RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 6

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 I. I. Shamrov

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 6, 2022

СООБЩЕНИЯ

Гетерогенность растительного покрова массивов байджарахов (о. Котельный, Новосибирские острова)
О. И. Сумина 523

Анализ ценофлоры сосновых лесов (*Pinus kochiana,* Pinaceae) Дагестана
З. И. Абдурахманова 536

Анализ функциональных признаков и структура их связей в ценопопуляциях *Panzerina lanata* (Lamiaceae)
А. Ю. Асташенков, В. Н. Годин, В. А. Черемушкина, Е. Б. Таловская 544

Формирование стенки пыльника у *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* (Crassulaceae)
Г. М. Анисимова, И. И. Шамров 561

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

О новых представителях рода *Aulacoseira* (Bacillariophyta) для флоры России
С. И. Генкал 582

Allium neapolitanum (Amaryllidaceae) – новый чужеродный вид для флоры Кавказа
Ш. Н. Мирзоева, А. С. Зернов 594

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Ирина Николаевна Сафронова (к 85-летию со дня рождения)
И. А. Горяев, Т. К. Юрковская 599

ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Антонины Анатольевны Бутник (1935–2021)
В. К. Шарипова 602

ХРОНИКА

V Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге”
А. Г. Охапкин, Е. Л. Воденеева 608

Правила для авторов 613

Contents

Vol. 107, No. 6, 2022

COMMUNICATIONS

Heterogeneity of vegetation cover of baydzharakh massifs (Kotelny Island, New Siberian Islands)
O. I. Sumina 523

Analysis of coenoflora of pine forests (*Pinus kochiana*, Pinaceae) of Dagestan
Z. I. Abdurakhmanova 536

Analysis of functional traits and the structure of their relationships in the coenopopulations of *Panzerina lanata* (Lamiaceae)
A. Yu. Astashenkov, V. N. Godin, V. A. Cheryomushkina, E. B. Talovskaya 544

Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae)
G. M. Anisimova, I. I. Shamrov 561

FLORISTIC RECORDS

On the members of the genus *Aulacoseira* (Bacillariophyta) new for the flora of Russia
S. I. Genkal 582

Allium neapolitanum (Amaryllidaceae), a new alien species to the flora of the Caucasus
Sh. N. Mirzayeva, A. S. Zernov 594

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Irina Nikolaevna Safronova (on the 85th anniversary)
I. A. Goryaev, T. K. Yurkovskaya 599

OBITUARIES

In memoriam: Antonina Anatolyevna Butnik (1935–2021)
V. K. Sharipova 602

CHRONICLES

5th All-Russian scientific conference with international participation "Algae: issues on taxonomy, ecology and monitoring approaches"
A. G. Okhapkin, E. L. Vodeneeva 608

Author guidelines 613

EDN: WVDMEK
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 523–535

СООБЩЕНИЯ

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА МАССИВОВ БАЙДЖАРАХОВ (О. КОТЕЛЬНЫЙ, НОВОСИБИРСКИЕ ОСТРОВА)

© 2022 г. О. И. Сумина

Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
e-mail: o.sumina@spbu.ru

Поступила в редакцию 25.02.2022 г.
После доработки 27.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

Активизация термокарста и других процессов термоденудации отмечается во многих районах Арктики. Одна из форм термокарстового рельефа – массивы байджарахов (группы бугров вместе с окружающими их ложбинами). Гетерогенность их растительного покрова проявляется на разных уровнях: от мозаики микрогруппировок в сообществах бугров и ложбин до сложной комплексности целых массивов. Последние хорошо отграничены от окружающих тундр, что делает их удобным объектом для анализа структуры территориальных единиц растительности первых уровней размерности. Задачи исследования – разработка иерархической схемы гетерогенности растительности массива байджарахов и анализ картосхем, построенных с учетом разных принципов классификации: эколого-фитоценотического и эколого-флористического (метода Браун-Бланке). На о. Котельном в 1974–1975 гг. обследовано 20 массивов площадью 750–100000 м^2. Размеры, форма и растительность бугров-байджарахов меняются в ходе термоденудации: выделено 6 типов бугров, соответствующих ее стадиям. Массив, включающий бугры одного типа ("элементарный массив"), – это комплекс сообществ (микрокомбинация), но чаще он состоит из нескольких элементарных массивов (мезокомбинация). Эколого-фитоценотический принцип классификации ясно разделяет сообщества и бугров, и ложбин с учетом таких признаков, как стадия развития, положение в рельефе, общее покрытие растительности, доминирование и др. При классификации по методу Браун-Бланке сообщества всех бугров и почти всех ложбин в районе исследования вошли в вар. **Oxyria digyna** зональной ассоциации. На картосхемах показаны субварианты, но и они часто не дифференцируют растительность бугров и ложбин. Разработка типологии массивов байджарахов как территориальных единиц растительности важна для мониторинга и оценки активности термоденудации в разных районах Арктики.

Ключевые слова: термокарст, байджарахи, неоднородность растительности, территориальные единицы, картографирование растительности, эколого-фитоценотическая классификация, метод Браун-Бланке, Новосибирские острова

DOI: 10.31857/S0006813622060102

Потепление климата, отмечаемое в последние десятилетия, сильно затронуло Арктику (ACIA, 2004; Farquharson et al., 2016; Moon et al., 2018; Kruse et al., 2019; Overland et al., 2019; Pastick et al., 2019; Prevey et al., 2019 и др.). Повышение летних температур, более ранний сход снега и другие изменения стимулируют таяние многолетней мерзлоты и подземных льдов, активизируют процессы термокарста (Steedman et al., 2017; Fraser et al., 2018; Frost et al., 2018; Lara et al., 2019; Lewkowicz, Way, 2019; Selroos et al., 2019). В районах, где залегают мощные полигонально-жильные льды, их таяние может быть причиной разрушения дорог, зданий и иных сооружений, так как приводит к проседанию дневной поверхности и образованию сети ложбин, между которыми остаются бугры-байджарахи, сложенные вмещающими льды отложениями. Такие группы бугров-останцов вместе с окружающими их ложбинами – массивы байджарахов, делают занятые ими территории труднопроходимыми для техники (рис. 1). Наблюдаемая активизация процессов термоденудации (термокарста, солифлюкции, нивации и др.) обостряет вопрос о возможном "каскаде их экологических последствий" (Fraser et al., 2018). Массив байджарахов – динамичное образование, меняющееся под воздействием термоденудации, и по степени его развития можно судить об интенсивности этих процессов (Sumina, 2020). Формирование отдельных бугров и целых массивов байджарахов подробно описаны ранее (Sumina, 1975, 1976, 1977a, b, 2020).

Актуальный интерес к массивам байджарахов связан не только с перечисленными выше причи-

Рис. 1. Байджарахи на о. Котельном, 1975 г.
Fig. 1. Baydzharakhs on the Kotelny Island, 1975.

нами. Для растительного покрова тундровой зоны характерна ярко выраженная гетерогенность (неоднородность), обусловленная многими факторами. В целях ее отражения на картах перспективно выделение территориальных единиц растительности (фитоценохор), однако до сих пор это направление в геоботанике остается недостаточно разработанным (Lavrinenko, 2020). Массивы байджарахов имеют хорошо выраженные границы и могут служить удобным объектом для анализа неоднородной растительности фитоценохор первых уровней размерности (Sumina, 1977a, b). Гетерогенность растительного покрова массивов байджарахов проявляется на разных уровнях: от мозаики микрогруппировок в пределах отдельных бугров или ложбин (Sumina, 1977 b, 1979) до сложной комплексности целых массивов (Sumina, 1977 a, b, c).

Задачи данной работы – создание иерархической схемы гетерогенности растительности массива байджарахов и анализ ее отражения на крупномасштабных картосхемах при разных подходах к классификации сообществ – эколого-фитоценотическом и эколого-флористическом (методе Браун-Бланке).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1974–1975 гг. на юго-западном побережье о. Котельный (от 74°44' с.ш. и 138°21' в.д. до 74°40' с.ш. и 138°54' в.д.).

Согласно геоботаническому районированию (Aleksandrova, 1980), район исследований относится к Восточносибирской провинции северной полосы подобласти арктических тундр. Зональная растительность представлена полигональными мохово-лишайниковыми арктическими тундрами (Kruchinin, 1963), в которых общее проективное покрытие зачастую меньше 50%. В мохово-лишайниковой дернине, окружающей пятна голого грунта, господствуют мхи *Ditrichum flexicaule*[1], *Sanionia uncinata, Hylocomium splendens,* лишайники *Thamnolia vermicularis, Cetraria ericetorum, Flavocetraria cucullata, Peltigera rufescens, Dactylina arctica* и др. Из сосудистых растений доминирует *Salix polaris*[2], содоминируют: *Alopecurus alpinus, Luzula confusa, Poa alpigena, Deschampsia borealis*; из видов разнотравья обычны *Oxyria digyna, Papaver polare, Potentilla hyparctica, Saxifraga cespitosa* и др. (Sumina, 1977b).

В системе Браун-Бланке для подзоны арктических тундр выделены зональные ассоциации **Salici polaris–Hylocomietum alaskani** Matveyeva 1998 на Таймыре и **Salici polaris–Sanionietum uncinatae** Kholod 2007 на о. Врангеля. С.С. Холод отмечает, что “на Новосибирских островах формируется близкая ассоциация” (Kholod, 2007:17).

Массивы бугров-байджарахов – характерная черта современных ландшафтов Новосибирского архипелага; на о. Котельный они встречаются на водоразделах, по склонам долин рек, ручьев и оврагов, на термоабразионных морских берегах.

Нами обследовано 20 массивов площадью 750–100000 м^2. На бугры-байджарахи высотой 0.5–5.0 м и диаметром в основании 3–10 м, приходится от 30 до 70% территории массива, остальное занимают окружающие ложбины шириной 2–10 м.

При характеристике растительности массива байджарахов за основную единицу принимали растительные сообщества отдельных бугров и ложбин. Геоботанические описания делали в границах бугров, а в ложбинах – на прямоугольных площадках, длина сторон которых определялась шириной ложбины, а площадь составляла около 30 м^2, что соответствовало средней площади бугров. Описания выполняли по стандартной методике, отмечая: положение участка в рельефе, увлажнение, особенности нанорельефа, физиономические черты сообщества, процент пятен грунта и степень их зарастания, общее проективное покрытие, проективное покрытие сосудистых, мхов и лишайников, проективное покрытие каждого вида.

Для характеристики неоднородности сообществ бугров и ложбин на трансектах из расположенных вплотную площадок 25 × 25 см, проходивших через бугор и две соседние ложбины, проводили картирование микрогруппировок.

При описании массива байджарахов указывали: его площадь, положение в рельефе, наличие

[1] Названия видов мхов и лишайников приведены по М.С. Игнатову и О.М. Афониной (Ignatov, Afonina, 1992) и М.Н. Андрееву с соавторами (Andreev et al., 1996).
[2] Виды сосудистых растений приведены по International Plant Names Index (IPNI, 2021).

бугров разных типов, термокарстовых водоемов, особых отличительных признаков. Картосхемы растительного покрова составляли путем глазомерно-инструментальной съемки на трансектах шириной не менее 15 м, либо в целом – для массивов небольшой площади.

Обработка материала включала типизацию растительных сообществ бугров и ложбин по эколого-фитоценотическому принципу (Sumina, 1977a, b) и – позднее – их классификацию по методу Браун-Бланке (Sumina, 2020). Анализ данных о микрогруппировках в сообществах бугров и ложбин опубликован (Sumina, 1979). После генерализации контуров, выделенных в полевой период, картосхемы растительности массивов байджарахов составлены с учетом двух подходов: эколого-фитоценотического и эколого-флористического (использованы программы Paint и Adobe Photoshop).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Неоднородность растительного покрова массива байджарахов выражена на внутри- и надфитоценотическом уровнях.

Бугры-байджарахи – образования динамичные, их размеры и форма изменяются в процессе термоденудации, причем происходит не только деградация исходной тундровой растительности, но и постепенное формирование на обнажившемся субстрате пионерных сообществ. Таким образом, растительность бугров во многом определяется их развитием как геоморфологических образований. Эти процессы описаны подробно и выделены разные стадии развития бугров (Sumina, 1975, 1977a, b, 2020). Вкратце отметим следующее.

Под влиянием термокарста поверхность водораздельной тундры расчленяется на невысокие (до 10 см высотой) полигоны. Едва уловимые физиономические различия между их растительностью и сообществами окружающих понижений при геоботаническом описании выявить не удается. По мере дальнейшего проседания ложбин полигоны преобразуются в невысокие (не более 0.5–0.8 м при диаметре 5–8 м), плоские бугры, растительность которых почти не отличается от водораздельных пятнистых тундр; она мозаична и включает микрогруппировки пятен (голых или заросших) и окружающей сомкнутой лишайниково-моховой дернины. В этом случае микрогруппировки формируют регулярно-циклическую мозаику (Matveyeva, 1998). Для краткости такие бугры в дальнейшем будем называть “тундровыми”[3] (форма *a*).

Постепенно тундровая растительность на вершине бугра разрушается эрозией, одновременно освобождается место для поселения растений-пионеров: образуются плоские эродированные бугры (высота 1–1.2 м, диаметр 6–8 м), для которых характерны сочетания фрагментов тундровых микрогруппировок и микрогруппировок из видов-ценофобов, поселяющихся на голом субстрате. Формируется спорадично-пятнистая мозаика (Matveyeva, 1998). Краткое название бугров этого типа – “тундровые эродированные” (форма *b*).

По мере того, как термокарст захватывает все новые участки водораздела, а талые воды размывают ложбины, плоский тундровый эродированный бугор оказывается в средней части водораздельного склона и приобретает конусовидную форму (высота 1.5–5 м, диаметр 6–12 м). На вершине бугра грунт осыпается и почти нет растительности, на его склонах размещаются микрогруппировки из пионерных видов, а у подножья – из видов, характерных для нивальных местообитаний, так как основание бугра укрыто долго лежащим снегом. В этом случае микрогруппировки образуют микропоясный ряд, располагаясь концентрически от вершины к подножью. Такой тип конусовидных эродированных бугров с неассоциированными группировками в дальнейшем для краткости называем “конусовидным эродированным” (форма *c*).

Конусовидные эродированные бугры – стадия максимального развития бугра-байджараха (Tikhomirov, 1959; Dorogostaiskaya, 1959): таяние ледяных жил заканчивается, и дальнейшие процессы ведут к разрушению бугра и нивелировке рельефа. Бугор, расположенный у подножия склона водораздела, становится низким (высота 0.4–1.0 м, диаметр 4–7 м), слабовыпуклым, вся его поверхность покрыта нивальной растительностью (напочвенный покров из накипных эпигейных лишайников, мелких мхов и печеночников, с небольшим числом видов сосудистых). Для сообществ бугров характерна нерегулярная мозаика (Matveyeva, 1998), краткое их название – “нивальные” (форма *d*). Такие бугры постепенно размываются талыми водами и сливаются с окружающими ложбинами, это – последняя стадия разрушения, наблюдаемого на крутых склонах.

На очень пологих склонах термоденудация менее интенсивна, и процесс формирования бугров идет иначе. Бугры тундровые и тундровые эродированные распадаются на довольно крупные (0.2 × 0.5 м) глыбы суглинка, приобретают вытянутую сглаженно-конусовидную форму (высота 0.8–1.2 м, диаметр 4–7 м) и зарастают. Для таких бугров характерен почти сомкнутый растительный покров, в котором преобладают злаки и разнотравье. В этом случае выражена нерегулярная мозаика. Краткое название бугров – “луговинные” (форма *e*).

[3] Используемые в тексте статьи краткие названия бугров и ложбин условны и не претендуют на строгость классификационных категорий. Их задача – акцентировать наиболее яркие физиономические черты соответствующих объектов.

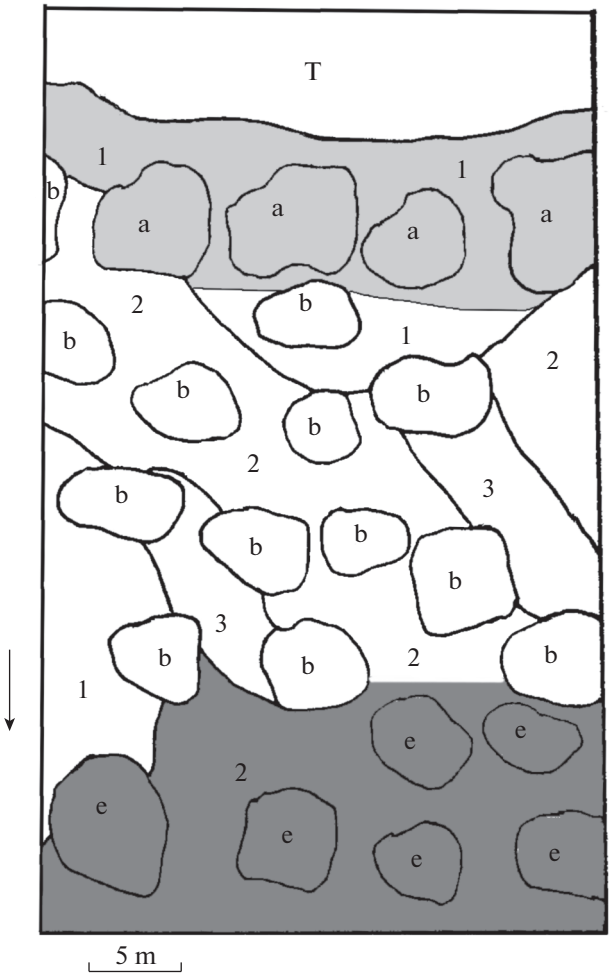

Рис. 2. Пример выделения элементарных массивов. Серым показаны двучленные комплексы, белым – многочленный. Стрелка указывает направление падения склона. T – водораздельная тундра, остальные обозначения см. в табл. 1.

Fig. 2. An example of distinguishing elementary massifs. Binary complexes are shown in grey; polynomial complex is shown in white. The arrow indicates the slope direction. T – tundra. For the other designations see Table 1.

Перечисленные стадии развития бугров встречаются в разных районах Арктики. Кроме них на о. Котельный были описаны бугры, которые можно считать промежуточной стадией между конусовидными эродированными и нивальными: конусовидной формы, но сравнительно невысокие (высота 0.5–1 м, диаметр около 5 м) с комковатой поверхностью, расположенные в средней или нижней части умеренно крутых (10–15°) водораздельных склонов. Так же как на нивальных буграх, напочвенный покров здесь образован эпигейными накипными лишайниками, мелкими мхами и печеночниками, но в сообществах много разнотравья. Для таких бугров, как и для нивальных, характерна нерегулярная мозаичность. Краткое название этого типа бугров – “разнотравно-лишайниковые” (чтобы подчеркнуть их переходный характер, форму обозначаем как *cd*).

Сообщества ложбин более сходны между собой, чем сообщества бугров. В зависимости от положения на склоне водораздела, увлажнения и стадии развития термоденудации их можно условно разделить на “тундровые” (“ожиковый тундровый” и “лисохвостовый тундровый” – с регулярно-циклической мозаикой и микрогруппировками, типичными для водораздельных тундр); “нивальные” и “разнотравно-лишайниковые” (с комковатым нанорельефом, нерегулярной мозаикой и растительностью, сходной с сообществами нивальных или разнотравно-лишайниковых бугров); “луговинные” (“лисохвостовый” и “кисличниковый” – с сомкнутым богатым травяным покровом и нерегулярной мозаикой), а также – мокрые “травяно-моховые” (“челбачный” и “дюпонциевый”), в которых мозаичность не выражена и покров гомогенный (табл. 1).

Относительный возраст массива байджарахов можно оценить, выяснив, какие типы бугров в нем представлены. Например, если все бугры относятся к тундровым, то массив образовался сравнительно недавно, если же в нем только нивальные или луговинные бугры, то время его существования больше. Описанный выше временной ряд сообществ бугров (от *a* до *d*) особенно четко выражен в массивах, приуроченных к крутым склонам водоразделов. Тундровые бугры располагаются в верхней части склона, рядом с ними или чуть ниже находятся тундровые эродированные, в средней части склона – конусовидные эродированные, у его подножья – нивальные. Впервые такой хроно-хорологический ряд описан Е.В. Дорогостайской (Dorogostaiskaya, 1959). В то же время, нередко в массивах представлен не полный временной ряд, а только его часть, что определяется локальными причинами (рельефом местности, длительностью и интенсивностью процессов термоденудации и др.).

На местности пространственно-временной ряд образован участками массива, в каждом из которых все бугры относятся к одному типу. Ложбины между ними могут быть разными, но их растительность всегда “находится в тесной связи с растительностью самих байджарахов” (Gorodkov, 1956:48). Анализ картосхем массивов и полевых наблюдений позволил установить соответствие (более частое соседство) разных типов сообществ бугров и ложбин (табл. 1). Территорию любого массива байджарахов можно разделить на несколько участков с буграми одного типа и соответствующими им ложбинами одного или разных типов (рис. 2). Каждый такой участок (“элементарный массив”) отличается тем, что начало, скорость и интенсивность термоденудации примерно одинаковы на всей его площади. Элементарному массиву свойственна неоднородность надфитоценотического уровня, поскольку он может быть

Таблица 1. Соседство сообществ бугров и ложбин
Table 1. Adjacency of thermokarst mound and trench communities

Тип бугра Thermokarst mound type	Тип ложбины Trench type	Частота соседства Frequency of adjacency
Тундровый (*a*) Tundra-like (*a*)	Ожиковый тундровый (1) Tundra-like with *Luzula confusa* (1)	+++
	Лисохвостовый тундровый (2) Tundra-like with *Alopecurus alpinus* (2)	+++
	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	++
	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	+
	Разнотравно-лишайниковый (5) Forbs and lichens dominating (5)	+
Тундровый эродированный (*b*) Eroded tundra-like (*b*)	Лисохвостовый тундровый (2) Tundra-like with *Alopecurus alpinus* (2)	+++
	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	+
	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	+
	Разнотравно-лишайниковый (5) Forbs and lichens dominating (5)	+++
	Челбачный* (8) Chelbaks (8)	+
Конусовидный эродированный (*c*) Eroded conical (*c*)	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	+
	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	+
	Разнотравно-лишайниковый (5) Forbs and lichens dominating (5)	+
	Челбачный (8) / Chelbaks (8)	+
Разнотравно-лишайниковый (*cd*) Forbs and lichens dominating (*cd*)	Лисохвостовый тундровый (2) Tundra-like with *Alopecurus alpinus* (2)	+
	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	+
	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	+
	Разнотравно-лишайниковый (5) Forbs and lichens dominating (5)	++
Нивальный (*d*) Nival community-like (*d*)	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	++
	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	+
	Нивальный (6) Nival community-like (6)	++
Луговинный (*e*) Meadow-like (*e*)	Ожиковый тундровый (1) Tundra-like with *Luzula confusa* (1)	+
	Лисохвостовый тундровый (2) Tundra-like with *Alopecurus alpinus* (2)	+
	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	++
	Дюпонциевый (7) *Dupontia fisheri* dominating (7)	+

Примечание: Указаны краткие названия типов бугров и ложбин, в скобках приведены их обозначения на картосхемах. Соседство: +++ – часто, ++ – довольно часто, + – иногда.

Note. Short names of types are provided, their designations on detailed maps are given in parentheses. Adjacency: +++ – often, ++ – quite often, + – sometimes.

* Челбак – неглубокий термокарстовый водоем (Gorodkov, 1956: 54); челбачными мы называем сообщества ложбин, образовавшиеся на их месте.

"Chelbak" is a shallow thermokarst pond (Gorodkov, 1956: 54); this name is given to trench communities formed on the place of these ponds.

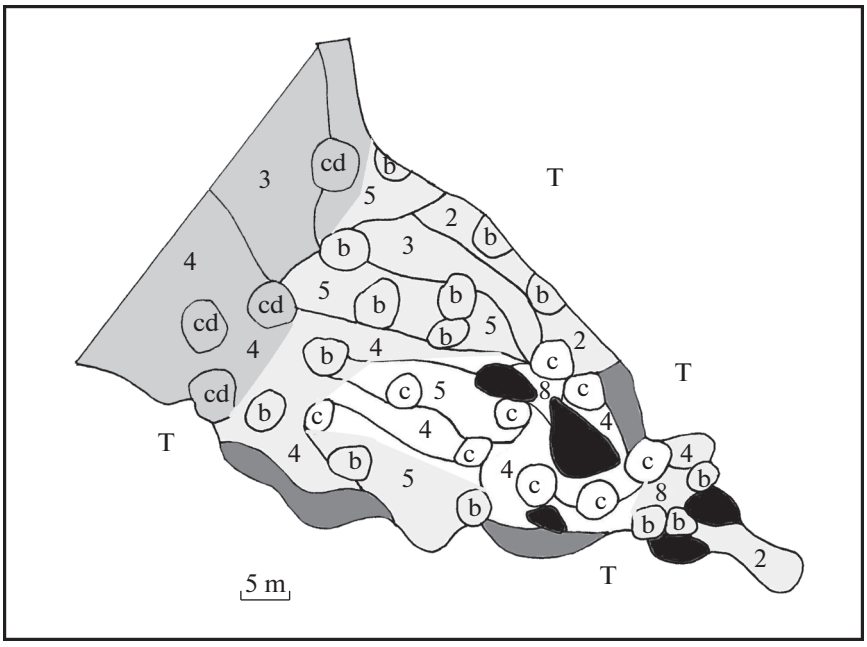

Рис. 3. Совокупность комплексов в массиве байджарахов, расположенном на водоразделе.
Черным показаны термокарстовые водоемы (“челбаки”), темно-серым – обваливающийся голый грунт по бортам просадки, светло-серым и белым – элементарные массивы. Остальные обозначения см. в табл. 1 и на рис. 2.

Fig. 3. Aggregate of complexes in the baydzharakh massif located on the watershed.
Shallow thermokarst ponds (“chelbaks”) are shown in black, eroded bare ground on the drawdown sides in dark grey, elementary massifs in light grey and white. For the other designations see Table 1 and Fig. 2.

двучленным (если одним типом представлены сообщества и бугров, и ложбин) или многочленным (один тип сообществ бугров и несколько типов ложбин) комплексом, т.е. микрокомбинацией по Т.И. Исаченко (Isachenko, 1969).

В целом растительность массива байджарахов – это эколого-генетический пространственно-временной ряд, который образуют элементарные массивы. В редких случаях массив байджарахов совпадает с элементарным массивом, т.е. состоит из бугров одного типа (это характерно для начала образования или завершающей стадии развития массива). Обычно он включает несколько элементарных массивов (микрокомбинаций), так что растительность массива байджарахов в целом – это мезокомбинация (Isachenko, 1969), причем можно выделить: поясный ряд комплексов – на крутом склоне элементарные массивы не повторяются и располагаются полосами, формируя полосчатый узор (рис. 2); и совокупность комплексов – на слабонаклонных поверхностях элементарные массивы образуют нерегулярный рисунок (рис. 3).

Таким образом, растительность массива байджарахов – территориальная единица со сложной горизонтальной структурой, в которой выделяются несколько уровней: 1) микрогруппировки на отдельных элементах нанорельефа; 2) сообщества, приуроченные к элементам микрорельефа (буграм и ложбинам); 3) комплексы сообществ (микрокомбинации) – растительность элементарных массивов; 4) сочетания комплексов (мезокомбинации) – растительность массивов байджарахов (рис. 4).

Анализируя структуру растительного покрова арктических тундр и отмечая, что наиболее существенная черта территориальных единиц – внутренняя сложность, С.С. Холод (Kholod, 1989) предложил особый “энкаптический” индекс для определения количества соподчиненных уровней сложности в пределах конкретной территориальной единицы. При этом он отказался от использования таких градаций, как микро- и мезокомбинации, поскольку в их основе “лежит привязка к ландшафтно-морфологическим или геоморфологическим единицам” (Kholod, 1989:62). Для растительности массивов байджарахов характерна именно такая зависимость от свойств и трансформации геоморфологических элементов, поэтому понятия микро- и мезокомбинации отвечают особенностям объекта.

При полевом картографировании растительности массивов байджарахов основной единицей служат сообщества бугров и ложбин. В таблице 2 приведены их типы, первоначально выделенные по эколого-фитоценотическому принципу (Sumina, 1977a, b), и соответствующие им синтаксоны классификации Браун-Бланке (Sumina, 2020). Сравнение обоих подходов при картографировании

Уровень неоднородности Level of heterogeneity	Территориальные единицы Territorial units	
Надфитоценотический *Supraphytocoenotic*	**Растительность массива байджарахов** **Vegetation of baidzharakh massif**	
Мезокомбинации Mesocombinations	1. Несколько элементарных массивов 1. Several elementary massifs	
	1A. Поясной ряд комплексов 1A. Belt row of complexes	
	1B. Совокупность комплексов 1B. Aggregate of complexes	
Микрокомбинации Microcombinations	2. Один элементарный массив 2. One elementary massif	
	Растительность элементарного массива **Vegetation of elementary massif**	
	2A. Комплекс двучленный 2A. Binary complex	
	2B. Комплекс многочленный 2B. Polynomial complex	
Внутриценотический *Intraphytocoenotic*	**Растительность элемента микрорельефа** **Vegetation of microrelief element**	
	Бугор **Mound**	**Ложбина** **Trench**
	—	Гомогенная Homogeneous
	Регулярно-циклическая мозаика Regular-cyclic mosaic	Регулярно-циклическая мозаика Regular-cyclic mosaic
	Нерегулярная мозаика Irregular mosaic	Нерегулярная мозаика Irregular mosaic
	Спорадично-пятнистая мозаика Sporadically spotted mosaic	— —
	Микропоясный ряд микрогруппировок Microbelt row of patches	— —
	Микрогруппировка элемента нанорельефа **Patch of nanorelief element**	

Рис. 4. Общая схема гетерогенности растительного покрова массива байджарахов.
Fig. 4. General scheme of the vegetation heterogeneity of baydzharakh massif.

растительности массивов байджарахов демонстрируют рис. 5 и 6.

При классификации по методу Браун-Бланке растительные сообщества всех бугров и почти всех ложбин в районе исследований объединяются в вариант **Oxyria digyna** зональной ассоциации **Salici polaris–Hylocomietum alaskani** Matveyeva 1998 (табл. 2). Это выявляет связь растительности массивов байджарахов с зональными тундрами и позволяет рассматривать ее в рамках соответствующей иерархии синтаксонов. Поскольку ассоциация в системе Браун-Бланке – крупная единица,

Таблица 2. Сопоставление синтаксонов, выделенных разными способами классификации
Table 2. Accordance of syntaxa distinguished with different classification approaches

Эколого-фитоценотическая классификация Ecological-phytocoenotical classification		Эколого-флористическая классификация Ecological-floristical classification
Названия типов сообществ Names of community types	Краткое название типа и его обозначение на картосхемах Short name of type and its designation on detailed maps	Асс./Ass. ***Salici polaris-Hylocomietum alaskani*** Matveyeva 1998 Вар./Var. ***Oxyria digyna***
Бугры/Thermokarst mounds		
Пестроразнотравно-лисохвостово-ивково-лишайниковый Lichens-*Salix polaris-Alopecurus alpinus*-forbs	Тундровый (*a*) Tundra-like (*a*)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Пестроразнотравно-злаково-лишайниковый эродированный Lichens-graminoids-forbs, eroded	Тундровый эродированный (*b*) Eroded tundra-like (*b*)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Разнотравно-злаково-эпигейнолишайниковый эродированный Crustose lichens-graminoids-forbs, eroded	Конусовидный эродированный (*c*) Eroded conical (*c*)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Пестроразнотравно-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-forbs	Разнотравно-лишайниковый (*cd*) Forbs and lichens dominating (*cd*)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Разнотравно-фиппсиево-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-*Phippsia algida*-forbs	Нивальный (*d*) Nival community-like (*d*)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Ожиково-ивково-кисличниково-злаково-лишайниковый Lichens-graminoids-*Oxyria digyna-Salix polaris-Luzula confusa*	Луговинный (*e*) Meadow-like (*e*)	Субвар./Subvar. ***typica***
Ложбины/Trenches		
Лисохвостово-ожиково-ивково-лишайниково-моховой Mosses-lichens-*Salix polaris-Luzula confusa-Alopecurus alpinus*	Ожиковый тундровый (1) Tundra-like with *Luzula confusa* (1)	Субвар./Subvar. ***Cetrariella delisei***
Лисохвостово-ивково-лишайниково-моховой Mosses-lichens-*Salix polaris-Alopecurus alpinus*	Лисохвостовый тундровый (2) Tundra-like with *Alopecurus alpinus* (2)	Субвар./Subvar. ***Cetrariella delisei***
Кисличниково-моховой Mosses-*Oxyria digyna*	Кисличниковый (3) *Oxyria digyna* dominating (3)	Субвар./Subvariant ***inops***
Лисохвостово-моховой Mosses-*Alopecurus alpinus*	Лисохвостовый (4) *Alopecurus alpinus* dominating (4)	Субвар./Subvar. ***inops***
Злаково-пестроразнотравно-мохово-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-mosses-forbs-graminoids	Разнотравно-лишайниковый (5) Forbs and lichens dominating (5)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Фиппсиево-разнотравно-эпигейнолишайниковый Crustose lichens-forbs-*Phippsia algida*	Нивальный (6) Nival community-like (d)	Субвар./Subvar. ***Phippsia algida***
Дюпонциево-моховой Mosses-*Dupontia fisheri*	Дюпонциевый (7) *Dupontia fisheri* dominating (7)	Асс./Ass. ***Poo arcticae–Dupontietum fisheri*** Matveyeva 1994/Вар./Var. ***Campylium zemliae***
Разнотравно-моховой Mosses-forbs	Челбачный (8) Chelbaks (8)	Асс./Ass. ***Poo arcticae–Dupontietum fisheri*** Вар./Var. ***Campylium zemliae***

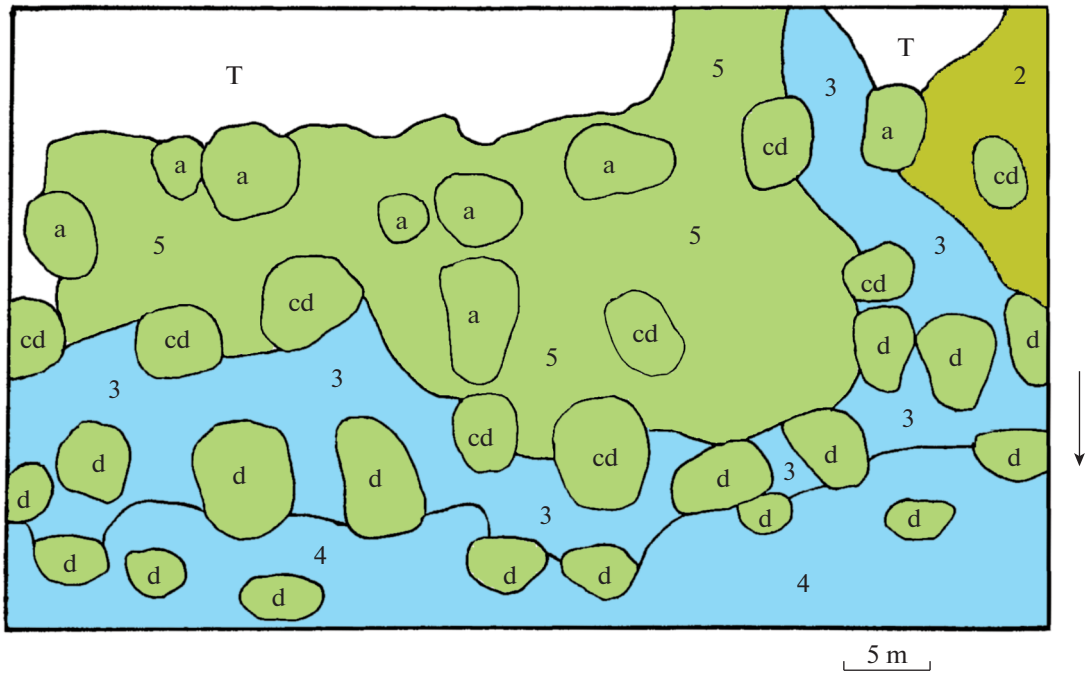

Рис. 5. Картосхема участка массива байджарахов № 4 (склон южной экспозиции, крутизна 15°). Зеленым обозначены участки с субвар. **Phippsia algida**, голубым – с субвар. **inops**, оливковым – с субвар. **Cetrariella delisei**. Остальные обозначения см. в табл. 1 и на рис. 2.

Fig. 5. Detailed map of the site in the baydzharakh massif № 4 (southern slope with grade 15°). Subvar. **Phippsia algida** is marked with green, subvar. **inops** with blue, and subvar. **Cetrariella delisei** with olive color. For the other designations see Table 1 and Fig. 2.

на картосхемах целесообразно использовать низшие синтаксоны – субварианты, но и они не дифференцируют растительность разных элементов микрорельефа, и картосхемы оказываются слишком обобщенными (рис. 5, 6). Описывая растительность байджарахов, встреченных на о. Врангеля, С.С. Холод (Kholod, 2014) даже в пределах одного бугра выделяет фрагменты растительности, относящиеся к разным ассоциациям: на склонах “молодых” бугров – сообщества субасс. **racomitrietosum lanuginosi** асс. **Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis** Kholod 2007, а на их вершинах – разреженные группировки субасс. **typicum** асс. **Saxifrago firmae–Luzuletum confusae** Kholod 2007. Растительность окружающих ложбин принадлежит субассоциациям **petasitetosum frigidi** и **racomitrietosum lanuginosi** асс. **Oncophoro wahlenbergii–Deschampsietum borealis** и фации **typica** асс. **Salici rotundifoliae–Oxytropidetum wrangelii** Kholod 2007. Этот пример показывает высокую степень горизонтальной неоднородности растительности не только целых массивов байджарахов, но и отдельных бугров. Однако, поскольку гетерогенность покрова в сообществах бугров зависит от стадии их развития как целостного геоморфологического образования, на наш взгляд, ее следует рассматривать как внутриценотическую мозаичность (Sumina, 1977a, b, 1979), не придавая высокого ранга субассоциаций небольшим фрагментам меняющейся растительности.

Эколого-фитоценотическая классификация дает ясное разделение сообществ бугров и ложбин с учетом таких признаков, как форма (стадия развития) бугров, положение на склоне, увлажнение ложбин, нанорельеф, облик сообществ, общее покрытие растительности, преобладающие виды и др. В результате картосхемы растительности массивов байджарахов оказываются достаточно информативными и позволяют провести дальнейшую генерализацию с выделением элементарных массивов.

И.А. Лавриненко (Lavrinenko, 2020) на примере растительности арктических маршей разработал типологию территориальных единиц, использовав для характеристики их синтаксономического состава систему Браун-Бланке. В рамках этой типологии основной элементарной единицей, которая может быть показана на картах крупного масштаба, является “тип”, представленный: “1) фитоценозами; 2) простыми комбинациями первого надфитоценотического уровня (серии, экологические ряды, комплексы); 3) сложными комбинациями, которые включают комбинации фитоценохор первых 2 типов” (Lavrinenko, 2020:104). Второй критерий для выделения “типа”, наряду с пространственной структурой, – синтаксономический состав элементов этой территориальной единицы. Низшими синтаксономическими единицами, позволяющими “максимально точно оценить своеобразие и амплитуду

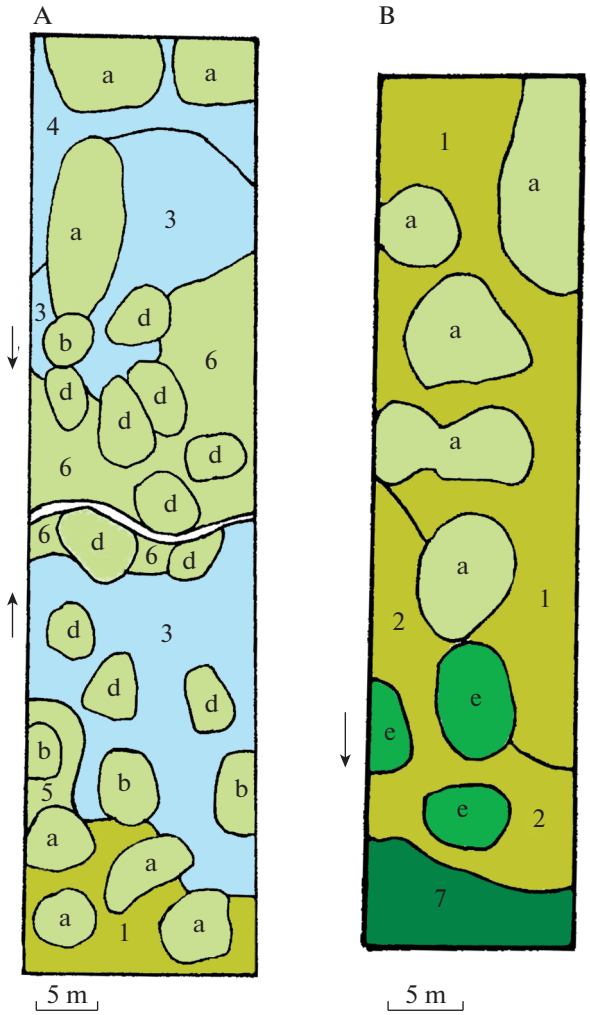

Рис. 6. Картосхемы участков массивов байджарахов, расположенных на склонах оврагов:

А – массив № 8 (экспозиция северо-восток и юго-запад, крутизна 15–20°); В – массив № 14 (склон северо-западной экспозиции, крутизна 6°). Ярко-зеленым обозначен участок с субвар. **typica**, темно-зеленым – с вар. **Campylium zemliae** асс. **Poo arcticae–Dupontietum fisheri** Matveyeva 1994. Остальные обозначения см. на рис. 5.

Fig. 6. Detailed maps of the sites in baydzharakh massifs located on slopes:

A – massif № 8 (north-eastern and south-western slopes with grade 15–20°); B – massif № 14 (north-western slope with grade 6°). Subvar. **typica** is marked with bright green, var. **Campylium zemliae** of ass. **Poo arcticae–Dupontietum fisheri** Matveyeva 1994 with dark green. For other designations see Fig. 5.

