – Бот. журн. 77 (12): 115–128.

Буданцев А.Л., Земскова Е.А., Семичева Т.Г. Числа хромосом родов трибы *Nepeteae* (Lamiaceae) и некоторые вопросы систематики. – Бот. журн. 77 (2): 13–24.

Буданцев А.Л., Земскова Е.А., Семичева Т.Г. Распределение основных чисел хромосом в трибе Nepeteae (Lamiaceae) и некоторые вопросы систематики. – В кн.: Третье совещание по кариологии растений: Тезисы докладов. СПб. С. 11–12.

Telepova M.N., Budantzev A.L., Shavarda A.L. Etude comparative de la sécrétion des terpenes par les élémentes glandulaires foliaires chez différentes espèces du genre *Dracocephalum* L. (Labiatae). – Bull. Soc. Bot. France. Lettres bot. 139 (3): 247–264.

1993. Буданцев А.Л. Конспект рода *Nepeta* (Lamiaceae). – Бот. журн. 78 (1): 91–105.

Буданцев А.Л. Конспект трибы *Nepeteae* (Lamiaceae). Роды *Lophanthus*, *Dracocephalum*, *Cedronella*, *Schizonepeta* и *Agastache*. – Бот. журн. 78 (2): 106–115.

Буданцев А.Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (Lamiaceae). – Бот. журн. 78 (4): 80–87.

Буданцев А.Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы *Nepeteae* (Lamiaceae). – Бот. журн. 78 (5): 100–108.

Буданцев А.Л. Триба Nepeteae Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 33 с.

Чемесова И.И., Иинума М., Буданцев А.Л. Исследование флавоноидного состава *Scutellaria adenostegia*. – Химия прир. соедин. 1: 157–159.

Чемесова И.И., Иинума М., Буданцев А.Л. Флавоноиды *Scutellaria oxystegia* Juz. – Растит. ресурсы. 29 (4): 75–77.

1994. Чемесова И.И., Буданцев А.Л. Флавоноид из *Scutellaria phyllostachya* Juz. – Химия прир. соедин. 2: 287.

Budantsev A.L., Shavarda A.L., Medvedeva L.I., Medvedeva N.A. The role of the Labiatae in the vegetable resources of the USSR. – Lamiales Newsletter 3: 11–12.

1996. Буданцев А.Л. Основные направления развития ботанического ресурсоведения на современном этапе. – В кн.: Труды Первой всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению. 25–30 ноября 1996 г. СПб. С. 3–5.

Буданцев А.Л. [Рецензия]. F.E.M. Cook. Economic botany data collection standard. – Растит. ресурсы. 32 (3): 135–138.

Budantsev A.L., Phuong V.X. Fam. Verbenaceae. – В кн.: Конспект сосудистых растений флоры Вьетнама. СПб.: Мир и семья-95. С. 223–251.

1997. Буданцев А.Л. Первая всероссийская конференция по ботаническому ресурсоведению (Санкт-Петербург, 25–30 ноября 1996 г.). – Растит. ресурсы. 33 (2): 126–129.

Буданцев А.Л., Медведева Л.И. [Рецензия]. Е.Г. Валягина-Малютина. Лекарственные растения. – Растит. ресурсы. 33 (4): 141–143.

Budantsev A.L., Lobova T.A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (Labiatae). – Edinburgh J. Bot. 54 (2): 183–216.

1998. Буданцев А.Л. Конспект рода *Verbascum* (Scrophulariaceae) флоры Кавказа. – Бот. журн. 83 (7): 128–139.

Буданцев А.Л. Ботаническое ресурсоведение в России – достижения и перспективы. – В кн.: Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 1. СПб.: БИН РАН. С. 330.

Буданцев А.Л., Мазная Е.А., Маркова Л.П., Медведева Н.А. Секция ботанического ресурсоведения на II (X) Делегатском съезде Русского ботанического общества в рамках международной конференции “Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков” (Санкт-Петербург, 26–30 мая 1998 г.). – Растит. ресурсы. 34 (4): 112–115.

Буданцев А.Л., Маркова Л.П. Рудольф Владимирович Камелин (к 60-летию со дня рождения и 37-летию научной и педагогической деятельности). – Растит. ресурсы. 34 (4): 104–107.