изменчивости экологических условий местообитания" (Lavrinenko, 2020:109), он считает варианты (в системе Браун-Бланке). Соответственно, растительность массивов байджарахов в предложенной схеме ожидаемо относится к разряду "тип", но элементы этой территориальной единицы не будут различаться, поскольку практически все сообщества бугров и ложбин в районе исследований представлены одним вариантом (**Oxyria digyna**). Данная ситуация связана с крупным (1 : 500) масштабом картосхем, который позволяет отразить особенности пространственной структуры растительности массивов более подробно, чем крупномасштабные карты. Вторая причина – различия структуры и динамики растительного покрова самих объектов – массивов байджарахов и приморских маршей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целях решения актуальной задачи – оценки интенсивности термокарста и других процессов термоденудации в разных районах Арктики, активизация которых отмечается в последнее время, может быть использована типизация массивов байджарахов. Последние имеют достаточно четкие границы с окружающими тундрами и развиваются как единое целое в тесной зависимости от процессов термоденудации, формирующих массивы. На наш взгляд, именно разработка типологии массивов байджарахов как территориальных единиц растительности, позволить сравнивать массивы из различающихся по флоре и растительности районов Арктики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен И.Н. Сафроновой, принимавшей участие в полевом сборе материала в 1974 г. и Н.В. Матвеевой за ценные советы при работе над классификацией по методу Браун-Бланке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

ACIA. 2004. Impact of warming Arctic: Arctic Climate impact assessment. Cambridge University Press. (Хассол С.Д. Воздействие потепления в Арктике. Отчет по Программе "АСИА" (Оценка климатических воздействий в Арктике)). 140 с.

Aleksandrova V.D. 1980. The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge, London, New York. 247 p.

Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I. 1996. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic – The Bryologist. 99 (2): 137–169. https://doi.org/10.2307/3244545

[Dorogostaiskaya] Дорогостайская Е.В. 1959. О сменах растительности в связи с термокарстом на севере Якутии – Изв. Сиб. отд. АН СССР. 12: 91–100.

Farquharson L., Mann D.H., Grosse G., Jones B.M., Romanovsky V. 2016. Spatial distribution of thermokarst terrain in Arctic Alaska – Geomorphology. 273: 116–133. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.08.007

Fraser R.H., Kokelj S.V., Lantz T.C., McFarlane-Winchester M., Olthof I., Lacelle D. 2018. Climate sensitivity of High Arctic permafrost terrain demonstrated by widespread ice-wedge thermokarst on Banks Island – Remote Sensing. 10 (6). Paper number: 954. https://doi.org/10.3390/rs10060954

Frost G.V., Christopherson T., Jorgenson M.T., Liljedahl A.K., Macander M.J., Walker D.A., Wells A.F. 2018. Region-

al patterns and asynchronous onset of ice-wedge degradation since the mid-20th century in Arctic Alaska – Remote Sensing. 10 (8). Paper number: 1312. https://doi.org/10.3390/rs10081312

[Gorodkov] Городков Б.Н. 1956. Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг) – В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. Вып. 2. М.–Л. С. 7–132.

[Ignatov, Afonina] Игнатов М.С., Афонина О.М. 1992. Список мхов территории бывшего СССР – Arctoa. 1: 1–85. https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01

IPNI: The International Plant Names Index. 2021. http://www.ipni.org (Accessed 18.02.2022).

[Isachenko] Исаченко Т.И. 1969. Сложение растительного покрова и картографирование – Геоботаническое картографирование. С. 20–32. https://doi.org/10.31111/geobotma/1969.20

[Kholod] Холод С.С. 1989. Крупномасштабное картографирование как метод детального изучения структуры растительного покрова (на примере арктической тундры о-ва Врангеля) – Геоботаническое картографирование. С. 61–71. https://doi.org/10.31111/geobotmap/1989.61

[Kholod] Холод С.С. 2007. Классификация растительности острова Врангеля – Растительность России. 11: 3–135. https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3.

[Kholod] Холод С.С. 2014. Растительность и мерзлотные формы рельефа на острове Врангеля – Комаровские чтения. Владивосток. 62: 241–313.

[Kruchinin] Кручинин Ю.А. 1963. Физико-географические наблюдения на острове Котельном – Тр. Арктич. и Антарктич. НИИ. 224: 143–165.

Kruse S., Gerdes A., Kath N.J., Epp L.S., Stoof-Leichsenring K.R., Pestryakova L.A., Herzschuh U. 2019. Dispersal distances and migration rates at the arctic treeline in Siberia – a genetic and simulation-based study – Biogeosciences. 16 (6): 1211–1224. https://doi.org/10.5194/bg-16-1211-2019

Lara M.J., Chipman M.L., Hu F.S. 2019. Automated detection of thermoerosion in permafrost ecosystems using temporally dense Landsat image stacks – Remote Sensing of Environment. 221: 462–473. https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.11.034

[Lavrinenko] Лавриненко И.А. 2020. Типология и синтаксономический состав территориальных единиц растительности: новый подход на примере изучения арктических маршей – Растительность России. 39: 100–148. https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100

Lewkowicz A.G., Way R.G. 2019. Extremes of summer climate trigger thousands of thermokarst landslides in a High Arctic environment – Nature Communications. 10. Paper number: 1329. https://doi.org/10.1038/s41467-019-09314-7

[Matveyeva] Матвеева Н.В. 1998. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб. 220 с.

Moon T.A., Overeem I., Druckenmiller M., Holland M., Huntington H., Kling G., Lovecraft A.L., Miller G., Scambos T., Schadel C. et al. 2018. The expanding footprint of rapid Arctic change – Earths Future. 7 (3): 212–218. https://doi.org/10.1029/2018EF001088

Overland J.E., Wang M.Y., Box J.E. 2019. An integrated index of recent Pan-Arctic climate change – Environmental Research Letters. 14 (3). Paper number: 035006 https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaf665

Pastick N.J., Jorgenson M.T., Goetz S.J., Jones B.M., Wylie B.K., Minsley B.J., Genet H., Knight J.F., Swanson D.K., Jorgenson J.C. 2019. Spatiotemporal remote sensing of ecosystem change and causation across Alaska – Global Change Biology. 25 (3): 1171–1189. https://doi.org/10.1111/gcb.14279

Prevey J.S., Rixen C., Ruger N., Hoye T.T., Bjorkman A.D., Myers-Smith I.H., Elmendorf S.C., Ashton I.W., Cannone N., Chisholm C.L. et al. 2019. Warming shortens flowering seasons of tundra plant communities – Nature Ecology & Evolution. 3 (1): 45–52. https://doi.org/10.1038/s41559-018-0745-6

Selroos J.O., Cheng H., Vidstrand P., Destouni G. 2019. Permafrost thaw with thermokarst wetland-lake and societal-health risks: dependence on local soil conditions under large-scale warming – Water. 11 (3). Paper number: 574. https://doi.org/10.3390/w11030574

Steedman A.E., Lantz T.C., Kokelj S.V. 2017. Spatio-temporal variation in high-centre polygons and ice-wedge melt ponds, Tuktoyaktuk Coastlands, Northwest Territories –Permafrost and Periglacial Processes. 28 (1): 66–78. https://doi.org/10.1002/ppp.1880

[Sumina] Сумина О.И. 1975. Растительность байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова) – Бот. журн. 60 (9): 1311–1319.

[Sumina] Сумина О.И. 1976. Особенности растительности бугров-байджарахов в связи с их географическим распространением – Бот. журн. 61 (5): 682–690.

[Sumina] Сумина О.И. 1977a. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). К изучению неоднородности растительного покрова в тундровой зоне: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 21 с.

[Sumina] Сумина О.И. 1977b. Растительность массивов байджарахов о. Котельного (Новосибирские острова). К изучению неоднородности растительного покрова в тундровой зоне: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 215 с.

[Sumina] Сумина О.И. 1977c. Опыт изучения территориальных единиц растительности в тундровой зоне на примере растительности байджарахов о. Котельного – В кн.: Тезисы докладов V Всесоюз. совещ. по классификации растительности. Новосибирск. С. 80–82.

[Sumina] Сумина О.И. 1979. Растительность байджарахов в окрестностях бухты Марии Прончищевой (Северо-Восточный Таймыр) – В кн.: Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л. С. 118–132.

[Sumina] Сумина О.И. 2020. Классификация растительности массивов байджарахов в двух районах подзоны арктических тундр Сибирского сектора Российской Арктики – Растительность России. 39: 75–99. https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.75

[Tikhomirov] Тихомиров Б.А. 1959. О происхождении бугров-байджарахов в связи с термокарстом и динамикой растительности на севере Сибири – В кн.: Материалы по общему мерзлотоведению. М. С. 162–167.

HETEROGENEITY OF VEGETATION COVER OF BAYDZHARAKH MASSIFS (KOTELNY ISLAND, NEW SIBERIAN ISLANDS)

O. I. Sumina

St. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia
e-mail: o.sumina@spbu.ru

An increasing activity of thermokarst and other thermal denudation processes is noted in many regions of the Arctic. The massifs of baydzharakhs (groups of mounds with surrounding trenches) are one of the thermokarst relief forms. The heterogeneity of their vegetation appears at different levels of the hierarchy: from a mosaic of patches within communities of thermokarst mounds and trenches to the complexity of the supraphytocoenotic levels within entire massifs. The latter ones are a suitable model object to analyze the structure of vegetation territorial units of the first levels due to their substantial separation from surrounding tundra and an evident spatial patterning. The tasks of this study are to elaborate a hierarchical scheme of the heterogeneity of the massif vegetation and to analyze detailed maps made with different approaches of classification of vegetation, namely the ecological-phytocoenotical (on domination principle) and the Braun-Blanquet ones. In 1973–1974, on the Kotelny Island 20 baidzharakh massifs from 750 to 100000 m^2 were studied. The size, shape and vegetation of thermokarst mounds change during thermal denudation; 6 types of mounds corresponding to its stages were revealed. The massif including the mounds of only one type ("elementary massif") is a complex of communities (microcombination), but more often it consists of several elementary massifs (mesocombination). The ecological-phytocoenotic classification clearly separates the communities of both mounds and trenches, considering such features as the stage of development, position on the slope, total vegetation coverage, dominant species, etc.

With the Brown-Blanquet approach, the communities of all thermokarst mounds and almost all trenches in the study area were included in the variant **Oxyria digyna** of the zonal association **Salici polaris–Hylocomietum alaskani** Matveyeva 1998. Even the subvariants shown on the detailed maps often do not allow separating the vegetation of mounds and trenches. The elaboration of baydzharakh massifs typology as territorial vegetation units is important to obtain an actual assessment of thermokarst activity in different areas of the Arctic in connection with observing climate changes.

Keywords: thermokarst, baydzharakhs, heterogeneity of vegetation, territorial units, vegetation mapping, ecological-phytocoenotic classification, Braun-Blanquet approach, New Siberian Islands

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is deeply grateful to I.N. Safronova, who took part in the data field collecting in 1974, and N.V. Matveyeva for valuable advice on the classification according to the Braun-Blanquet approach.

REFERENCES

ACIA. 2004. Impact of warming Arctic: Arctic Climate impact assessment. Cambridge University Press. Cambridge.140 p.

Aleksandrova V.D. 1980. The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge, London, New York. 247 p.

Andreev M.P., Kotlov Yu.V., Makarova I.I. 1996. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Russian Arctic – The Bryologist. 99 (2): 137–169. https://doi.org/10.2307/3244545.

Dorogostaiskaya E.V. 1959. O smenakh rastitel'nosti v svyazi s termokarstom na severe Yakutii [On changes in vegetation due to thermokarst in the north of Yakutia] – In: Izvestiya Sibirskogo otdeleniya AN SSSR. 12: 91–100.

Farquharson L., Mann D.H., Grosse G., Jones B.M., Romanovsky V. 2016. Spatial distribution of thermokarst terrain in Arctic Alaska – Geomorphology. 273: 116–133. http://doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.08.007.

Fraser R.H., Kokelj S.V., Lantz T.C., McFarlane-Winchester M., Olthof I., Lacelle D. 2018. Climate sensitivity of High Arctic permafrost terrain demonstrated by widespread ice-wedge thermokarst on Banks Island – Remote Sensing. 10 (6). Paper number: 954. https://doi.org/10.3390/rs10060954.

Frost G.V., Christopherson T., Jorgenson M.T., Liljedahl A.K., Macander M.J., Walker D.A., Wells A.F. 2018. Regional patterns and asynchronous onset of ice-wedge degradation since the mid-20th century in Arctic Alaska – Remote Sensing. 10 (8). Paper number: 1312. http://doi.org/10.3390/rs10081312.

Gorodkov B.N. 1956. The vegetation and soils of the Kotelny island (the New Siberian archipelago) – In: The vegetation of the Far North of the USSR and its utilization. 2: 7–132 (In Russ.).

Ignatov M.S., Afonina O.M. 1992. Check-list of mosses of the former USSR – Arctoa. 1: 1–85 (In Russ.). https://doi.org/10.15298/arctoa.01.01.

IPNI: The International Plant Names Index. 2021. http://www.ipni.org (Accessed 18.02.2022).

Isachenko T.I. 1969. The structure of the vegetational cover and mapping – Geobotanicheskoe kartografirovanie. Leningrad. P. 20–32 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/geobotmap/1969.20.

Kholod S.S. 1989. The large-scale mapping as a method of detailed study of the vegetation structure (at the instance of Arctic tundra of the Wrangel Island) – Geo-

botanicheskoe kartografirovanie. Leningrad. P. 61–71 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/geobotmap/1989.61.

Kholod S.S. 2007. Classification of the Wrangel Island vegetation – Rastitel'nost' Rossii. 11: 3–135 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2007.11.3.

Kholod S.S. 2014. Vegetation and permafrost relief in Wrangel Island – Komarovskiye chteniya. Vladivostok. 62: 241–313 (In Russ.).

Kruchinin Yu.A. 1963. Fiziko-geograficheskiye nablyudeniya na ostrove Kotel'nom [Physical and geographical observations on the Kotelny Island] – In: Trudy Arkticheskogo i Antarkticheskogo NII. 224: 143–165 (In Russ.).

Kruse S., Gerdes A., Kath N.J., Epp L.S., Stoof-Leichsenring K.R., Pestryakova L.A., Herzschuh U. 2019. Dispersal distances and migration rates at the arctic treeline in Siberia – a genetic and simulation-based study – Biogeosciences. 16 (6): 1211–1224.
http://doi.org/10.5194/bg-16-1211-2019.

Lara M.J., Chipman M.L., Hu F.S. 2019. Automated detection of thermoerosion in permafrost ecosystems using temporally dense Landsat image stacks – Remote Sensing of Environment. 221: 462–473.
http://doi.org/10.1016/j.rse.2018.11.034.

Lavrinenko I.A. 2020. Typology and syntaxonomic composition of vegetation territorial units: novel approach suggested with the case study of Arctic marshes – Rastitel'nost' Rossii. 39: 100–148 (In. Russ.).
https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100.

Lewkowicz A.G., Way R.G. 2019. Extremes of summer climate trigger thousands of thermokarst landslides in a High Arctic environment – Nature Communications. 10. Paper number: 1329.
http://doi.org/10.1038/s41467-019-09314-7.

Matveyeva N.V. 1998. Zonation in plant cover of the Arctic. Saint-Petersburg. 220 p. (In Russ.).

Moon T.A., Overeem I., Druckenmiller M., Holland M., Huntington H., Kling G., Lovecraft A.L., Miller G., Scambos T., Schadel C. et al. 2018. The expanding footprint of rapid Arctic change – Earths Future. 7 (3): 212–218.
http://doi.org/10.1029/2018EF001088.

Overland J.E., Wang M.Y., Box J.E. 2019. An integrated index of recent Pan-Arctic climate change – Environmental Research Letters. 14 (3). Paper number: 035006.
http://doi.org/10.1088/1748-9326/aaf665.

Pastick N.J., Jorgenson M.T., Goetz S.J., Jones B.M., Wylie B.K., Minsley B.J., Genet H., Knight J.F., Swanson D.K., Jorgenson J.C. 2019. Spatiotemporal remote sensing of ecosystem change and causation across Alaska – Global Change Biology. 25 (3): 1171–1189.
http://doi.org/10.1111/gcb.14279.

Prevey J.S., Rixen C., Ruger N., Hoye T.T., Bjorkman A.D., Myers-Smith I.H., Elmendorf S.C., Ashton I.W., Cannone N., Chisholm C.L. et al. 2019. Warming shortens flowering seasons of tundra plant communities – Nature Ecology & Evolution. 3 (1): 45–52.
http://doi.org/10.1038/s41559-018-0745-6.

Selroos J.O., Cheng H., Vidstrand P., Destouni G. 2019. Permafrost thaw with thermokarst wetland-lake and societal-health risks: dependence on local soil conditions under large-scale warming – Water. 11 (3). Paper number: 574. http://doi.org/10.3390/w11030574.

Steedman A.E., Lantz T.C., Kokelj S.V. 2017. Spatio-temporal variation in high-centre polygons and ice-wedge melt ponds, Tuktoyaktuk Coastlands, Northwest Territories –Permafrost and Periglacial Processes. 28 (1): 66–78.
http://doi.org/10.1002/ppp.1880.

Sumina O.I. 1975. Vegetation of the baydzherakhs of the Kotelny Island (New Siberian Islands) – Bot. Zhurn. 60 (9): 1311–1319 (In Russ.).

Sumina O.I. 1976. Peculiarities of vegetation of hillocks-baydzherakhs with respect to their geographical distribution – Bot. Zhurn. 61 (5): 682–690 (In Russ.).

Sumina O.I. 1977a. Rastitel'nost massivov baydzharakhov o. Kotel'nogo (Novosibirskiye ostrova). K izucheniyu neodnorodnosti rastitel'nogo pokrova v tundrovoy zone [Vegetation of the baydzherakhs' massifs of the Kotelny Island (New Siberian Islands). To the study of vegetation heterogeneity in tundra zone]: Abstr. Diss. ... Kand. Sci. Leningrad. 21 p. (In Russ.).

Sumina O.I. 1977b. Rastitel'nost massivov baydzharakhov o. Kotel'nogo (Novosibirskie ostrova). K izucheniyu neodnorodnosti rastitel'nogo pokrova v tundrovoy zone. [Vegetation of the baydzherakhs' massifs of the Kotelny Island (New Siberian Islands). To the study of vegetation heterogeneity in tundra zone]: Diss. ... Kand. Sci. Leningrad. 215 p. (In Russ.).

Sumina O.I. 1977c. Opyt izucheniya territorial'nykh yedinits rastitel'nosti v tundrovoy zone na primere rastitel'nosti baydzharakhov o. Kotel'nogo [The experience of studying of the territorial units of vegetation in the tundra zone on the example of baydzherakhs' vegetation of the Kotelny Island] – In: Tezisy dokladov V Vsesoyuznogo Soveshchaniya po klassifikatsii rastitelnosti. Novosibirsk. P. 80–82 (In Russ.).

Sumina O.I. 1979. Rastitel'nost baydzharakhov v okrestnostyakh bukhty Marii Pronchishchevoy (Severo-Vostochnyy Taymyr) [Vegetation of baydzherakhs in the vicinity of Mariya Pronchishcheva Bay (northeast of the Taymyr Peninsula)] – In: Arkticheskiye tundry i polyarnye pustyni Taymyra. Leningrad. P. 118–132 (In Russ.).

Sumina O.I. 2020. Classification of vegetation of baidzharakh massifs in two sites of the arctic tundra subzone in the Siberian sector of the Russian Arctic – Rastitel'nost' Rossii. 39: 75–99 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.75.

Tikhomirov B.A. 1959. O proiskhozhdenii bugrov-baydzharakhov v svyazi s termokarstom i dinamikoy rastitel'nosti na severe Sibiri [On the origin of baydzherakhs-hillocks in connection with thermokarst and vegetation dynamics in the North of Siberia] – In: Materialy po obshchemu merzlotovedeniyu. Moscow. P. 162–167 (In Russ.).

EDN: DQFAMO
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 536–543

СООБЩЕНИЯ

АНАЛИЗ ЦЕНОФЛОРЫ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ (*PINUS KOCHIANA,* PINACEAE) ДАГЕСТАНА

© 2022 г. З. И. Абдурахманова

Горный ботанический сад – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра РАН ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000, Россия

e-mail: zagidat.abdurahmanova88@mail.ru

Поступила в редакцию 04.03.2022 г.
После доработки 28.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

На основании материалов полевых исследований 2012–2019 гг. в рамках работ по изучению сосновых лесов Дагестана проведен анализ ценофлоры сосновых лесов Дагестана, включающей 590 видов сосудистых растений.

Систематический, биоморфологический, флороценотический и географический анализ показал бореальный и средиземноморский ее характер. По отношению к богатству почвы преобладают мезотрофы и эвтрофы, по отношению к влажности мезофиты и мезоксерофиты. Ценофлора сосновых лесов включает виды разных высотных поясов: лесные, луговые, нагорно-степные.

Выявлено 22 вида растений, занесенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Дагестан; отмечено 82 реликтовых вида и 76 эндемиков.

Ключевые слова: Дагестан, ценофлора, анализ флоры, сосновые леса, *Pinus kochiana*, таксономия, экологический анализ, географические элементы, жизненная форма, реликт, эндемик

DOI: 10.31857/S0006813622060023

Количественный и качественный анализ состава флоры – один из обязательных разделов любого флористического исследования, имеющий важное теоретическое значение и позволяющий установить структуру, выявить индивидуальные особенности, генезис и тенденции изменения ее компонентов (Mirkin et al., 2000). Дагестан, выделен в особую ботанико-географическую провинцию. Особенности горообразовательного процесса, сложность рельефа и общая ксероморфность способствуют интенсивным микроэволюционным процессам, в которые были вовлечены элементы разных флористических областей.

Сосновые леса Дагестана, образованные одной из основных лесообразующих пород горного Дагестана сосной Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch), занимают площадь 75 тыс. га. По сравнению с другими районами Кавказа, сосняки Дагестана представляют исключительное явление по уровню видового богатства и ценотическому разнообразию. Леса из *P. kochiana* приурочены к северным склонам и встречаются на высотах от 250 м до 2600 м над ур. моря. Сосняки произрастают преимущественно на скалистых склонах, сложенных песчаными, известняковыми или сланцевыми породами, нередко встречаются на скальных обнажениях – выходах коренных пород. Сосняки распространены в районах с различными климатическими условиями – от сухого умеренного климата предгорий до влажного и холодного климата высокогорного Дагестана.

Наиболее значительные площади сосновых лесов сосредоточены во Внутригорном и Высокогорном геоморфологических районах Дагестана. Небольшие участки сосняков отмечены в Южном Дагестане, а также в северо-западной части Предгорного Дагестана (Murtazaliev, 2009). Здесь на сухих каменистых склонах в составе древостоя сосновых лесов встречаются также *Quercus pubescens* Willd., *Q. petraea* L. ex Liebl., *Carpinus betulus* L., *Fraxinus exscelsior* L.

В известняковой части Внутригорного Дагестана сосновые леса произрастают на северных склонах гор, на высотах 1500–2300 м над ур. моря, приурочены к плато, хребтам и верхним частям крутых склонов, а также к заброшенным пашням на террасах. В сланцевой части Внутригорного Дагестана сосняки тяготеют к наиболее влажным склонам северной и западной экспозиций и произрастают на высотах от 1700 до 2000 м над ур. моря в сочетании с остепненными лугами. Наряду с

чистыми сосняками, здесь встречаются также смешанные березово-сосновые леса с участием *Betula litwinowii* Doluch., *B. raddeana* Trautv., *B. pendula* Roth. В Высокогорном Дагестане сосняки приурочены к оползневым и ледниковым формам рельефа.

Об изученности растительного покрова лесов Дагестана можно получить представление по материалам, вошедшим в капитальные сводки и обобщения по Кавказу (Grossheim, 1952; Murtazaliev, 2009, Konspekt..., 2003, 2006, 2008, 2012), тем не менее, до настоящего времени не было полных сведений о флористическом составе и структуре сосновых лесов Дагестана, что и является целью данной работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ ценофлоры сосновых лесов Дагестана проведен на основании материалов полевых исследований и гербарных коллекций автора, собранных в ходе экспедиционных исследований с 2012 по 2019 г. в рамках работ по изучению сосновых лесов Дагестана (Abdurakhmanova, 2016; Abdurakhmanova et al., 2015, 2018), а также с учетом существующих литературных и фондовых данных. Комплексные полевые геоботанические, флористические и почвенные исследования сообществ формации сосны Коха проводились в трех физико-географических районах Дагестана: Предгорном (Кумторкалинский административный район) Внутригорном (Гунибский, Хунзахский, Левашинский, Акушинский, Ботлихский, Гергебильский административные районы) и в Высокогорном (Рутульский, Чародинский, Тляратинский, Цумадинский).

Таксономическая принадлежность видов приводится по “Конспекту флоры Дагестана” (Murtazaliev, 2009) и “Конспекту флоры Кавказа” (Konspekt..., 2003, 2006, 2008, 2012). При анализе ценофлоры все основные расчеты проводили табличным методом в пакете MS Excel.

Анализ жизненных форм проведен по системе К. Раункиера (Raunkiaer, 1937).

Анализ географических элементов выполнен в соответствии с классификацией элементов кавказской флоры Н.Н. Портениера (Portenier, 2000a, 2000b) и А.Л. Иванова (Ivanov, Guseva, 2014, Ivanov, 2019) с учетом поведения видов в ландшафте.

При проведении анализа ценофлоры по экологическим группам учитывали основные прямодействующие экологические факторы: влажность почвы, почвенное богатство и освещенность.

Особое внимание при проведении флористического анализа уделяли выявлению эндемичных для разных территорий Кавказа (Kharadze, 1974), реликтовых, редких и охраняемых видов, занесенных в Красные книги Дагестана (Krasnaya..., 2020) и Российской Федерации (Red book..., 2008), которые определяют природоохранную ценность сосновых лесов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного анализа выявлено, что ценофлора сосновых лесов Дагестана насчитывает 590 видов сосудистых растений, представленных 281 родом и 85 семействами, что составляет 17.5% от общей флоры республики Дагестан (3380 видов). Мохообразные (Bryophyta) представлены 105 видами листостебельных мхов, эпигейные лишайники – 17 видами.

Таксономический анализ. Большинство видов ценофлоры сосновых лесов относятся к отделу Magnoliophyta (570 видов), на их долю приходится 96.6% от всей ценофлоры. Число видов класса Magnoliopsida (466 видов) в 4.5 раза больше, чем видов Liliopsida (104). Голосеменные (4 вида): Pinopsida – 3 (0.51%), Gnetopsida – 1 (0.16%). Споровые (16 видов): Polypodiopsida – 14 (2.4%), Equisetopsida – 1 (0.16%) и Isoetopsida – 1 (0.16%). Такое соотношение споровых, голосеменных и цветковых растений характерно как для флор умеренных районов Голарктики, так и для Кавказа и Дагестана в целом (Omarova, 2013, Khizrieva, 2017).

Наиболее крупные семейства, содержащие от 15 до 83 видов, составляют больше половины всей ценофлоры – 365 видов (61.86%) (табл. 1). Ведущая роль семейств Asteraceae и Poaceae отражает бореальный характер ценофлоры сосновых лесов Дагестана. На третьем месте находится сем. Fabaceae, что свидетельствует о тесной связи ценофлоры сосновых лесов Дагестана с флорой Древнего Средиземноморья. Четвертое место в спектре крупнейших семейств занимает сем. Rosaceae, что объясняет широкое распространение неморальной растительности в прошлом и ее связи с центральноевропейской флорой. Положение сем. Caryophyllaceae на пятом месте, объясняется высоким полиморфизмом таких родов, как *Silene*, *Dianthus*, подчеркивающих высокогорный характер ценофлоры. Наличие в спектре ведущих семейств Lamiaceae и Rubiaceae свидетельствует об историческом влиянии флор Древнего Средиземноморья на формирование изучаемой ценофлоры. Многочисленность видов сем. Scrophullariaceae подтверждает высокогорный характер исследуемой ценофлоры (Portenier, 2012). Монотипными являются 32 семейства. Олиготипными – 41 семейство, которые охватывают 13.6% видов от всей ценофлоры сосновых лесов. Согласно Р.А. Муртазалиеву (Murtazaliev, 2009), в целом ценофлора сосновых лесов Дагестана отражает флору региона, но в ней увеличена роль се-

Таблица 1. Ведущие семейства ценофлоры сосновых лесов Дагестана
Table 1. Leading families in coenoflora of Dagestan pine forests

Ранг Position in the flora	Семейства Families	Количество видов Number of species	Доля от общего числа видов, % Share of the total number of species, %	Количество родов Number of genera
1	Asteraceae	83	14.1	34
2	Poaceae	62	10.5	29
3	Fabaceae	43	7.3	13
4	Rosaceae	36	6.1	19
5	Caryophyllaceae	26	4.4	9
6	Lamiaceae	25	4.2	16
7	Apiaceae	23	3.9	16
8	Scrophullariaceae	19	3.2	8
9	Rubiaceae	18	3.1	4
10	Campanulaceae	15	2.5	2
	Ranunculaceae	15	2.5	9
Итого/Total		**365**	**61.8**	**159**

мейств Fabaceae и Rosaceae, по сравнению с флорой республики.

Биоморфологический анализ по К. Раункиеру показал абсолютное преобладание в ценофлоре сосновых лесов Дагестана гемикриптофитов (Hk): на их долю приходится больше половины видов – 391 вид (66.3%) из 590. Из гемикриптофитов 361 вид представлен многолетниками; двулетников — 20 видов: *Astrodaucus orientalis* (L.) Drude, *Carum carvi* L., *Conium maculatum* L., *Falcaria vulgaris* Bernh. и другие. Однолетних растений с развитой стержнекорневой системой – 8 видов: *Lactuca serriola* L., *Senecio noeanus* Ledeb., *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult., *Dianthus armeria* L., *Medicago lupulina* L.; летнезеленых полукустарничков 2 вида: *Ononis pusilla* L., *Linum tauricum* Willd. 66 видов (11.2%) являются терофитами (T): группа объединяет виды, различающиеся по продолжительности жизни от эфемеров (*Aira notarisiana* Steud., *Draba nemorosa* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski) до длительно живущих однодвулетников. Большая часть терофитов представлена видами средиземноморского происхождения, в их числе представители семейств Brassicaceae, Chenopodiacaeae, Rubiaceae. В группу терофитов много сорных видов: (*Artemisia annua* L., *Erigeron canadensis* L., *Matricaria recutita* L., *Chenopodium album* L. и другие) произрастающих в местообитаниях с выраженным антропогенным прессом.

Фанерофитов (Ph) в исследуемой ценофлоре – 62 вида (10.5%), относящихся к 24 семействам. Мегафанерофитами (Phmg) представлено 12 видов деревьев (2.3%): *Pinus kochiana*, *Taxus baccata* L., *Fagus orientalis* Lipsky, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Quercus macranthera* Fisch. et Mey., *Q. petraea*, *Acer platanoides* L. и другие; мезофанерофитами (Phms) – 4 вида (0.7%): *Quercus pubescens*, *Betula litwinowii*, *B. raddeana*, *Armeniaca vulgaris* Lam.; микрофанерофитами (Phm) – 15 видов кустарников (2.5%): *Cotinus coggygria* Scop., *Swida australis* (C.A. Mey.), виды *Lonicera* spp., *Rhamnus* spp. *Viburnum* spp.; нанофанерофитами – 24 вида (4.1%): *Potentilla fruticosa* L., *Cerasus incana* (Pall.) Spach, *Empetrum caucasicum* (V. Vassil.) Juss. и другие виды родов *Daphne*, *Ribes*, *Cotoneaster*, *Rosa*.

Хамефиты (Ch) представлены 37 (6.3%) видами. К ним относятся кустарники, кустарнички, полукустарнички и растения-подушки. Кустарники представлены двумя видами: *Ephedra procera* Fisch. Et C.A. Mey. и *Arctostaphylos caucasica* Lipsch.; кустарнички (3 вида): *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Astragalus fissuralis* Alexeenko. Растения-подушки (3 вида): *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., *Gypsophila tenuifolia* Bieb., *G. capitate* Bieb.

На долю криптофитов (K) приходится 34 вида (5.8%), представлены корневищными, клубневыми, луковичными растениями. Среди них преобладают корневищные виды (16), в их числе длиннокорневищные: *Polygonatum glaberrimum* C. Koch, *P. orientale* Desf., *P. verticillatum* (L.) All., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn., *P. tauricum* V. Krecz. ex Grossh., *Paris quadrifolia* L.; короткокорневищный *Iris furcata* Bieb.

Анализ по экологическим группам растений. Важнейшими экологическими факторами были приняты почвенное увлажнение и почвенное богатство (плодородие). По отношению растений к почвенному увлажнению выделено 4 группы: мезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты, ксеромезофиты. В составе ценофлоры сосновых лесов Дагестана ведущей экологической группой являются мезофиты – 367 видов (70%) – растения умеренно

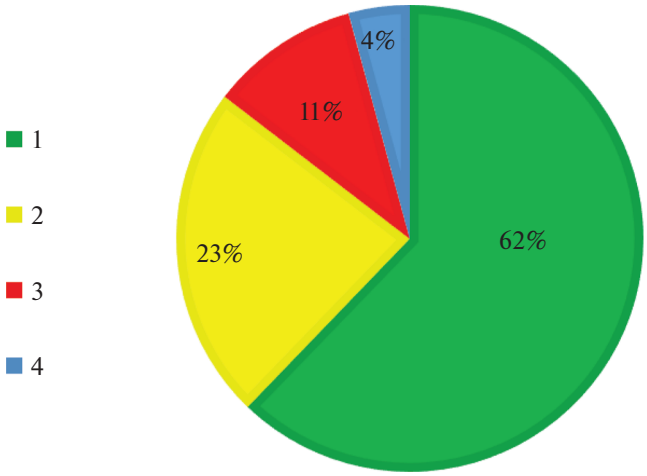

Рис. 1. Распределение видов ценофлоры сосновых лесов Дагестана по отношению к увлажнению почвы.

1 – мезофиты, 2 – мезоксерофиты, 3 – ксерофиты, 4 – ксеромезофиты.

Fig. 1. Distribution of species of cenoflora of Dagestan pine forests in relation to soil moisture

1 – mesophytes, 2 – mesoxerophytes, 3 – xerophytes, 4 – xeromesophytes.

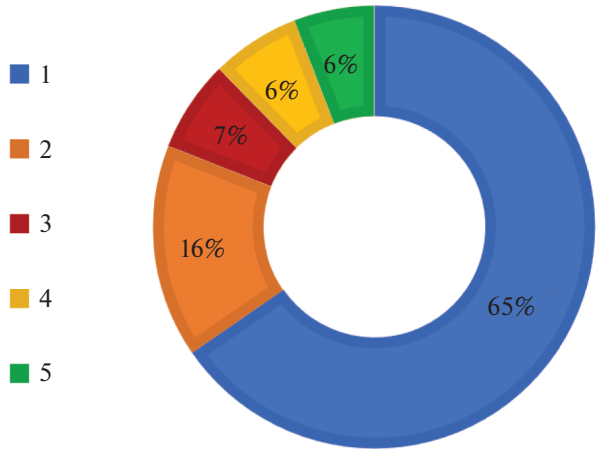

Рис. 2. Распределение видов ценофлоры сосновых лесов Дагестана по отношению к почвенному богатству.

1 – мезотрофы, 2 – мезоэвтрофы, 3 – олиготрофы, 4 – мезоолиготрофы, 5 – эвтрофы.

Fig. 2. Distribution of species of coenoflora of Dagestan pine forests in relation to soil richness.

1 – mesotrophic, 2 – mesoeutrophic, 3 – oligotrophic, 4 – mezooligotrophic, 5 – eutrophic.

увлажненных местообитаний. Значительное участие в ценофлоре сосновых лесов принимают мезоксерофиты – 137 видов (23.2%), что обусловлено распространением некоторых сообществ сосняков в поясе нагорных степей (рис. 1). Меньшим количеством представлены ксерофиты – 61 вид (10.3%), произрастающие на выходах материнских пород, на осыпных склонах, на скально-щебнистых, каменистых и песчаных субстратах, а также на остепненных участках; ксеромезофитов – 25 видов (4.2%). В ценофлоре не отмечено гигрофитов, поскольку сообщества сосны Коха не встречаются в переувлажненных местообитаниях.

Проведенный анализ ценофлоры сосновых лесов по отношению к почвенному богатству выявил преобладание мезотрофов – 381 вид (64.7%). На втором месте – мезоэвтрофы – 91 вид (15.4%): *Adiantum capillus-veneris* L., *Aruncus vulgaris* Raf., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) Beauv., *Daphne mezereum* Lam., *Filipendula vulgaris* Moench, виды родов *Geranium*, *Gymnocarpium*, *Rumex*, *Veronica*, *Viola* и др. (рис. 2). В равном соотношении представлены мезоолиготрофы – 38 видов (6.4%) и олиготрофы – 39 видов (6.6%). К ним относятся типичные луговые виды (*Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love, *Coronilla varia* L., *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej., *Myosotis ramosissima* Rochel ex Schult., *Phleum alpinum* L.), степные виды (*Bothriochloa caucasica* (Trin.) C.E. Hubb., *Anisantha tectorum* (L.) *Nevski*, *Festuca ovina* L., *Lappula heteracantha* (Ledeb.) Guerke), виды нагорно-ксерофитных участков и скально-щебнистых местообитаний (*Teucrium polium* L., *Juniperus oblonga* Bieb., *Saxifraga cartilaginea* Willd. ex Sternb.), а также виды песчаных почв (*Aira notarisiana*, *Alyssum calycinum* L., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench). К эвтрофам отнесены 34 вида (5.8%): *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Beauv., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Rhododendron luteum* Pall., *Rubus idaeus* L., *Salvia glutinosa* L. и другие.

Анализ по флороценотипам. Для ценофлоры сосновых лесов Дагестана нами выделены 8 флороценотипов: лесной бореальный, лесной неморальный, лугово-опушечный, скально-щебнистый, степной, “фриганоидный” (нагорно-ксерофитный), псаммофильный, сегетально-рудеральный (сорный) (рис. 3).

По количеству видов доминирует лугово-опушечный флороценотип (36.6%; 216 видов), который включает виды из 85 семейств. Преобладание в ценофлоре сосняков лугово-опушечных видов отражает производный характер большинства сосновых лесов Дагестана. Значительные площади под сосняками заняты каменистыми и щебнистыми осыпями, а также выходами материнских пород, где почвенный покров маломощный. Подтверждением этому является положение на втором месте группы видов скально-щебнистого флороценотипа – 93 вида (15.7%). Лесная неморальная группа представлена 85 видами (14.4%), лесная бореальная группа – 47 видами (8%). К степному флороценотипу относится 56 видов (9.5%) из 17 семейств. Типично степных видов – 26 (*Artemisia taurica* Willd., *Cachrys microcarpa* Bieb., *Centaurea cheiranthifolia* subsp. *wildelnowii* (Czer.)

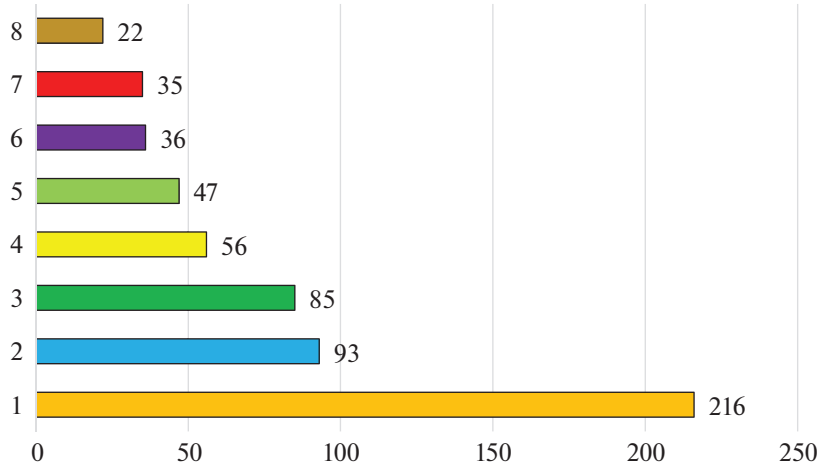

Рис. 3. Соотношение видов в ценофлоре сосновых лесов Дагестана по флороценотипам.
По оси OX – количество видов; по оси OY – флороценотипы: 1 – лугово-опушечный, 2 – скально-щебнистый, 3 – лесной (неморальный), 4 – степной, 5 – лесной (бореальный), 6 – "фриганоидный" (нагорно-ксерофитный), 7 – сегетально-рудеральный, 8 – псаммофильный.

Fig. 3. The number of species in the florocenotypes of the coenoflora of Dagestan pine forests.
X-axis: number of species; Y-axis: florocoenotypes: 1 – meadow-edge, 2 – rocky-rubbly, 3 – forest (nemoral), 4 – steppe, 5 – forest (boreal), 6 – "friganoid" (mountain-xerophilic), 7 – segetal-ruderal, 8 – psammophilic.

Mikheev, *Salvia tesquicola* Klok. Et Pobed. и др.). Виды степного и лугового флороценотипов в некоторых сообществах сосняков Внутригорного Дагестана могут замещать друг друга.

"Фриганоидный" (нагорно-ксерофитный) флороценотип включает 36 видов (6.1%) и представляет особый тип растительности, приуроченный к сухим, большей частью щебнистым склонам, с примитивными скелетными почвами (Abdurakhmanova, 2016). Основу этого флороценотипа составляют ксероморфные многолетники – кальцепетрофилы: *Androsace villosa* L., *Campanula petrophila* Rupr., *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Matthiola daghestanica* (Conti) Busch, *Scabiosa gumbetica* L., а также приземистые кустарнички и полукустарники с мощной корневой системой, часто подушкообразные (*Artemisia salsoloides* Willd., *Onobrychis cornuta*, *Satureja subdentata* Boiss., *Thymus collinus* Bieb., *T. daghestanicus* Klok. et Shost.). В большинстве своем виды, относящиеся к этому флороценотипу, являются эндемиками Дагестана, в том числе узколокальными, или эндемиками Кавказа. Незначительно участие видов, относящихся к сегетально-рудеральному флороценотипу, 35 видов (5.9%), что свидетельствует о незначительной антропогенной нагрузке в настоящее время. Проникновение этих видов может быть связано с отгонным животноводством и выпасом крупного и мелкого рогатого скота в субальпийском поясе.

Псаммофильный флороценотип представлен 22 видами (3.7%) из 9 семейств, включая травянистые виды разной продолжительности жизни (*Aira notarisiana*, *Arenaria serpyllifolia* L., *Artemisia annua*, *Helichrysum arenarium*, *Linaria odora* (Bieb.) Fisch. и другие).

Географический анализ. Анализ географических элементов согласно системе, разработанной Н.Н. Портениером (Portenier, 2000a, 2000b) и дополненной А.Л. Ивановым (Ivanov, Guseva, 2014; Ivanov, 2019), показал гетерогенность ценофлоры сосновых лесов, в формировании ее принимают участие 26 географических элементов. Наибольшее количество видов в исследуемой ценофлоре относится к бореальной группе 257 видов (43.5%). В группу широкораспространенных видов вошло 182 вида (30.8%), видов древнесредиземноморского происхождения – 64 (108%), связующих – 86 видов (14.7%) и адвентивных – 1 вид (0.3%).

В бореальной группе геоэлементов большинство кавказские (121 вид) и дагестанские (28 видов) геоэлементы. Значительное количество субкавказских видов (69 видов) указывает на переходный характер ценофлоры сосновых лесов, а также подчеркивает связи кавказских видов с флорами средиземноморья и лесной европейской флорой. Большое значение в составе флоры сосновых лесов Дагестана имеют палеарктический (128 видов), голарктический (43 вида) и средиземноморские геоэлементы (46 видов). Заметное участие в бореальной группе видов кавказского и дагестанского геоэлементов свидетельствует о высокой степени автохтонности в развитии и становлении ценофлоры сосновых лесов Дагестана.

Реликты, эндемики и виды, занесенные в Красные книги. В литературных источниках данных о реликтах и о древних флорах Северного Кавказа в целом мало, имеются лишь единичные публикации (Grossheim, 1940). В ценофлоре сосновых лесов насчитываются 83 реликтовых вида, относящиеся к 45 семействам; на долю реликтов приходится 14% от общего числа видов. Реликты третичного периода (Rt) представлены 56 мезофитами, большей частью древесными породами: *P. kochiana; Acer platanoides; A. trautvetteri* Medw.*; Fagus orientalis; Betula raddeana; B. litwinowii; Pyrus caucasica* Fed.; *Quercus macranthera; Rhododendron caucasicum; Taxus baccata* и другие. Гляциальных (ледниковых) реликтов (Rg), представляющих собой остатки флор ледниковых эпох – 21 вид: *Androsace villosa, Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Gentiana septemfida* Pall.*, Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Hieracium umbellatum* Lumn., *Polygonatum verticillatum* и другие. Представленность в ценофлоре сосновых лесов этих видов предполагает произрастание сосновых лесов на участках, некогда занятых нагорными степями. К ксеротермическим реликтам (Rx), являющимся остатками флор засушливой межледниковой эпохи, отнесены 6 видов; *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC., *Linum tauricum, Onobrychis cornuta, Ononis pusilla, Stipa caucasica* Schalh., *Thymus daghestanicus* Willd. ex Ronn. Виды группы ксеротермических реликтов преимущественно являются кальцепетрофитами и часто занимают узколокальную изолированную территорию.

Большое количество эндемиков в горных странах связано с разнообразием условий обитания и наличием подходящих убежищ при поступлении новых видов (Tolmachev, 1974). Всего в ценофлоре сосновых лесов выявлено 79 эндемичных видов, 13.4% от всей ценофлоры сосновых лесов. Крымско-кавказским эндемиком является 1 вид; *Linum tauricum*, 4 вида – эндемики центрального и восточного Кавказа (*Anthemis marschalliana* Willd., *Bromopsis aristata* (C. Koch) Holub, *Melica minor* Hack., *Stipa caucasica* Schalh.), 7 видов – эндемики Большого Кавказа (*Heracleum asperum* (Hoffm.) Bieb., *Astragalus captiosus* Boriss., *Gentiana angulosa* Bieb., *Salvia canescens* C.A. Mey., *Thymus daghestanicus, Elytrigia gracillima* (Nevski) Nevski*, Pedicularis sibthorpii* Boiss.), 7 – эндемики Дагестана (*Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh., *Seseli alexeenkoi* Lipsky, *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Astragalus fissuralis, Satureja subdentata, Delphinium crispulum* Rupr., *Delphinium fedorovii* Dimitrova); 11 видов – эндемики Восточного Кавказа (*Artemisia daghestanica* Krasch. et Por, *Jurinea ruprechtii* Boiss., *Kemulariella rosea* (Stev.) Tamamsch*, Psephellus daghestanicus* Sosn., *Scorzonera filifolia* Boiss., *Gentiana grossheimii* Bieb. и др.); остальные 49 видов являются эндемиками Кавказа. Бóльшая часть эндемиков являются кальцефитами и петрофитами, произрастающими на скально-щебнистых местообитаниях и выходах коренных пород. Преобладающее большинство эндемиков приурочены к соснякам, встречаются во Внутригорной известняковой части Дагестана, что подтверждает мнение Н.И. Кузнецова (Kuznetsov, 1910) о Внутригорном Дагестане как центре расселения нагорно-ксерофильной флоры Кавказа и об оригинальности флоры Дагестана.

Из 590 видов, встречающихся в сосновых лесах Дагестана, имеют статус редких и охраняемых 22 вида (*Adiantum capillus-veneris*, *Woodsia fragilis* (Trev.) T. Moore, *Taxus baccata*, *Allium gunibicum*, *Lilium monadelphum* Bieb., *Fritillaria caucasica* Adams, *Anacamptis coriophora* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, *Neotinea ustulata* (L.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, *Tanacetum akinfiewii* (Alex.) Tzvel., *Artemisia salsoloides* Willd., *Psephellus boissieri* (Sosn.) Sosn., *Betula raddeana*, *Dentaria bipinnata* C.A. Mey., *Dianthus schemachensis* Schischk., *Silene chloropetala* Rupr., *Helianthemum daghestanicum* Rupr., *Convolvulus ruprechtii*, *Arctostaphylos caucasica*, *Astragalus fissuralis*, *Ononis pusilla*, *Gentiana grossheimii*, *Gentiana lagodechiana* (Kusn.) Grossh.), что составляет 3.7% от всей ценофлоры сосновых лесов (Krasnaya..., 2020).

Еще 6 видов (*Dactylorhiza flavescens* (C. Koch) Holub, *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Gymnadenia conopsea*, *Listera cordata* (L.) Sw., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *P. chlorantha* (Custer) Reichenb.), встречающиеся в сообществах зеленомошных сосняков Сланцевого и Высокогорного Дагестана, занесены в “Конвенцию о международной торговле видами дикой флоры и фауны, находящейся под угрозой исчезновения”. В сосняках встречаются также 2 вида лишайников, занесенных в Красную книгу России: *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ ценофлоры сосновых лесов Дагестана позволил получить сведения о ее систематических, географических и экологических элементах, истории формирования, происхождении ряда видов, наличии эндемиков и реликтов; уточнить данные о распространении редких и охраняемых видов.

Ранжирование ведущих в изучаемой флоре семейств по числу видов обнаруживает бореальный характер ценофлоры сосновых лесов Дагестана с заметным участием неморальных и средиземноморских элементов.

Ценофлора сосновых лесов не является конкретной и включает виды разных высотных поясов: лесного, лугового, нагорно-степного. Преобладание в ценофлоре лугово-опушечных видов

отражает производный характер большинства сосновых лесов Дагестана.

Ценофлора сосновых лесов Дагестана является переходной от палеарктических флор Голарктики к Древнему Средиземноморью. Преобладание в ценофлоре бореальной группы видов Кавказского геоэлемента (121 вид) и участие 28 видов Дагестанского геоэлемента, свидетельствует о высокой степени автохтонности в развитии и становлении ценофлоры сосновых лесов Дагестана.

В целом сосновые леса Дагестана характеризуются высоким видовым разнообразием, представляют интерес как малорушенные сообщества, имеющие огромное значение для охраны эндемичных, реликтовых и редких видов. Различные условия режима увлажнения, крутизна и экспозиция склонов, высота над уровнем моря местообитаний сообществ сосновых лесов являются причиной высокого таксономического, биоморфологического, экологического и географического разнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках плановой темы лаборатории Интродукции и генетических ресурсов древесных растений Горного ботанического сада Дагестанского ФИЦ РАН № АААА-А19-119020890099-4 “Геоклиматические особенности распространения и описание сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов Северного Кавказа”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abdurakhmanova] Абдурахманова З.И. 2016. Эколого-фитоценотическая характеристика фриганоидных сосняков хребта Чакулабек (Внутригорный Дагестан). – Бот. вестник Северного Кавказа. 3: 5–12.

[Abdurakhmanova et al.] Абдурахманова З.И., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 2015. Лесорастительные условия сосняков Дагестана. – Известия СПб лесотехнической академии. 210: 6–24.

[Abdurakhmanova et al.] Абдурахманова З.И., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 2018. Сосновые леса (Pineta kochianae) в республики Дагестан. – Растительность России. 34: 3–46.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1940. Реликты Восточного Закавказья. Баку. 42 с.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. М. 747 с.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1952. Растительные богатства Кавказа. М. 631 с.

[Ivanov] Иванов А.Л. 2019. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь. 341 с.

[Ivanov, Guseva] Иванов А.Л., Гусева И.Н. 2014. Географический анализ лесной флоры центрального Предкавказья. – Юг России: экологии, развитие. 9 (1): 133–140.

[Kharadze] Харадзе А.Л. 1974. О некоторых флоргенетических группах эндемов Большого Кавказа. – Проблемы ботаники: Растительный мир высокогорий и его освоение. Л. 12: 70–76.

[Khizrieva] Хизриева А.И. 2017. Флора бассейна реки Казикумухское Койсу: Горный Дагестан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта. 22 с.

[Konspekt...] Конспект флоры Кавказа. В 3 томах. СПб.; М. 2003. Т. 1. 204 с.; 2006. Т. 2. 467 с.; 2008. Т. 3 (1). 469 с.; 2012. Т. 3 (2). 624 с.

[Krasnaya...] Красная книга Республики Дагестан. 2020. Махачкала. 800 с.

[Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.

[Mirkin et al.] Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2000. Современная наука о растительности. М. 264 с.

[Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект флоры Дагестана. Махачкала. Т. 1. 320 с.; Т. 2. 248 с.; Т. 3. 304 с.; Т. 4. 232 с.

[Omarova] Омарова С.О. 2013. Флора локальных плато-образных поднятий Внутригорного Дагестана. Махачкала. 130 с.

[Portenier] Портениер Н.Н. 2000a. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа. – Бот. журн. 85 (6): 76–84.

[Portenier] Портениер Н.Н. 2000b. Система географических элементов флоры Кавказа. – Бот. журн. 85 (9): 26–33.

[Portenier] Портениер Н.Н. 2012. Флора и ботаническая география Северного Кавказа. М. 294 с.

Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statisticae plant geography. Oxford. 632 p.

[Tolmachev] Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Л. 244 с.

ANALYSIS OF COENOFLORA OF PINE FORESTS (*PINUS KOCHIANA*, PINACEAE) OF DAGESTAN

Z. I. Abdurakhmanova

Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Center RAS
M. Gadzhiyeva Str., 45, Makhachkala, 367000, Russia
e-mail: zagidat.abdurahmanova88@mail.ru

The article presents taxonomic, ecological-coenotic, geographical characteristics of the composition of the coenoflora of pine forests of Dagestan, comprising 590 species of vascular plants. The analysis is based on the

materials from field studies 2012 to 2019 within the framework of the study of the Dagestan pine forests. Taxonomic, biomorphological, florocoenotic and geographical analysis have shown the boreal and Mediterranean nature of the coenoflora of the Dagestan pine forests. Predominating in relation to the soil richness are mesotrophes and eutrophes, in relation to moisture there are mesophytes and mesoxerophytes. The coenoflora of pine forests is not specific, since it includes species of different altitudinal belts: forest, meadow, mountain-steppe.

In the coenoflora of the pine forests, 22 species listed in the Red Data Books of the Russian Federation and the Republic of Dagestan were identified; 82 relict species and 76 endemics were recorded.

Keywords: Dagestan, coenoflora, flora analysis, pine forests, *Pinus kochiana*, taxonomy, geographical elements, ecological analysis, life form, relict, endemic

AKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the planned research of the Laboratory of Introduction and Genetic Resources of Woody Plants of the Mountain Botanical Garden of Dagestan FRC RAS No. AAAA19-119020890099-4 “Geo-climatic features of distribution and description of plant communities with populations of rare and resource woody species of the North Caucasus”.

REFERENCES

Abdurakhmanova Z.I. 2016. Ecologo-phytocenotical characteristic Pinetum phryganodes ridge Chakulabek (Inland Mountain Dagestan). – Botanical Herald of the North Caucasus. 3: 5–12 (In Russ.).

Abdurakhmanova Z.I., Neshataev V.Yu., Neshataeva V.Yu. 2015. Site types of pine forests of Dagestan. – Izvestiya Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii. 210: 6–24 (In Russ.).

Abdurakhmanova Z.I., Neshataev V.Yu., Neshatayeva V.Yu. 2018. Pine forests (Pineta kochianae) in the Republic of Daghestan. – Vegetation of Russia. 34: 3–46 (In Russ.).

Grossheim A.A. 1940. Relikty Vostochnogo Zakavkaz’ya [Relics of the Eastern Transcaucasia]. Baku. 42 p. (In Russ.).

Grossheim A.A. 1949. Opredelitel’ rasteniy Kavkaza [The determinant of plants of the Caucasus]. Moscow. 747 p. (In Russ.).

Grossheim A.A. 1952. Rastitel’nye bogatstva Kavkaza. Moscow. 631 p. (In Russ.).

Ivanov A.L. 2019. Conspectus florae Caucasi Rossicae (plantae vasculares). Stavropol. 341 p. (In Russ.).

Ivanov A.L., Guseva I.N. 2014. Geographical analysis of forest flora of the Central Ciscaucasia. – The South of Russia: ecology, development. 9 (1): 133–140 (In Russ.).

Kharadze A.L. 1974. O nekotorykh florogeneticheskikh gruppakh endemov Bol’shogo Kavkaza [About some phlorogenetic groups of the endemes of the Greater Caucasus]. – Problems of botany: The flora of the highlands and its development. Leningrad. 12: 70–76 (In Russ.).

Khizrieva A.I. 2017. Flora basseyna reki Kazikumukhskoe Koysu: Gornyy Dagestan Flora of the Kazikumukhskoye Koisu River basin: Mountainous Dagestan. Autoref. ... diss. cand. biol. nauk. Yalta. 22 p. (In Russ.).

Konspekt flory Kavkaza [Synopsis of the flora of the Caucasus]. In 3 vol. St. Petersburg; Moscow. 2003. Vol. 1. 204 p.; 2006. Vol. 2. 467 p.; 2008. Vol. 3 (1). 469 p.; 2012. Vol. 3 (2). 624 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Respubliki Dagestan [Red Book of the Republic of Dagestan]. 2020. Makhachkala. 800 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya I griby) [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).

Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I. 2000. Sovremennaya nauka o rastitel’nosti [Modern science of vegetation]. Moscow. 264 p. (In Russ.).

Murtazaliev R.A. 2009. Konspekt flory Dagestana. T. 1–4 [Conspectus of the flora of Dagestan. Vol. 1–4]. Makhachkala. Vol. 1. 320 p.; Vol. 2. 248 p.; Vol. 3. 304 p.; Vol. 4. 232 p. (In Russ.).

Omarova S.O. 2013. Flora lokal’nykh platoobraznykh podnyatiy Vnutrigornogo Dagestana [Flora of local plateform uplifts of Intra-Mountain Dagestan]. Makhachkala. 130 p. (In Russ.).

Portenier N.N. 2000a. Methodical aspects of the elaboration of geographical elements in Caucasian flora. – Bot. Zhurn. 85 (6): 76–84 (In Russ.).

Portenier N.N. 2000b. The system of geographical elements of the Caucasian flora. – Bot. Zhurn. 85 (9): 26–33 (In Russ.).

Portenier N.N. 2012. Flora and phytogeography of the North Caucasus. Moscow. 294 p. (In Russ.).

Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statisticae plant geography. Oxford. 632 p.

Tolmachev A.I. 1974. Introduction to Plant Geography. Leningrad. 244 p. (In Russ.).

EDN: VSGXAZ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 544–560

СООБЩЕНИЯ

АНАЛИЗ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ И СТРУКТУРА ИХ СВЯЗЕЙ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ *PANZERINA LANATA* (LAMIACEAE)

© 2022 г. А. Ю. Асташенков[1,2,], В. Н. Годин[3,****], В. А. Черемушкина[1,*], Е. Б. Таловская[1,2,***]**

[1] *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН*
ул. Золотодолинская 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

[2] *Новосибирский национальный исследовательский государственный университет*
ул. Пирогова 2, г. Новосибирск, 630090, Россия

[3] *Московский педагогический государственный университет*
Малая Пироговская ул., 1, стр. 1, Москва, 119991, Россия

**e-mail: cher.51@mail.ru*

***e-mail: astal@bk.ru*

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

*****e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Поступила в редакцию 01.06.2021 г.
После доработки 26.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

Изучена взаимосвязь 10 функциональных признаков у *Panzerina lanata* в ценопопуляциях, расположенных в различных местообитаниях Сибири (Тувы и Горного Алтая). Установлено, что исследованные признаки более вариабельны, но слабо скоррелированы в ненарушенных песчаных и каменистых степях, чем в нарушенной песчаной степи. Выявлено, что в ненарушенных вариантах песчаных и каменистых степей *P. lanata* развивает мощные особи с большей разветвленностью побеговой системы и высокой семенной продуктивностью. В нарушенной степи в процессе зарастания залежи *P. lanata* формирует небольшие, слабоветвящиеся особи с низкой семенной продуктивностью. Анализ общей и согласованной изменчивости признаков показал, что лучший индикаторный функциональный признак – потенциальная семенная продуктивность, значение которого определяет способность к самоподдержанию ценопопуляций в различных местообитаниях. Высокая его детерминированность и скоординированность с другими признаками, на примере *P. lanata*, дает возможность использовать его для анализа устойчивости популяций многолетних стержнекорневых растений. Онтогенетическая структура ценопопуляций в ненарушенных местообитаниях отражает результат сбалансированного оборота поколений, выровненные темпы развития особей и периодичную инспермацию, что ведет к волновым процессам и формированию многовершинного спектра. В нарушенном степном фитоценозе отмечается асинхронный темп развития особей и несбалансированный оборот поколений, низкая и нерегулярная инспермация, что обуславливает формирование одновершинного левостороннего спектра.

Ключевые слова: функциональные признаки, изменчивость, система корреляций, ценопопуляции, онтогенетическая структура, *Panzerina lanata*

DOI: 10.31857/S0006813622060047

Популяции растений исследуются в различных аспектах: фитоценологами – как структурные и функциональные единицы ценоза (Smirnova, 1987; Smirnova et al., 1993; Zaugol'nova, 1994; Vostochnoevropejskie..., 2004; Onipchenko, 2014), эволюционистами и типологами – как структурные единицы эволюционного процесса (Stebbins, 1974; Grant, 1984; Kurchenko, 1985, 2010). В настоящее время в фитоценологии оценку устойчивости популяций растений дают с помощью функциональных признаков (Römermann et al., 2016; Wood et al., 2017). Функциональные признаки – это морфологические, (эколого-) физиологические, а также репродуктивные признаки растений, которые влияют на рост, воспроизводство и выживание особи и, таким образом, не только

косвенно, но и напрямую влияют на приспособленность растений (Cornelissen et al., 2003; Karbstein et al., 2020). Полученные из прямых измерений или баз данных они используются для изучения реакции популяций, видов, сообществ и экосистем на окружающую среду (Bernhardt-Römermann et al., 2011).

Анализ функциональных признаков привел к настоящему прорыву в области функциональной экологии. По этой теме накоплен большой фактических материал и созданы глобальные базы данных (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Klimešová et al., 2019; Wigley et al., 2020). Полученные сведения являются важными показателями пластичности видов и размера экологической ниши, что дает ценную информацию о процессах, структурирующих растительные сообщества (Gross et al., 2013; Dudova et al., 2019; Karbstein et al., 2020; Onipchenko et al., 2020) и популяции отдельных таксонов (Zlobin et al., 2013; Bjorkman et al., 2018; Wigley et. al., 2020; Adler et. al 2014). Также анализ корреляций между функциональными признаками различных видов и климатическими условиями дает возможность более глубокого понимания общих функциональных взаимосвязей и эволюционных процессов у видов разных жизненных форм (деревьев, полудревесных, трав) в разнообразных биомах и климатических регионах (Reich et al., 1997; Rostova, 1999; 2000; Ferraro et al., 2021; Xi et al., 2021). Тем не менее, многие аспекты в функциональной экологии все еще остаются мало изученными. Среди них исследование внутри- и межпопуляционных взаимосвязей функциональных признаков и их роль в устойчивом развитии популяций растений (González de Andrés et al., 2021). Популяционно-онтогенетический подход, включающий в себя изучение биологии вида, оказывается более информативным в демографических исследованиях и исследованиях сукцессий, что имеет большое значение для интерпретации моделей сосуществования видов в сообществе (Niinemets, 2004; Flores, 2014).

В популяционной экологии растений представляется возможным использовать функциональные признаки как показатели, связанные с биологическими особенностями вида конкретной жизненной формы. В зависимости от биоморфы анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости функциональных признаков на эколого-ценотическом градиенте позволит определить уровень их варьирования и скоординированность, а их совместное использование с популяционными параметрами будет отражать успешность самоподдержания и жизнеспособность популяций. Такие исследования могут использоваться для мониторинга популяций как на отдельных естественных полигонах, так и на экспериментальных участках.

В качестве объекта исследования нами выбран травянистый моноцентрический многолетник – *Panzerina lanata* (L.) Soják (Панцерина шерстистая) (Lamiaceae). Северная граница *P. lanata* проходит в широтном направлении с востока на запад от степей Бурятии до степей Горного Алтая. Вид встречается от среднегорий до высокогорий на каменистых и песчаных субстратах как в ненарушенных, так и сильно нарушенных сообществах (Kupriyanova, 1954; Kuminova, 1960, 1976; Ershova, Namzalov, 1985). Если вопрос диверсификации и генетического полиморфизма этого вида в основном решен (Wang et al., 2016; Zhao et al., 2018), то остаются не выясненными механизмы устойчивого развития его популяций, дающие возможность *P. lanata* успешно существовать в степном поясе гор юга Сибири. Решение этой задачи, с одной стороны, позволит раскрыть особенности адаптации *P. lanata* в разных экологических и ценотических условиях, а с другой – оценить потенциал его природных популяций. Цель исследования – анализ функциональных признаков и их структурной связи в ценопопуляциях *P. lanata*, расположенных в различных экологических и ценотических условиях гор юга Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Panzerina lanata – травянистый многолетник, гемикриптофит, развивающийся по симподиальной полурозеточной модели побегообразования (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014). В северо-западной части ареала, охватывающего Горный Алтай и Туву, *P. lanata* входит в состав каменистых и песчаных степей, реже встречается в луговых степях, на засоленных и остепненных лугах и залежах (Kupriyanova, 1954; Kuminova, 1960, 1976; Ershova, Namzalov, 1985). В данном исследовании использован ранее опубликованный материал авторов, в котором отражены основные биологические особенности вида (Astashenkov, Cheryomushkina, 2006; Cheryomushkina, Astashenkov, 2014).

Ценопопуляции *P. lanata* изучены на территории Тувы (ценопопуляции 1, 2, 3, 4) и Горного Алтая (ценопопуляции 5, 6, 7, 8, 9). Климат районов исследования характеризуется как резко континентальный, однако отличается некоторыми особенностями. В Туве абсолютный минимум температур приходится на январь: –45...–50°C, максимум – на июль: +50°C. Среднегодовые температуры воздуха зависят от абсолютной высоты местности и географического положения. Южные районы Тувы, где были сосредоточены основные наши исследования, оказываются самыми теплыми, в отличие от горных систем северо-западной части. По существующему природному

районированию большая часть территории Тувы относится к единой засушливой зоне с гидротермическим коэффициентом 1.0–0.4. Среднегодовое количество осадков колеблется от 144 до 330 мм; 80–98% осадков выпадает за теплые сезоны года; осадки носят ливневый характер. В районах исследования, которые сосредоточены в Юго-Восточном Алтае, средняя температура января колеблется от –28°C до – 32°C; летние температуры невысоки: средняя температура июля варьирует от 13°C до 18°C. В теплое время минимум осадков приходится на май, максимум на июль–август. Различие между малыми зимними и значительными летними осадками составляет 85–95%. Среднегодовое количество осадков колеблется от 100 до 250 мм (Namzalov, 2015; Makunina, 2016).

Описание сообществ с участием *P. lanata* проводили по общепринятым в геоботанике методам (Polevaya..., 1964). Нарушенность сообщества определяли по участию сорных видов (Ershova, 1992, 1995; Gorchakovskij, 1999). Латинские названия растений приведены в соответствии с The Plant List (2019). Краткая эколого-ценотическая характеристика мест обитания приведена в табл. 1.

Исходя из жизненной формы и особенностей биологии вида выбраны 10 функциональных (организменных) признаков: длина генеративного побега, число ветвей каудекса, число генеративных побегов, длина соцветия, число мутовок в соцветии, число цветков в соцветии, масса особи (в воздушно-сухом состоянии), масса соцветия (в воздушно-сухом состоянии), репродуктивное усилие особи, потенциальная семенная продуктивность особи.

Для статистического анализа регулярным/случайным образом по трансекте шириной 1 м в контуре изучаемого сообщества полностью выкапывали 25–30 особей, находящихся в зрелом генеративном состоянии. С каждой площадки 1 м^2 выкапывали 1–2 экземпляра, при высокой численности брали растения с каждой площадки, при низкой – через 1–2 метра. Собранные растения гербаризировали, в дальнейшем эти особи использовали для биометрических вычислений. Для анализа биометрических значений из всей побеговой системы исследовался один генеративный побег с наиболее развитыми структурными элементами. Длину побега измеряли от его базальной части до верхнего метамера соцветия. Для выявления потенциальной семенной продуктивности особи подсчитывали число цветков на всех генеративных побегах особи, затем полученное число умножали на 4 (у всех представителей сем. Lamiaceae в каждом из четырех частей гинецея находится по одному фертильному семязачатку). Показатели биомассы включали в себя надземные (фотосинтезирующую часть) и подземные (каудекс и главный корень) органы растений. Репродуктивное усилие определяли, как отношение биомассы соцветия к биомассе всей особи, включая надземную и подземную части, полученное значение переведено в проценты (Markov, Pleshchinskaya, 1987). Значение числа ветвей каудекса получены в результате прямого подсчета сохранившихся его многолетних глав. Календарный возраст особей определяли с помощью прямого подсчета годичных колец на анатомическом срезе корня.

С целью изучения онтогенетической структуры закладывали учетные площадки 1 м^2, число которых варьировало от 30 до 250 в зависимости от численности особей в конкретной ценопопуляции (чем меньше плотность особей в ценопопуляции, тем больше число площадок). Для анализа ценопопуляции выбраны следующие параметры: доля каждого онтогенетического состояния (от ювенильного до сенильного “j, im, v, g_1, g_2, g_3, ss, s”). Ординацию по организменным признакам проводили по средним значениям параметров 25 измеренных особей. Для ординации изученных ценопопуляций по организменным и популяционным параметрам использовали метод главных компонент в пакете программы Statistica 6.0. Поскольку исследованные параметры имеют разную размерность, перед определением главных компонент проводили нормировку организменных признаков путем центрирования их значений к средним арифметическим (Zhivotovskii, 1979). Для значений популяционных параметров встречаемости разных онтогенетических состояний использовали арксинус-преобразование. Для оценки влияния степени нарушенности сообществ использовали ранговый дисперсионный анализ для групп неравного объема по методу Краскелла и Уоллиса (Sokal, Rohlf, 2012).

Для каждой выборки вычислена матрица корреляций, характеризующая связи всех 10 функциональных признаков друг с другом. В дальнейшем использовали метод анализа корреляционных матриц и связей признаков, базирующийся на работах Н.С. Ростовой (Rostova, 2002). Полученные корреляционные матрицы сравнивали по силе связей и их структуре. Для оценки среднего уровня связей использовали коэффициент детерминации, усредненный по всей матрице или по отдельным признакам. В качестве показателя сходства корреляционных матриц по структуре применяли их ординацию с помощью метода главных компонент, который проводили по *z*-преобразованным матрицам для приближения распределения коэффициентов корреляции к нормальному (Rostova, 2002).

Таблица 1. Краткая характеристика местообитаний изученных ценопопуляций *Panzerina lanata*
Table 1. Brief ecological-phytocenotic characteristics of habitats of studied *Panzerina lanata* cenopopulations (CP)

№ ЦП CP no.	Район исследования Research area		Тип растительности/ особенность субстрат Vegetation type/substrate feature	Видовой состав сообщества/Species composition of community
1	Республика Тыва/Republic of Tyva	N 50°12'10.4" E 95°08'13.9" Надпойменная терраса р. Эрзин, окр. пос. Эрзин, Эрзинский р-н. *h* = 1100 м над ур. м. Above-floodplain terrace of the Erzin River, near Erzin village, Erzinsky district. *h* = 1100 m a.s.l.	Ненарушенная степь/песчаный субстрат Undisturbed steppe/sandy substrate	Сообщество/Community: разнотравно-караганово-панцериновое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 12%. Число видов/Number of species – 10, из них/of them: *Caragana pygmaea* (L.) DC – 1%, *C. bungei* Ledeb. – 1%, *Panzerina lanata* – 6%, *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. – 2%, *Stipa krylovii* Roshev. – 1%, *Serratula centauroides* L. – 0.5%, *Potentilla acaulis* L. – 0.2%, *Eremogone meyeri* (Fenzl) Ikonn. – 0.2%. Численность особей *Panzerina lanata* 21.3 ± 0.7 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 21.3 ± 0.7 ind./1 m^2
2		N 50°12'54.5" E 95°24'41.4" Долина р. Нарын, окр. пос. Нарын, Эрзинский р-н. *h* = 1216 м над ур. м. Naryn River valley, near Naryn village, Erzinsky district. *h* = 1216 m a.s.l.	Ненарушенная степь/песчаный субстрат Undisturbed steppe/sandy substrate	Сообщество/Community: бесстебельнолапчатково-змеевковое с *Caragana bungei*. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 25%. Число видов/Number of species – 12, из них/of them: *Caragana bungei* – 4%, *Cleistogenes squarrosa* (Trin. ex Ledeb.) Keng – 6%, *Artemisia tomentella* Trautv. – 4%, *Panzerina lanata* – 4%, *Potentilla acaulis* – 3%, *Dracocephalum foetidum* Bunge – 2%. Численность особей *Panzerina lanata* 8.5 ± 0.2 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 8.5 ± 0.2 ind./1 m^2
3		N 50°18'58.4" E 90°41'03.5" Перевал Коге-Дава, хребет Цаган-Шибэту, Улуг-Хемский р-н. *h* = 2246 м над ур. м. Kogeh-Dawa Pass, Tsagan-Shibetu Ridge, Ulug-Khemsky district. *h* = 2246 m a.s.l.	Ненарушенная высокогорная степь/подвижная каменистая осыпь с глинистой почвой Undisturbed high-altitude steppe/ mobile rocky scree with clayey soil	Сообщество/Community: разнотравно-злаково-луковое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 25%. Число видов/Number of species – 19, из них/of them: *Allium altaicum* Pall. – 5%, *Festuca kryloviana* Reverd. – 3%, *Stipa orientalis* Trin. – 2%, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. – 2%, *Panzerina lanata* – 5%, *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess. – 2%, *Gypsophila patrinii* Ser. – 1%. Численность особей *Panzerina lanata* 7.2 ± 0.4 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 7.2 ± 0.4 ind./1 m^2
4		N 51°15'41.0" E 91°29'59.1" Дорога Хондергей–Чадан, Овюрский р-н. *h* = 821 м над ур. м. Hondergey–Chadan road, Ovyursky district. *h* = 821 m a.s.l.	Нарушенная степь (зарастающая залежь)/песчаный субстрат Disturbed steppe (overgrown fallow)/sandy substrate	Сообщество/Community: разнотравно-полынно-панцериновое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 45%. Число видов/Number of species – 12, из них/of them: *Panzerina lanata* – 20%, *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit. – 7%, *A. glauca* Pall. ex Willd. – 5%, *A. frigida* Willd. – 2%, *Stipa krylovii* – 2%, *Sonchus oleraceus* L. – 3%, *Potentilla bifurca* L. – 3%, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr. – 1%. Численность особей *Panzerina lanata* 15.4 ± 0.7 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 15.4 ± 0.7 ind./1 m^2
5		N 49°43'64.2" E 88°24'74.3" Ущелье р. Тархата, склон хребта Сайлюгем, Кош-Агачский р-н. *h* = 2347 м над ур. м. Gorge of the Tarkhata River, slope of Sailugem Ridge, Kosh-Agachsky district. *h* = 2347 m a.s.l.	Ненарушенная высокогорная степь/каменистый субстрат Undisturbed high-altitude steppe/rocky substrate	Сообщество/Community: разнотравно-дерновиннозлаковое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 20%. Число видов / Number of species – 16, из них/of them: *Agropyron cristatum* – 4%, *Festuca kryloviana* – 3%, *Poa attenuata* Trin. – 3%, *Panzerina lanata* – 3%, *Artemisia frigida* – 2%, *Thalictrum foetidum* L. – 0.8%, *Pedicularis anthemifolia* Fisch. ex Colla – 0.1%, *Saussurea leucophylla* Schrenk – 0.1%. Численность особей *Panzerina lanata* 3 ± 0.1 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 3 ± 0.1 ind./1 m^2

Таблица 1. Окончание

№ ЦП CP no.	Район исследования Research area		Тип растительности/ особенность субстрат Vegetation type/substrate feature	Видовой состав сообщества/Species composition of community
6	Республика Алтай/Republic of Altai	N 49°35'44.1" E 88°44'30.1" Верхняя терраса р. Чаган-Бургазы, подножье хребта Сайлюгем, Кош-Агачский р-н. *h* = 2128 м над ур. м. Upper terrace of the Chagan-Burgazy river, foot of Sailugem Ridge, Kosh-Agachsky district. *h* = 2128 m a.s.l.	Ненарушенная высокогорная степь/песчаный субстрат Undisturbed high-altitude steppe/sandy substrate	Сообщество/Community: пырейно-тонконогово-овсяницевое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 30%. Число видов/Number of species – 15, из них/of them: *Festuca kryloviana* – 8%, *Koeleria altaica* (Domin) Krylov – 6%, *Elytrigia repens* L. – 5%, *Artemisia rutifolia* – 4%, *Panzerina lanata* – 3%, *Scrophularia altaica* Murray – 1%. Численность особей *Panzerina lanata* 2.5 ± 0.3 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 2.5 ± 0.3 ind./1 m^2
7		N 50°04'39.6" E 89°17'10.0" Ущелье р. Бугузун, склон хребта Чихачева, Кош-Агачский р-н. *h* = 2128 м над ур. м. Gorge of the Buguzun River, slope of Chikhachev Ridge, Kosh-Agachsky district. *h* = 2128 m a.s.l.	Ненарушенная высокогорная степь/каменистый субстрат Undisturbed high-altitude steppe/rocky substrate	Сообщество/Community: бесстебельнолапчатково-полынное с *Ziziphora clinopodioides* Lam. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 50%. Число видов/Number of species – 14, из них/of them: *Artemisia santolinifolia* – 20%, *Ziziphora clinopodioides* – 15%, *Potentilla acaulis* – 5%, *Panzerina lanata* – 3%, *Artemisia depauperata Krasch.* – 2%, *Carex duriuscula* C.A. Mey. – 1%, *Stellaria dichotoma* L. – 1%. Численность особей *Panzerina lanata* 3 ± 0.3 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 3 ± 0.3 ind./1 m^2
8		N 50°01'19.4" E 89°13'39.0" Ущелье р. Бугузун, склон хребта Чихачева, Кош-Агачский р-н. *h* = 2173 м над ур. м. Gorge of the Buguzun River, slope of Chikhachev Ridge, Kosh-Agachsky district. *h* = 2173 m a.s.l.	Ненарушенная высокогорная степь/каменистый субстрат Undisturbed high-altitude steppe/rocky substrate	Сообщество/Community: панцериново-житняковое с *Berberis sibirica* Pall. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 25%. Число видов/Number of species – 12, из них/of them: *Berberis sibirica* – 3%, *Agropyron cristatum* – 8%, *Panzerina lanata* – 6%, *Artemisia santolinifolia* – 2%, *Dracocephalum peregrinum* L. – 3%, *Stellaria dichotoma* L. – 2%. Численность особей *Panzerina lanata* 7.5 ± 0.2 экз./1 м^2/ Number of *Panzerina lanata* plants 7.5 ± 0.2 ind./1 m^2
9		N 50°29'04.8" E 86°37'31.9" Окр. пос. Иня, подгорная терраса р. Катунь, хребет Салджар, Онгудайский р-н. *h* = 789 м над ур. м. Vicinity of Inya village, foothill terrace of the Katun River, Saljar Ridge, Ongudai district. *h* = 789 m a.s.l.	Ненарушенная степь/каменистый субстрат Undisturbed steppe/rocky substrate	Сообщество/Community: закустаренное стоповидноосоково-житняковое. Общее проективное покрытие/Total projective cover – 20%. Число видов/ Number of species – 15, из них/of them: *Caragana pygmaea* – 2%, *C. pygmaea* subsp. *altaica* (Kom.) Bondareva – 2%, *Spiraea media* Franz Schmidt – 1%, *Agropyron kazachstanicum* (Tzvelev) Peschkova – 3%, *Carex pediformis* C.A. Mey. – 3%, *Artemisia santolinifolia* – 2%, *Thymus mongolicus* (Ronniger) Ronniger – 1%, *Panzerina lanata* – 3%, *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link – 0.5%, *Bupleurum bicaule* Helm – 0.5%. Численность особей *Panzerina lanata* 2.5 ± 0.1 экз./1 м^2/Number of *Panzerina lanata* plants 2.5 ± 0.1 ind./1 m^2

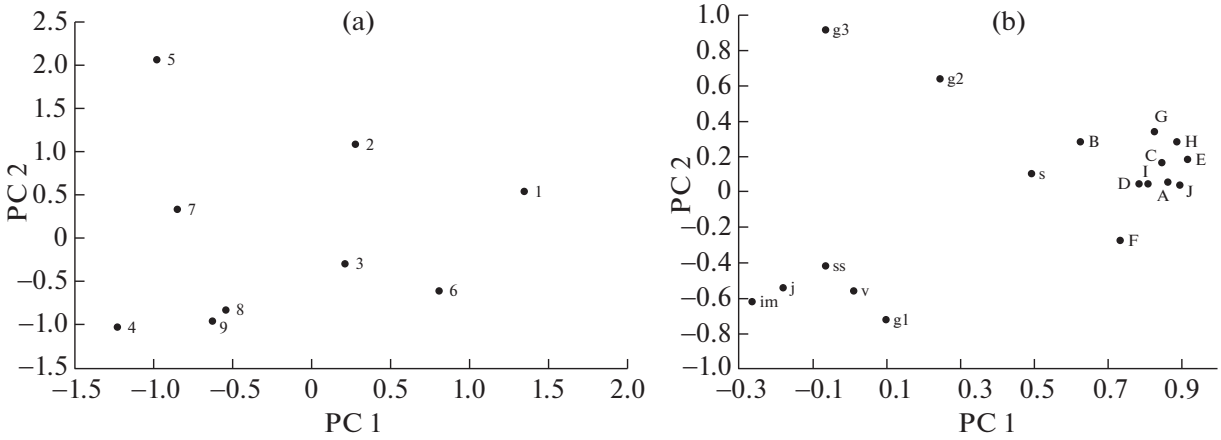

Рис. 1. Распределение ценопопуляций *Panzerina lanata* в плоскости главных компонент (a) и факторная структура изменчивости признаков (b).

По оси X – первая главная компонента (PC1), по оси Y – вторая главная компонента (PC2).

A – длина генеративного побега, B – число ветвей каудекса, C – число генеративных побегов, D – длина соцветия, E – число мутовок в соцветии, F – число цветков в соцветии, G – масса особи (в воздушно-сухом состоянии), H – масса соцветия (в воздушно-сухом состоянии), I – репродуктивное усилие особи, J – потенциальная семенная продуктивность особи. ЦП 1–9 – номера ценопопуляций.

Fig. 1. Distribution of *Panzerina lanata* coenopopulations in the principal component plane (a) and the factor structure of traits variability (b).

X-axis: first principal component (PC1), Y-axis: second principal component (PC2).

A – generative shoot length, B – number of branches of caudex, C – number of generative shoots, D – inflorescence length, E – number of whorls in inflorescence, F – number of flowers in inflorescence, G – plant weight (air-dry), H – inflorescence weight (air-dry), I – reproductive effort of plant, J – potential seed productivity of plant. 1–9 – coenopopulation numbers.

Степень асимметричности распределения показателей организменных признаков вычисляли через отношение моментов третьего порядка к кубу среднего квадратичного отклонения. Оценка достоверности показателя асимметрии производилась через отношение показателя асимметрии к его ошибке. Значения показателей асимметрии морфологических признаков в разных ценопопуляциях варьировали от –0.78 до 0.97, ошибка – от 0.46 до 0.50. Распределение изученных функциональных признаков в разных ценопопуляциях достаточно близко к симметричному.

Программа построения корреляционных колец была любезно предоставлена П.А. Лезиным (ЗИН РАН). Для характеристики функциональных признаков в ценопопуляции сопоставляли относительную изменчивость (коэффициент вариации) и ее согласованность (коэффициент детерминации).

Анализ онтогенетической структуры ценопопуляции проводили по общепринятым методикам (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975; Cenopopulyacii..., 1988). Сравнение онтогенетических спектров осуществляли по критерию сходства Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 1979).

ОРДИНАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

По всем изученным ценопопуляциям основная часть изменчивости функциональных признаков и популяционных параметров (56.2%) включается в первые две главные компоненты (рис. 1a,b): общие размеры особей (F_1 = 37.8% дисперсии) и соотношение особей разных онтогенетических состояний (F_2 = 18.4% дисперсии). Наибольшие различия по первой главной компоненте проявляются между ценопопуляциями из разных типов сообществ: самые крупные и сильно разветвленные особи с большим числом цветков, высоким репродуктивным усилием и большой потенциальной семенной продуктивностью характерны для ненарушенных песчаных степей (ценопопуляции 1, 2). Противоположное положение занимают особи ценопопуляций, расположенных в каменистых, в том числе высокогорных, степях (ценопопуляции 5–9), а также в нарушенной песчаной степи (ценопопуляция 4), промежуточное – особи ценопопуляции 3, произрастающие на подвижном осыпном склоне. В анализируемых ненарушенных песчаных степных сообществах в долинах рек локальное увлажнение и хорошая аэрация песчаного субстрата, скорее всего, приводят к увеличению значений элементов надземной сферы, в отличие от каменистых степей, где недостаток локального увлажнения и температурный режим заметно сказываются

Таблица 2. Значения параметров организменных признаков *Panzerina lanata*
Table 2. Values of individual characters in *Panzerina lanata*

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина генеративного побега, см/Generative shoot length, cm								
24.5 ± 1.0 20.09	20.3 ± 0.9 22.54	23.3 ± 1.1 24.46	13.0 ± 0.8 26.17	18.3 ± 0.8 20.19	24.6 ± 0.9 17.14	17.0 ± 0.7 19.99	18.0 ± 0.9 25.75	20.2 ± 1.1 26.67
Число ветвей каудекса, шт./Number of caudex branches								
6.1 ± 0.7 55.83	3.4 ± 0.3 47.98	2.6 ± 0.3 56.57	2.1 ± 0.2 71.26	2.6 ± 0.3 57.23	3.7 ± 0.3 32.72	3.8 ± 0.3 40.79	3.1 ± 0.3 46.51	2.2 ± 0.3 58.09
Число генеративных побегов, шт./Number of generative shoots								
8.3 ± 0.8 48.41	7.9 ± 0.7 45.30	6.6 ± 0.4 29.78	4.1 ± 0.4 42.47	5.5 ± 0.3 28.58	7.6 ± 0.6 38.58	6.5 ± 0.7 54.36	5.8 ± 0.6 64.78	3.4 ± 0.3 47.78
Длина соцветия, см/Inflorescence length, cm								
10.7 ± 0.6 25.89	6.2 ± 0.5 35.51	10.4 ± 0.5 24.98	3.7 ± 0.4 50.29	7.3 ± 0.6 38.85	11.1 ± 0.6 33.43	7.2 ± 0.3 20.40	7.7 ± 0.6 38.80	6.3 ± 0.5 40.91
Число мутовок в соцветии, шт./Number of whorls per inflorescence								
5.3 ± 0.4 33.09	4.2 ± 0.3 29.29	4.9 ± 0.2 17.69	3.0 ± 0.2 31.55	4.2 ± 0.3 28.43	5.3 ± 0.2 22.31	3.5 ± 0.1 19.8	3.5 ± 0.2 33.33	3.8 ± 0.3 41.31
Число цветков в соцветии, шт./Number of flowers per inflorescence								
12.4 ± 1.1 41.83	13.3 ± 0.6 20.74	12.9 ± 0.5 19.68	11.0 ± 0.5 20.65	10.9 ± 0.4 15.37	14.9 ± 0.6 18.36	12.2 ± 0.4 17.79	12.3 ± 0.5 19.74	12.5 ± 0.5 20.47
Масса особи, г/Plant weight, g								
36.2 ± 3.9 49.92	24.7 ± 2.4 59.50	12.0 ± 0.8 33.08	6.2 ± 0.6 43.46	8.7 ± 0.5 26.42	14.0 ± 1.4 47.43	10.2 ± 1.1 56.87	7.2 ± 0.4 33.74	6.3 ± 0.6 48.72
Масса соцветия, г/Inflorescence weight, g								
14.3 ± 1.9 64.18	11.6 ± 1.1 57.52	6.1 ± 0.5 36.80	1.7 ± 0.3 70.09	2.9 ± 0.1 36.14	6.5 ± 0.7 54.73	2.3 ± 0.3 65.28	2.4 ± 0.1 54.49	2.1 ± 0.2 43.88
Репродуктивное усилие, %/Reproductive effort, %								
38.1 ± 2.4 46.76	46.8 ± 1.8 18.61	49.9 ± 1.5 35.69	25.9 ± 2.0 36.15	34.8 ± 1.7 41.58	45.7 ± 2.0 21.99	24.1 ± 1.8 83.19	33.7 ± 2.0 56.70	37.8 ± 3.7 49.26
Потенциальная семенная продуктивность, шт./Number of ovules per plant								
2328.8 ± 397.4 91.52	1900.7 ± 281.3 71.15	1616.3 ± 84.5 26.13	616.2 ± 92.0 68.09	1076.9 ± 126.8 51.61	2675.3 ± 377.1 68.16	1185.8 ± 170.9 68.89	973.7 ± 128.1 56.70	696.2 ± 101.7 74.52

Примечание. Данные приведены в виде M ± m/V. M – среднее арифметическое значение признака, m – ошибка среднего арифметического, V – вариабельность. 1–9 – номера ценопопуляций (характеристика ценопопуляций приведена в таблице 1).

Note. The data are given in the form M ± m/V. M – mean value, m – mean error, V – variability. 1–9 – numbers of populations: see Table 1 for their characteristics.

Таблица 3. Темпы развития особей *Panzerina lanata* в разных условиях обитания
Table 3. Rate of development of *Panzerina lanata* plants in different habitat conditions

Местообитания/Habitats		Прегенеративный период (j–v), лет Pregenerative period (j–v), years	Генеративный период (g_1–g_3), лет Generative period (g1–g3), years	Постгенеративный период (ss–s), лет Postgenerative period (ss-s), years
Ненарушенные степи Undisturbed steppes	песчаный субстрат sandy substrate	6–9	10–15	2–3
	каменистый субстрат rocky substrate	4–6	9–12	2–3
Нарушенные степи Disturbed steppes	песчаный субстрат sandy substrate	3–4	6–7	1

на развитии особей в целом, что отражается в низких показателях признаков (табл. 2).

По значениям F_2 наиболее отличаются ценопопуляции по их онтогенетическому составу: максимальная доля особей от ювенильного до молодого генеративного состояний (j–g_1) и минимальная доля зрелых и старых генеративных особей (g_2 и g_3) отмечаются в ценопопуляциях 3, 4, 8, 9, противоположная ситуация – в ценопопуляциях 1, 2, 5 и 7. В первом случае, это связано с тем, что молодые генеративные (g_1) и особи прегенеративного периода (j, im, v) характеризуются ускоренными темпами развития и быстрым переходом к цветению и элиминацией растений в последующих состояниях; во втором случае – с периодичностью инспермации и растянутыми темпами развития особей g_2, g_3 состояний (табл. 3). Доминирующая группа j–g_1 отмечена во всех ценопопуляциях (48.5–83.4%), кроме 2 (34.5%) и 5 (19.5%). Несмотря на то, что в целом эта фракция особей преобладает в большинстве ценопопуляций, доля особей отдельных онтогенетических состояний очень динамична. Такое распределение говорит о возможности пополнения семенами во всех ценопопуляциях при отсутствии или малой доле особей g_2–g_3 состояний.

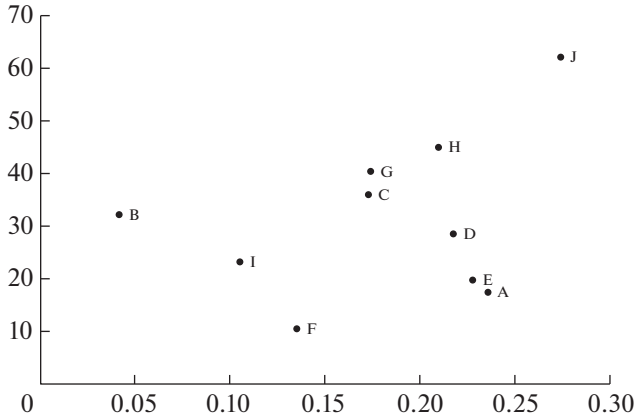

Рис. 2. Общая и согласованная изменчивость морфологических признаков *Panzerina lanata*.

По оси X – согласованная изменчивость (коэффициент детерминации) признаков, по оси Y – общая изменчивость (коэффициент вариации) признаков.

Условные обозначения признаков (A–J) приведены в рис. 1.

Fig. 2. General and concordant variability of morphological traits in *Panzerina lanata*.

X-axis: concordant variability (coefficient of determination) of the traits; Y-axis: general variability (coefficient of variation) of the traits.

See Fig. 1 for symbols of the traits (A–J).

ОБЩАЯ И СОГЛАСОВАННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ

Изученные ценопопуляции распределились на 3 группы: ненарушенные песчаные степи (1, 2, 6), ненарушенные каменистые, в том числе высокогорные, степи (3, 5, 7–9) и нарушенная песчаная степь (4). Применение рангового дисперсионного анализа позволило разделить организменные признаки на две группы. К первой относятся признаки, параметры которых достоверно (χ^2 >11.8 при P = 0.05) зависят от нарушенности сообщества: это число генеративных побегов, масса особей и соцветий, потенциальная семенная продуктивность. Для остальных признаков внутрипопуляционные различия особей преобладают над межпопуляционными (χ^2 < 1.5 при P = 0.05). Следовательно, основные структурные изменения особей в нарушенных и ненарушенных сообществах выражаются в таких признаках, как число генеративных побегов, масса

особей и соцветий, потенциальная семенная продуктивность.

Анализ индивидуальной изменчивости 10 изученных признаков *Panzerina lanata* показал, что максимальной общей и согласованной изменчивостью характеризуется число семязачатков у особи (потенциальная семенная продуктивность) (рис. 2). Такие признаки, как число мутовок в соцветии, длина соцветия и длина генеративного побега обладают высокой скоррелированностью с другими признаками при относительно незначительном варьировании. Изменения этих признаков являются ключевыми для особи в целом, поскольку именно они представляют собой основные компоненты, определяющие потенциальную семенную продуктивность особи.

Самой низкой вариабельностью и уровнем связей с другими признаками обладает число цветков в соцветии. Низкое варьирование этого признака мы связываем с емкостью почки, в которой закладывается определенное число зачатков цветков. Такой признак, как число ветвей каудекса характеризуется средним варьированием, которое слабо согласовано с изменениями других признаков. Ранее было установлено, что разветвленность каудекса зависит от особенностей субстрата и интенсивности побегообразования (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014). Так, в песчаных ненарушенных степях за счет подвижности субстрата формируется онтобиоморфа с “рыхлым” многоглавым каудексом, у которого длинные резиды несут большое число почек возобновления. В ненарушенных каменистых степях из-за статичности субстрата образуется онтобиоморфа с компактным многоглавым каудексом. В нарушенных местообитаниях формируется онтобиоморфа с одноглавым компактным каудексом и малым числом почек возобновления.

Исходя из значений общей и согласованной изменчивости, потенциальную семенную продуктивность мы рассматриваем как признак системной адаптивной изменчивости для *P. lanata*.

СТРУКТУРА СВЯЗЕЙ ПРИЗНАКОВ

Сравнение структуры связей выявило среднюю степень сходства между корреляционными матрицами (67.9%) (рис. 3). При этом в группировке матриц четко обнаруживается соответствие типам сообществ по степени их нарушенности, что отражает, по нашему мнению, значительное влияние экологических и фитоценотических условий на согласованную изменчивость признаков особей. Наиболее сходны матрицы выборок из ненарушенных каменистых и песчаных степей (ценопопуляции 1, 2, 3, 5–9). Сильнее всего отличается матрица из нарушенной песчаной степи (ценопопуляция 4).

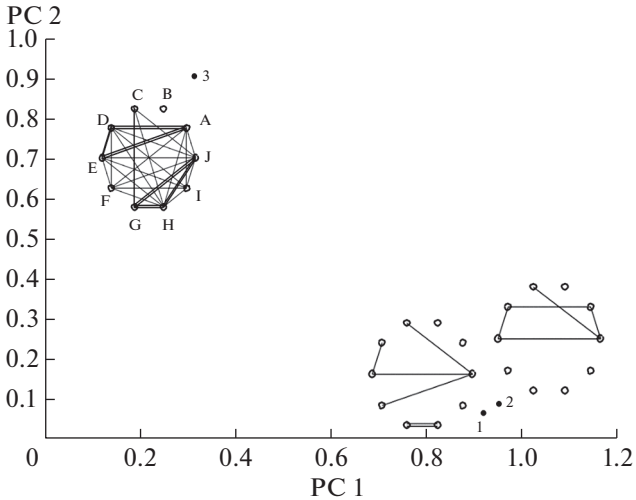

Рис. 3. Распределение выборок ценопопуляций *Panzerina lanata* в плоскости первых двух главных компонент по корреляционным матрицам.

По оси X – фактор сходства матриц (PC1), по оси Y – фактор специфичности матриц (PC2 1). Сечения корреляционного цилиндра (r > 0.6) приведены для групп ценопопуляций. Сильные связи (r > 0.9) обозначены двойными линиями. 1 – ЦП, расположенные в ненарушенных песчаных степях, 2 – ЦП, расположенные в ненарушенных каменистых степях, 3 – ЦП, расположенная в нарушенной песчаной степи. Условные обозначения признаков (A–J) и ценопопуляций приведены в рисунке 1.

Fig. 3. Distribution of *Panzerina lanata* coenopopulations in the principal component plane according to correlation matrices.

X-axis: matrix similarity factor (PC1); Y-axis: matrix specificity factor (PC2). The cross sections of the correlation cylinder (r > 0.6) are shown for groups of populations. Double lines indicate strong links (r > 0.9). 1 – coenopopulation of sandy steppes (undisturbed habitats), 2 – coenopopulation of stony steppes (undisturbed habitats), 3 – coenopopulation of sandy steppes (disturbed habitat). See Fig. 1 for symbols of the traits (A–J) and the population numbers (1–9).

Несмотря на различную вариабельность метрических значений признаков, которые зависят от конкретных экологических условий в ценопопуляции, нами выявлена разная степень связи между ними, которая отражает биологические особенности вида и адаптационные механизмы. Так, в ненарушенных сообществах наблюдается довольно низкая их скоррелированность (от 0.12 до 0.19). В нарушенном типе сообщества (зарастающая залежь – ценопопуляция 4) отмечается увеличение как общей, так и согласованной изменчивости признаков особей. В таких условиях скоординированность признаков увеличивается в 2–3 раза и достигает значения 0.37.

Взаимосвязь между биомассой особей, массой соцветий, репродуктивным усилием и потенци-

альной семенной продуктивностью, особенно двух последних признаков, отчетливо отражает биологические особенности вида и характер самоподдержания ценопопуляций. Масса соцветий является производным нескольких компонентов – длины соцветия, числа мутовок соцветия, числа цветков в соцветии, числа генеративных побегов у особи и структуры самого генеративного побега. Как показывает анализ корреляционных связей, взаимоотношения между этими признаками не так однозначны, что связано со структурными изменениями синфлоресценции особей, произрастающих в различных условиях. Как было показано ранее (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014), у *Panzerina lanata* возможно формирование шести разных вариантов строения синфлоресценции, различающихся по степени разветвленности и, соответственно, образующих широкий спектр вариаций: от неразветвленных до сильно разветвленных соцветий с большим числом паракладиев. Разнообразие строения генеративных побегов в пределах отдельной особи сильно видоизменяет корреляции между массой соцветий особи и структурными элементами соцветий (длиной соцветия, числом мутовок, цветков в соцветии и генеративных побегов у особи), что демонстрирует различные связи в ненарушенных каменистых, песчаных и нарушенных степях (рис. 3).

В ненарушенных песчаных и каменистых степях увеличение массы репродуктивной сферы у особей достигается разными путями, что отражается в системе корреляций и отсутствии однозначной корреляционной связи между массой соцветия и другими структурами генеративной сферы особей. Отсутствие устойчивых линейных связей между массой соцветий и массой особей в песчаных и каменистых степях мы связываем со структурными изменениями синфлоресценции. Выявленные варианты синфлоресценции (Cheryomushkina, Astashenkov, 2014) обладают разным соотношением между метамерной протяженностью зон обогащения и торможения. У неразветвленных или слабо разветвленных синфлоресценций вклад главного соцветия в общую массу особи будет непропорционально меньше, чем у сильно разветвленных растений, формирующих парциальные соцветия. Так, в условиях ненарушенных песчаных степей с мощно развитыми и разветвленными побеговыми системами (ценопопуляции 1, 2) отмечается сильная устойчивая связь между рассматриваемыми параметрами ($r > 0.9$). В этих же условиях отмечается высокая потенциальная семенная продуктивность (около 1900–2700 семязачатков на особь в среднем). В условиях ненарушенных каменистых степей образуются менее разветвленные варианты синфлоресценции, что приводит к нарушению корреляционных связей между массой соцветий и массой особей ($r < 0.6$), и как итог – снижение потенциальной семенной продуктивности особей (около 700–1600 семязачатков на особь в среднем). Неустойчивость корреляций между такими ключевыми для существования этого вида параметрами, как масса соцветий, масса особей, репродуктивное усилие и потенциальная семенная продуктивность оказывает сильное влияние и на характер корреляционных связей других признаков.

Таким образом, в ненарушенных сообществах у особей *Panzerina* наблюдается довольно низкая скоррелированность всех признаков; в нарушенном (зарастающая залежь) отмечается увеличение как общей, так и согласованной изменчивости признаков.

ИЗМЕНЕНИЕ СИСТЕМЫ КОРРЕЛЯЦИЙ ПРИЗНАКОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

Изменение экологических и ценотических условий сказывается как на морфометрических показателях признаков и их изменчивости у особей *Panzerina lanata*, так и на перестройке системы их корреляций.

В ненарушенных каменистых (ценопопуляции 3, 5, 7–9) и песчаных степях (ценопопуляции 1, 2, 6) особи характеризуются, с одной стороны, средними или близкими к ним показателями большинства признаков, с другой стороны – сходной структурой корреляций (рис. 3). В ненарушенных сообществах вид находится в естественных условиях, испытывая выровненное влияние со стороны фитоценотического окружения, в отличие от нарушенного сообщества (ценопопуляция 4), в котором протекают сукцессионные процессы. В ненарушенном местообитании отмечается довольно низкая скоррелированность между признаками, что связано с многочисленными структурными перестройками тела особей, слабо скоординированными друг с другом. Такая низкая скоррелированность дает возможность особям формировать различные морфоструктуры, связанные с репродуктивной способностью вида. Одновременно с этим влияние конкретного экотопа приводит к поливариантности онтогенеза, что увеличивает адаптационные возможности вида.

У особей *Panzerina* в ценопопуляции 4, находящейся в сукцессионном сообществе, выявлено снижение значений многих признаков (в том числе потенциальной семенной продуктивности) и увеличение размаха их варьирования по сравнению с ненарушенными вариантами песчаных степей. По всей видимости, близкое к пределам нормы реакции вида местообитание приводит к значительному усилению многих корреляцион-

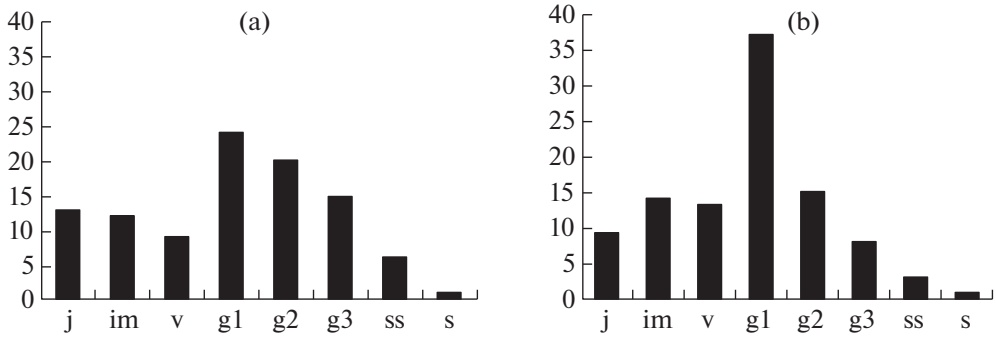

Рис. 4. Усредненные онтогенетические спектры ценопопуляций *Panzerina lanata*
a – ненарушенные местообитания, b – нарушенное местообитание
По оси X – онтогенетические состояния, по оси Y – количество особей на единицу площади, % от общего числа.
Fig. 4. Averaged ontogenetic spectra of *Panzerina lanata* coenopopulations.
a – undisturbed habitats, b – disturbed habitat.
X-axis: ontogenetic states; Y-axis: number of plants per unit area, % of the total number.

ных связей. При этом происходит усиление как сильных, так и слабых связей. Особи в этой ценопопуляции находятся в самых пессимальных условиях существования, что, в первую очередь, сказывается на самых ключевых показателях – репродуктивном усилии и потенциальной семенной продуктивности. В этой ценопопуляции отмечаются самые минимальные показатели семенной продуктивности (50–70 семязачатков на особь). Скорее всего, повышенная гетерогенность особей по степени развития их морфометрических показателей сказывается на увеличение размаха их варьирования, а сукцессионные процессы, протекающие в данном фитоценозе, заставляют особи реагировать на локальные изменения “жесткостью” связей. Таким образом, в условиях зарастающей залежи формируются особи с самыми минимальными показателями и минимальной семенной продуктивностью и одновременно с максимальной скоррелированностью всех признаков.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Анализ соотношения относительного варьирования и детерминированности исследованных признаков показывает, что индикатором изменчивости особей *Panzerina lanata* является потенциальная семенная продуктивность. Этот признак является биологически значимым для *P. lanata*, так как обеспечивает устойчивое самоподдержание и успешное развитие ценопопуляции этого вида в разных условиях обитания.

Низкая скоррелированность признаков в ненарушенных сообществах дает возможность особям формировать различные элементы, связанные с репродуктивной способностью вида, это напрямую влияет на процесс инспермации, который обеспечивает различные волны развития в естественных популяциях. Так, полученный усредненный онтогенетический спектр ценопопуляций для всех ненарушенных сообществ (коэффициент сходства $R = 0.86 \pm 0.015$) многовершинный и описывает две волны развития (рис. 4a). Пик первой волны приходится на молодые генеративные особи, затем наблюдается постепенный спад от зрелых генеративных растений до особей постгенеративного периода. Высокое содержание зрелых и старых генеративных особей связано с растянутыми темпами развития; низкое содержание субсенильных и сенильных – с ускоренными темпами. Пик второй волны приходится на ювенильные особи, затем происходит плавный спад на виргинильную группу. Вторая волна развития свидетельствует о периодичности инспермации (при этом периодичность может быть регулярной и нерегулярной). Подобные типы спектров формируются в результате выровненных темпов развития и сбалансированном обороте поколений в ненарушенных сообществах. Также морфологическая поливариантность особей приводит к разнообразию онтобиоморф (с многоглавым, “рыхлым” и компактным, реже одноглавым каудексом), что обеспечивает устойчивость особей в популяциях.

В условиях зарастающей залежи формируется типичный одновершинный левосторонний спектр (рис. 4b) с максимумом на молодых генеративных особях. Левая часть спектра отражает низкую инспермацию и неравномерное развитие особей прегенеративного периода, правая часть спектра – высокую элиминацию растений зрелого генеративного и последующих онтогенетических состояний. Подобный вариант спектра формируется в результате асинхронного развития особей в ценопопуляции и несбалансированного оборота поколений в нарушенных сообществах.

Поливариантность развития особей *Panzerina* в таких сообществах слабо выражена, формируется только одна онтобиоморфа (с одноглавым компактным каудексом), что влечет за собой неустойчивость особей в популяции.

Высокая численность особей (max 21.3 экз/м^2) характерна для ненарушенных песчаных степей, низкая – для каменистых высокогорных степей (max 7.2 экз/м^2). Различный состав сообществ приводит к колебанию численности в изученных ценопопуляциях. В целом степи на песчаных почвах более благоприятны для возобновления и развития особей *P. lanata,* чем степи на каменистых почвах.

С помощью функциональных характеристик обычно используемых в литературе (удельная листовая поверхность, водный потенциал, фотосинтез, устьичная проводимость, биомасса особей и т.д.) изучаются внутри- и межвидовая, внутри- и межпопуляционная изменчивость признаков. Ранее, сопоставляя изменчивость системы корреляций и общую согласованность морфологических признаков у различных видов растений, было выявлено изменение структуры связей и индикаторных признаков в зависимости от условий произрастания (Rostova, 1999, 2000). Полученные нами результаты согласуются с данными многих авторов о том, что в нарушенных и неблагоприятных местообитаниях корреляционная связь морфологических признаков выше, чем в ненарушенных и благоприятных условиях. Однако в популяционной биологии важное место занимают анализ и поиск детерминированных признаков, которые отражают биологию вида и являются определяющими для устойчивого развития популяции растений с конкретной жизненной формой.

В большинстве случаев для оценки функционирования отдельных видов используются такие организменные показатели, как биомасса особи (надземная/подземная) или отдельные ее элементы и связанные с ними физиологические процессы, как, например, фотосинтез и дыхание (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Klimešová et al., 2019; Wigley et al., 2020). Нет сомнений, что биомасса особей и связанные с ней компоненты, являются ключевыми показателями успешности популяций и сообществ, однако в целом эти параметры не в полной мере отражают механизмы функционирования и устойчивость популяции растений. Так, например, для вегетативно-подвижных длиннокорневищных трав устойчивость популяций определяют такие признаки, как длина и скорость развития годичного прироста и интенсивность ветвления корневища (Smirnova, 1987).

Ранее для некоторых травянистых растений разных жизненных форм были установлены макроморфологические признаки (от метамера до особи) и биологические признаки (тип самоподдержания, биомасса, темпы развития особей), дающие возможность охарактеризовать динамические процессы, жизнеспособность популяций и популяционную стратегию видов (Vostochnoevropejskie, 2004; Cheryomushkina, 2004). Наши исследования показали, что одним из индикаторных функциональных признаков можно рассматривать потенциальную семенную продуктивность. Высокая его детерминированность и скоординированность с другими признаками, как, например, у *P. lanata*, дает возможность использовать его для анализа устойчивости популяций многолетних стержнекорневых растений в различных экологических и ценотических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общая и согласованная изменчивость признаков у *Panzerina lanata* в большей мере определяются нарушенностью сообщества. В ненарушенных песчаных и каменистых степях наблюдаются средний размах варьирования функциональных признаков и их низкая степень взаимообусловленности. В нарушенной песчаной степи, наоборот, у особей *P. lanata* признаки имеют высокий размах варьирования и сильные корреляционные связи.

Анализ общей и согласованной изменчивости признаков позволил выявить индикаторный функциональный признак – потенциальную семенную продуктивность, значение которого определяет способность к самоподдержанию ценопопуляции в различных местообитаниях. Установлено, что в ненарушенных вариантах песчаных и каменистых степей, в том числе высокогорных, *Panzerina* развивает мощные особи с большей разветвленностью побеговой системы и высокой семенной продуктивностью. В нарушенной степи в процессе зарастания залежи *P. lanata* формирует небольшие, обычно слабоветвящиеся особи с низкой семенной продуктивностью.

Онтогенетическая структура ценопопуляций в ненарушенных местообитаниях отражает результат сбалансированного процесса оборота поколений, который тесно связан с многоуровневой системой взаимодействия элементов особей, выровненными темпами развития растений и регулярной инспермацией. В результате этого в ненарушенных степных сообществах образуются волны развития. Нарушенность фитоценоза приводит к асинхронным темпам развития особей и несбалансированному обороту поколений, низкой и нерегулярной инспермации. Это обуславливает формирование в нарушенных степных сообществах одновершинного левостороннего спектра.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9, а также в рамках проекта № FSUS-2021-0012 “Экосистемы травяных сосновых и мелколиственных лесов как регуляторы азотного и углеродного баланса в лесостепном ландшафте Западной Сибири”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Adler P.B., Salguero-Gómez R., Compagnoni A., Joanna S.H., Ray-Mukherjee J., Mbeau-Ache C., Franco M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 111 (2): 740–745. https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111

[Astashenkov, Cheryomushkina] Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2006. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Panzerina lanata* subsp. *argyracea* и *P. canescens*. – Раст. ресурсы. 42 (3): 1–9.

Bernhardt-Römermann M., Gray A., Vanbergen A.J., Bergès L., Bohner A., Brooker R.W., ... Stadler J. 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: A pan-European multisite experiment. – J. Ecol. 99 (3): 777–787. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01794.x

Bjorkman A.D., Myers-Smith I.H., Sarah C., Elmendorf S.N., Rüger N., Beck P.S.A., ..., Weiher E. 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. – Nature. 562: 57–62. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7

[Cenopopulyacii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.

[Cheryomushkina] Черемушкина В.А. 2004. Биология Луков Евразии. Новосибирск. 279 с.

Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu. 2014. Morphological Adaptation of *Panzerina* Sojak (Lamiaceae) Species to Various Ecological Conditions. – Contemporary Problems of Ecology. 7 (5): 520–525.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. – Austral. J. Bot. 51 (4): 335–380. https://doi.org/10.1071/BT02124

[Dudova et al.] Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Елумеева Т.Г., Клинк Г.В. ..., Онипченко В.Г. 2019. Высота как функциональный признак альпийских растений. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 124 (1): 33–45.

[Ershova] Ершова Э.А. 1992. Растительность межгорных котловин. В кн.: Антропогенная трансформация растительного покрова Западной Сибири. Новосибирск. С. 35–51.

[Ershova] Ершова Э.А. 1995. Антропогенная динамика растительности юга средней Сибири. Препринт. Новосибирск. 27 с.

[Ershova, Namzalov] Ершова Э.А., Намзалов Б.Б. 1985. Степи. – В кн.: Растительный покров и естественные кормовые угодья Тувинской АССР. Новосибирск. С. 119–149.

Ferraro A., Santos da Silva G., Lima de Aguiar C., Appezzato-da-Glória B. Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: Structural, chemical, and ecological approaches. Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: Structural, chemical, and ecological approaches. 2021. – Flora. 281. 151852. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151852

Flores O., Hérault B., Delcamp M., Garnier É., Gourlet-Fleury S. 2014. Functional Traits Help Predict Post-Disturbance Demography of Tropical Trees. – Plos one. 9 (9): e105022. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105022

González de Andrés E., Rosas T., Camarero J.J., Martínez-Vilalta J. 2021. The intraspecific variation of functional traits modulates drought resilience of European beech and pubescent oak. – J. Ecol. 109 (10): 3652–3669. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13743

[Gorchakovskij] Горчаковский П.Л. 1999. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург. 156 с.

[Grant] Грант В. 1984. Видообразование у растений. М. 584 с.

Gross N., Börger L., Soriano-Morales S.I., Le Bagousse-Pinguet Y., Quero J.L., García-Gómez M., Valencia-Gómez E., Maestre F.T. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. – J. Ecol. 101 (3): 637–649. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12063

Karbstein K., Prinz K., Hellwig F., Römermann C. 2020. Plant intraspecific functional trait variation is related to within-habitat heterogeneity and genetic diversity in *Trifolium montanum* L. – Ecol. Evol. 10 (11): 5015–5033. https://doi.org/10.1002/ece3.6255

Klimešová J., Martínkováa J., Pausasc J.G., Gomes de Moraesd M., Herbenb T., Yuf F.-H., Puntierih J., ..., Ottaviania G. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. – Ecol. Evol. 7 (5): 1553–1560. https://doi.org/10.1002/ece3.2721

[Kuminova] Куминова А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 449 с.

[Kuminova] Куминова А.В. 1976. Растительный покров Хакасии. Новосибирск. 1976. 423 с.

[Kupriyanova] Куприянова Л.А. 1954. Род *Panzerina* Moench. – В кн.: Флора СССР. Т. 21. М., Л. С. 158–159.

[Kurchenko] Курченко Е.И. 1985. Динамика ценопопуляций и микроэволюционный процесс (на приме-

ре полевиц (Agrostis L.). – В кн.: Динамика ценопопуляций растений. М. С. 174–186.

[Kurchenko] Курченко Е.И. 2010. Род полевица (Agrostis L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. М. 516 с.

[Markov, Pleshchinskaya] Марков М.Вит., Плещинская Е.Н. 1987. Репродуктивное усилие у растений. – Журн. общ. биол. 48 (1): 77–83.

[Makunina] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.

[Namzalov] Намзалов Б.Б. 2015. Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая. Новосибирск. 294 с.

Niinemets Ü. 2004. Adaptive adjustments to light in foliage and whole-plant characteristics depend on relative age in the perennial herb *Leontodon hispidus*. – New Phytol. 162 (3): 683–696. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01071.x

[Onipchenko] Онипченко В.Г. 2014. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. Учебное пособие. М. 576 с.

[Onipchenko et al.] Онипченко В.Г., Казанцева Е.С., Елумеева Т.Г., Захарова Е.А., Петрова С.Е., Ахметжанова А.А., Царегородцева А.А., Текеев Д.К. 2020. Абиотические факторы сильнее влияют на функциональные признаки, чем биотические: эксперименты и пересадки в высокогорьях. – Журн. общ. биол. 81 (5): 352–361. https://doi.org/10.31857/S0044459620050097

[Polevaya...] Полевая геоботаника Т. 3. М., Л. 1964. 535 с.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., ..., Cornelissen J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. – Austral. J. Bot. 61 (3): 167–234. https://doi.org/10.1071/BT12225

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Труды БИН АН СССР. Геоботаника. 3 (6): 176–196.

Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 94 (25): 13730-4. https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730

Römermann C., Bucher S.F., Hahn M., Bernhardt-Römermann M. 2016. Plant functional traits – fixed facts or variable depending on the season. – Folia Geobotanica. 51 (2): 143–159. https://doi.org/10.1007/s12224-016-9250-3

[Rostova] Ростова Н.С. 1999. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae). – Бот. журн. 84 (11): 50–66.

[Rostova] Ростова Н.С. 2000. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования. – Бот. журн. 85 (1): 46–67.

[Rostova] Ростова Н.С. 2002. Корреляции: структура и изменчивость. СПб. 308 с.

[Smirnova] Смирнова О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М. 206 с.

[Smirnova et al.] Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Пападюк Р.В. 1993. Популяционная концепция в биогеоценологии. – Журн. общ. биол. 54 (3): 438–448.

Stebbins G.L. 1974. Flowering Plants: Evolution above the species level. Cambridge. 399 p.

Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.

The Plant List. 2019. www.theplantlist.org (Accessed 10.10.2019).

[Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. – Биол. науки. 2: 7–34.

[Vostochnoevropejskie...] Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Т. 1. М. 479 с.

Wang P., Zhang X.Z., Tang N., Liu J.J., Xu L.R., Wang K. 2016. Phylogeography of *Libanotis buchtormensis* (Umbelliferae) in Disjunct Populations along the Deserts in Northwest China. – Plos One. 11: e0159790. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159790

Wigley B.J., Charles-Dominique T., Hempson G.P., Stevens N., TeBeest M., Archibald S., Bond W.J., Zhou Y., Kruger L.M. 2020. A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. – Austral. J. Bot. 68 (8) 473–531. https://doi.org/10.1071/BT20048

Wood C.M., McKinney S.T., Loftin C.S. 2017. Intraspecific functional diversity of common species enhances community stability. – Ecol. Evol. 7 (5): 1553–1560. https://doi.org/10.1002/ece3.2721

Xi N., Adler P.B., Chen D., Wu H., Catford J.A., Bodegom P.M., Bahn M., Crawford K.M., Chu C. 2021. Relationships between plant–soil feedbacks and functional traits. – J. Ecol. 109 (9): 3411–3423. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13731

[Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

Zhao Y., Zhang H., Pan B., Zhang M. 2019. Intraspecific divergences and phylogeography of *Panzerina lanata* (Lamiaceae) in northwest China. – PeerJ. 7: e6264. https://doi.org/10.7717/peerj.6264

[Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. – Журн. общ. биол. (40) 4: 587–602.

[Zlobin et al.] Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких растений: теоретические основы и методы изучения. Сумы. 439 с.

ANALYSIS OF FUNCTIONAL TRAITS AND THE STRUCTURE OF THEIR RELATIONSHIPS IN THE COENOPOPULATIONS OF *PANZERINA LANATA* (LAMIACEAE)

A. Yu. Astashenkov[a,b,#], V. N. Godin[c,##], V. A. Cheryomushkina[a,###], and E. B. Talovskaya[a,b,####]

[a] *Central Siberian Botanical Garden SB RAS*
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[b] *Novosibirsk National Research State University*
Pirogova Str., 2, Novosibirsk, 630090, Russia

[c] *Moscow State Pedagogical University*
Malaya Pirogovskaya Str., 1, Bldg. 1, Moscow, 119991, Russia

[#]*e-mail: astal@bk.ru*

[##]*e-mail: vn.godin@mpgu.su*

[###]*e-mail: cher.51@mail.ru*

[####]*e-mail: kolegova_e@mail.ru*

The relationships of 10 functional traits in the coenopopulations of *Panzerina lanata* located in different regions of Siberia (Tyva and Mountain Altai) were studied. The studied traits were found more variable but weakly correlated in undisturbed sandy and stony steppes than in a disturbed sandy steppe. Conversely, the studied traits are characterized by a high level of variation and strong correlations in a disturbed sandy steppe. We have revealed that the plants of *P. lanata* are large with a very branched shoot system and a high seed productivity in undisturbed variants of sandy and stony steppes. On the contrary, when overgrowing a fallow in the disturbed steppe, *P. lanata* forms small, few-branched plants with low seed productivity. The analysis of general and concordant variability of these traits has shown that the best indicator functional trait is a potential seed productivity (number of ovules per plant), which value determines the ability of populations for self-maintenance in different types of steppes. The example of *P. lanata* shows that a high determinacy and concordance of this trait with others allows to use it to analyze coenopopulations stability in other perennial taproot plants. The ratio of individuals of different age in populations in undisturbed steppes reflects the result of a balanced rotation of generations, an even rate of development of individuals, and a periodic dispersal, which leads to wave processes and the formation of a multi-vertex spectrum. In the disturbed type of steppe, an asynchronous rate of individuals development and an unbalanced rotation of generations, a low and irregular semination are noted, which determines the formation of a unimodal left-sided spectrum.

Keywords: functional traits, variability, correlation system, coenopopulations, ontogenetic structure, *Panzerina lanata*

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9, as well as the project № FSUS-2021-0012 “Ecosystems of herb pine and small-leaved forests as regulators of nitrogen and carbon balance in forest-steppe landscape of West Siberia”.

REFERENCES

Adler P.B., Salguero-Gómez R., Compagnoni A., Joanna S.H., Ray-Mukherjee J., Mbeau-Ache C., Franco M. 2014. Functional traits explain variation in plant life history strategies. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 111 (2): 740–745. https://doi.org/10.1073/pnas.1315179111

Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A. 2006. Ontogeneticheskaya struktura cenopopulyacij *Panzerina lanata* subsp. *argyracea* i *P. canescens* [Ontogenetic structure coenopopulations of *Panzerina lanata* subsp. *argyracea* and *P. canescens*] – Rastitel’nye resursy 42 (3): 1–9 (In Russ.).

Bernhardt-Römermann M., Gray A., Vanbergen A.J., Bergès L., Bohner A., Brooker R.W., ..., Stadler J. 2011. Functional traits and local environment predict vegetation responses to disturbance: A pan-European multisite experiment. – Journal of Ecology. 99 (3): 777–787. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01794.x

Bjorkman A.D., Myers-Smith I.H., Sarah C., Elmendorf S.N., Rüger N., Beck P.S.A., ..., Weiher E. 2018. Plant functional trait change across a warming tundra biome. – Nature. 562: 57–62. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0563-7

Coenopopulatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plant (basic concepts and structure)]. 1988. Moscow. 217 p. (In Russ.).

Cheryomushkina V.A. 2004. Biologiya lukov Evrazii [Biology of Allium species in Eurasia]. Novosibirsk. 279 p. (In Russ.).

Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu. 2014. Morphological Adaptation of *Panzerina* Sojak (*Lamiaceae*)

Species to Various Ecological Conditions. – Contemporary Problems Ecol. 7 (5): 520–525.

Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. – Austral. J. Bot. 51 (4): 335–380. https://doi.org/10.1071/BT02124

Dudova R.V., Atyballyev G.G., Akhmetzhanova A.A., Gulov D.M., Dudov S.V., Elumeeva T.G., Klink G., ..., Onipchenko V.G. 2019. Vysota kak funkcional'nyj priznak al'pijskih rastenij [Plant height as a functional trait alpine plants]. – Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelej prirody. Otdelenie Biologicheskoe. 124 (1): 33–45 (In Russ.).

Ershova E.A. 1992. Rastitel'nost' mezhgornyh kotlovin. In.: Anthropogenic transformation of the vegetation covers of Western Siberia. Novosibirsk. P. 35–51 (In Russ.).

Ershova E.A. 1995. Antropogennaya dinamika rastitel'nosti yuga srednej Sibiri [Anthropogenic dynamics of vegetation in the south of Central Siberia]. Preprint. Novosibirsk. 27 p. (In Russ.).

Ershova E.A., Namzalov B.B. 1985. Stepi. – In.: Rastitel'nyj pokrov i estestvennye kormovye ugod'ya Tuvinskoj ASSR. [Steppes. – In: Vegetation cover and natural forage lands of the Tuva ASSR.]. Novosibirsk. P. 119–149 (In Russ.).