Тропникова И.В., Буданцев А.Л., Зенкевич И.Г. Содержание и состав эфирных масел видов рода *Nepeta* L. – Растит. ресурсы. 34 (4): 84–103.

1999. Буданцев А.Л., Харитонова Н.П. Ресурсоведение лекарственных растений: Методическое пособие к производственной практике для

студентов фармацевтического факультета. СПб.: Изд-во СПХФА. 87 с.[1]

Тропникова И.В., Буданцев А.Л., Зенкевич И.Г., Потехина Т.С. Компонентный состав эфирных масел некоторых видов рода *Nepeta* L., выращиваемых в Ленинградской обл. и их антимикробная активность. – Растит. ресурсы. 35 (3): 1–10.

Тропникова И.В., Зенкевич И.Г., Буданцев А.Л. Компонентный состав эфирного масла *Nepeta cataria* L. var. *citriodora* Beck. и особенности его определения. – Растит. ресурсы. 35 (2): С. 64–69.

Budantsev A.L. The family Lamiaceae in Vietnam. – Komarovia. 1: 3–33.

2000. Березина В.С., Буданцев А.Л., Теслов Л.С. Химический состав видов рода *Lamium* L. s.l. – Растит. ресурсы. 36 (3): 122–132.

Буданцев А.Л., Аверьянов Л.В., Гельтман Д.В., Крупкина Л.И., Конечная Г.Ю., Сенников А.Н. Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева. СПб.: СпецЛит; Изд-во СПХФА. 478 с.

Буданцев А.Л., Белодубровская Г.А. Основы экологии и охраны лекарственных растений: Конспект лекций. СПб.: Изд-во СПХФА. 96 с.

Буданцев А.Л., Лобова Т.А., Медведева Н.А. Сравнительная морфология и анатомия эремов некоторых видов рода *Teucrium* L. (Lamiaceae). – Бот. журн. 85 (2): 70–83.

2001. Белоногова Т.В., Буданцев А.Л., Горбунов А.Б., Елина Г.А., Зайцева Н.Л., Мазная Е.В., Михкиев А.И., Соколов П.Д., Тюлин С.Я., Черкасов А.Ф., Шуляковская Т.А., Юдина В.Ф. Основные понятия и термины ботанического ресурсоведения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 105 с.

Буданцев А.Л. [Рецензия]. Selected medicinal plants in Vietnam. In 2 vols. Hanoi. Vol. 1 – 439 p., vol. 2. – 460 p. – Растит. ресурсы. 37 (1): 124–126.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Пастушенков Л.В., Саканян Е.И. Лекарственные растения – антигипоксанты. – Fito Ремедиум. 1 (1): 34–46.

2002. Буданцев А.Л., Березина В.С., Теслов Л.С. К вопросу о связи химического состава и фармакологических свойств водного настоя яснотки белой. – В кн.: Труды 67-й научной сессии КГМУ и Отделения медико-биологических наук Центрально-Черноземного научного центра РАМН. Курск: Курский государственный медицинский университет. Ч. 2. С. 71–72.

Буданцев А.Л., Березина В.С., Лесиовская Е.Е., Теслов Л.С. Фармакологическое изучение водного настоя травы яснотки белой. – В кн.: IX Российский национальный конгресс "Человек и лекарство", 8–12 апреля 2002 г. М.: Эхо. С. 580.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Пастушенков Л.В. Фитотерапия острых заболеваний верхних дыхательных путей. – Fito Ремедиум. 1 (2): 3–11.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Медведева Л.И., Мельникова Л.Ф., Саканян Е.И. Лекарственные растения, используемые при заболеваниях половой системы. – Fito Ремедиум. 3 (4): 22–29.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Пастушенков Л.В., Саканян Е.И., Медведева Л.И., Мельникова Л.Ф. Лекарственные растения для лечения респираторных заболеваний. – Fito Ремедиум. 1 (2): 31–43.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Пастушенков Л.В., Саканян Е.И., Медведева Л.И., Мельникова Л.Ф. Лекарственные растения, используемые при заболеваниях сердечно-сосудистой системы. – Fito Ремедиум. 1 (2): 11–16.