Ferraro A., Santos da Silva G., Lima de Aguiar C., Appezzato-da-Glória B. Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: Structural, chemical, and ecological approaches. Evaluating belowground bud banks of native species from Cerrado: Structural, chemical, and ecological approaches. 2021. – Flora. 281. 151852. https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151852

Flores O., Hérault B., Delcamp M., Garnier É., Gourlet-Fleury S. 2014. Functional Traits Help Predict Post-Disturbance Demography of Tropical Trees. – Plos one. 9 (9): e105022. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105022

González de Andrés E., Rosas T., Camarero J.J., Martínez-Vilalta J. 2021. The intraspecific variation of functional traits modulates drought resilience of European beech and pubescent oak. – J. Ecol. 109 (10): 3652–3669. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13743

Gorchakovskij P.L. 1999. Antropogennaya transformaciya i vosstanovlenie produktivnosti lugovyh fitocenozov [Anthropogenic transformation and restoration productivity of meadow phytocenoses]. Ekaterinburg. 156 p. (In Russ.).

Grant V. 1984. Vidoobrazovanie u rastenij [Speciation in plants]. Moscow. 584 p.

Gross N., Börger L., Soriano-Morales S.I., Le Bagousse-Pinguet Y., Quero J.L., García-Gómez M., Valencia-Gómez E., Maestre F.T. 2013. Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands. – J. Ecol. 101 (3): 637–649. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12063

Karbstein K., Prinz K., Hellwig F., Römermann C. 2020. Plant intraspecific functional trait variation is related to within-habitat heterogeneity and genetic diversity in *Trifolium montanum* L. – Ecol. Evol. 10 (11): 5015–5033. https://doi.org/10.1002/ece3.6255.

Klimešová J., Martínkováa J., Pausasc J.G., Gomes de Moraesd M., Herbenb T., Yuf F.-H., Puntierih J., ..., Ottaviania G. 2019. Handbook of standardized protocols for collecting plant modularity traits. – Ecol. Evol. 7 (5): 1553–1560. https://doi.org/10.1002/ece3.2721

Kuminova A.V. 1960. Rastitel'nyj pokrov Altaya [Vegetation cover of Altai]. Novosibirsk. 449 p. (In Russ.).

Kuminova A.V. 1976. Rastitel'nyj pokrov Hakasii [Vegetation cover of Khakassia]. Novosibirsk. 423 p. (In Russ.).

Kupriyanova L.A. 1954. Rod *Panzerina* Moench [Genus *Panzerina* Moench]. – In.: Flora SSSR. Vol. 21. Moscow, Leningrad. p. 158–159 (In Russ.).

Kurchenko E.I. 1985. Dinamika cenopopulyacij i mikroevolyucionnyj process (na primere polevic (Agrostis L.). – In: Dynamics of coenopopulations plants. Moscow. P. 174–186 (In Russ.).

Kurchenko E.I. 2010. Rod polevica (Agrostis L., sem. Poaceae) Rossii i sopredel'nyh stran. [Genus polevitsa (Agrostis L., Poaceae) Russia and neighboring countries]. Moscow. 516 p. (In Russ.).

Markov M.Vit., Pleshchinskaya E.N. 1987. Reproduktivnoe usilie u rastenij [Reproductive effort in plants]. – Zhurnal obshchej biologii. 48 (1): 77–83 (In Russ.).

Makunina N.I. 2016. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoj ravniny i Altae-Sayanskoj gornoj oblasti [The forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).

Namzalov B.B. 2015. Stepi Tuvy i YUgo-Vostochnogo Altaya [The steppes of Tuva and South-Eastern Altai]. Novosibirsk. 294 p. (In Russ.).

Niinemets Ü. 2004. Adaptive adjustments to light in foliage and whole-plant characteristics depend on relative age in the perennial herb *Leontodon hispidus*. – New Phytol. 162 (3): 683–696. http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01071.x

Onipchenko V.G. 2014. Funkcional'naya fitocenologiya: Sinekologiya rastenij. Uchebnoe posobie [Functional phytocenology: Synecology of plants. Study guide]. Moscow. 576 p. (In Russ.).

Onipchenko V.G., Rfzantseva E.S., Elumeeva T.G., Zakharova E.A., Petrova S.E., Akhmetzhanova A.A., Caregorodceva A.A., Tekeev D.K. 2020. Abiotic factors have stronger effect on functional traits than biotic ones: the transplants experiments in the highlands. – Zhurnal obshchej biologii. 81 (5): 352–361 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0044459620050097

Polevaya geobotanika [Field geobotany]. Moscow, Leningrad. 1964. Vol. 3. 535 p. (In Russ.).

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E., Lavorel S., Poorter H., Jaureguiberry P., ..., Cornelissen J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. – Austral. J. Bot. 61 (3): 167–234. https://doi.org/10.1071/ BT12225

Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rastenii v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the

meadow cenoses]. – Trudy Botanicheskogo Instituta im. V. L. Komarova Akademii Nauk SSSR. Geobotanika. 3 (6): 179–196 (In Russ.).

Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 94 (25): 13730-4.
https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730

Römermann C., Bucher S.F., Hahn M., Bernhardt-Römermann M. 2016. Plant functional traits – fixed facts or variable depending on the season. – Folia Geobotanica. 51 (2): 143–159.
https://doi.org/10.1007/s12224-016-9250-3

Rostova N.S. 1999. Izmenchivost' sistemy korrelyacij morfologicheskih priznakov. 1. Estestvennye populyacii *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) [Variability of the system of correlations of morphological features. 1. Natural populations *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae)]. – Bot. zhurn. 84 (11): 50–66 (In Russ.).

Rostova N.S. 2000. Izmenchivost' sistemy korrelyacij morfologicheskih priznakov. 2. Populyacii *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) v prirode i v usloviyah kul'tivirovaniya [Variability system of correlations morphological features. 2. Populations of *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae) in nature and under cultivation]. – Bot. zhurn. 85 (1): 46–67 (In Russ.).

Rostova N.S. 2002. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost' [Correlations: structure and variability]. St. Petersburg. 308 p. (In Russ.).

Smirnova O.V. 1987. Struktura travjanogo pokrova shirokolistvennyh lesov [Grass cover structure of broad-leaved forests]. Moscow. 208 p. (In Russ.).

Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Papadjuk R.V. 1993. Populyacionnaya koncepciya v biogeocenologii [Population concept in biogeocenology] – Zhurn. obshchej biologii. 54(3): 438–448 (In Russ.).

Stebbins G.L. 1974. Flowering Plants: Evolution above the species level. Cambridge. 399 p.

Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.

The Plant List. 2019. http://www.theplantlist.org (Accessed 10.10.2019).

Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoeno-population as a function of time and energy wave processes]. – Biologicheskie nauki. 2: 7–34 (In Russ.).

Vostochnoevropejskie lesa: istorija v golocene i sovremennost [Eastern European forests: history in holocene and contemporaneity]. Moscow. 2004. Vol. 1. 479 p. (In Russ.).

Wang P., Zhang X.Z., Tang N., Liu J.J., Xu L.R., Wang K. 2016. Phylogeography of *Libanotis buchtormensis* (Umbelliferae) in Disjunct Populations along the Deserts in Northwest China. – Plos One. 11: e0159790.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159790

Wigley B.J., Charles-Dominique T., Hempson G.P., Stevens N., TeBeest M., Archibald S., Bond W.J., ..., Zhou Y., Kruger L.M. 2020. A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. – Austral. J. Bot. 68 (8) 473–531.
https://doi.org/10.1071/BT20048

Wood, C.M., McKinney S.T., Loftin C.S. 2017. Intraspecific functional diversity of common species enhances community stability. – Ecol. Evol. 7 (5): 1553–1560.
https://doi.org/10.1002/ece3.2721

Xi N., Adler P.B., Chen D., Wu H., Catford J.A., Bodegom P.M., Bahn M., Crawford K.M., Chu C. 2021. Relationships between plant–soil feedbacks and functional traits. – J. Ecol. 109 (9): 3411–3423.
https://doi.org/10.1111/1365-2745.13731

Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populyacij semennyh rastenij i problemy ih monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems]: Abstr. Doct. Diss. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).

Zhao Y., Zhang H., Pan B., Zhang M. 2019. Intraspecific divergences and phylogeography of *Panzerina lanata* (Lamiaceae) in northwest China. – PeerJ. 7: e6264.
https://doi.org/10.7717/peerj.6264.

Zhivotovskii L.A. 1979. Pokazatel' skhodstva populyacij po polimorfnym priznakam [Indicator of similarity of populations by polymorphic traits]. – Zhurn. obshchej biologii. (40) 4: 587–602 (In Russ.).

Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. Populyacii redkih rastenij: teoreticheskie osnovy i metody izucheniya [Populations of rare plants: theoretical foundations and methods of study]. Sumy. 439 p. (In Russ.).

EDN: SVLWUK
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 561–581

СООБЩЕНИЯ

ФОРМИРОВАНИЕ СТЕНКИ ПЫЛЬНИКА У *AEONIUM BALSAMIFERUM* И *A. CILIATUM* (CRASSULACEAE)

© 2022 г. Г. М. Анисимова[1,*], И. И. Шамров[1,2,]**

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

[2] *Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена*
Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

**e-mail: galina0353@mail.ru*

***e-mail: ivan.shamrov@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.02.2022 г.
После доработки 05.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

У *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* выявлены черты сходства (признаки, характерные для семейства Crassulaceae) и различия в развитии и строении пыльника. Микроспорангии у *A. ciliatum* имеют округлую форму, а у *A. balsamiferum* овально-продолговатую. Вследствие этого септа между микроспорангиями тек оказывается протяженной у *A. ciliatum* и очень короткой у *A. balsamiferum*. У последнего вида пыльца может высыпаться как через стомиум, так и через апикальную пору (этот феномен обнаружен нами впервые у представителей сем. Crassulaceae), причем оба способа вскрывания тек осуществляются одновременно, что свидетельствует, вероятно, о большей специализации пыльника *A. balsamiferum* к опылению. Хотя наружный тапетум у обоих видов однослойный, его клетки одноядерные у *A. ciliatum* и 2-ядерные у *A. balsamiferum*. Внутренний тапетум обычно 1-слойный, редко нерегулярно 2-слойный, при этом его клетки в ходе развития увеличиваются в размерах в 2 раза у *A. ciliatum* и в 3–4 раза у *A. balsamiferum* (у последнего напоминают по строению папилловидные клетки).

В строении пыльника обнаружено сходство между родами *Aeonium* и *Sedum*. К ним относятся следующие: изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с надсвязником, 4-лучевым связником и кольцевидным фиброзным слоем с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити; 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна, их поверхность – струйчатая. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям, свидетельствующим о том, что виды полифилетического рода *Sedum* включаются в состав триб Aeonieae, Semperviveae и Sedeae. Изученные виды *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*, входящие в Aeonium-кладу, занимают промежуточное положение между кладами Telephium (*Sedum kamtschaticum*) и кладой Acre (*S. palmeri*).

Ключевые слова: андроцей, пыльник, стенка микроспорангия, Crassulaceae, *Aeonium*, *Aeonium balsamiferum*, *A. ciliatum*

DOI: 10.31857/S0006813622060035

Эмбриология представителей сем. Crassulaceae до сих пор изучена недостаточно. Ранее нами были исследованы некоторые виды родов *Kalanchoe* и *Sedum*. При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов в семействе *Crassulaceae* выделяются 7 клад: Crassula, Kalanchoe, Telephium, Sempervivum, Aeonium, Leucosedum и Acre. Клада Kalanchoe является монофилетической и находится почти в основании филогенетического древа (Nikulin, Goncharov, 2017). Виды *Kalanchoe laxiflora* Baker, *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet мало различаются как по строению пыльника, так и семязачатка (Anisimova, 2016; Anisimova, Shamrov, 2018). Структура полифилетического рода *Sedum* остается мало исследованной. Большинство его видов, включенных в трибу Sedeae, расположены между кластером Leucosedum и кладой Acre. Изученные нами виды относятся к кладам Acre (*Sedum palmeri* S. Watson) и Telephium (*S. kamtschaticum* Fisch.) (Anisimova, 2020; Anisimova, Shamrov, 2021a, b). Следует отметить, что некоторые виды рода *Sedum* (*S. surculosum* Cosson, *S. atlantica* Ball.) рассматривались в составе рода *Monanthes*, вероятного родственного таксона рода *Aeonium*. Последний включает около 40 видов (Mes et al., 1996, 1997). Именно наличие возможной филогенети-

ческой близости родов *Sedum* и *Aeonium* побудило нас провести исследование морфогенеза андроцея, развития и строения стенки пыльника у двух видов рода *Aeonium*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны два вида *Aeonium*: *A. balsamiferum* Webb et Berthel. (эониум бальзамический) и *A. ciliatum* (Willd.) Webb et Berthel (эониум реснитчатый). В природных условиях они являются эндемичными растениями Канарских островов (Mes et al., 1996).

Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученные виды произрастают в условиях оранжереи.

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Затем проводили инфильтрацию парафином. Срезы толщиной 12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки), сафранином по Картису, генциан–виолеттом по Ньютону с подкраской оранжем “G” в гвоздичном масле (Pausheva, 1974).

Постоянные препараты исследовали с помощью светового микроскопа Amplival (фирмы Carl Zeiss). Микрофотосъемка с препаратов проводилась с использованием светового микроскопа Axioplan-2 mot, камеры AxioCam MRc 5 и программы AxioVision 4.8 (фирмы Carl Zeiss). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Живой и фиксированный материал исследовали с помощью бинокулярного микроскопов МБС-1 и Stemy. Строение пыльцевых зерен осуществлено с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Соцветие и цветок. У *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* цветки собраны в сложные цимозные соцветия. У *A. balsamiferum* они представлены как монохазиями, так и дихазиями (рис. 1, *2*, *3*). Структурной единицей соцветия является завиток, который является двойным в дихазиях. У *A. ciliatum* соцветия образованы преимущественно сложными дихазиями (рис. 1, *6*). Число элементов цветка в пределах одного соцветия варьирует, при этом в одном цветке оно может быть кратным 8: 8 чашелистиков, 8 лепестков, 16 тычинок (8 наружного и 8 внутреннего кругов), 8 плодолистиков, 8 нектарников. В других случаях число элементов в кругах цветка может различаться: 9 чашелистиков, 9 лепестков венчика, 18 тычинок (9 наружного и 9 внутреннего кругов), но 8 плодолистиков и 8 нектарников. Проведенный анализ показал, что у *A. balsamiferum* доминируют цветки с числом элементов в кругах, равным 8 и 9. Отмечены в небольшом количестве цветки, число элементов в которых иное – 7 и 10. У *A. ciliatum* в большинстве цветков число элементов в кругах составляет 7. Выявлены цветки с числом элементов 5, 6 и 8.

Цветок характеризуется двойным околоцветником. Чашечка и венчик – сростнолистные. Свободные лопасти чашечки треугольной формы (рис. 1, *6*). Окраска венчика различается у изученных видов. У *A. balsamiferum* лепестки желтого (рис. 1, *1*), а у *A. ciliatum* белого (рис. 1, *6*) цвета.

Тычинка и пыльник. Как уже было отмечено, в цветках разного строения андроцей чаще всего состоит из 16 и 18 тычинок у *A. balsamiferum*, 14 тычинок у *A. ciliatum* (см. рис. 3, *1*; 4, *1*). Выявлены случаи с 10, 12 и 20 тычинками. Чаще всего они располагаются в 2 круга. Лепестки венчика и тычинки наружного круга находятся между лопастями чашечки. Тычинки внутреннего круга прикрепляются в средней части лепестков венчика (рис. 1, *4*). Чашечка, венчик и тычинки андроцея долго сохраняются в цветке после опыления (рис. 1, *5*).

В базальной части пыльник не срастается с тычиночной нитью (составляет примерно 1/3 его длины). Его края опускаются, напоминая шляпку гриба (рис. 2, *1*; 3, *2б*). К месту прикрепления на цветоложе тычиночная нить уплощается и становится продолговато-овальной (рис. 2, *6*; 3, *1*). Однако на уровне вхождения в пыльник она принимает цилиндрическую форму и расширяется по мере приближения к зоне срастания с ним. У *A. ciliatum* на поверхности тычинки формируются железистые волоски. Они имеют эпидермальное происхождение. На тычиночной нити волоски расположены густо, а на пыльнике редко (см. рис. 3, *2а*). В центре тычиночной нити, состоящей из паренхимных клеток, проходит проводящий пучок (рис. 2, *1*; 3, *3–8*; 4, *2–5*). Продолжением тычиночной нити, соединяющей теки пыльника, является связник, клетки которого вокруг проводящего пучка заполняются танинами. Позднее в некоторых из них появляются фиброзные утолщения (см. рис. 3, *5*; 4, *2–5*). Особый случай представляет образование кольцевидного фиброзного слоя с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити (см. рис. 3, *5*; 4, *4*). В период микроспорогенеза развивается надсвязник. Апикальная часть пыльника округлая и слегка заостренная в области надсвязника (рис. 2, *1–3*; 3, *2b*).

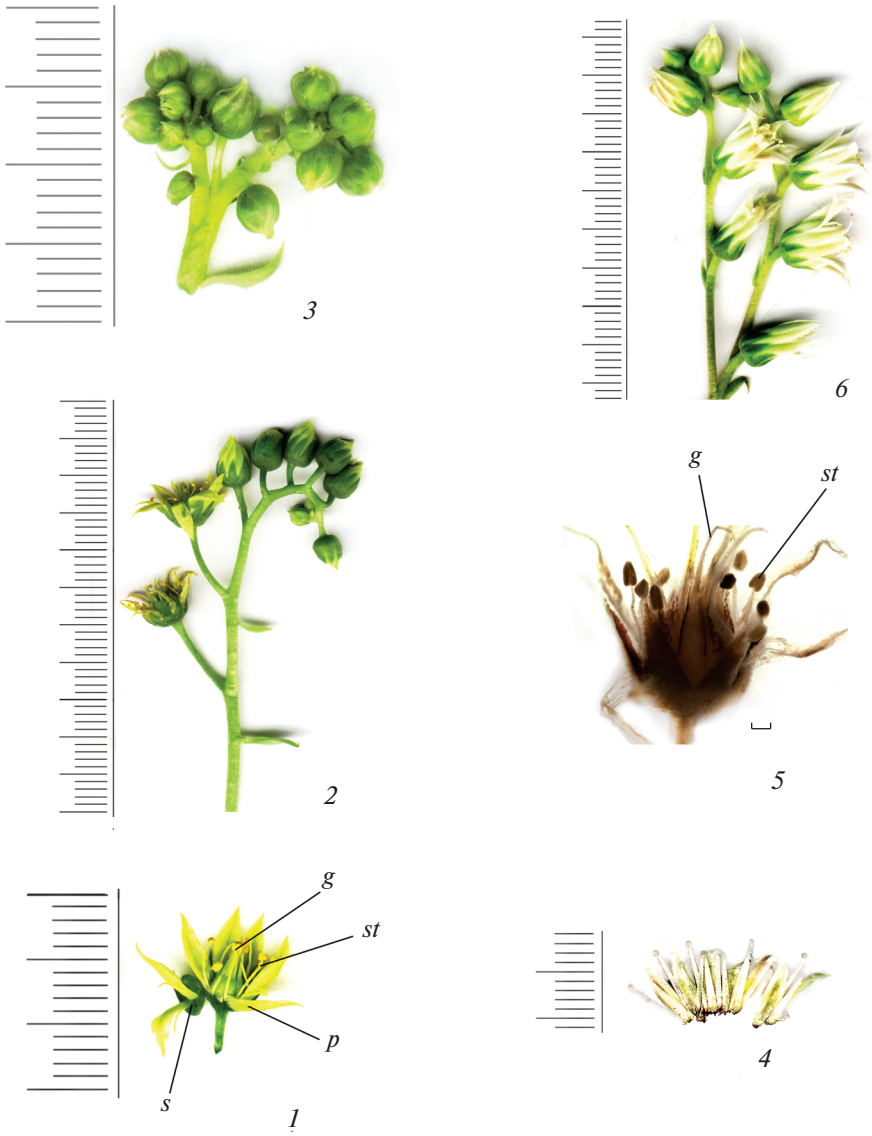

Рис. 1. Строение цветка и соцветия у *Aeonium balsamiferum* (*1–3*) и *A. ciliatum* (*4–6*).

Строение цветка: во время цветения (*1*), после опыления (*5*), тычинки и лепестки перед опылением (*4*). Строение соцветий: монохазий в форме завитка (*2*) и дихазий, представленный двойным завитком (*3*, *6*). *g* – гинецей, *p* – лепесток, *s* – чашелистик, *st* – тычинка. Масштабная линейка, мм: 1.

Fig. 1. Structure of flower and inflorescence in *Aeonium balsamiferum* (*1–3*) and *A. ciliatum* (*4–6*).

Flower structure: during flowering (*1*), after pollination (*5*), stamens and petals before pollination (*4*). The structure of inflorescences: monochasium in the form of a cincinnus (*2*) and dichasium represented by a double cincinnus (*3*, *6*). *g* – gynoecium, *p* – petal, *s* – sepal, *st* – stamen. Scale bar, mm: 1.

В ходе развития, особенно при подготовке к вскрыванию, в апикальной части пыльника *A. balsamiferum* происходит образование группы густоплазменных клеток (рис. 2, *2*), которые затем разрушаются. Образуется полость, обьединяющая пространства обеих тек с пыльцой (рис. 2, *3*, *4*). В итоге формируется клювовидная структура, в которой образуется пора, вскрывающаяся подобно стомиуму (рис. 2, *4*). Перед открыванием края поры лишь сомкнуты, а в окружающих клетках эндотеция обнаруживаются фиброзные утолщения (рис. 2, *5*). Пыльца может высыпаться как через пору, так и через стомиум. У *A. ciliatum* апикальная часть пыльника также вытягивается в клювовидную структуру, клетки связника между теками сохраняются, при этом полость не образуется, теки остаются свободными и пора не формируется. Поэтому пыльник у этого вида вскрывается только в области стомиума (рис. 3, *2–5*, *8*; 4, *3*, *4*).

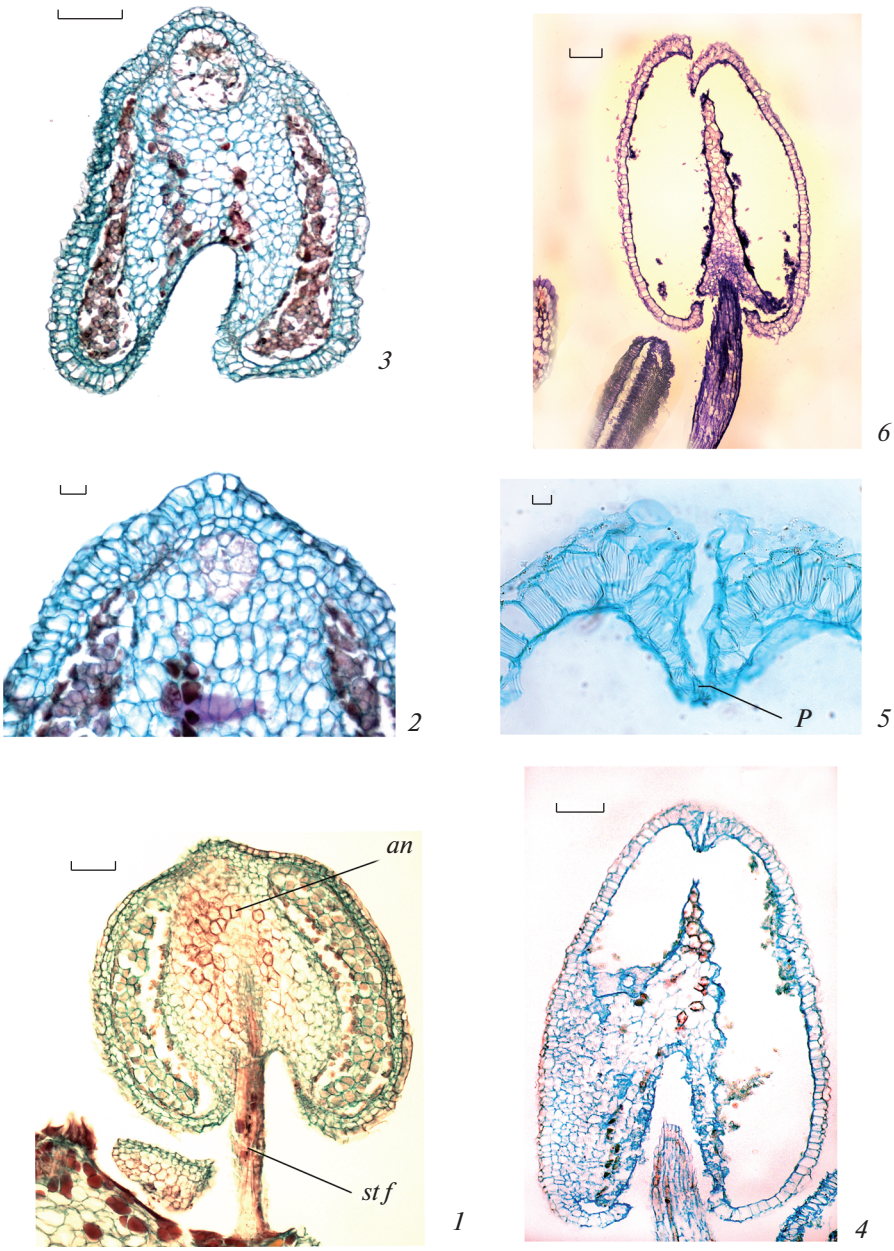

Рис. 2. Строение тычинок у *Aeonium balsamiferum* (продольные срезы).

Строение тычинки (*1*); образование группы густоплазменных клеток в апикальной части пыльника (*2*), их разрушение и образование полости, которая соединяет пространства обеих тек с пыльцой (*3*, *4*), формирование клювовидной структуры и поры (*5*), вскрывшаяся пора (*6*). *an* – пыльник, *p* – пора, *st f* – тычиночная нить. Масштабная линейка, мкм: *1* – 50, *2*, *8* – 20, *3*, *4*, *6* – 100, *5* – 10.

Fig. 2. Stamen structure in *Aeonium balsamiferum* (longitudinal sections).

Structure of the stamen (*1*); formation of a group of cells with dense cytoplasm in the apical part of the anther (*2*), their destruction and formation of a cavity to unite the spaces of both thecae with pollen (*3*, *4*), formation of a beak-like structure and a pore (*5*), open pore (*6*). *an* – anther, *p* – pore, *st f* – stamen filament. Scale bars, μm: *1* – 50, *2*, *8* – 20, *3*, *4*, *6* – 100, *5* – 10.

Пыльники – тетраспорангиатные (рис. 3, *2–4*; 4, *4–6*). На ранних этапах развития они асимметричные, широкой (абаксиальной) частью направлены наружу, а узкой (адаксиальной) – внутрь (рис. 4, *2*). Но постепенно размеры абаксиальных и адаксиальных микроспорангиев выравниваются, и пыльник на поперечном срезе напоминает изобилатеральную структуру (рис. 3, *5*; 4, *2*). Однако у *A.ciliatum* некоторые пыльники сохраняют форму “бабочки” (рис. 4, *4*, *6*; 7, *1a*). У изученных видов выявлено особое строение связника. Его форма характеризуется 4 лучами, напоминая первичное

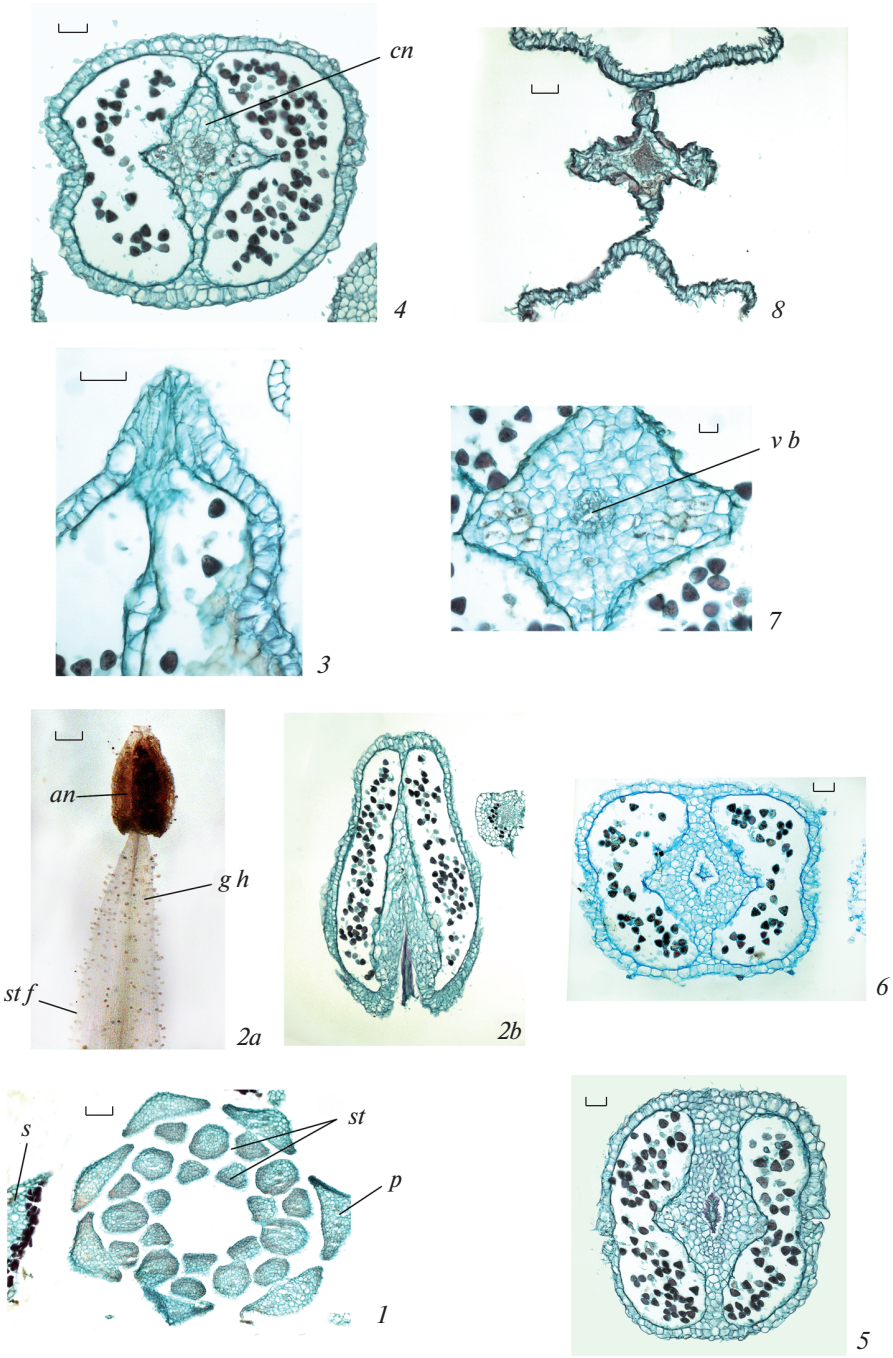

Рис. 3. Строение тычинок у *Aeonium ciliatum* (*2*, *3* – продольные, *4–8* – поперечные срезы).

Число и положение тычинок в цветке (*1*); строение тычинок (*2a*, *2b*), покрытых железистыми волосками (*2a*); апикальная часть пыльника вытягивается в клювовидную структуру, часть клеток связника разрушается, но полость не образуется и теки остаются свободными (*2b*, *3*); строение пыльника в разных его частях: в области, сросшейся с тычиночной нитью (*4*), свободной от тычиночной нити (ближе к месту срастания – *5*, в базальной части – *6*); связник, видны клетки с танинами, а в центре проводящий пучок (*7*); вскрывшийся пыльник (*8*). *an* – пыльник, *cn* – связник, *g h* – железистый волосок, *p* – лепесток, *s* – чашелистик, *st* – тычинка, *st f* – тычиночная нить, *v b* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: *1* – 50, *2a* – 150, *2b* – 100, *3–6*, *8* – 50, *7* – 20.

Fig. 3. Stamen structure in *Aeonium ciliatum* (*2*, *3* – longitudinal and *4–8* – transverse sections).

Number and position of stamens in a flower (*1*); structure of the stamens (*2a*, *2b*) covered with glandular hairs (*2a*); the apical part of an anther extends into a beak-like structure, a part of cells of the connective tissue is destroyed, but the cavity is not formed and the thecae remain free (*2b*, *3*); structure of the anther in its different portions: in the zone fused with the stamen filament (*4*), free from the stamen filament (*5* – closer to the place of fusion, *6* – in the basal part); connective, cells with tannins are visible, in the center there is a vascular bundle (*7*); dehisced anther (*8*). *an* – anther, *cn* – connective, *g h* – glandular hair, *p* – petal, *s* – sepal, *st* – stamen, *st f* – stamen filament, *v b* – vascular bundle. Scale bars, µm: *1* – 50, *2a* – 150, *2b* – 100, *3–6*, *8* – 50, *7* – 20.

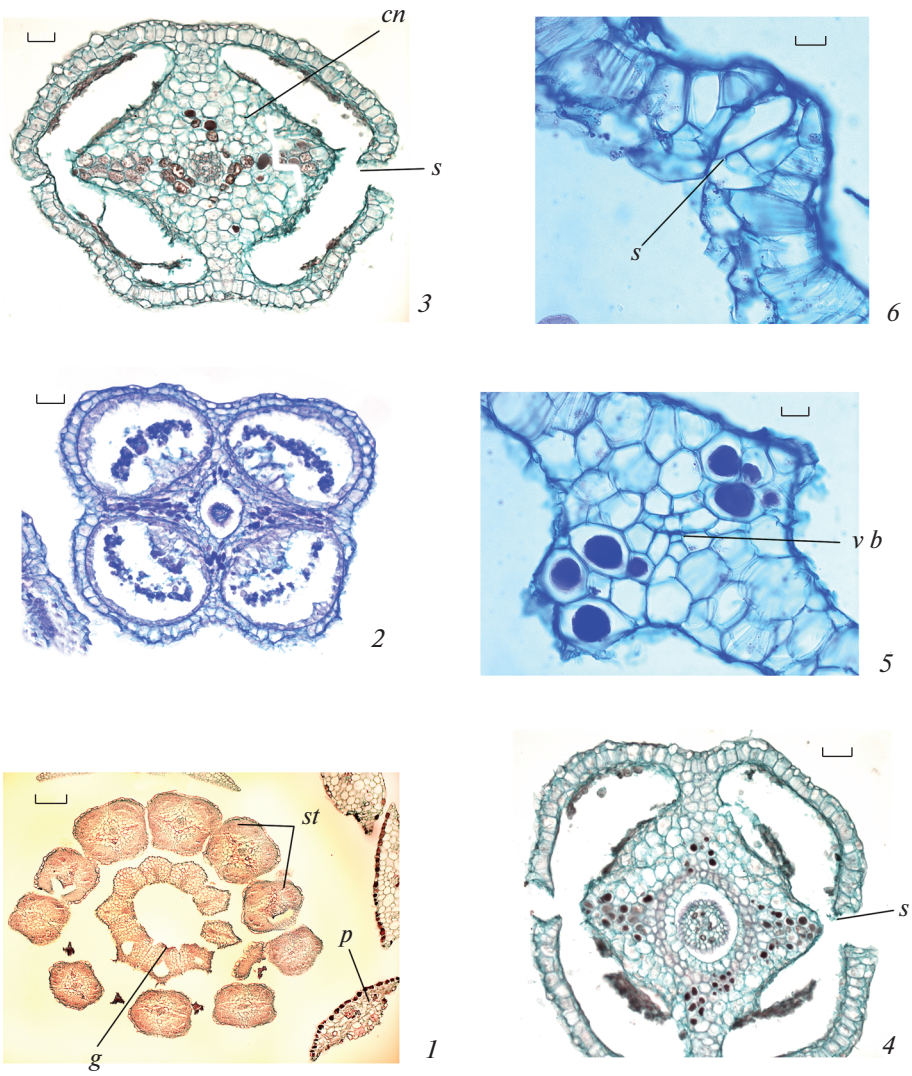

Рис. 4. Строение тычинок у *Aeonium balsamiferum* (поперечные срезы).

Число и положение тычинок в цветке (*1*); строение пыльника в разных его частях: в области, сросшейся с тычиночной нитью (*3*), свободной от тычиночной нити (ближе к месту срастания – *4*, в базальной части – *2*); связник, видны клетки с танинами, с фиброзными утолщениями, а в центре проводящий пучок (*5*); пыльник перед вскрыванием (*6*). *g* – гинецей, *cn* – связник, *p* – лепесток, *s* – стомиум, *st* – тычинка, *v b* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: *1* – 100, *2–4* – 50, *5*, *6* – 10.

Fig. 4. Stamen structure in *Aeonium balsamiferum* (transverse sections).

Number and position of stamens in a flower (*1*); structure of the anther in its different portions: in the zone fused with the stamen filament (*3*), free from the stamen filament (*4* – closer to the place of fusion, *2* – in the basal part); connective, cells with tannins and fibrous thickening are visible, in the center there is a vascular bundle (*5*); anther before dehiscence (*6*). *g* – gynoecium, *cn* – connective, *p* – petal, *s* – stomium, *st* – stamen, *v b* – vascular bundle. Scale bars, μm: *1* – 100, *2–4* – 50, *5*, *6* – 10.

тетрархное строение корня. Подобно тому, как в корне между лучами ксилемы располагается флоэма, в пыльнике между лучами связника находятся микроспорангии. У *A. ciliatum* они имеют округлую форму и, соответственно, септа между микроспорангиями тек оказывается протяженной (рис. 3, *4–6*). У *A. balsamiferum* микроспорангии овально-продолговатые, а септа оказывается очень короткой (рис. 4, *2–4*).

Формирование стенки микроспорангия. Вопросы типизации стенки микроспорангия и последовательность возникновения ее слоев обсуждаются в литературе. В нашем исследовании мы используем представления, разработанные И.И. Шамровым (Shamrov, 2008) и группой его коллег (Shamrov, Anisimova, Babro, 2019, 2020). Изучение пыльника у *A. balsamiferum* и *A. ciliatum* показало, что в его субпидермальном слое на ран-

них этапах развития дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные – см. рис. 7, *1*), которые образуют как слои стенки микроспорангия со всех сторон микроспорангия, так и сам археспорий, а затем спорогенные клетки и микроспороциты. После периклинального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется проксимальная (ближайшая к связнику) часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные клетки за счет делений образуют латеральные части стенки микроспорангия (рис. 5, *1;* 6, *1–4*; 7, *2*). В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои.

Клетки париетального слоя делятся периклинальными и антиклинальными делениями, в результате чего образуются слои, входящие в состав дистальной части стенки микроспорангиев. Периклинальные деления происходят в определенной последовательности. После деления клеток исходного париетального образуются два слоя, участие которых различно в дальнейшем построении стенки микроспорангия (рис. 6, *4*; 7, *3*). Клетки внутреннего париетального слоя становятся тапетумом, тогда как клетки наружного слоя образуют 2 слоя (наружный – эндотеций и внутренний – средний слой). Таким образом, завершаются начальные стадии формирования стенки микроспорангия – возникновение и дифференциация ее слоев (от археспория до спорогенной ткани).

В дальнейшем на стадии преобразования спорогенных клеток в микроспороциты (рис. 8, *1*) или в начале мейоза (рис. 8, *2*; 9, *1*, *2*) происходят дополнительные (формирующие) периклинальные деления во всех слоях, кроме эпидермы. Делятся клетки среднего слоя, иногда эндотеция и тапетума. Устанавливается окончательное число слоев микроспорангия. Сформированная стенка микроспорангия у исследованных видов состоит из 5 слоев клеток – эпидермы, эндотеция, 2 средних слоев и тапетума. Тапетум и эндотеций могут быть нерегулярно 2-слойными. Латеральные и, главным образом, проксимальная части стенки микроспорангия становятся 4–5-слойными (рис. 8, *1*, *2*; 9, *1–3*). Таким образом, на отдельных этапах развития стенка микроспорангия может быть 6–7-слойной.

Затем во время микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен происходят преобразования слоев стенки микроспорангия. Рассмотрим подробно характеристику каждого слоя стенки микроспорангия.

На стадии микроспороцитов клетки **эпидермального слоя** линзовидные, с крупным ядром и плотной цитоплазмой. Затем они принимают прямоугольную форму с закругленными углами. Клетки теряют содержимое и становятся сильно вакуолизированными. 2–3 клетки этого слоя в области стомиума отличаются меньшими размерами. У обоих изученных видов по периферии эпидермальных клеток на границе цитоплазмы и вакуоли накапливаются танины, за исключением клеток, которые формируют стомиум (рис. 8, *2*, *3*; 9, *2–4*; 10, *1*, *2*, *3a*; 11, *1a*, *2*, *3*).

Вытянутые клетки **эндотеция** постепенно увеличиваются в радиальном направлении. У *A. balsamiferum* этот процесс становится заметным после стадии тетрад микроспор, особенно к началу деления отдельных микроспор (рис. 8, *3*; 10, *1*, *2a*), тогда как у *A. ciliatum* – лишь в период созревания пыльцевых зерен (рис. 11, *2*, *3*). Стенки клеток эндотеция к моменту созревания пыльника приобретают неравномерно утолщенные фиброзные утолщения (рис. 10, *3*; 11, *2*, *3*). Только 1–2 клетки эндотеция, входящие в состав стомиума, остаются меньших размеров и без фиброзных утолщений (рис. 11, *3*). Ранее нами был отмечен особый случай образования кольцевидного фиброзного слоя с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити (рис. 3, *5*; 4, *4*), при этом хорошо видно, что внутреннее кольцо контактирует с наружным слоем эндотеция. Клетки, соединяющие наружный и внутренний эндотеций, располагаются тяжами и имеют фиброзные утолщения.

Средние слои состоят из небольших узких клеток. Обычно их 2, иногда может 3 (рис. 8, *2*; 9, *3*). В ходе развития они постепенно вытягиваются, и к моменту формирования пыльцевых зерен их остатки представлены в виде темноокрашенных сгустков (рис. 8, *3*; 9, *3*; 10, *1*, *2a*, *3*; 11, *1a*, *2*, *3*). В некоторых пыльниках клетки сохраняются до вскрывания тек. Обычно такие клетки, бедные цитоплазмой, обнаруживаются со стороны связника.

Тапетум. Существующие определения типов и форм тапетума крайне противоречивы (обзор проблемы см. Shamrov et al., 2021). Особенно сложное положение обстоит с одним из распространенных типов тапетума, который часто называют секреторным (клеточным). Такой тип тапетума описан у исследованных видов, и мы будем называть его париетальным, как это предложено в упомянутом исследовании.