Буданцев А.Л., Медведева Л.И. Куркума. – Fito Ремедиум. 1 (2): 66.

Буданцев А.Л., Медведева Л.И. Имбирь. – Fito Ремедиум.1 (2): 33.

Буданцев А.Л., Медведева Л.И. Мускатный орех. – Fito Ремедиум. 3 (4): 58.

2003. Березина В.С., Повыдыш М.Н., Теслов Л.С., Буданцев А.Л.., Буданцев А.Л. Содержание и состав суммарных водорастворимых полисахаридных комплексов в надземной части *Lamium album* L. и *Galeobdolon luteum* Huds. – Растит. ресурсы. 39 (1): 69–76.

Буданцев А.Л. Некоторые морфометрические показатели и сырьевая фитомасса побегов и клонов *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. на севере Карельского перешейка (Ленинградская область). – Растит. ресурсы. 39 (4): 48–54.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Саканян Е.И., Медведева Л.И., Бахтина С.М., Дрожжина Е.В. Лекарственные растения для лечения заболеваний желудочно-кишечного тракта. – Fito Ремедиум. 1–2 (4–5): 46–56.

Буданцев А.Л., Медведева Л.И. Папайя. – Fito Ремедиум. 1–2 (4–5): 91.

2004. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Продукты вторичного метаболизма *Hypericum perforatum* L. и их биологическая активность. – Растит. ресурсы. 40 (3): 131–154.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е., Саканян Е.И. Лекарственные растения, применяемые для профилактики и лечения заболеваний почек и мочевыводящих путей. – Fito Ремедиум. 6–9: 28–38.

Буданцев А.Л. Растительные ресурсы. – В кн. Большая Российская энциклопедия. Россия. М.: Большая Российская энциклопедия. С. 132–137.

[1] Переиздано в 2012 г. с незначительными изменениями.

Тюнникова Н.В., Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. Основные биологически активные вещества видов рода *Galeopsis* L. – Растит. ресурсы. 40 (3): 154–171.

Harley R.M., Atkins S., Budantsev A.L., Cantino P.D., Conn B.J., Grayer R., Harkey M.M., de Kok R., Krestovskaja T., Morales L., Paton A.J., Ryding O., Upson T. Labiatae. – In: The families and genera of vascular plants / Ed. K. Kubitzki. Berlin, Heidelberg, New York: Springer. Vol. 7 / Ed. J.W. Kadereit. P. 167–276.

2005. Буданцев А.Л. Фундаментальные направления ботанического ресурсоведения и их развитие. – Растит. ресурсы. 41 (1): 3–26.

Буданцев А.Л. Оценка современного состояния ресурсов важнейших лекарственных и пищевых растений флоры России. – В кн.: Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: Сборник научных статей. М. С. 87–92.

Буданцев А.Л., Быкова О.П. Людмила Ивановна Медведева (к 50-летию научной деятельности). – Растит. ресурсы. 41 (3): 144–147.

Баландин С.А., Павлов В.Н., Буданцев А.Л. Памяти Ивана Алексеевича Губанова (14 I 1933–12 II 2005). – Растит. ресурсы. 41 (3): 155–164.

Буданцев А.Л., Покровская К.С. Оценка сырьевой продуктивности *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) в Ленинградской и Псковской областях и возможность ее эмпирического прогноза. – Растит. ресурсы. 41 (2): 85–96.

Галушко В.В., Карелин О.Н., Ксенофонтов В.Н., Константинова Л.Н., Белодубровская Г.А., Буданцев А.Л., Клемпер А.В. Руководство к лабораторным работам по “Основам экологии и охраны природы”. СПб.: Изд-во СПХФА. 188 с.

2006. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Нафтохиноны видов флоры России и их биологическая активность. – Растит. ресурсы. 42 (4): 108–141.

Буданцев А.Л. Научно-обоснованные принципы поиска перспективных лекарственных растений. – В кн.: Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. 21–26 мая 2006 г. СПб. С. 10–11.