Тапетум у обоих видов гетероморфный, что связано как с происхождением, так и положением

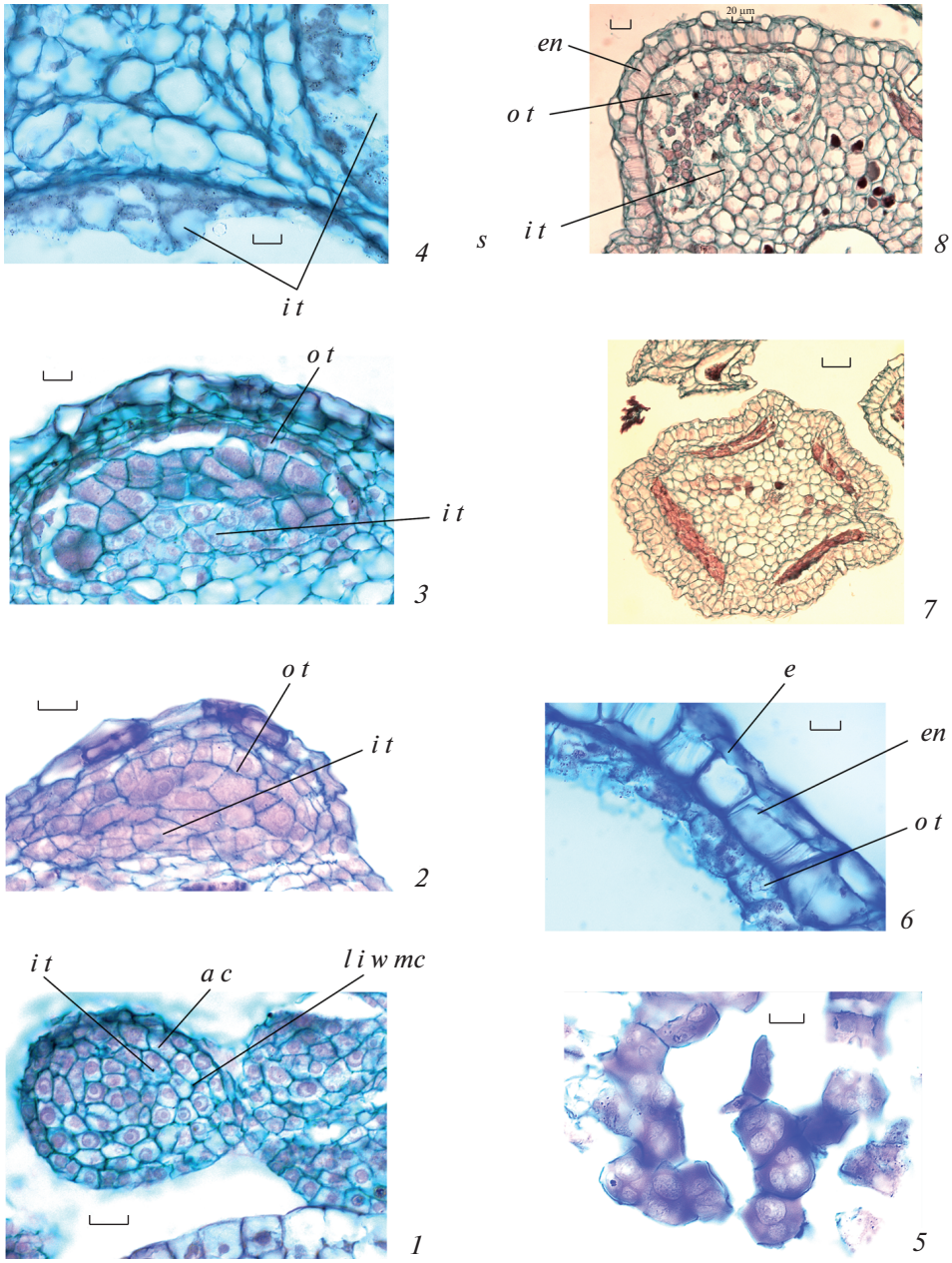

Рис. 5. Стадии развития пыльника у *Aeonium balsamiferum* (*1*, *3*, *5–8*) и *A. ciliatum* (*2*, *4*) (поперечные срезы).

1 – бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, образование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; *2*, *3* – сформированная стенка микроспорангия, клетки тапетума с внутренней и наружной сторон стенки различаются; *4* – строение клеток внутреннего тапетума на стадии тетрад микроспор; *5* – тетраэдральные тетрады микроспор; *6* – стенка микроспорангия с наружной стороны на стадии одиночных микроспор; *7*, *8* – аномалии в развитии пыльника во время микроспорогенеза, в клетках эндотеция уже сформировались фиброзные утолщения, в тапетуме наблюдается разрастание и образование крупных клеток во всех областях. *a c* – археспориальная клетка, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *i t* – внутренний тапетум, *l i w mc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *o t* – наружный тапетум. Масштабная линейка, мкм: *1–6* – 10, *7* – 50, *8* – 20.

Fig. 5. Anther formation in *Aeonium balsamiferum* (*1*, *3*, *5–8*) and *A. ciliatum* (*2*, *4*) (transverse sections).

1 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, formation of cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; *2*, *3* – formed microsporangium wall, the cells of the tapetum on the inner and outer sides of the wall are different; *4* – cell structure of the inner tapetum at the stage of microspore tetrads; *5* – tetrahedral tetrads of microspores; *6* – wall of microsporangium from the outside at the stage of free microspores; *7*, *8* – abnormalities in the anther development during microsporogenesis, fibrous thickenings have already formed in the endothecium cells, growth and formation of large cells in all areas in the tapetum are observed. *a c* – archesporial cell, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *i t* – inner tapetum, *l i w mc* – lateral initials of microsporangium wall, *o t* – outer tapetum. Scale bars, µm: *1–6* – 10, *7* – 50, *8* – 20.

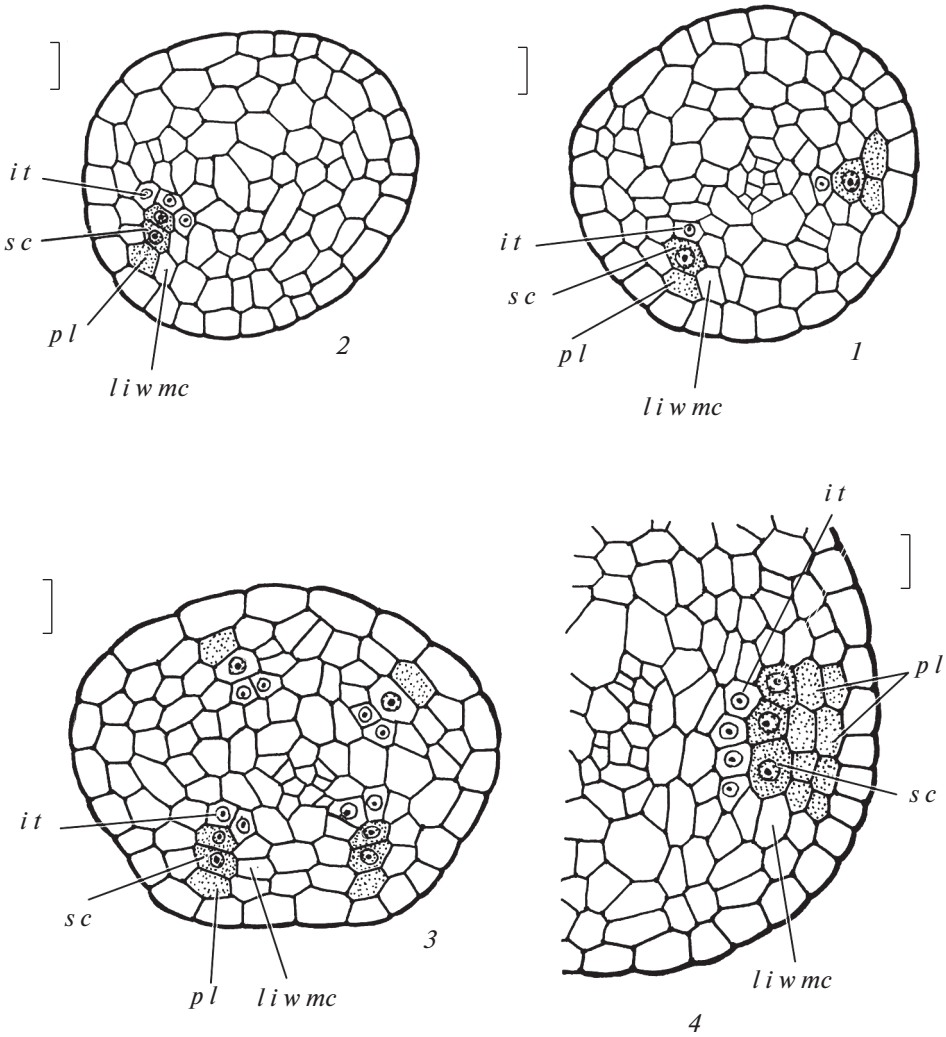

Рис. 6. Формирование пыльника в премейотический период развития у *Aeonium balsamiferum* (поперечные срезы).

1–3 – начальные стадии формирования стенки микроспорангия: деления центральной и латеральных инициалей микроспорангия, образование единого слоя вокруг спорогенных клеток, дифференциация внутреннего тапетума и париетальных слоев; *4* – образование двух париетальных слоев. *i t* – внутренний тапетум, *l i w mc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *p l* – париетальный слой, *s c* – спорогенная клетка. Масштабная линейка, мкм – 10.

Fig. 6. Anther formation during premeiotic period of development in *Aeonium balsamiferum* (transverse sections).

1–3 – early stages of microsporangium wall formation: dividing central and lateral initials of the microsporangium, arising of unite layer around sporogenous cells, differentiation of inner tapetum and parietal layers; *4* – formation of two parietal layers. *i t* – inner tapetum, *l i w mc* – lateral initials of microsporangium wall, *p l* – parietal layer, *s c* – sporogenous cell. Scale bar, μm – 10.

в стенке микроспорангия. Внутренний тапетум дифференцируется первым и образуется из клеток, которые возникают при делении центральных инициалей микроспорангия. Следующими появляются клетки латеральных областей тапетума, которые формируются из латеральных инициалей микроспорангия. Последними дифференцируются клетки наружного тапетума из клеток внутреннего париетального слоя.

У обоих видов клетки тапетума до мейоза вытянутые (рис. 8, *2*; 9, *2*, *3*). Но уже с началом микроспорогенеза хорошо видно, что у обоих видов наружный тапетум однослойный с одноядерными у *A. ciliatum* (рис. 9, *3*) и 2-ядерными у *A. balsamiferum* клетками (рис. 8, *2*). В дальнейшем эта тенденция сохраняется (рис. 9, *4*; 11, *1a*; 8, 3; 10, *1*, *2*). Следует отметить, что размер клеток увеличивается почти в 2 раза. Внутренний тапетум обычно 2–3-слойный на ранних стадиях развития (рис. 8, *2*; 9, *2*, *3*). Но после стадии тетрад микроспор обычно наблюдается 1-слойный, редко нерегулярно 2-слойный тапетум, при этом его клетки сильно увеличиваются в размерах, особенно у

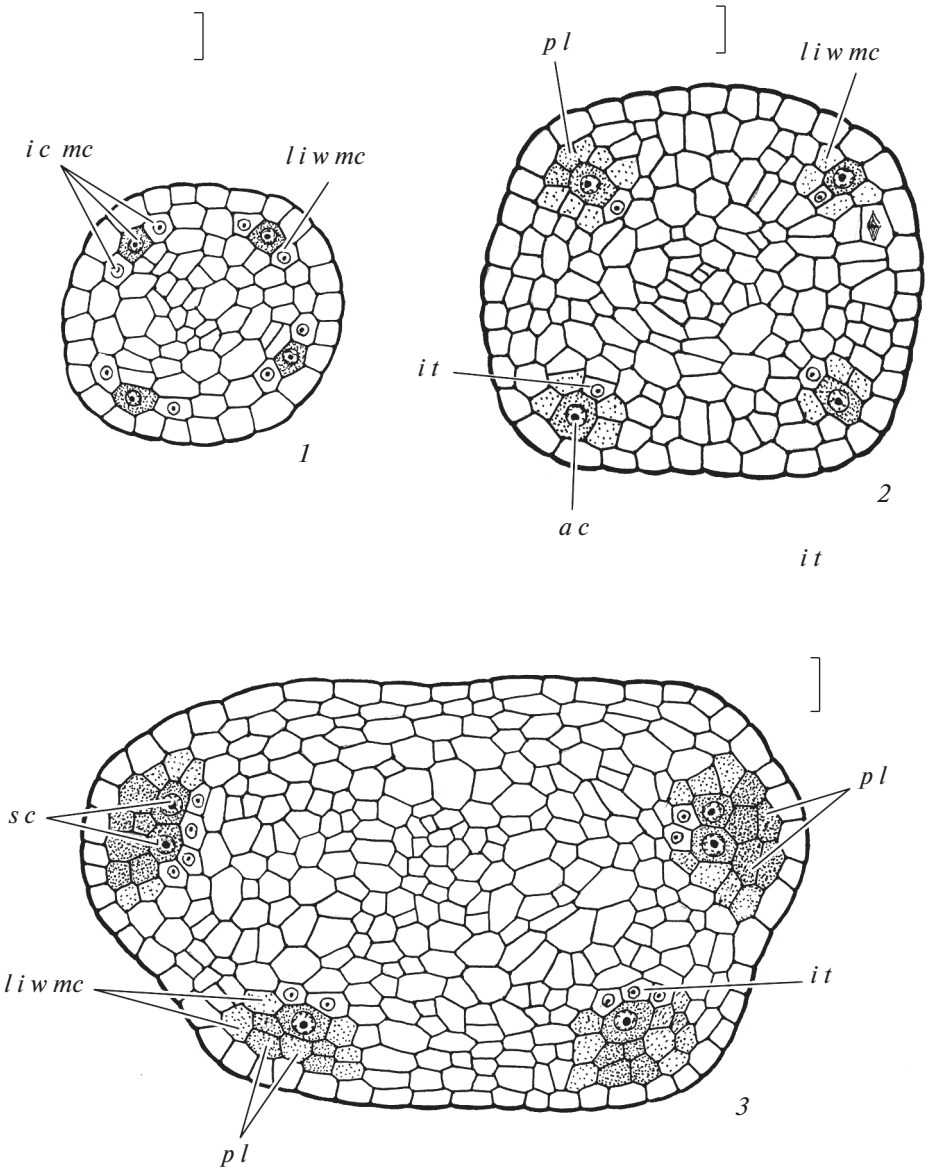

Рис. 7. Формирование пыльника в премейотический период развития у *Aeonium ciliatum* (поперечные срезы).

1 – бугорок пыльника, дифференциация инициалей микроспорангия; *2* – начальные стадии формирования стенки микроспорангия, образование археспориальных клеток, инициалей внутреннего тапетума и латеральных частей стенки; *3* – образование единого слоя вокруг спорогенных клеток, дифференциация внутреннего тапетума и париетальных слоев. *a c* – археспориальная клетка, *i c mc* – инициальные клетки микроспорангия, *i t* – внутренний тапетум, *l i w mc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *p l* – париетальный слой, *s c* – спорогенная клетка. Масштабная линейка, мкм – 10.

Fig. 7. Anther formation during premeiotic period of development in *Aeonium ciliatum* (transverse sections).

1 – anther primordium, differentiation of microsporangium initial cells; *2* – early stages of microsporangium wall formation, forming archesporial cells, initials of inner tapetum and lateral parts of wall; *3* – arising of unite layer around sporogenous cells, differentiation of inner tapetum and parietal layers. *a c* – archesporial cell, *i c mc* – initial cells of microsporangium, *i t* – inner tapetum, *l i w mc* – lateral initials of microsporangium wall, *p l* – parietal layer, *s c* – sporogenous cell. Scale bar, μm – 10.

A. balsamiferum – в 3–4 раза, напоминая по строению папилловидные. Уменьшение числа слоев клеток внутреннего тапетума, возможно, связано с тем, что дополнительные потенциальные слои преобразуются не в клетки тапетума, а в клетки средних слоев. Но оставшиеся клетки тапетума продолжают активно функционировать, вследствие чего они сильно увеличиваются в размерах.

У *A. ciliatum* клетки тапетума одноядерные, а у *A. balsamiferum* – 1–2-ядерные (рис. 5, *4*; 10, *1*, *2b*).

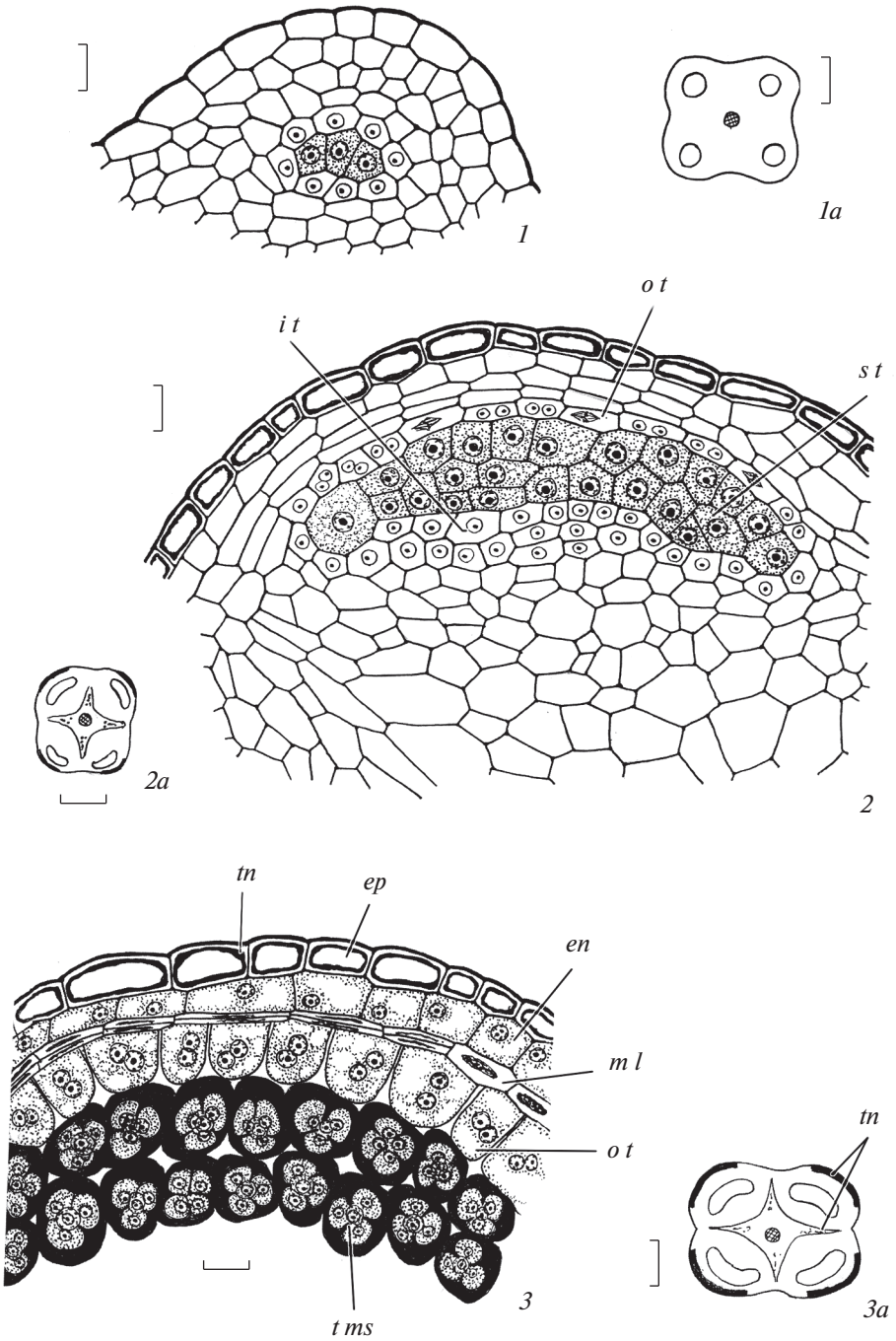

Рис. 8. Заключительные стадии формирования стенки микроспорангия в мейотический период у *Aeonium balsamiferum* (поперечные срезы).

1, *2* – формирующие деления в слоях стенки микроспорангия, по периферии клеток эпидермы начинается отложение танинов, видны различия в строении тапетума; *3* – стенка микроспорангия на стадии тетрад микроспор, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, также разрушаются клетки средних слоев. *1a* – 3a – схемы пыльника. *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *i t* – внутренний тапетум, *m l* – средний слой, *o t* – наружный тапетум, *s t* – спорогенная ткань, *t ms* – тетрада микроспор, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: *1–3* – 10, *1a* – 50, *2a* – 20, *3a* – 100.

Fig. 8. Last stages of microsporangium wall fornation during meiotic period in *Aeonium balsamiferum* (transverse sections).

1, *2* – forming divisions in the layers of the microsporangium wall, deposition of tannins begins along the periphery of epidermal cells, differences in the tapetum structure are visible; *3* – the microsporangium wall at the stage of microspore tetrads, the walls between the tapetum cells were destroyed, the cells of the middle layers were also destroyed. *1a–3a* – anther schemes. *en* – endothecium, *ep* – epiderm, *i t* – inner tapetum, *m l* – middle layer, *o t* – outer tapetum, *s t* – sporogenous tissue, *t ms* – tetrad of microspores, *tn* – tannins. Scale bars, μm: *1–3* – 10, *1a* – 50, *2a* – 20, *3a* – 100.

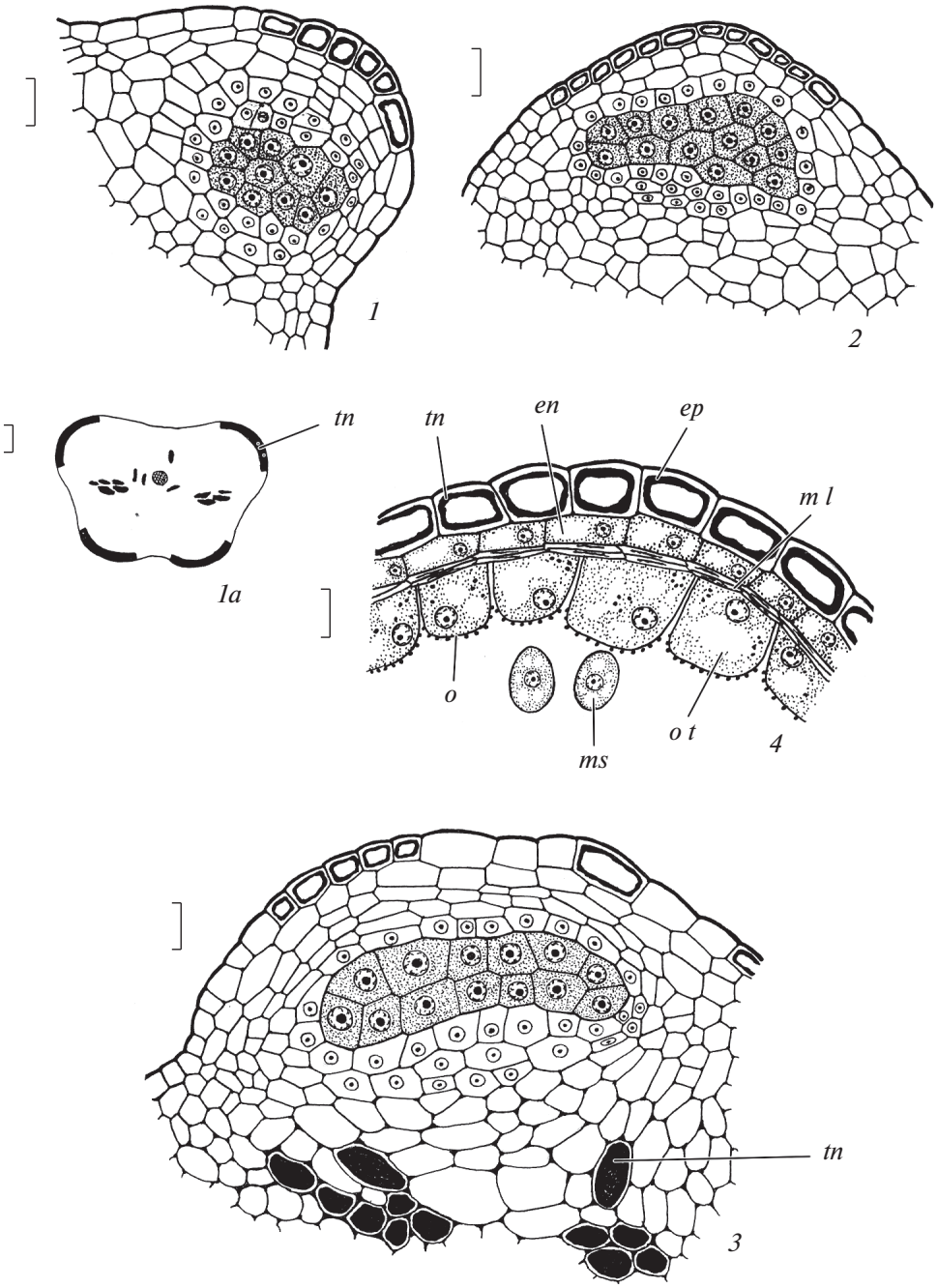

Рис. 9. Заключительные стадии формирования стенки микроспорангия в премейотический (*1*, *2*), мейотический (*3*) и в начале постмейотического (*4*) периодов у *Aeonium ciliatum* (поперечные срезы).

1–3 – формирующие деления в слоях стенки микроспорангия, по периферии клеток эпидермы начинается отложение танинов, видны различия в строении тапетума; *4* – стенка микроспорангия на стадии одиночных микроспор, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, также разрушаются клетки средних слоев, на внутренних мембранах тапетума орбикулы. *1a–3a* – схемы пыльника. *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *m l* – средний слой, *ms* – микроспора, *o* – орбикулы, *o t* – наружный тапетум, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: *1–4* – 10, *1a* – 20.

Fig. 9. Last stages of microsporangium wall fornation during premeiotic (*1*, *2)*, meiotic (*3*) and beginning of postmeiotic (*4*) periods in *Aeonium ciliatum* (transverse sections).

1–3 – forming divisions in the layers of the microsporangium wall, deposition of tannins begins along the periphery of epidermal cells, differences in the tapetum structure are visible; *4* – the microsporangium wall at the stage of single microspores, the walls between the tapetum cells were destroyed, the cells of the middle layers were also destroyed, the orbicules are formed at inner membranes of tapetum. *1a–3a* – anther schemes. *en* – endothecium, *ep* – epiderm, *m l* – middle layer, *ms* – microspore, *o* – orbicules, *o t* – outer tapetum, *tn* – tannins. Scale bars, μm: *1–4* – 10, *1a* – 20.

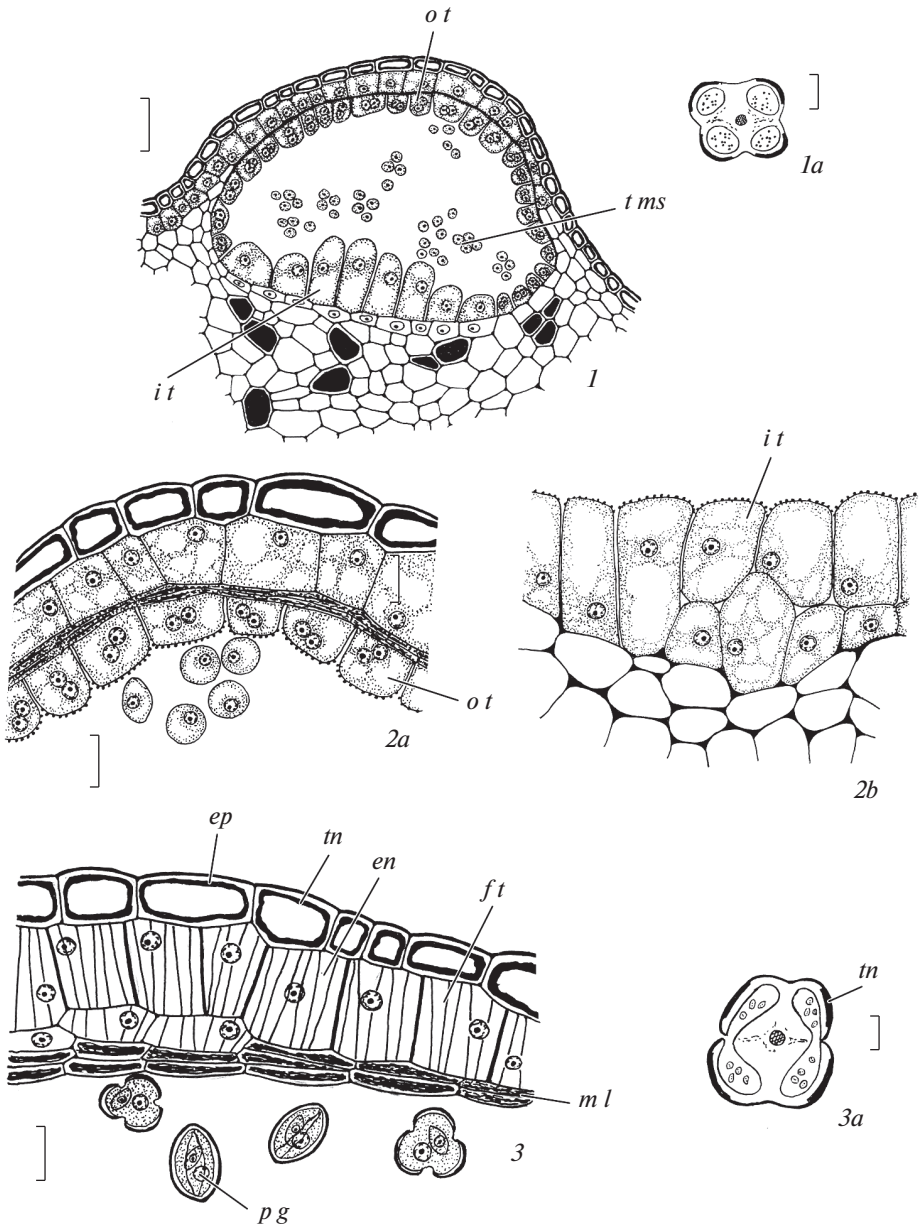

Рис. 10. Развитие пыльника в постмейотический период у *Aeonium balsamiferum* (поперечные срезы).

1 – стенка микроспорангия на стадии распада тетрад микроспор, видны различия в строении тапетума; *2a*, *2b* – стенка микроспорангия на стадии микроспор перед делением, видны различия в строении тапетума, *3* – стенка микроспорангия перед вскрыванием тек; *1a*, *3a* – схемы пыльника. *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *f t* – фиброзные утолщения, *i t* – внутренний тапетум, *m l* – средний слой, *o t* – наружный тапетум, *p g* - пыльцевое зерно, *t ms* – тетрада микроспор, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм – 20.

Fig. 10. Anther development during postmeiotic period in *Aeonium balsamiferum* (transverse sections).

1 – microsporangium wall at the stage of disintegration of microspore tetrads, differences in the tapetum structure are visible; *2a*, *2b* – microsporangium wall at the stage of microspores before division, differences in the tapetum structure are visible; *3* – microsporangium wall before dehiscence of thecae; *1a*, *3a* – schemes of anther. *en* – endothecium, *ep* – epiderm, *f t* – fibrous thickenings, *i t* – inner tapetum, *m l* – middle layer, *o t* – outer tapetum, *p g* – pollen grain, *t ms* – tetrad of microspores, *tn* – tannins. Scale bars, μm – 20.

Клетки тапетума сначала характеризуются плотной цитоплазмой, но затем происходит их вакуолизация. У обоих видов клетками тапетума на поздних стадиях развития выделяются глобулы полленкита (рис. 5, *4*, *6*; 9, *4;* 11, *1a*).

У изученных видов тапетум в премейотическом и мейотическом периодах характеризуется клеточной структурой. Однако уже на стадиях тетрад микроспор у *A. balsamiferum* (рис. 8, *3*) или одиночных микроспор у *A. ciliatum* (рис. 9, *4*)

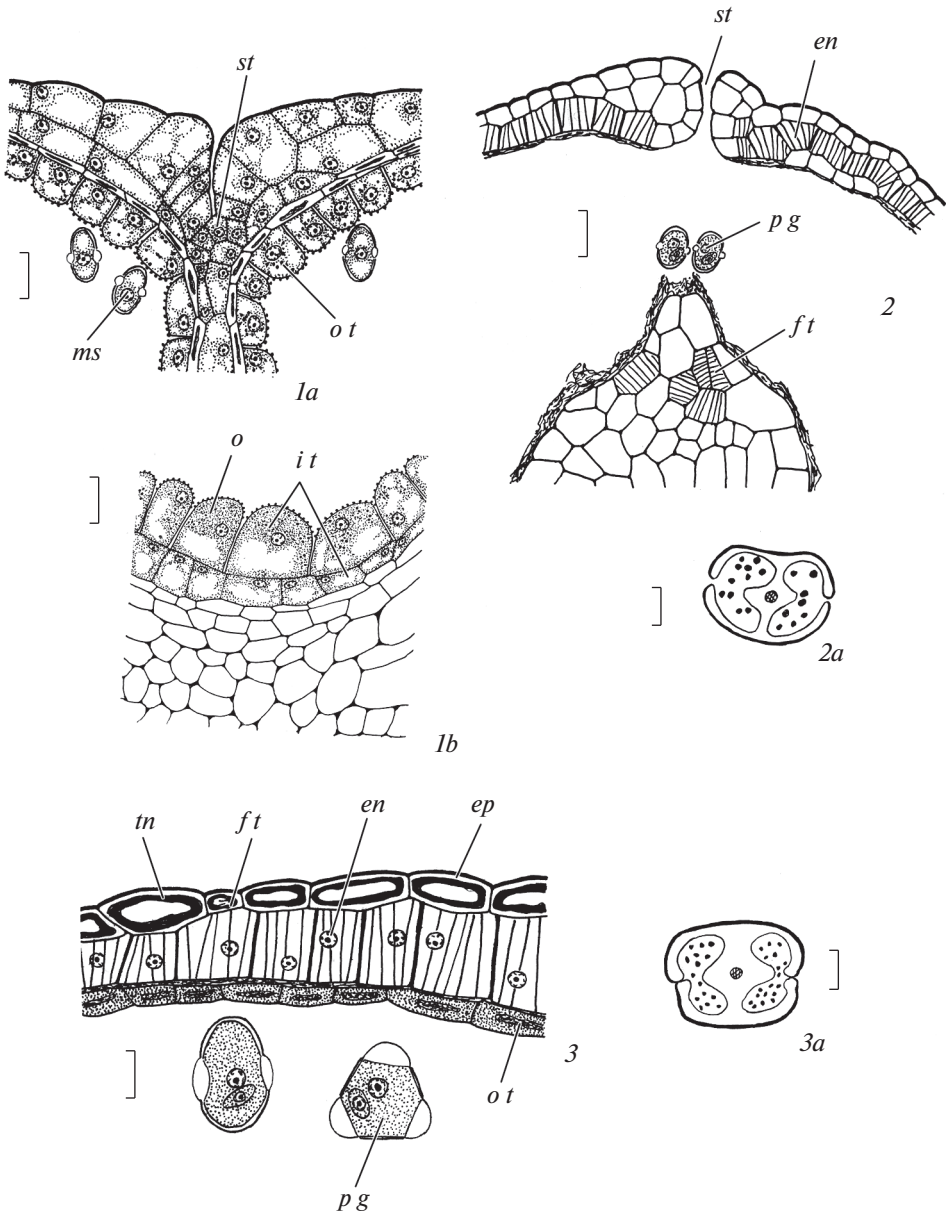

Рис. 11. Развитие пыльника в постмейотический период у *Aeonium ciliatum* (поперечные срезы).

1a, *1b* – стенка микроспорангия на стадии микроспор перед делением (*1a*) и во время формирования 2-клеточных пыльцевых зерен (*3*), видны различия в строении тапетума, *2* – стенка микроспорангия перед вскрыванием тек; *3* – вскрывание теки; *2a*, *3a* – схемы пыльника. *en* – эндотеций, *ep* – эпидерма, *f t* – фиброзные утолщения, *i t* – внутренний тапетум, *ms* – микроспора, *o* – орбикулы, *o t* – наружный тапетум, *p g* - пыльцевое зерно, *st* – стомиум, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: *1a*, *1b* – 10, *2*, *3* – 20, *2a*, *3a* – 200.

Fig. 11. Anther development during postmeiotic period in *Aeonium ciliatum* (transverse sections).

1a, *1b* – microsporangium wall at the stage of microspores before division, and during 2-celled pollen grain formation (*3*), differences in the tapetum structure are visible; *2* – microsporangium wall before dehiscence of thecae; *3* – dehiscence of theca. *2a*, *3a* – schemes of anther. *en* – endothecium, *ep* – epiderm, *f t* – fibrous thickenings, *i t* – inner tapetum, *ms* – microspore, *o* – orbicules, *o t* – outer tapetum, *p g* – pollen grain, *st* – stomium, *tn* – tannins. Scale bars, μm – 20.

стенки между клетками тапетума начинают разрушаться. Следует отметить, что процесс исчезновения клеточных стенок сопровождается выпячиванием образующихся протопластов внутрь полости микроспорангия, а на внутренних тапетальных мембранах начинают выявляться орбикулы (рис. 5, *4*, *6*; 8, *3*; 9, *4*; 10, *1*). У обоих видов протопласты сохраняются по краю полости микроспорангия, где разрушаются, причем их остатки с ядрами сохраняются почти до созревания

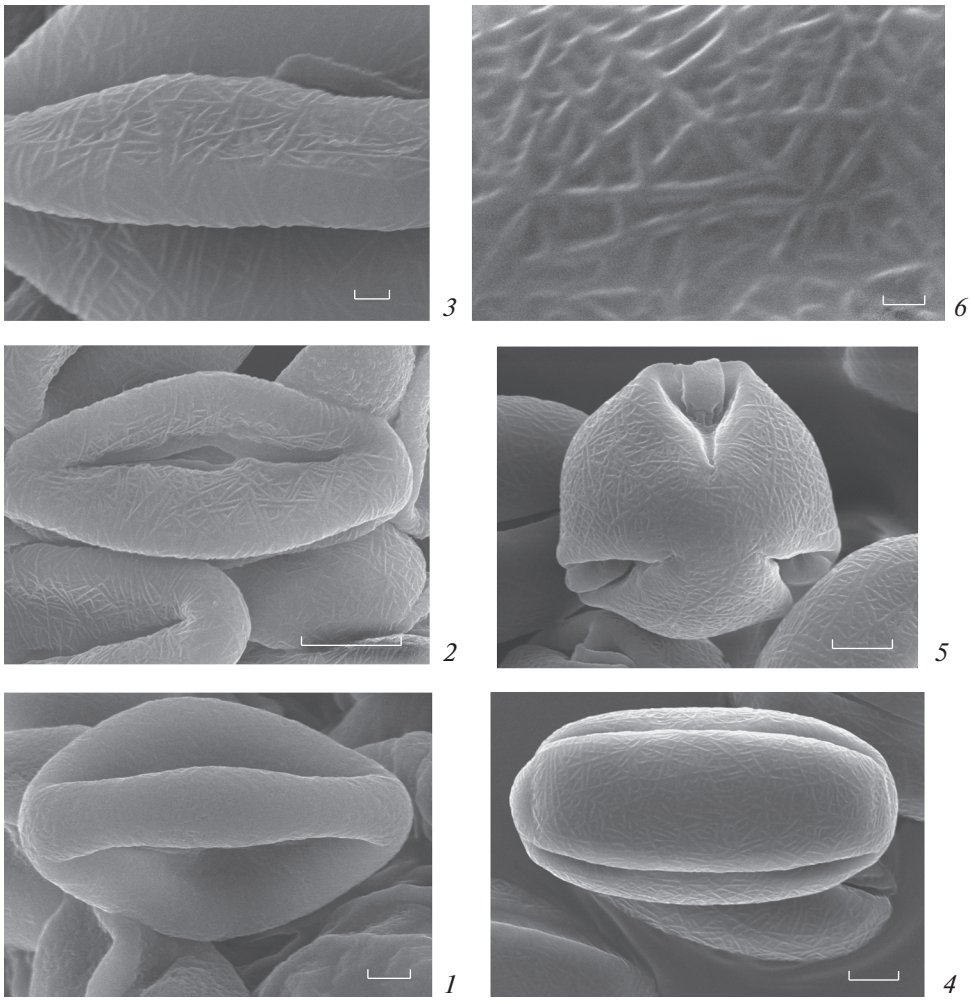

Рис. 12. Строение 3-бороздно-оровых пыльцевых зерен у *Aeonium balsamiferum* (*1–3*) и *A. ciliatum* (*4–6*).
1, *2*, *4*, *5* – вид пыльцевых зерен; *3*, *6* – поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка, мкм: *1* – 2, *2*, *4*, *5* – 5, *3*, *6* – 1.
Fig. 12. Structure of 3-colporate pollen grains in *Aeonium balsamiferum* (*1–3*) and *A. ciliatum* (*4–6*).
1, *2*, *4*, *5* – view of pollen grains; *3*, *6* – surface of pollen grain. Scale bars, μm: *1* – 2, *2*, *4*, *5* – 5, *3*, *6* – 1.

пыльника. Протопласты постепенно уменьшаются в размерах, а их содержимое лизирует. Таким образом, у обоих изученных видов выявлена вариация 2 париетального типа – амебоидный тапетум (Shamrov et al., 2019, 2021).

На стадии формирования тетрад микроспор выявлены аномалии в строении пыльника. Выявлены случаи, когда в клетках эндотеция преждевременно были сформированы фиброзные утолщения, а в тапетуме происходило разрастание и образование крупных клеток во всех его областях (рис. 5, *7*, *8*).