Буданцев А.Л. Введение, Краткий очерк растительности Ленинградской области, Краткое руководство по определению растений, Сем. Limoniaceae Ser. – кермековые, Pyrolaceae Dumort. – грушанковые, Monotropaceae Nutt. – вертляницевые, Ericaceae Juss. – вересковые, Vacciniaceae S.F. Gray – брусничные, Gentianaceae Juss. – горечавковые, Menyanthaceae Dumort. – вахтовые, Apocinaceae Juss. – кутровые, Oleaceae Hoffmans. et Link – маслинные, Solanaceae Juss. – пасленовые, Convolvulaceae Juss. – вьюнковые, Cuscutaceae Dumort. – повиликовые, Polemoniaceae Juss. – синюховые, Hydrophyllaceae R. Br. – водолистниковые, Boraginaceae Juss. – бурачниковые, Scrophulariaceae Juss. – норичниковые, Orobanchaceae Vent. – заразиховые, Plantaginaceae Juss. – подорожниковые, Lentibulariaceae C. Rich. – пузырчатковые. – В кн.: Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 7–26, 164, 172–181, 447–492.

Буданцев А.Л., Конечная Г.Ю., Крупкина Л.И. Ключ для определения семейств. – В кн.: Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 27–50.

2007. Буданцев А.Л. К 80-летию Лидии Павловны Марковой. – Растит. ресурсы. 43 (2): 125–127.

Буданцев А.Л. О некоторых терминах, связанных с биологической продуктивностью. – Растит. ресурсы. 43 (4): 119–124.

Буданцев А.Л. Губоцветные, девясил. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 8: Григорьев – Динамика. М.: Большая Российская энциклопедия. С. 126–127, 413.

2008. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Компонентный состав и биологическая активность *Humulus lupulus* (Cannabaceae): обзор результатов исследований последних десятилетий. – Растит. ресурсы. 44 (2): 132–154.

Буданцев А.Л. Желтушник, женьшень, жостер, живучка, зверобой, зубровка, иван-да-марья. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 10: Железное дерево – Излучение. М.: Большая российская энциклопедия. С. 22, 39, 45, 64, 338, 585, 634–635.

Буданцев А.Л. Иссоп. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 12: Исландия – Канцеляризмы. М.: Большая российская энциклопедия. С. 95.

2009. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Сем. Tiliaceae Juss. – липовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2: Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 132–133.

Буданцев А.Л. Кокаиновый куст, кола, колеус. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 14: Киреев – Конго. М.: Большая российская энциклопедия. С. 436, 457.

Данчул Т.Ю., Буданцев А.Л. Сем. Lythraceae Jaume – дербенниковые, Trapaceae Dumort. – рогульниковые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2: Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 247–248, 253–254.

Данчул Т.Ю., Шагова Л.И., Буданцев А.Л., Дорофеев В.И. Сем. Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – крестоцветные. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2: Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 95–130.

Повыдыш М.Н., Буданцев А.Л., Сем. Salicaceae Mirb. – ивовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2: Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 71–86.

Шаварда А.Л., Буданцев А.Л. Содержание и компонентный состав эфирного масла *Dracocephalum diversifolium* (Lamiaceae). – Растит. ресурсы. 45 (2): 63–76.

Шагова Л.И., Буданцев А.Л. Сем. Haloragaceae R. Br. – сланоягодниковые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 254.

2010. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л., Орлова Т. А. Сем. Eleagnaceae Juss. – лоховые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 142–148.

Буданцев А.Л. Сем. Nitrariaceae Lindl. – солянковые, Aquifoliaceae Bartl. – падубовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 106–107, 129–130.

Буданцев А.Л. Коровяк, котовник. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 15: Конго – Крещение. М.: Большая российская энциклопедия. С. 343, 512.

Данчул Т.Ю., Буданцев А.Л., Орлова Т.А. Сем. Santalaceae R. Br. – санталовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 136.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л. Сем. Geraniaceae Juss. – гераниевые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3: Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 113–120.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Орлова Т.А. Сем. Balsaminaceae A. Rich. – бальзаминовые, Polygalaceae R. Br. – истодовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 120–129.

Повыдыш М.Н., Буданцев А.Л., Орлова Т.А. Viscaceae Miers – омеловые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 136–139.

Шагова Л.И., Буданцев А.Л., Орлова Т. А. Сем. Celastraceae Lindl. – бересклетовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3: Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 130–136.

2011. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Сем. Lamiaceae Lindl. (Labiatae Juss.) – яснотковые, губоцветные. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4: Семейства Caprifoliaceae – Lobeliaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 177–288.

Буданцев А.Л. Мелисса. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 19: Маниковский – Меотида. М.: Большая российская энциклопедия. С. 675–676.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л. Сем. Asclepiadaceae R. Br. – ластовневые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4: Семейства Caprifoliaceae – Lobeliaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 70–77.

2012. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Роды *Achillea* L. – тысячелистник, *Adenostyles* Cass. – аденостилес, *Aster* L. – астра, *Centaurea* L. – василек, *Centipeda* Lour. – стоножка, *Cichorium* L. – цикорий, *Cirsium* Mill. – бодяк, *Conysa* Less. – кониза, *Dendranthema* (DC.) DesMoul. – дендрантема. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 1. Роды *Achillea – Doronicum*. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 11–23, 25, 103–105, 110–115, 125–137, 139–149, 151–152.

Беленовская Л.М., Буданцев А.Л., Коробков А.А. Род *Artemisia* L. – полынь. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и био-

логическая активность. Том 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 1. Роды *Achillea* – *Doronicum*. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 43–103.

Буданцев А.Л. Норичник, норичниковые. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 23: Николай Кузанский – Океан. М.: Большая российская энциклопедия. С. 323–324.

Буданцев А.Л., Лесиовская Е.Е. Розмариновая кислота: источники и биологическая активность. – Растит. ресурсы. 48 (3): 451–468.

2013. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Компонентный состав и биологическая активность видов рода *Polygonatum* (Convallariaceae) флоры России. – Растит. ресурсы 50(3): 458–497.

Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Роды *Echinops* L. – мордовник, *Erigeron* L. – мелколепестник, *Eupatorium* L. – посконник, *Gnaphalium* L. – сушеница, *Helichrysum* Mill. – бессмертник, *Heteropappus* Less. – гетеропаппус, *Inula* L. – девясил, *Lepidotheca* Nutt. – лепидотека, *Leuzea* DC. – левзея, *Ligularia* L. – бузульник, *Matricaria* L. – ромашка, *Neopallasia* Poljak. – неопалласия, *Omalotheca* Cass. – омалотека, *Onopordum* L. – татарник, *Petasites* Mill. – белокопытник, *Phalacroloma* Cass. – тонколучник, *Ptarmica* Mill. – чихотник, *Pulicaria* Gaertn. – блошница, *Pyrethrum* Zinn – пиретрум, *Saussurea* L. – соссюрея, горькуша, *Senecio* L. – крестовник, *Serratula* L. – серпуха, *Silybum* Adans. – расторопша, *Solidago* L. – золотарник, *Sonchus* L. – осот, *Tanacetum* L. – пижма, *Taraxacum* Wigg. – одуванчик, *Tussilago* L. – мать-и-мачеха, *Xantium* L. – дурнишник. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 2. Роды Echinops – Youngia. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 11–18, 23–28, 30–39, 49–74, 77–92, 95–108, 110–128, 132–141.

Буданцев А.Л. Пачули. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 25: П – Пертурбационная функция. М.: Большая российская энциклопедия. С. 488.

Буданцев А.Л. Пимента, подофилл. – В кн.: Большая российская энциклопедия. [Т.] 26: Перу – Полуприцеп. М.: Большая российская энциклопедия. С. 216, 564.

Киричкова А.И., Буданцев А.Л., Громыко Д.В. Лев Юстианович Буданцев (1929–2012). – Бот. журн. 98 (9): 1180–1187.

Шаварда А.Л., Буданцев А.Л. Анализ эфирного масла *Dracocephalum oblongifolium* (Lamiaceae) с использованием полной двумерной хроматографии. – Растит. ресурсы. 49 (1): 107–117.