Вскрывание пыльника. Мы уже отмечали, что у обоих видов в апикальной части пыльника формируется клювовидная структура, напоминающая стомиум. У *A. balsamiferum* ей предшествует образование группы густоплазменных клеток (рис. 2, *2*), которые затем разрушаются и образуется полость, обьединяющая пространства обеих тек с пыльцой (рис. 2, *3*, *4*). Возникает пора через которую, как и через стомиум, высыпается пыльца. Перед открыванием края поры лишь сомкнуты, а в окружающих клетках эндотеция обнаруживаются фиброзные утолщения (рис. 2, *5*). Пора вскрывается подобно стомиуму (рис. 2, *4*). У *A. ciliatum* клетки связника между теками сохраняются, при этом полость не образуется, теки остаются свободными и пора не формируется. Поэтому пыльник у этого вида вскрывается только в области стомиума (рис. 3, *2–5*, *8*; 4, *3*, *4*).

Второй особенностью пыльника является необычное строение связника. Его форма характеризуется 4 лучами, между которыми находятся микроспорангии. У *A. ciliatum* последние имеют

округлую форму и, соответственно, септа между микроспорангиями тек оказывается протяженной (рис. 3, *4–6*). У *A. balsamiferum* микроспорангии овально-продолговатые, а септа оказывается очень короткой (рис. 4, *2–4*).

Вскрываются пыльники продольными щелями, лартрозно. Вскрывание – 2-фазное. Сначала разрушается перегородка между смежными гнездами, а также группа мелких клеток, входящих в стомиум (рис. 3, *4*; 4, *3*, *4*; 11, *1а*). С наружной стороны в области стомиума в клетках эндотеция не формируются фиброзные утолщения. Нижние части клеток эндотеция плотно смыкаются и, возможно, слипаются (рис. 3, *4*; 4, *3*, *6*; 10, 3). Затем происходит обезвоживание клеток эндотеция и их сжатие, подобно пружине, в результате укорачивания фиброзных утолщений. За счет этого уменьшаются размеры клеток эндотеция, которые в области стомиума отрываются друг от друга. Прохождение обеих фаз приводит к вскрыванию тек пыльника (рис. 11, *2*, *3*, *3а*), при этом вся стенка микроспорангия раскрывается наружу под углом 90° относительно щели теки (рис. 3, *8*).

Тетрады микроспор и пыльцевые зерна. Спорогенная ткань многослойная и располагается 2–3 тяжами клеток (рис. 9, *3*). У *A. balsamiferum* наблюдали образование 3 тяжей, при этом деления происходили со стороны внутреннего тапетума. Клетки двух внутренних возникающих тяжей спорогенных клеток позже становятся микроспороцитами и, соответственно, позже вступают в мейоз (рис. 8, *2*). Специально микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна у изученных видов не рассматривались. Они происходят, как у большинства представителей сем. Crassulaceae. В результате мейоза и последующих процессов цитокинеза (микроспорогенез симультанный) образуются преимущественно тетраэдральные тетрады гаплоидных микроспор (рис. 5, *5*; 8, *3*). Каждая микроспора и тетрада в целом окружены каллозой, которая постепенно резорбируется, а тетрады распадаются на отдельные микроспоры (рис. 10, *1*). Вскоре микроспоры делятся и формируются 2 клеточные пыльцевые зерна (рис. 10, 3; 11, *2*).

Зрелые пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические, с закругленными полюсами (рис. 12, *1–4*). Мезокольпиумы пыльцы ромбические, реже эллиптические (рис. 12, *5*). Пыльца небольших размеров, с полярной осью около 20–25 мкм. Апертуры сложные, состоят из внешней меридионально ориентированной борозды и внутренней экваториально расположенной оры. Борозды (экзоапертуры) длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, со слегка закругленными концами и более или менее ровными краями. Оры (эндоапертуры) у пыльцы большинства исследованных видов с нечеткими, часто неровными краями. Они небольшие, располагаются в центре борозд и не заходят за их границы. Скульптура струйчатая (рис. 12, *6*). С помощью электронного сканирующего микроскопа видно, что длина и ширина струй различаются, а их переплетения в разных направлениях образуют небольшие локальные углубления и возвышения. Наблюдались стерильные пыльцевые зерна, которые были меньших размеров, бедны цитоплазмой и часто деформированы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые изучены морфогенез андроцея, а также развитие и строение стенки пыльника у *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*. Полученные нами данные дополняют эмбриологическую характеристику сем. Crassulaceae (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009; Anisimova, 2016, 2020). Кроме того, нам удалось проследить самые ранние стадии развития микроспорангия еще до дифференциации археспория. Мы подтвердили имеющуюся точку зрения (Shamrov, 2008; Shamrov et al., 2019, 2020), согласно которой в субпидермальном слое развивающегося пыльника дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем париетальные и спорогенные клетки. У видов сем. Crassulaceae способ формирования стенки микроспорангия из клеток париетального слоя с наружной стороны обычно определяют как тип двудольных (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009), согласно представлениям Davis (1966), или центробежный тип, типовая вариация (Teryokhin et al., 2002). Поскольку у изученных нами видов во всех слоях стенки микроспорангия происходят дополнительные деления, приводящие к увеличению их числа, то тип формирования следует определять как центробежный, компликатная вариация (Shamrov et al., 2019, 2020).

Исследование позволило выявить сходство и различия в развитии и строении пыльника у *A. balsamiferum* и *A. ciliatum*. Черты сходства: 4-гнездный изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с надсвязником и 4-лучевым связником, стенка микроспорангия с дистальной стороны формируется по типу двудольных, сформированная стенка микроспорангия состоит из пяти слоев клеток (эпидермы, эндотеция, двух средних слоев и париетального тапетума), микроспорогенез – симультанный, тетрады микроспор – тетраэдральные, пыльцевые зерна – 2-клеточные. За счет дополнительных периклинальных делений клеток тапетум и эндотеций могут быть нерегулярно 2-слойными, а число средних слоев

может достигать 3. Таким образом, на отдельных этапах развития стенка микроспорангия может быть 6–7-слойной. В клетках эпидермы с дистальной стороны стенки микроспорангия по периферии большой вакуоли накапливаются танины. У обоих изученных видов выявлена вариация 2 париетального типа (амебоидный тапетум) и кольцевидный фиброзный слой с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити.

Наше исследование подтвердило результаты других авторов о поразительном однообразии и стабильности признаков морфологии пыльцы в сем. Crassulaceae (Hart, 1974; Sin et al., 2002; Grigorieva, Britski, 2001; Goncharova, 2006). Пыльцевые зерна исследованных нами видов из родов *Aeonium*, *Kalanchoe* и *Sedum* однотипны по строению и являются 3-бороздно-оровыми.

Различия между видами касаются строения соцветия и цветка. У *A. balsamiferum* цимозные соцветия представлены сложными монохазиями и дихазиями, а у *A. ciliatum* преимущественно сложными дихазиями. Андроцей чаще всего состоит из 16 или 18 тычинок у *A. balsamiferum* и 14 тычинок у *A. ciliatum*. У последнего вида на поверхности тычинки формируются железистые волоски. Микроспорангии у *A. ciliatum* имеют округлую форму, а у *A. balsamiferum* овально-продолговатую. Вследствие этого септа между микроспорангиями тек оказывается протяженной у *A. ciliatum* и очень короткой у *A. balsamiferum*. И хотя вскрывание тек пыльника у обоих видов является септицидным, у *A. balsamiferum* оно приближается к асептицидному, поскольку стомиум находится почти рядом со связником (Zhinkina, Evdokimova, Shamrov, 2022). Следует подчеркнуть, что у последнего вида пыльца может высыпаться как через стомиум, так и через апикальную пору (этот феномен обнаружен нами впервые у представителей сем. Crassulaceae), причем оба способа вскрывания тек осуществляются одновременно, что свидетельствует, вероятно, о большей специализации пыльника *A. balsamiferum* к опылению. Из других черт различий следует обратить внимание на особенности строения тапетума. Хотя наружный тапетум у обоих видов однослойный, его клетки одноядерные у *A. ciliatum* и 2-ядерные у *A. balsamiferum*. Внутренний тапетум обычно 1-слойный, редко нерегулярно 2-слойный тапетум, при этом его клетки увеличиваются в размерах в 2 раза у *A. ciliatum* и 3–4 раза у *A. balsamiferum* (у последнего напоминают по строению папилловидные клетки).

Данные сравнительно-эмбриологических и морфолого-анатомических исследований могут оказаться полезными для понимания эволюции структурных признаков тычинки, пыльника, гинецея и семязачатка в сем. Crassulaceae. Однако вопросы их использования определяются не только слабой изученностью большинства видов, но и неоднозначностью трактовки полученных молекулярно-генетических данных и их значительным несоответствием классическим системам родов этого семейства. Как уже отмечалось, ранее мы изучили развитие пыльника, семязачатка и гинецея у некоторых видов *Kalanchoe* и *Sedum*. Подведем промежуточный итог о значении полученных признаков для целей систематики и филогении.

При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов (ген mat K) в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад, среди которых особенно спорным является положение клад Aeonium, Crassula, Kalanchoe (Mort et al., 2010). Положение клад на древе семейства (от базальных до продвинутых) несколько различается по представлениям разных авторов: Crassula, Telephium, Sempervivum, Leucosedum, Acre, Aeonium, Kalanchoe (Mort et al., 2010; по данным Mort et al., 2001 и Ham, t'Hart, 1998) и Crassula, Kalanchoe, Telephium, Sempervivum, Aeonium, Leucosedum и Acre (Nikulin, Goncharov, 2017). Таким образом, изменилось положение клады Aeonium, особенно кардинально клады Kalanchoe – перенос клады из основания в верхнюю часть древа семейства. Клада Crassula в обеих системах занимает базальное положение.

На основании анализа последовательностей ITS рДНК подтверждена монофилия рода *Kalanchoe* и выявлены три основные линии развития (Goncharova, Goncharov, 2009). Полученные нами данные не противоречат имеющимся кладистическим построениям. Изученные виды *Kalanchoe laxiflora, K. tubiflora* мало отличаются друг от друга. Имеются некоторые количественные различия, но они не относятся к категории альтернативных, характеризующих разные линии рода: *K. tubiflora* – 2-слойные наружный интегумент и париетальная ткань, 2–3-слойный нуцеллярный колпачок, лишь в отдельных клетках семязачатка накапливаются танины; *K. laxiflora* – 3-слойные наружный и внутренний (последний только в основании) интегументы, 3-слойная париетальная ткань, 3–4-слойный нуцеллярный колпачок, в клетках наружной эпидермы наружного интегумента накапливаются танины. Ранее также не были выявлены существенные различия в строении мужских репродуктивных структур у видов *Kalanchoe*. Они касаются локализации танинов в клетках эпидермы и эндотеция стенки микроспорангия. У *K. laxiflora*, *K. tubiflora* и *K. rosei* Raym.-Hamet et H. Perrier танины обнаружены только в некоторых клетках эндотеция. У *K. nyikae* Engl.

они накапливаются как в клетках эндотеция, так и преимущественно в клетках эпидермы (Anisimova, 2016).

Филогенетическая структура *Sedum* остается также слабо изученной. Большинство его видов относятся к трибе *Sedeae*, находясь между кладами Leucosedum и Acre (в последнюю помещен *S. palmeri* S. Watson) (Nikulin, 2017). *S. kamtschaticum* Fisch. (=*Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) был отнесен к другой кладе Telephium (Ham, 1995). При изучении пыльника было показано, что различия между этими видами касаются, главным образом, временных характеристик специализации клеток стенки микроспорангия (строения эпидермы, эндотеция и тапетума). Весь протопласт эпидермальных клеток у *S. kamtschaticum* заполнен танинами, а у *S. palmeri* танины выявляются в виде отдельных глобул. У *S. kamtschaticum* специализация клеток эндотеция становится заметной после стадии тетрад микроспор, тогда как у *S. palmeri* – лишь в период созревания пыльцевых зерен. Несмотря на то, что тапетум у обоих видов париетальный, особенности его реорганизации в постмейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация (вариация 2 – амебоидный тапетум), а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (вариация 1 – типичный париетальный тапетум) (Anisimova, 2020). Среди признаков строения гинецея и семязачатка следует отметить следующие черты различия: у *S. kamtschaticum* – наряду с 5-членными обнаружены 6-членные цветки, отложение танинов происходит в клетках как наружной, так и внутренней эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 3–5, семязачатки геми-кампилотропные, с 6–7-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва; у *S. palmeri* – наряду с 5-членными выявлены 4-членные цветки, отложение танинов происходит только в клетках наружной эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 10–12, семязачатки гипертропные, с 2–3-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва (Anisimova, Shamrov, 2021a, b). Сравнительный анализ строения гинецея и семязачатка у видов *Sedum* и *Kalanchoe* свидетельствует о том, что наличие массивного нуцеллуса в базальной области и типичных анатропных семязачатков у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora*, по сравнению с изученными представителями *Sedum* (менее массивный нуцеллус и формирование более специализированных гипертропных и геми-кампилотропных семязачатков), не противоречит мнению авторов о суббазальном положении клады Kalanchoe на филогенетическом древе семейства Crassulaceae (Nikulin, Goncharov, 2017). С другой стороны, различия в организации гинецея и семязачатка между видами *Sedum* показывают более высокое положение *S. palmeri* (в верхушечной кладе Acre), чем *S. kamtschaticum* (в срединной кладе Telephium).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании анализировались особенности развития пыльника. Поэтому эмбриологическое сравнение будет касаться только его признаков. Из изученных нами представителей сем. Crassulaceae наибольшее сходство в строении пыльника обнаружено между родами *Aeonium* и *Sedum*. Базовые признаки семейства, связанные с процессами репродукции, не учитываются. К ним относятся: тетраспорангиатный пыльник, симультанный микроспорогенез, преимущественно тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна. К другим чертам сходства относятся следующие: изобилатеральный (на поперечном срезе) пыльник с надсвязником, 4-лучевым связником и кольцевидным фиброзным слоем с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити; пыльцевые зерна однотипны по строению – 3-бороздно-оровые, поверхность – струйчатая. Полученные данные не противоречат кладистическим построениям, свидетельствующим о том, что виды полифилетического рода *Sedum* включаются в состав триб Aeonieae, Semperviveae и Sedeae. Изученные виды *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum*, входящие в Aeonium-кладу, занимают промежуточное положение между кладами Telephium (*Sedum kamtschaticum*) и кладой Acre (*S. palmeri*) (Nikulin, 2017; Nikulin, Goncharov, 2017).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А.И. Герцена) (описание результатов исследования). Авторы благодарны Е.Д. Петровой, Е.Л. Романовой за возможность сбора материала и ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно У *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Бот. журн. 101 (12): 1378–1389.

[Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинецея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Бот. журн. 103 (6): 675–694. https://doi.org/10.1134/S0006813618060017

[Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Бот. журн. 105 (11): 1093–1110. https://doi.org/10.31857/S0006813620090021

[Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021a. Строение гинецея и семязачатка *у Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Бот. журн. 106 (4): 50–68. https://doi.org/10.31857/S000681362104002

[Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2021b. Сравнительный анализ строения гинецея и семязачатка у некоторых видов *Sedum* и *Kalanchoe* (Crassulaceae). – Бюл. ГБС. 4: 31–39. https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097

Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.

[Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.

[Goncharova, Goncharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.). – Молекулярная биология. 43 (5): 856–865.

[Grigorieva, Britski] Григорьева В.В., Брицкий Д.А. 2001. Морфология пыльцы представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae). – В кн.: Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 22–25.

Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. – Pollen and Spores. 16 (4): 373–387.

Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. Chapter 2. – In: Evolution and systematics of the Crassulaceae (Eds Henk't Hart and Uts Eggli. Leiden. P. 16–29.

Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. – Am. J. Bot. 85: 123–134.

[Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.

Mes T.H.M., van Brederode J., 't Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. – Bot. Acta 109: 477–491.

Mes T.H.M., Wijers G.-J., 't Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x

Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. – Am. J. Bot. 88: 76–91.

Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.

[Nikulin] Никулин В.Ю. 2017. Филогенетические отношения в роде *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) и близких ему родах на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 114 с.

[Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. – Бот. журн. 102 (3): 309–328.

[Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae–Tremandraceae. Л. С. 29–34.

[Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.

[Shamrov] Шамров И.И. 2008. Формирование спорангиев высших растений. – Бот. журн. 93 (12): 1817–1845.

[Shamrov, Anisimova, Babro] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. – Бот. журн. 104(7): 1001–1032. https://doi.org/10.1134/S0006813619070093

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9 (2): 1–10. https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. Tapetum types and forms in angiosperms. - Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. 2021. – 75 (3): 167–179. https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026

Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32 (4): 345–360.

Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.

[Zhinkina, Evdokimov, Shamrov] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е., Шамров И.И. 2022. Особенности строения пыльника у *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). – Бот. журн. 107 (3): 287–301. https://doi.org/10.31857/S0006813621120115

ANTHER WALL FORMATION IN *AEONIUM BALSAMIFERUM* AND *A. CILIATUM* (CRASSULACEAE)

G. M. Anisimova[a,#] and I. I. Shamrov[a,b,##]

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

[b] *Herzen State Pedagogical University of Russia*
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

[#]*e-mail: galina0353@mail.ru*

[##]*e-mail: ivan.shamrov@gmail.com*

The study has revealed similarities and differences in the anther development and structure in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum*. The similarities are: the microsporangium wall on the distal side is formed following dicot type, the wall of the microsporangium consists of five layers of cells (epiderm, endothecium, two middle layers and parietal tapetum), microsporogenesis is simultaneous, tetrads of microspores are tetrahedral, pollen grains are 2-celled. Tannins accumulate in the cells of the connective tissue and epiderm on the distal side of the microsporangium wall. Revealed in epy both species, was variation 2 of the parietal type, i.e. an amoeboid tapetum, and an annular fibrous layer on the inner side of the connective in its lower region, where the anther and filament are not fused.

The differences between the species concern the structure of the inflorescence and flower. Cymose inflorescences in *A. balsamiferum* are represented by both compound monochasia and dichasia, while in *A. ciliatum* predominantly by compound dichasia. The androecium in *A. balsamiferum* most often consists of 16 or 18 stamens, and that in *A. ciliatum* – of 14 stamens with glandular hairs on their surfaces. Microsporangia are rounded in *A. ciliatum*, and oval-oblong in *A. balsamiferum*. As a result, the septum between microsporangia is extended in *A. ciliatum* and very short in *A. balsamiferum*. In the latter species, pollen can spill out through both the stomium and the apical pore (we first discovered this phenomenon in the family Crassulaceae), and both modes of opening the thecae are simultaneous, that probably indicates a greater specialization for pollination in the anther of *A. balsamiferum*. Although the outer tapetum is single-layered in the both species, its cells are uninuclear in *A. ciliatum* and 2-nuclear in *A. balsamiferum*. The inner tapetum is usually 1-layered, rarely irregularly 2-layered, its cells increasing size 2 times in *A. ciliatum* and 3–4 times in *A. balsamiferum* (in the latter, they resemble papilloid cells in structure).

The greatest similarity in anther structure was found between the genera *Aeonium* and *Sedum*. This includes the following: an isobilateral (on a transverse section) anther with an epiconnective, a 4-beamed connective, and an annular fibrous layer on the inner side of the connective in the lower region, where there is no fusion of the anther and filament; pollen grains are of the same type in structure – tricolporate, their surface is striated. The data obtained do not disagree with existing cladistic constructions suggesting that the species of a polyphyletic genus *Sedum* are distributed among the tribes Aeonieae, Semperviveae, and Sedeae. The studied species *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum*, falling into the Aeonium clade, take an intermediate position between the Telephium clade (*Sedum kamtschaticum*) and the Acre clade (*S. palmeri*).

Keywords: androecium, anther, microsporangium wall, Crassulaceae, *Aeonium*, *Aeonium balsamiferum*, *A. ciliatum*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and discussion of results), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, No. 34.29.01 – description of the study results).

The authors are grateful to E.D. Petrova and E.L. Romanova for valuable advice and assistance when carrying out the work.

REFERENCES

Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101 (12): 1378–1389 (In Russ.).

Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2018. Gynoecium and ovule morphogenesis in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 103 (6): 675–694 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813618060017

Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105 (11): 1093–1110 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813620090021

Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021a. Gynoecium and ovule structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae) – Bot. Zhurn. 106 (4): 50–68 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S000681362104002

Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2021b. Comparative analysis of gynoecium and ovule structure in some species of Sedum and *Kalanchoe* (Crassulaceae). – Bull. Main Bot. Gard. 4: 31–39 (In Russ.). https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097

Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.

Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).

Goncharova S.B., Goncharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43 (5): 856–865 (In Russ.).

Grigorieva V.V., Britski D.A. 2001. Pollen morphology of representatives of subfamily Sedoideae (Crassulaceae). – In: Problems of modern palynology. Proc. XIIIth Russian palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 22–25 (In Russ.).

Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. Chapter 2. – In: Evolution and systematics of the Crassulaceae (Eds Henk't Hart and Uts Eggli. Leiden: Buckhuys Publisher. P. 16–29.

Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. – Am. J. Bot. 85: 123–134.

Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. – Pollen and Spores. 16 (4): 373–387.

Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).

Mes T.H.M., van Brederode J., 't Hart H. 1996. Origin of the woody Macaronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. – Bot. Acta 109: 477–491.

Mes T.H.M., Wijers G.-J., 't Hart H. 1997. Phylogenetic relationships in *Monanthes* (Crassulaceae) based on morphological, chloroplast and nuclear DNA variation. – J. Evol. Biol. 10: 193–216. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1997.10020193.x

Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. – Am. J. Bot. 88: 76–91.

Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Schumannia 6. Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.

Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae–Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).

Nikulin V.Yu. 2017. Phylogenetic connections in *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) and related genera on the basis of comparison of nucleotid sequence of nuclear and chloroplast DNA: Dis. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).

Nikulin V.Yu., Gontcharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. – Bot. Zhurn. 102 (3): 309–328 (In Russ.).

Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).

Shamrov I.I. 2008. Formation of sporangia in higher plants. – Bot. Zhurn. 93 (12): 1817–1845 (In Russ.).

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. – Bot. Zhurn. 104 (7): 1001–1032 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813619070093

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9 (2): 1–10. https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. – Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. 75 (3): 167–179. https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026/

Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32 (4): 345–360.

Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA, Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.

Zhinkina N.A., Evdokimova E.E., Shamrov I.I. 2022. Specific anther structure in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). – Bot. Zhurn. 107 (3): 287–301 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813621120115

EDN: CQSKTC
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 582–593

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

О НОВЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ РОДА *AULACOSEIRA* (BACILLARIOPHYTA) ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ

© 2022 г. С. И. Генкал

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Борок, п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия
e-mail: genkal@ibiw.ru

Поступила в редакцию 30.10.2020 г.
После доработки 26.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

Изучение морфологических особенностей панциря представителей рода *Aulacosiera* по изображениям из иконотеки собранного в России материала выявило более широкую изменчивость количественных (диаметр створки и высота ее загиба, отношение высоты загиба к диаметру створки, число штрихов и ареол в 10 мкм,) и качественных (расположение ареол на лицевой части створки и ее загибе) признаков. Проведенная ревизия позволила идентифицировать новые для флоры России виды, *A. scalaris* и *A. pusilla*, впервые оценить ряд морфологических признаков (размер кольцевидной диафрагмы, длину и форму шипов) и расширить диагнозы этих видов. Полученные данные позволили также уточнить систематическое положение известных для России *A. subarctica* и *A. subborealis,* их экологию и распространение в России, свести в синонимику *A. stevensiae.*

Ключевые слова: Bacillariophyta, *Aulacoseira subarctica*, *A. subborealis*, *A. scalaris*, *A. pusilla*, *A. stevensiae*, морфология, таксономия, распространение, экология, электронная микроскопия, новые для флоры России виды

DOI: 10.31857/S0006813622060059

В одной из первых отечественных систематических сводок по диатомовым водорослям приводится 25 современных видов, разновидностей и форм рода *Melosira* C. Agardh. (Opredelitel.., 1951). Позднее большинство представителей этого рода были переведены в род *Aulacoseira* Thwaites (Simonsen, 1979). Через 40 лет этот список был уточнен – 15 видов, разновидностей и форм *Aulacoseira* (Davydova, Moiseeva, 1992), но в этой обобщающей работе были неточности, например, на СЭМ-иллюстрациях *A. distans* var. *alpigena* (Grunow) Simonsen и *A. italica* (Kützing) Simonsen представлены *A. subarctica* (O. Müller) Haworth (Davydova, Moiseeva, 1992: табл. 60, рис. 2–4; 61, рис. 14, 16, 17). Для сравнения, для Европы приводится 28 таксонов этого рода (Krammer, Lange-Bertalot, 1991), но в цитируемой монографии также имеются ошибки в определении – на СЭМ-иллюстрациях *A. distans* приведены микрофотографии *A. scalaris* (Grunow) Houk, Klee et Passauer, *A. italica* и *A.* sp. (неизвестный вид). В последние годы были описаны новые для науки виды и приведены новые таксоны для флоры России, что позволило уточнить и расширить список представителей рода *Aulacoseira*: к настоящему времени известно в совокупности 23 вида (Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2011, 2015; Kharitonov, Genkal, 2012; Kulikovskiy et al., 2016; Chudaev, Gololobova, 2016; Genkal, Yarushina, 2018). Вместе с тем некоторые из них, а также таксоны, приведенные на иллюстрациях ряда публикаций (Gibson et al., 2003; Houk, Klee, 2007; Genkal, Kulikovskiy, 2009; Houk et al., 2017), требуют уточнения систематического положения, например, *A. subarctica* и *A. subborealis*.

Разновидность *Melosira italica* var. *subborealis* Nygaard была описана из осадков озера Gribs (Nygaard, 1956) и затем на основе сходства с *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) Haworth переведена в род *Aulacoseira* в качестве формы (Haworth, 1988). Позднее *A. subarctica* f. *subborealis* (Nygaard) Haworth получила видовой статус – *A. subborealis* (Nygaard) Denys, Muylaert et Krammer, поскольку были обнаружены отличительные признаки этой формы от *A. subarctica* в морфологии (меньшая длина шипов, ареолированная поверхность лицевой части створки, невысокий загиб створки, расположение двугубого выроста) и экологии (Denys et al., 2003). Немного позднее были опубликованы диагнозы других сходных по морфологии видов *A. pusilla* и *A. scalaris* (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2017). Надо отметь, что изображения именно этих видов приводятся в качестве иллюстраций диагноза *A. subborealis* (Denys et al., 2003). Су-

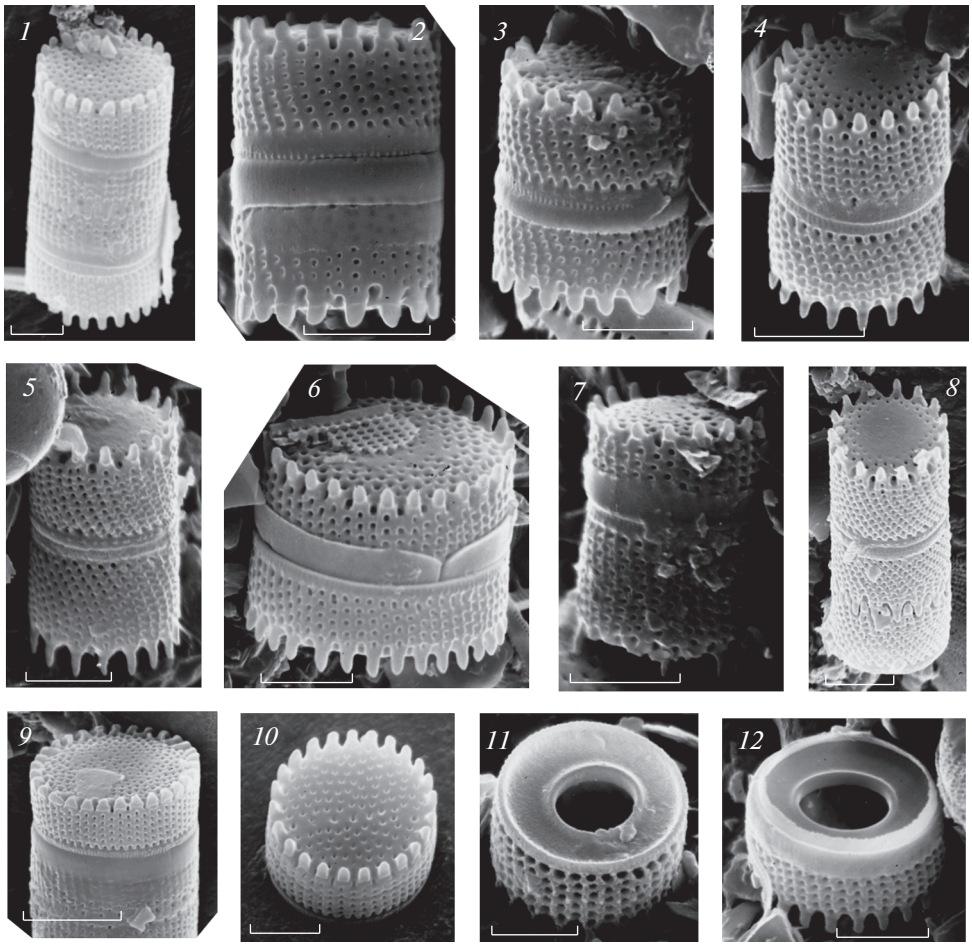

Рис. 1. *Aulacoseira scalaris*. *1–9* – панцирь; *10* – створка с наружной поверхности; *11*, *12* – кольцевидная диафрагма. Масштаб: *1–8*, *10–12* – 5 мкм; *9* – 10 мкм.

Fig. 1. *Alacoseira scalaris*. *1–9* – frustule; *10* – external view of the valve; *11*, *12* – ringleist. Scale bars: *1–8*, *10–12* – 5 μm; *9* – 10 μm.

ществует другая точка зрения на систематическое положение *A. subarctica* f. *subborealis*: форма не имеет самостоятельного таксономического ранга и является морфотипом *A. subarctica* (Gibson et al., 2003; Genkal, Kulikovskiy, 2009; Popovskaya et al., 2011). В результате появилась неоднозначная трактовка видов этого комплекса. В современном понимании формы определенные ка*к A. subarctica* (Genkal, Yarushina, 2002; Gibson et al., 2003; Genkal, Golokolenova, 2008; Genkal, Belyaeva, 2011; Genkal, Trifonova, 2009, 2011; Genkal et al., 2011; Popovskaya et al., 2011; Genkal, Romanov, 2012; Genkal, Lepskaya, 2013; Genkal, Okhapkin, 2013; Genkal, Kulikovskiy, 2014; Shcherbak et al., 2018), *A. subborealis* (Genkal, Popovskaya, 2008) и *A.* sp. (Genkal, Popovskaya, 2003), относятся к *A. pusilla* (Houk et al., 2017). Формы, определенные как *A. subborealis* (Genkal, Komulaynen, 2008; Genkal, Denisov, 2016), *A. subarctica* (Gibson et al., 2003; Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2015) и *A. tenuior* (Genkal, Trifonova, 2001; 2006), относятся к *A. scalaris* (Houk et al., 2017).

Вместе с тем известно достаточно много форм, которые определены только до рода и требуют дальнейших исследований (Genkal, Po-povskaya, 2003; Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2011, 2015; Genkal, Yarushina, 2018).

Цель работы – анализ морфологических и экологических особенностей *A. subarctica* и сходных видов *A. subborealis, A. pusilla, A. scalaris*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили негативы из иконотеки автора с изображением створок, определенных ранее как *A. subarctica* и *A. subborealis*. Изображения получены в процессе изучения многочисленных водоемов и водотоков европейской части России, Урала, Сибири и Дального Востока (Genkal, Trifonova, 2001, 2006; 2009, 2011; Genkal, Yarushina, 2002; Genkal, Golokolenova, 2008;

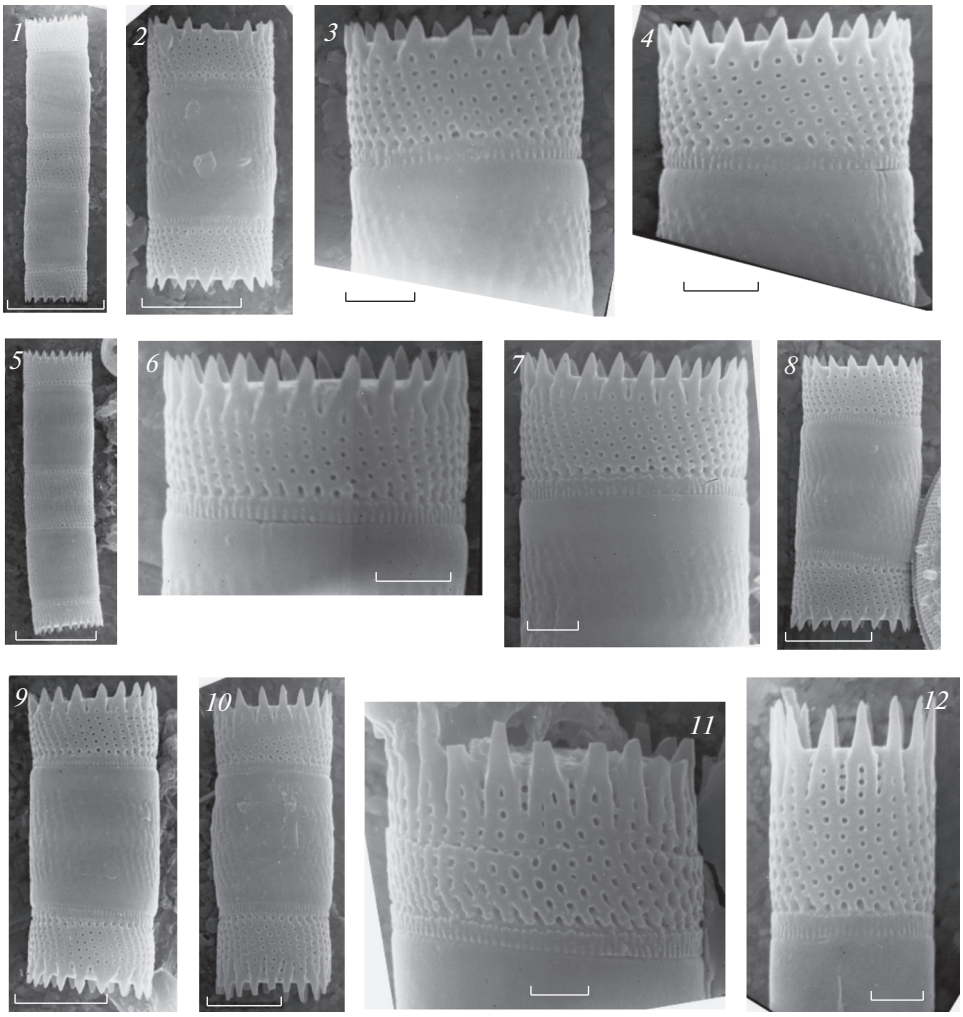

Рис. 2. *Aulacoseira pusilla* (*1–10*); *A. subarctica* (*11*, *12*). *1*, *3*, *4* – колония и ее концевые створки; *2*, *8–10* – колонии; *5–7* – колония и ее концевые створки; *11*, *12* – створки с наружной поверхности. Масштаб: *1*, *5* – 10 мкм; *2*, *8–10* – 5 мкм; *3*, *4*, *6*, *7*, *11*, *12* – 10 мкм.

Fig. 2. *Aulacoseira pusilla* (*1–10*); *A. subarctica* (*11*, *12*). *1*, *3*, *4* – colony and its end valves; *2*, *8–10* – колонии; *5–7* – colony and its end valves; *11*, *12* – external view of the valve. Scale bars: *1*, *5* – 10 μm; *2*, *8–10* – 5 μm; *3*, *4*, *6*, *7*, *11*, *12* – 10 μm.

Genkal, Komulaynen, 2008; Genkal, Popovskaya, 2008; Genkal, Lepskaya, 2013; Genkal, Belyaeva, 2011; Genkal et al., 2011; Popovskaya et al., 2011; Genkal, Romanov, 2012; Kharitonov, Genkal, 2012; Genkal, Lepskaya, 2013; Genkal, Okhapkin, 2013, 2015; Genkal, Kulikovskiy, 2014; Genkal, Denisov, 2016; Genkal, Yarushina, 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Раннее при определении водорослей к *A. subborealis* согласно диагнозу (Denys et al., 2003: Figs 16, 18–24) относились формы с невысоким загибом створки, небольшими, заостренными или конусовидными с широким основанием или притупленными шипами и продольными спиральными или прямыми рядами ареол на загибе створки (Genkal, Kulikovskiy, 2009). Была показана значительная изменчивость и перекрывание основных количественных диагностических признаков между *A. subarctica* и *A. subborealis*, отмечено отсутствие гиатуса между этими видами по этим признакам и экологии, что послужило основанием для сведения последнего вида в синонимику к *A. subarctica* (Genkal, Kulikovskiy, 2009). В недавно вышедшей монографии на СЭМ-иллюстрациях *A. subborealis* шипы очень короткие (Houk et al., 2017: Plate 141, Figs 13–18) по сравнению с таковыми, приведенными на микрофотографиях авторами этого вида (Denys et al., 2003: Figs 16, 18–22, 24). При проведении настоящего исследования мы ориентировались на публикацию V. Houk et al. (2017) и не смогли идентифицировать наши формы как *A. subborealis*; они были отнесены к *A. scalaris* и *A. pusilla* (табл. 1). Здесь следует отметить тот момент, что определенную

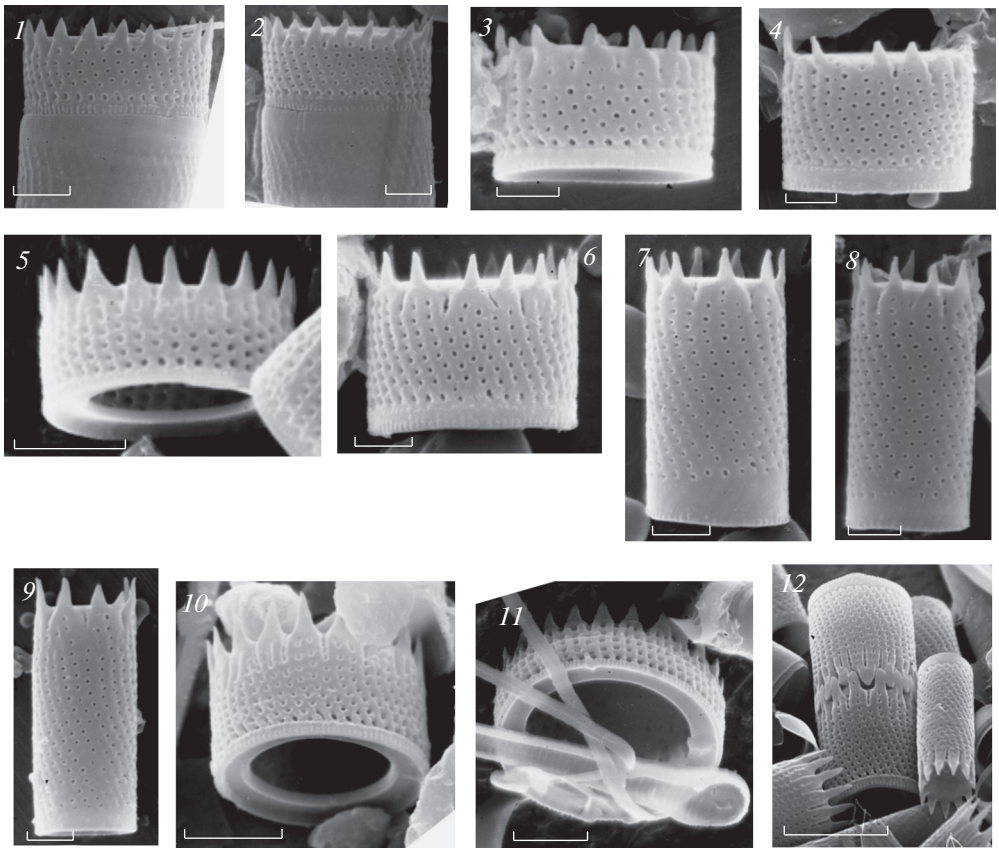

Рис. 3. *Aulacoseira pusilla* (*1–6*, *10*, *11*); *A. subarctica* (*7–9*), *Aulacoseira* species (*12*). *1*, *2* – концевые створки одной колонии; *3–9*, *12* – створки с наружной поверхности; *10*, *11* – створки с наружной поверхности, кольцевидная диафрагма. Масштаб: *1–4*, *6*, *8*, *9* – 10 мкм; *5*, *7*, *10*, *11* – 5 мкм; *12* – 10 мкм.

Fig. 3. *Aulacoseira pusilla* (*1–6*, *10*, *11*); *A. subarctica* (*7–9*), *Aulacoseira* species (*12*). *1*, *2* – end valves of one colony; *3–9*, *12* – external view of the valve; *10*, *11* – external view of the valve, ringleist. Scale bars: *1–4*, *6*, *8*, *9* – 10 µm; *5*, *7*, *10*, *11* – 5 µm; *12* –10 µm.

путаницу вносит публикация V. Houk et al. (2017). В частности, иллюстрации к *A. subborealis* в работе V. Houk et al. (2017: Plate 141, Figs 13, 15–17) приводятся в работе V. Houk et al. (2007: Tab. LXVII, Figs 10, 11, LXVIII, Figs 1, 3) к описанию *A. pusilla*, которые ему не соответствуют (Tuji, Houki, 2004: Figs 101–105).