2014. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Сем. Melanthiaceae Bartsch ex Borkh. – мелантиевые, Convallariaceae Horan. – ландышевые, Dioscoreaceae R. Br. – диоскорейные, Juncaceae Juss. – ситниковые, Araceae Juss. – ароидные, Thyphaceae Juss. – рогозовые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 6: Семейства Butomaceae – Typhaceae. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 27–35, 75–87, 92–95, 118–123, 173–181, 185–188.

2015. Беленовская Л.М., Буданцев А. Л., Вторичные метаболиты плауновых (Lycopodiaceae s. str.) флоры России и их биологическая активность. – Растит. ресурсы. 51 (2): 259–300.

Буданцев А.Л. [Рецензия]. Федоров Н.И., Жигунова С.Н., Михайленко О.И. Методологические основы оптимизации ресурсного использования лекарственной флоры Южного Урала / Ин-т биологии УфимНЦ РАН. М.: Наука. 2013. 212 с. – Растит. ресурсы. 51 (1): 136–139.

Буданцев А.Л., Беленовская Л.М. *Adiantum capillus-veneris* (Adiantaceae): компонентный состав, использование в медицине, биологическая активность. – Растит. ресурсы. 51 (4): 584–611.

Буданцев А.Л., Шаварда А.Л., Медведева Н.А., Петрова Н.В., Леострин А.В. Содержание розмариновой кислоты в листьях некоторых видов семейств Lamiaceae и Boraginaceae. – Растит. ресурсы. 51 (1): 105–116.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л. Сезонная динамика накопления кофейной, розмариновой, урсоловой и олеаноловой кислот в листьях *Prunella vulgaris* (Lamiaceae). – Растит. ресурсы. 51 (3): 420–426.

2016. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Сем. Lycopodiaceae Beauv. ex Mirb. – плауновые, Huperziaceae Rothm – баранцовые, Selaginellaceae Willk. – плаунковые, Adianthaceae (C. Presl) Ching – адиантовые, Taxaceae S.F. Gray – тиссовые, Ephedraceae Dumort. – хвойниковые. – В кн.: Растительные ресурсы России: Компонентный состав и биологическая активность растений. Том 7: Отделы Lycopodiophyta – Gnetophyta. СПб.; М: Товарищество научных изданий КМК. С. 9–23, 125–134, 150–151.

Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Успехи в изучении компонентного состава и биологической активности *Selaginella tamariscina* (Selaginellaceae). – Растит. ресурсы. 52 (2): 177–201.

Беленовская Л.М., Данчул Т.Ю., Петрова Н.В., Шагова Л.И., Бобылева Н.С., Буданцев А.Л., Сем. Pinaceae. – В кн.: Растительные ресурсы России: Компонентный состав и биологическая активность растений. Том 7: Отделы Lycopodiophyta – Gnetophyta. СПб.; М: Товарищество научных изданий КМК. С. 75–125.

Буданцев А.Л. Рудольф Владимирович Камелин. Научное наследие. (Памяти учителя). – Бот. журн. 101 (6): 601–620.

Буданцев А.Л. Р.В. Камелин (эскизы к портрету учителя). – Turczaninowia. 19 (4): 32–39.

Буданцев А.Л. Рудольф Владимирович Камелин (1938–2016). – Растит. ресурсы. 52 (2): 312–316.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л. Динамика содержания розмариновой кислоты в листьях *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в природе и эксперименте. – Растит. ресурсы. 52 (2): 295–303.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л. Особенности содержания урсоловой и олеаноловой кислот у дикорастущей *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) и выращенной в климатической камере. – Химия растит. сырья 1: 79–84.

2017. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Алкалоиды *Huperzia serrata* (Huperziaceae) и их биологическая активность. – Растит. ресурсы. 53 (1): 5–38.

2018. Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. Сем. Magnoliaceae Juss. – магнолиевые, Schizandraceae Blume – лимонниковые, Aristolochiaceae Juss. – кирказоновые, Nymphaeacae Salisb. – кувшинковые, Nelumbonaceae Dumort. – лотосовые, Menispermaceae Juss. – луносемянниковые, Berberidaceae Juss. – барбарисовые, Myricaceae Blume – восковниковые, Juglandaceae A. Rich. ex Kunth – ореховые, Ulmaceae Mirb. – вязовые, Urticaceae Juss. – крапивные. – В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Дополнения к 1 тому. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 8–15, 17–31, 68–72, 157–172, 182–185.

Беленовская Л.М., Буданцев А.Л. *Juglans mandshurica* (Juglandaceae): компонентный состав и биологическая активность. – Растит. ресурсы. 54 (3): 307–346.

Беленовская Л.М., Буданцев А.Л., Битюкова Н.В. *Gynostemma pentaphyllum* (Cucurbitaceae): компонентный состав и биологическая активность. – Растит. ресурсы. 54 (4): 443–495.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Сазанова К.В., Шаварда А.Л. Метаболомные изменения на разных стадиях онтогенеза *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в природе и в условиях эксперимента. – Растит. ресурсы. 54 (1): 105–119.

2019. Буданцев А.Л., Беленовская Л.М., Битюкова Н.В. Успехи в изучении компонентного состава и биологической активности *Sanguisorba officinalis* (Rosaceae). – Растит. ресурсы. 55 (3): 293–316.

Буданцев А.Л. Идеи М.Г. Попова в трудах Р.В. Камелина. – Бот. журн. 104 (11–12): 1792–1801.

2020. Буданцев А.Л. Роль Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в формировании и развитии ботанического ресурсоведения. – Растит. ресурсы. 56 (1): 66–96.

Буданцев А.Л., Беленовская Л.М., Битюкова Н.В. Компонентный состав и биологическая активность *Crataegus pinnatifida* (Rosaceae) (обзор). – Химия растит. сырья. 4: 31–58.

2021. Буданцев А.Л., Беленовская Л.М. Вторичные метаболиты и фармакологические свойства *Agrimonia pilosa* (Rosaceae). – Растит. ресурсы. 57 (4): 291–307.

Буданцев А.Л., Приходько В.А., Варганова И.В., Оковитый С.В. Биологическая активность *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae): обзор. – Фармация и фармакология. 9 (1): 17–31.

Петрова Н.В., Буданцев А.Л. *Viscum coloratum* (Santalaceae) – компонентный состав и биологическая активность. – Растит. мир Азиатской России. 1 (41): 34–53.

Petrova N.V., Budantsev A.L., Telitsyna I.V., Shvanova V.V. *Polygala sibirica* L. (Polygalaceae): component composition and possibilities of using. – Chem. Sustainable Devel. 29: 460–471.

Монографии и тома многотомных изданий, вышедшие под редакцией А.Л. Буданцева

Растительные ресурсы России и сопредельных государств / Отв. ред. А.Л. Буданцев. Ч. 1: Семейства Lycopodiaceae – Ephedraceae; Ч. 2: Дополнения к 1–7 томам. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 571 с.

Иллюстрированный определитель растений Карельского перешейка / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева. СПб.: СпецЛит; Издательство СПХФА, 2000. 478 с.

Дикорастущие полезные растения России / Отв. ред. А. Л. Буданцев, Е. Е. Лесиовская. СПб.: Издательство СПХФА, 2001. 663 с.

Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области / Под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 799 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 1: Семейства Magnoliaceae – Juglandaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 421 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2: Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloraga-

ceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 513 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3: Семейства Fabaceae – Apiaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 601 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4: Семейства Caprifoliaceae – Campanulaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 630 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 5: Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 1: Роды *Achillea* – *Doronicum* / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 317 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 5: Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 2: Роды *Echinops* – *Youngia* / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 312 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Том 6: Семейства Butomaceae – Typhaceae / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 391 с.

Растительные ресурсы России: Компонентный состав и биологическая активность растений. Том 7: Отделы Lycopodiophyta – Gnetophyta / Отв. ред. А.Л. Буданцев. – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 333 с.

Буданцев Л.Ю. Избранные труды / Сост. А.Л. Буданцев. СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 509 с.

Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Дополнения к 1 тому / Отв. ред. А.Л. Буданцев. СПб.; М: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 409 с.

ANDREY LVOVICH BUDANTSEV (1957–2021): IN MEMORIAM

D. V. Geltman[a,#] and N. A. Medvedeva[a,##]

[a] Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[#]e-mail: geltman@binran.ru
[##]e-mail: medvedeva@binran.ru