Aulacoseira scalaris (рис. 1). Наши данные по диаметру створки и ее загибу в целом совпадают с литературными, за исключением бóльшего значения диаметра створки и диапазона изменчивости высоты загиба створки (табл. 1). В опубликованных диагнозах отсутствуют данные по отношению высоты загиба створки к диаметру створки, а число рядов ареол и ареол в 10 мкм ряда приводятся в виде фиксированных значений без диапазонов изменчивости (табл. 1). Однако замеры, проведенные нами по иллюстрациям показали, что наши данные по этим трем признакам совпадают с литературными, а число рядов ареол и ареол в 10 мкм ряда проявляют вариабельность и полученные диапазоны близки к данным из литературы (табл. 1). Согласно диагнозу, на створках имеются короткие конические разделительные или короткие закругленные сверху соединительные шипы, ареолы на загибе створки расположены в прямых рядах, на лицевой части створки расположены беспорядочно, в центре створки иногда отсутствуют (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2007, 2017). Форма шипов в нашем материале совпадает с приведенной в диагнозе (рис. 1, *1–10*), ареолы на загибе створки расположены в прямых рядах или спиральных с разной степенью кривизны (рис. 1), причем встречаются панцири, имеющие одновременно створки с прямыми и спиральными штрихами (рис. 1, *2*, *6*). В нашем материале ареолы на лицевой части створки располагались преимущественно повсеместно (рис. 1, *1*, *3*, *7*, *9*, *10*), реже отсутствовали в центре (рис. 1, *4*, *6*, *8*), иногда на всей поверхности (рис. 1, *5*). У *A. scalaris* отношение диаметра кольцевидной диафрагмы к диаметру створки составляет 0.4 (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2007, 2017). По данным нашего исследования оно ва-

Таблица 1. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков исследованных видов рода соответственно нашим и литературным данным
Table 1. Ranges of variation of quantitative morphological traits in some species of the genus *Aulacoseira* according to original and published data

Диаметр створки, мкм Valve diameter, μm	Высота загиба створки, мкм Mantle height, μm	Отношение высоты загиба створки к ее диаметру Mantle height to valve diameter ratio	Число рядов ареол в 10 мкм Number of rows of areolae in 10 μm	Число ареол в 10 мкм штриха Number of areolae in 10 μm	Источник References
		A. subborealis			
4–7	2.6–3.7	0.45–0.75	20–26	25–31	Nygaard, 1956
5.5–9.0	2.5–4.0	0.39–0.55	23.5–28	28–38	Denys et al., 2003
5.4–16.6	1.7–8.0	0.15–0.85	14–27	18–40	Genkal, Kulikovskiy, 2009
5.5–9.0	2.5–4.0	–	10 (24–27)*	–(30–35)*	Houk et al., 2017
		A. scalaris			
5–16	3–6	–	18	22	Houk et al., 2007
5–16	3–6	–	18	22	Houk, Klee, 2007
5–16	3–6	(0.11–0.82)*	18 (14–20)*	22 (16–28)*	Houk et al., 2017
6.4–20.7	1.8–6.4	0.13–0.69	11–20	20–30	Наши данные Original
		A. pusilla			
6–8	1.3–4.5	–	20	–	Meister. 1913
6–10	2–10	–	20–26	25–30	Tuji. Houki. 2004
5.5–9.0	2–4	0.39–0.55	20–28	–	Houk. Klee. 2007
4.5–7.5	2.2–4.5	–	24–26	–	Potapova. 2010
5.5–9.0	2–4	–	23–28	28–38	Kiss et al.. 2012
5–7.5	3–4	0.4–0.7	20–26	25–30	Tuji. 2015
5.5–9.0	2–4	0.39–0.55	20–28	(35–40)*	Houk et al.. 2017
5.5–9	2–4	–	20–28	–	Peeters. Ector. 2017
5.5–11.4	2.0–6.5	0.20–0.84	16–25	20–30	Наши данные/Original

Примечание. *– согласно измерениям по микрофотографиям.
Note. *– according to measurements by micrographs.

рьирует в бóльшем диапазоне – от 0.4 до 0.57 и имеется утолщенное кольцо по внутреннему периметру (рис. 1, *11*, *12*). По литературным данным внутри кольцевидной диафрагмы расположены каналы 3–4 двугубых выростов (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2007, 2017). Сходную иллюстрацию таких выростов приводят Krammer, Lange-Bertalot (1991, Taf. 3, Fig. 1) для *A. distans*, и, по нашему мнению, на этой СЭМ-микрофотографии изображен вид *A. scalaris*. Некоторые исследователи (Houk, Klee, 2007) считают, что *A.* (?nov.) species "pseudodistans" из олиготрофного озера в Финляндии (Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996, Taf. 5, Figs 3, 4) имеет сходство с *A. pusilla* и необходимо дальнейшее уточнение таксономического положения этой формы. По нашему мнению, эта форма также относится к *A. scalaris*.

Литературные данные по экологии *A. scalaris* отсутствуют, а по распространению очень скудные – известны находки из отложений в США и в одном из водоемов Франции (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2007, 2017). Нами этот вид обнаружен в многочисленных, в большинстве случаев, олиготрофных водоемах разного типа (озера, реки, водохранилища).

Наше исследование позволило в значительной степени расширить и получить новую информацию по морфологическим признакам, экологии и распространению, что дает нам основания для расширения диагноза с учетом литературных данных.

Aulacoseira scalaris (Grunow) Houk, Klee et Passauer 2007, Diatom Research, 22 (1): 63 emend. Genkal (рис. 1).

Basyonym: *Melosira* (*distans* var.) *scalaris* Grunow in Van Heurck 1882, Synopsis des Diatomées de Belgique, Atlas (1882), Taf. 86, Figs 30BB, 31. Texte (1885): 58 (no description). Anvers.

Клетки в коротких колониях, панцирь низкоцилиндрический. Створки круглые, плоские, диаметром 5–20.7 мкм, высотой 1.8–6.4 мкм, отношение высоты загиба к диаметру створки составляет 0.11–0.82. Ареолы на загибе створки в продольных прямых или спиральных рядах, 11–20 в 10 мкм, ареол в ряду 20–30 в 10 мкм. Кольцевидная диафрагма широкая с утолщенным кольцом по внутреннему периметру, 0.4–0.57 диаметра створки. Небольшие ареолы на лицевой части створки расположены по всей поверхности, реже отсутствуют в центральной части, иногда на всей поверхности. Соединительные шипы короткие закругленные сверху, разделительные – короткие конические. Имеется несколько двугубых выростов, их каналы расположены внутри кольцевидной диафрагмы. Имеются ауксоспоры.

Планктонный пресноводный вид, предпочитает олиготрофные водоемы.

Распространение: широко распространенный в России вид: Европейская часть (реки Клязьма, Вуокса, Ийоки, Кемь, Кузема, Летняя, Оланга, Селькя-ойки, Сопа, Тохма, Хийтолан, Урокса, Чирко-Кемь, озера – Ала-Толваярви, Воицкое, Выгозерское, Гижозеро, Имандра, Коверъярви, Ладожское, Нюк, Окунево, Пертозеро, Поппалиярви, Сарсаярви, Суури-Куохаярви, Топозеро, Юуриккаярви, Воронежское; Кондопожская и Невская губа), Дальний Восток (оз. Потат-Гытгын).

Новый для флоры России.

Раннее *A. scalaris* был ошибочно идентифицирован как *A. subborealis* (Genkal, Komulaynen, 2008: табл. I, 3; Genkal et al., 2015: табл. XIII, 11, 13; Genkal, Denisov, 2016: табл. II, 3, 4) или; *A. tenuior* (Genkal, Trifonova, 2009: табл. XXII, 8) или *A. subarctica* (Genkal, Trifonova, 2009: табл. XXI, 8, 9, XXII, 1).

Aulacoseira pusilla (рис. 2, *1–10*; 3, *1–6*, *10*, *11*). Вид встречается в коротких колониях (рис. 2, *1*, *2*, *5*, *8–10*), что совпадает с литературными данными (Houk *et al.*, 2017). Наши данные по количественным признакам также, в основном, совпадают с литературными (табл. 1), за исключением минимальных значений числа штрихов и ареол в 10 мкм и бóльшего диапазона вариабельности отношения высоты загиба створки к диаметру створки (табл. 1). В диагнозе вида отсутствует информация о форме шипов, но отмечено, что приходится 2 ряда ареол на шип (Tuji, Houki, 2004). Другие исследователи указывают на короткие, конусовидные с широким основанием шипы (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2017) или грубые, заостренные и начинающиеся от 2–3 ребер (в основании 1–2 ряда ареол) (Potapova, 2010) или небольшие, заостренные (Kiss et al., 2012). В исследованном материале встречались оба варианта шипов и их длина варьировала от 0.4 до 1 мкм (рис. 2, 3). Данные по длине шипов у *A. pusilla* отсутствуют, но согласно нашим измерениям по опубликованным СЭМ-иллюстрациям длина шипов варьирует от 0.46 до 1.36 мкм (Tuji, Houki, 2001, 2004; Potapova, 2010; Tuji, 2015; Houk et al., 2017). Данные по длине шипов у сходного вида *A. subarctica* отсутствуют, но в диагнозе вида приводятся крупные, длинные, конические шипы (Siver, Kling, 1997; Houk, 2003; Tuji, Houki, 2004; Houk et al., 2017). Нередко от основания шипа мы наблюдали 2 ряда ареол (рис. 2, *3*, *6*, *9*; рис. 3, *1*, *3*, *4*, *6*, *7–9*, *11*, *12*), и такая ситуация имеет место и у *A. scalaris* (рис. 1, *5*) и у *A. subarctica* (рис. 2, *11*; рис. 3, *7–9*). Другие исследователи также приводят на своих иллюстрациях *A. pusilla* такие же шипы (Tuji, Houki, 2001; Tuji, 2015; Houk et al., 2017) как и у *A. subarctica* (Gibson et al., 2003; Genkal, Kulikovskiy, 2009; Genkal, Chekryzheva, 2011; Genkal, Kulikovskiy, 2014). Следует отметить, что на некоторых створках шипы имеют небольшой наклон, чаще в правую сторону (рис. 2, 3) и аналогичные шипы для *A. pusilla* и *A. subarctica* приводят и другие исследователи (Genkal, Belyaeva, 2011; Genkal, Romanov, 2012; Genkal, Okhapkin, 2013; Chudaev, Gololobova, 2016; Houk et al., 2017; Peeters, Ector, 2017). На основе таких шипов был описан новый вид *A. stevensiae* Weide (2015), который по количественным (короткие колонии, диаметр створки 3.5–7 мкм, высота загиба створки 2–3.85 мкм, отношение высоты створки к ее диаметру 0.40–0.55, число рядов ареол 22–30 в 10 мкм, число ареол в 10 мкм 20–25, размер кольцевидной диафрагмы) и качественным (расположение ареол на лицевой части створки и ее загибе, форма шипов) признакам соответствует таковым *A. pusilla*, и, по нашему мнению, *A. stevensiae* конспецифичен с последним. Ареолы на лицевой части створки расположены по всей поверхности или широкой полосой по краю створки (Tuji, Houki, 2004; Kiss et al., 2015; Tuji, 2015; Houk et al., 2017); в нашем материале наблюдалось аналогичное расположение. Ареолы на загибе створки согласно диагнозу (Tuji, Houki, 2004) и литературным данным (Tuji, Houki, 2001; Potapova, 2010; Kiss et al., 2012; Tuji, 2015; Houk et al., 2017) располагаются в спиральных или почти прямых рядах. На исследованных створках наблюдали такое же расположение ареол (рис. 2, *1–10*; рис. 3, *1–6*, *10*, *11*). Литературные данные по кольцевидной диафрагме немногочисленны, а количественные данные по ее размеру отсутствуют – по одним источникам она более-менее заходит внутрь створки (Houk, Klee, 2007; Houk et al., 2017; Peeters, Ector, 2017), по другим – почти отсутствует (Kiss et al., 2012). По нашим наблюдениям она присутствует и варьирует от 0.25 до 0.45 диаметра створки и имеет утолщенное кольцо по внутреннему периметру (рис. 3, *5*, *10*, *11*). Данные по числу и расположению двугубых выростов немногочис-

ленны – отмечается наличие нескольких выростов на кольцевидной диафрагме и приводится СЭМ-иллюстрация одного выроста, расположенного на кольцевидной диафрагме с ориентацией щели параллельно диафрагме (Tuji, Houki, 2004: Figs 103, 104), в другом источнике указывается наличие одного выроста расположенного аналогично (Kiss et al., 2012), а Houk et al. (2017: Pl. 140, Figs. 8–10) приводят СЭМ-микрофотографии 1-го и 2-го выростов с такой же ориентацией и под углом к диафрагме.

В ряде публикаций *A. subborealis* приводится в качестве синонима к *A. pusilla* (Tuji, Williams, 2006; Houk, Klee, 2007; Tuji, 2015), но в них указываются только страницы диагноза (Denys et al., 2003: 410) без ссылок на соответствующие иллюстрации. Это вносит путаницу в данный вопрос, поскольку, как было отмечено выше, в этой работе в качестве иллюстраций *A. subborealis* фигурируют СЭМ-микрофотографии *A. scalaris* и *A. pusilla*.

По литературным данным *A. pusilla* является космополитом и относится к пресноводным планктонным видам, встречается в реках и озерах (Tuji, Houki, 2001, 2004; Kiss et al., 2012; Houk et al., 2017).

Наше исследование выявило более широкую вариабельность количественных морфологических признаков и позволило получить новую информацию по некоторым особенностям створки, что дает основание для расширения диагноза с учетом литературных данных.

Aulacoseira pusilla (F. Meister) Tuji et Houki 2004, Bulletin of the National Science Museum, Ser. B (Bot.), 30(2): 38 emend. Genkal (табл. II, III).

Basyonym: *Melosira pusilla* Meister 1913, Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, 8: 306.

Synonym: =*Aulacoseira stevensiae* Weide 2015, Diatom Research, 30(3–4): Figs. 3–16.

Клетки в коротких колониях, панцирь низкоцилиндрический. Створки круглые, плоские, диаметром 4.5–11.4 мкм, высотой 1.3–6.5 мкм, отношение высоты загиба к диаметру створки составляет 0.20–0.84. Ареолы на загибе створки в продольных спиральных или почти прямых рядах, 16–28 в 10 мкм, ареол в ряду 20–40 в 10 мкм. Кольцевидная диафрагма варьирует по ширине от 0.25 до 0.45 диаметра створки. Небольшие ареолы на лицевой части створки расположены по всей поверхности или широкой полосой по краю створки. Шипы короткие, конусовидные с широким основанием или грубые, заостренные, иногда шипы имеют небольшой наклон, чаще в правую сторону, длиной 0.4–1.36 мкм. Двугубые выросты расположены на кольцевидной диафрагме.

Планктонный пресноводный вид.

Распространение: широко распространенный в России вид: Европейская часть (Камское водохр., реки Линда, Мийнола, Морья, Тохма, Тулокса, озера Пертозеро, Шелехметское, Невская губа), Урал (Волчихинское водохр.), Западная Сибирь (оз. Линево), Восточная Сибирь (оз. Девочанда), Дальний Восток (Приморское водохр., безымянные тундровые озера на Чукотке, оз. Эльгыгытгын).

Новый для флоры России.

Раннее *A. pusilla* был ошибочно идентифицирован как *A. subarctica* (Genkal, Yarushina, 2002: рис. 1, а; Genkal, Popovskaya, 2003: рис. 1, а, б; Genkal, Golokolenova, 2008: рис. 2, 5; Genkal, Trifonova, 2009: табл. XXI, 6, 7, XXII, 3; Genkal, Belyaeva, 2011: табл. I, 3; Genkal et al., 2011: табл. XVII, 4; Popvskaya et al., 2011: табл. 50, 4, 5; Genkal, Romanov, 2012: рис. 2, 9; Genkal, Okhapkin, 2013: рис. 1, ж, з; Chudaev, Gololobova, 2016: табл. 20, 26) или *A. subborealis* (Genkal, Popovskaya, 2008: рис. 1, д, е; Genkal, Okhapkin, 2015: рис. 1, г).

A. pusilla имеет большое сходство с *A. subarctica* по количественным признакам, в том числе, согласно нашим данным, и по числу рядов ареол в 10 мкм и числу ареол в 10 мкм, а также расположению ареол на лицевой части створки и ее загибе (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Gibson et al., 2003; Houk, 2003; Houk et al., 2017). Одним из дифференциальных признаков *A. pusilla* является отношение высоты к диаметру створки (табл. 1) и для *A. subarctica* по литературным источникам оно больше – 0.8–3.0 (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Однако, согласно измерений по иллюстрациям (Gibson et al., 2003: Figs 4, 6; Houk, 2003: Taf. XXII, Fig. 14) это отношение может быть меньше (0.27–0.54) и совпадать с таковым для *A. pusilla* (табл. 1). Эти два вида также имеют сходное расположение и форму двугубых выростов (Likhoshway, Crawford, 2001; Tuji, Houki, 2004; Genkal, Kulikovskiy, 2009; Lepskaya et al., 2010; Houk et al., 2017). Другим отличием *A. pusilla* от *A. subarctica* является длина шипов – у последнего они значительно длиннее (Houk et al., 2017). Однако, при использовании только этого признака возникают сложности с определением некоторых форм. Например, на иллюстрациях (рис. 2, *11* и рис. 3, *7–9*) приведены формы с короткими шипами, но с отношением высоты створки к ее диаметру – 1.72–2.22, характерным для *A. subarctica*. Интересная форма приведена на другой иллюстрации (рис. 3, *12*) с шипами, характерными для *A. pusilla* и *A. scalaris*. И здесь важно отметить еще один момент: *A. pusilla* и *A. subarctica* (рис. 2, *12*), по нашим и литературным (Popovskaya et al., 2011; Chudaev, Gololobova, 2016) данным, нередко встречаются

вместе. Вышесказанное позволяет сделать предположение о том, что *A. pusilla* является морфотипом *A. subarctica*, и необходимы дальнейшие исследования для проверки этой гипотезы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У центрических диатомовых водорослей рода *Aulacosiera* (*A. subarctica, A. subborealis*, *A. scalaris, A. pusilla*) из водоемов и водотоков России наблюдали более широкую изменчивость количественных (диаметр створки и высота ее загиба, отношение высоты загиба к диаметру створки, число штрихов и ареол в 10 мкм) и качественных (расположение ареол на лицевой части створки и ее загибе) признаков по сравнению с литературными данными. Выявлены новые для флоры России виды *A. scalaris* и *A. pusilla* и получены новые данные по ряду их признаков (длина шипов, размер кольцевидной диафрагмы, форма шипов). Полученные данные позволили расширить диагнозы этих видов, уточнить систематическое положение известных для России *A. subarctica* и *A. subborealis,* их экологию и распространение в России, свести в синонимику *A. stevensiae.*

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания №121051100099-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Chudaev, Gololobova] Чудаев Д.А., Гололобова М.А. 2016. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). М. 447 с.

[Davydova, Moiseeva] Давыдова Н.Н., Моисеева А.И. 1992. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. Роды: *Aulacosira* Thw. СПб. С. 76–84.

Denys L., Muylaert K., Krammer K., Joosten T., Reid M., Rioual P. 2003. *Aulacoseira subborealis* stat. nov. (Bacillariophyceae): a common but neglected plankton diatom. – Nova Hedwigia. 77 (3–4): 407–427.

[Genkal, Belyaeva] Генкал С.И., Беляева П.Г. 2011. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия). – Альгология. 21 (3): 312–320.
http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2011_21_3_5

Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2011. Centric Diatoms (Bacillariophyta, Centrophyceae) in Karelian waterbodies – Inland Water Biology. 4 (1): 1–11.
https://doi.org/10.1134/S199508291101007X

[Genkal et al.] Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. 2011. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск. 72 с.

[Genkal, Denisov] Генкал С.И., Денисов Д.Б. 2016. Центрические водоросли (Bacillariophyta) озера Имандра (Кольский п-ов). – Бот. журн. 101 (10): 1133–1144.
https://doi.org/10.1134/S0006813616100021

[Genkal, Golokolenova] Генкал С.И., Голоколенова Т.Б. 2008. Центрические диатомовые водоросли Цимлянского водохранилища. – Поволжский экологический журнал. 3: 178–189.

[Genkal, Komulainen] Генкал С.И., Комулайнен С.Ф. 2008. Материалы к флоре Bacillariophyta водоемов Карелии. IV. Реки Карельского побережья Белого моря. – Бот. журн. 93 (3): 393–398.

[Genkal, Kulikovskiy] Генкал С.И., Куликовский М.С. 2009. О систематическом положении *Aulacoseira subborealis* (Bacillariophyta). – Бот. журн. 94 (9): 1359–1370.

Genkal S.I., Kulikovskiy M.S. 2014. Centric diatoms from Lake Frolikha (Transbaikal area) and peculiarities distribution of some taxa Asia – Inland Water Biology. 7 (3): 201–210.
https://doi.org/10.1134/S1995082914030079

[Genkal, Lepskaya] Генкал С.И., Лепская Е.В. 2013. Материалы к флоре центрических диатомовых водорослей оз. Нерпичьего (эстуарии р. Камчатка). – Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 31: 62–73.

[Genkal et al.] Генкал С.И., Михеева Т.М., Куликовский М.С., Лукьянова. 2010. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) реки Свислочь (Беларусь). 1. Centrophyceae. – Гидробиол. журн. 46 (1): 21–36.
http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/65552

[Genkal, Okhapkin] Генкал С.И., Охапкин А.Г. 2013. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация). – Гидробиол. журн. 49 (1): 44–61.
http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/122770

[Genkal, Okhapkin] Генкал С.И., Охапкин А.Г. 2015. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae, Bacillariophyta) планктона реки Клязьмы (РФ). – Гидробиол. журн. 51 (6): 41–50.
http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/152038

[Genkal, Popovskaya] Генкал С.И., Поповская Г.И. 2003. Центрические диатомовые водоросли Селенгинского мелководья озера Байкал. – Биол. внутр. вод. 2: 9–14.

[Genkal, Popovskaya] Генкал С.И., Поповская Г.И. 2008. Центрические диатомовые водоросли р. Селенга и ее дельтовых проток. – Биол. внутр. вод. 2: 19–27.

[Genkal, Romanov] Генкал С.И., Романов Р.Е. 2012. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae, Bacillariophyta) водотоков и водоемов юго-востока Западно-Сибирской равнины и Приполярного Урала. – Сибирский экологический журнал. IX (4): 541–556.

[Genkal et al.] Генкал С.И., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. 2009. Новые данные к флоре центрических диатомовых водорослей (Centrophyceae) Придунайского района Черного моря. – Гидробиол. журн. 45 (4): 52–72.
http://nbuv.gov.ua/UJRN/gbj_2014_50_2_5

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2001. Некоторые новые и редкие виды центрических диатомовых водорослей водоемов Северо-Запада России и Прибалтики. – Биол. внутр. вод. 3: 11–19.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2006. Bacillariophyta малых притоков Ладожского озера. 1. Centrophyceae. – Бот. журн. 91 (4): 533–538.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2006. Материалы к флоре Bacillariophyta р. Нарва и Нарвского водохранилища, Северо-Запад России. 1. Centrophyceae. – Бот. журн. 91 (5): 693–697.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2009. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск. 72 с.

[Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2011. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae, Bacillariophyta) планктона Невской губы Финского залива (Россия). – Альгология. 21 (1): 106–110. http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/64155

[Genkal et al.] Генкал С.И., Чекрыжева Т.А., Комулайнен С.Ф. 2015. Диатомовые водоросли водоемов и водотоков Карелии. М. 202 с.

[Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2002. Материалы к флоре центрических диатомовых водорослей (Centrophyceae) водоемов Среднего Урала. – Биол. внутр. вод. 2: 27–32.

[Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2018. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М. 212 с.

Gibson C.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology. – Eur. J. Phycol. 38: 83–101. https://doi.org/10.1080/0967026031000094102

Haworth E.Y. 1988. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters. – In: Algae and the aquatic enviroment. Bristol. P. 138–167.

Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions.Part I. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Czech Phycology. Supplement 1: 1–27.

Houk V., Klee R. 2007. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part II. Melosiraceae and Aulacoseiraceae (Supplement to Part I). – Fottea 7 (2): 85–108.

Houk V., Klee R., Passauer U. 2007. Observations on taxa of *Melosira* sensu lato among the slides from the Grunow diatom collection in Vienna (Austria). Part 1. – Diatom Research. 22 (1): 57–80. https://doi.org/10.1080/0269249X.2007.9705695

Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Fottea. 17(Supplement): 1–616.

[Kharitonov, Genkal] Харитонов В.Г., Генкал С.И. 2012. Диатомовые водоросли озера Эльгыгытгын и его окрестностей (Чукотка). Магадан. 402 с.

Kiss K.T., Klee R., Ector L., Ács É. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution. – Acta Bot. Croat. 71 (2): 311–363. https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0

Krammer K. 1991. Morphology and taxonomy of some taxa in the genus *Aulacoseira* Thwaites (Bacillariophyceae). – Nova Hedwigia. 52 (1–2): 89–112.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. – Suβwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart, Jena. 576 s.

[Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глущенко А.Н., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 804 с.

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 1996. Oligotrophie-Indikatoren. 800 Taxa repräsentativ für drei diverse Seen-Typen. Kalkreich-oligodystroph – schwach gepuffertes Weichwasser. – Iconographia Diatomologica. 2: 1–390.

Lepskaya E., Jewson D.H., Usoltseva M.V. 2010. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pascific salmon nursery. – Diatom Research. 25 (2): 323–335. https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705853

Likhoshway Y.V., Crawford R.M. 2000. The rimoportula – neglected feature in the systematics of *Aulocoseira*. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium.Greece. P. 33–47.

[Maystrova, Genkal, Shcherbak, Semenyuk] Майстрова Н.В., Генкал С.И., Щербак В.И., Семенюк Н.Е. 2007. Centrophyceae верхней части Каневского водохранилища (Украина). – Альгология. 17 (4): 467–475. http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2007_17_4_6

Meister F. 1913. Beiträge zur Bacillariaceenflora Japan. – Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, Stuttgart. 8: 305–312.

Nygaard G. 1956. Ancient and recent flora of Diatoms and Chrysophyceae in Lake Gribsø. – Folia Limnologica Scandinavica 8: 32–94.

[Opredelitel...] Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. 1951. М. 619 с.

Peeters V., Ector L. 2017. Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon. Volume1: Centriques, Araphidées. Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Bourgogne-France-Comté. 309 p.

[Popovskaya et al.] Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. 2011. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал: атлас-определитель. Новосибирск. 192 с.

Potapova M. 2010. *Aulacoseira pusilla*. – In Diatoms of North America. Retrieved September 28. 2020. from https://diatoms.org/species/aulacoseirapusilla

[Shcherbak et al.] Щербак В.И., Генкал С.И., Кравцова О.В. 2018. Центрические диатомовые (Centrophyceae) водоемов различных городских конгломераций. – Гидробиол. журн. 54 (4): 46–57. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2003/0077-0407

Simonsen R. 1979. The diatom system: ideas on phylogeny. – Bacillaria. 2: 9–71.

Siver P.A., Kling P. 1997. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy. – Can. J. Bot. 75: 1807–1835.

Tuji A. 2015. Distribution and Taxonomy of the *Aulacoseira distans* Species Complex Found in Japanese Harmonic

Artificial Reservoirs. – Bull. Natl. Mus. Sci. Ser. B. 41 (2): 53–60.

Tuji A., Houki A. 2001. Centric diatoms in Lake Biwa. – Lake Biwa Study Monographs. Otsu. 90 p.

Tuji A., Houki A. 2004. Taxonomy, Ultrastructure, and Biogeography of the *Aulacoseira subarctica* Species Complex. – Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B. 30 (2): 35–54.

Tuji A., Williams D.M. 2006. Type examination of the freshwater centric diatom *Aulacoseira pusilla* (F.Meister) Tuji et Houk. – Diatom. 22: 70–73.

Weide D.M. 2015. *Aulacoseira stevensiae* sp. nov. (Coscinodiscophyceae, Bacillariophyta), a new diatom from Ho Ba Bê, Bac Kan Province, Nothern Viêt Nam. – Diatom Research. 30 (3–4): 263–268. https://doi.org/10.1080/0269249x.2015.1074114

ON THE MEMBERS OF THE GENUS *AULACOSEIRA* (BACILLARIOPHYTA) NEW FOR THE FLORA OF RUSSIA

S. I. Genkal

Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzskiy District, Yaroslavl Region, 152742, Russia
e-mail: genkal@ibiw.ru

This study of morphological traits of the frustules of the *Aulacosiera* taxa (*A. subarctica*, *A. subborealis*, *A. scalaris*, *A. pusilla*) has shown a higher variability in quantitative (valve diameter, height of its mantle, the ratio of the mantle height to the valve diameter, number of areolae and striae in 10 μm) and qualitative (arrangement of areolae on the valve face and mantle) characteristics. For the first time, the length and shape of spines as well as the size of ringleist have been evaluated for *A. scalaris* and *A. pusilla* – new species to the flora of Russia. The data obtained from this study have allowed to extend diagnoses of these species, refine taxonomic position of two species known before in Russia, *A. subarctica* and *A. subborealis*, specify their ecology, and reduce *A. stevensiae* to the synonymy of *A. pusilla*.

Keywords: Bacillariophyta, *Aulacoseira subarctica*, *A. subborealis*, *A. scalaris*, *A. pusilla*, *A. stevensiae*, morphology, taxonomy, distribution, ecology, electron microscopy, new records

ACKNOWLEDGMENTS

This research was carried out within the framework of state assignment No. 121051100099-5.

REFERENCES

Chudaev D.A., Gololobova M.A. 2016. Diatomovye vodorosli ozera Glubokogo (Moskovskaya oblast) [Diatom algae in Lake Glubokoe (Moscow Oblast)]. Moscow. 447 p. (In Russ.).

Davydova N.N., Moiseeva A.I. 1992. Genus: *Aulacosira* Thw. – In: Diatoms of the USSR (fossil and modern). St. Petersburg. II (2): 76–85 (In Russ.).

Denys L., Muylaert K., Krammer K., Joosten T., Reid M., Rioual P. 2003. *Aulacoseira subborealis* stat. nov. (Bacillariophyceae): a common but neglected plankton diatom. – Nova Hedwigia. 77 (3–4): 407–427. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2003/0077-0407

Genkal S.I., Belyaeva P.G. 2011. Diatom algae (Centrophyceae) in the Kama reservoir (Russia). – Algologia. 21 (3): 312–320 (In Russ.). http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2011_21_3_5

Genkal S.I., Bondarenko N.A., Shchur L.A. 2011. Diatomovye vodorosli ozer yuga i severa Vostochnoiy Sibiri [Diatoms of lakes in the south and north of Eastern Siberia]. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Chekryzheva T.A. 2011. Centric Diatoms (Bacillariophyta, Centrophyceae) in Karelian waterbodies – Inland Water Biology. 4 (1): 1–11 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S199508291101007X

Genkal S.I., Chekryzheva T.A, Komulaynen S.F. 2015. Diatomovye vodorosli vodoemov i vodotokov Karelii [Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia]. Moscow. 202 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Denisov D.B. 2016. Centric diatoms (Bacillariophyta) of Lake Imandra (Kola Peninsula). – Bot. Zhurn. 101 (10): 1133–1144 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813616100021

Genkal S.I., Golokolenova T.B. 2008. Centric diatom algae of the Tsimlyansk reservoir. – Povolzhskiy Journal of Ecology. 3: 178–189 (In Russ.).

Genkal S.I., Komulaynen S.F. 2008. Materials to the flora of Bacillariophyta of the Karelian waterbodies. IV. Rivers of the Karelian White Sea Coast. – Bot. Zhurn. 93 (3): 393–398 (In Russ.).

Genkal S.I., Kulikovskiy M.S. 2009. On taxonomic position of *Aulacoseira subborealis* (Bacillariophyta). – Bot. Zhurn. 94 (9): 1359–1370 (In Russ.).

Genkal S.I., Kulikovskiy M.S. 2014. Centric diatoms from Lake Frolikha (Transbaikal area) and peculiarities distribution of some taxa Asia. – Inland Water Biology. 7 (3): 201–210 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S1995082914030079

Genkal S.I., Lepskaya E.V. 2013. Data on the Centrophyceae diatoms flora of the Nerpich'e Lake (estuarine water body of the Kamchatka bRiver). – The researches of

the aquatic biological resources of Kamchatka and the north-west part of the Pacific Ocean. 31: 62–73 (In Russ.).

Genkal S.I., Mikheyeva T.M., Kulikovskyi M.S., Lukyanova Ye.V. 2010. Diatom algae (Bacillariophyta) of the Svisloch river (Belorussia). Report 1. Centrophyceae. – Hydrobiological Journal. 46 (1): 21–36 (In Russ.). http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/65552

Genkal S.I., Okhapkin A.G. 2013. Centric diatoms (Centrophyceae) of the lower reaches of the river. Oki (Russian Federation). – Hydrobiological Journal. 49 (1): 44–61 (In Russ.). http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/122770

Genkal S.I., Okhapkin A.G. 2015. Plankton Centrophyceae (Bacillariophyta) of the Klyaz'ma River (Russion Federation). – Hydrobiological Journal. 52 (2): 35–48 (In Russ.). http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/152038

Genkal S.I., Popovskaya G.I. 2003. Centric diatoms of the Selenginskoye shoal of Lake Baikal. – Biology of Inland Water. 2: 9–14 (In Russ.).

Genkal S.I., Popovskaya G.I. 2008. Centric diatom algae of the Selenga River and its Delta Tributaries. – Biology of Inland Waters. 2: 19–27 (In Russ.).

Genkal S.I., Romanov R.E. 2012. Centric Diatoms (Centrophyceae, Bacillariophyta) in watercourses and bodies of water in sontheast of West Siberian Plain and Polar Ural. – Contemporary Problems of Ecology. 5 (4): 399–412 (In Russ.).

Genkal S.I., Terenko L.M., Nesterova D.A. 2009. New data on flora of Centrophyceae in the Danube area of the Black See. – Hydrobiologia. 45 (4): 52–72 (In Russ.). http://nbuv.gov.ua/UJRN/gbj_2014_50_2_5

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2001. Some new and rare species of centric diatoms in waterbodies of the North-Western Russia and Baltics. – Biology of Inland Water. 3: 11–19 (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2006. Bacillariophyta of minor tributaries of Ladoga Lake. 1. Centrophyceae. – Bot. Zhurn. 91 (4): 533–538 (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2006. Materials on the flora of Bacillariophyta of the Narva river and Narva reservoir (North-Western Russia). 1. Centrophyceae. – Bot. Zhurn. 91 (5): 693–697 (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2009. Diatomovye vodorosli planktona Ladozhskogo ozera i vodoemov ego basseina [Diatom algae of the plankton of Lake Ladoga and water-bodies of its basin. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2011. Centric diatoms (Centrophyceae, Bacillariophyta) in plankton of the Neva Bay of the Gulf of Finland. – Algologia. 21 (1): 106–110 (In Russ.). http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/64155

Genkal S.I., Yarushina M.I. 2002. Materials to the flora of centric (Centrophyceae) diatoms in water bodies of the Middle Urals. – Biology of Inland Waters. 2: 27–32 (In Russ.).

Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018. Diatomovye vodorosli slabo izuchennykh vodnykh ekosistem Krainego Severa Zapadnoy Sibiri [Diatom algae of poorly studied aquatic ecosystem in the Far North of Western Siberia]. Moscow. 212 p. (In Russ.).

Gibson C.E., Anderson N.J., Haworth E.Y. 2003. *Aulacoseira subarctica*: taxonomy, physiology, ecology and palaeoecology. – Eur. J. Phycol. 38: 83–101. https://doi.org/10.1080/0967026031000094102

Haworth E.Y. 1988. Distribution of diatom taxa of the old genus *Melosira* (now mainly *Aulacoseira*) in Cumbrian waters. – In: Algae and the aquatic enviroment. Bristol. P. 138–167.

Houk V. 2003. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions.Part I. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Czech Phycology Supplement 1: 1–27.

Houk V., Klee R., Passauer U. 2007. Observations on taxa of *Melosira* sensu lato among the slides from the Grunow diatom collection in Vienna (Austria). Part 1. – Diatom Research. 22(1): 57–80. https://doi.org/10.1080/0269249X.2007.9705695

Houk V., Klee R., Tanaka H. 2017. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Second emended edition of Part I and II. Melosiraceae, Orthoseraceae, Paraliaceae and Aulacoseiraceae. – Fottea. 17 (Supplement): 1–616.

Kharitonov V.G., Genkal S.I. 2012. Diatomovye vodorosli ozera Elgygytgyn i ego okrestnostey (Chukotka) [Diatoms of the Elgygytgyn Lake and its vicinities (Chukotka)]. Magadan. 402 p. (In Russ.).

Kiss K.T., Klee R., Ector L., Ács É. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution. – Acta Bot. Croat. 71 (2): 311–363. https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0

Krammer K. 1991. Morphology and taxonomy of some taxa in the genus *Aulacoseira Thwaites* (Bacillariophyceae). – Nova Hedwigia. 52 (1–2): 89–112.

Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. – Suβwasserflora von Mitteleuropa. Bd.2/3. Stuttgart, Jena. 576 s.

Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Opredelitel diatomovykh vodorosley Rossii Identification book of diatoms from Russia. Yaroslavl. 804 p. (In Russ.).

Lange-Bertalot H., Metzeltin D. 1996. Oligotrophie-Indikatoren. 800 Taxa repräsentativ für drei diverse Seen-Typen. Kalkreich-oligodystroph – schwach gepuffertes Weichwasser. – Iconographia Diatomologica. 2: 1–390.

Lepskaya E., Jewson D.H., Usoltseva M.V. 2010. *Aulacoseira subarctica* in Kurilskoye Lake, Kamchatka: a deep, oligotrophic lake and important pascific salmon nursery. – Diatom Research. 25 (2): 323–335. https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705853

Likhoshway Y.V., Crawford R.M. 2000. The rimoportula – neglected feature in the systematics of *Aulocoseira*. – In: Proceedings of the 16th International Diatom Symposium.Greece. P. 33–47.

Maystrova N.V., Genkal S.I., Scherbak V.I., Semenyuk N.Ye. 2007. Centrophyceae the upper section of the Kanev water reservoir (Ukraine). – Algologia. 17 (4): 467–475 (In Russ.). http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2007_17_4_6

Meister F. 1913. Beiträge zur Bacillariaceenflora Japan. – Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, Stuttgart. 8: 305–312.

Nygaard G. 1956. Ancient and recent flora of Diatoms and Chrysophyceae in Lake Gribsø. – Folia Limnologica Scandinavica. 8: 32–94.

Opredelitel presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp. 4. Diatomovye vodorosli [Key to freshwater algae of the USSR. Iss. 4. Diatom algae]. 1951. Moscow. 619 p. (In Russ.).

Peeters V., Ector L. 2017. Atlas des diatomées des cours d'eau du territoire bourguignon. Volume1: Centriques, Araphidées. Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement Bourgogne-France-Comté. 309 p.

Popovskaya G.I., Genkal S.I., Likhoshvay Ye.V. 2011. Diatomovye vodoroslo planktona ozera Baikal: atlas-opredelitel [Diatoms of the plankton of Lake Baikal: atlas and key]. Novosibirsk. 192 p. (In Russ.).

Potapova M. 2010. *Aulacoseira pusilla*. – In: Diatoms of North America. Retrieved September 28. 2020. from https://diatoms.org/species/aulacoseirapusilla

Shcherbak V.I., Genkal S.I., Kravtsova O.V. 2018. Centric diatoms (Centrophyceae) of water bodies of urban aglomerations. – Hydrobiological Journal. 54 (4): 46–57. http://ekmair.ukma.edu.ua/handle/123456789/14325

Simonsen R. 1979. The diatom system: ideas on phylogeny. – Bacillaria. 2: 9–71.

Siver P.A., Kling P. 1997. Morphological observations of *Aulacoseira* using scanning electron microscopy. – Can. J. Bot. 75: 1807–1835.

Tuji A. 2015. Distribution and Taxonomy of the *Aulacoseira distans* Species Complex Found in Japanese Harmonic Artificial Reservoirs. – Bull. Natl. Mus. Sci. Ser. B. 41 (2): 53–60.

Tuji A., Houki A. 2001. Centric diatoms in Lake Biwa. – Lake Biwa Study Monographs. Otsu. 90 p.

Tuji A., Houki A. 2004. Taxonomy, Ultrastructure, and Biogeography of the *Aulacoseira subarctica* Species Complex. – Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. B. 30 (2): 35–54.

Tuji A., Williams D.M. 2006. Type examination of the freshwater centric diatom *Aulacoseira pusilla* (F. Meister) Tuji et Houk. – Diatom. 22: 70–73.

Weide D.M. 2015. *Aulacoseira stevensiae* sp. nov. (Coscinodiscophyceae, Bacillariophyta), a new diatom from Ho Ba Bê, Bac Kan Province, Nothern Viêt Nam. – Diatom Research. 30 (3–4): 263–268. https://doi.org/10.1080/0269249x.2015.1074114

EDN: RZGVZT
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 594–598

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ALLIUM NEAPOLITANUM (AMARYLLIDACEAE) – НОВЫЙ ЧУЖЕРОДНЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КАВКАЗА

© 2022 г. Ш. Н. Мирзоева[1,*], А. С. Зернов[2,]**

[1] *Институт ботаники Национальной академии наук Азербайджана*
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, AZ 1004, Азербайджан

[2] *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет*
Ленинские горы, 1/12, Москва, 119991, Россия

**e-mail: shehla.mirzeyeva@mail.ru*

***e-mail: zernov72@yandex.ru*

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.
После доработки 23.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

В статье сообщается о находке нового для флоры Кавказа (Азербайджан, г. Баку) чужеродного вида – *Allium neapolitanum* Cirillo. Приводятся морфологическое описание вида, сведения о его обнаруженной популяции и характеристика фитоценоза.

Ключевые слова: Allium neapolitanum, Кавказ, Азербайджан, Апшеронский полуостров, инвазивный вид, экологический сорняк

DOI: 10.31857/S0006813622060072

Продолжая начатое в 2012 г. изучение флоры Апшеронского полуострова (Zernov, Mirzayeva, 2013, 2014a, b, 2016), в апреле 2020 г. нами был обследован Хатаинский р-н города Баку с целью поиска инвазивных видов растений. В этом районе расположен один из старейших парков столицы Азербайджана – Парк имени Низами площадью 13.6 га. Он был заложен в 1898 г. известным садоводом Э. Бекле, под руководством которого создавались многие сады и парки Варшавы (Fatullaev, 1978). Растения для него собирались в Тифлисе, Батуми, Ленкорани и других городах Кавказа, а также выписывались из питомников России и Европы. Сад предназначался для озеленения поселка “Нефтяная вилла” (“Вилла Петролеа”), организованного в 1882–1883 гг. братьями Нобелями, занимавшимися разработкой нефтяных месторождений Апшеронского полуострова. После революции 1917 г. сад пришел в запустение, но постепенно его восстановили и в 1923 г. переименовали в Сад имени Луначарского. В 1930 г. он был реорганизован в Парк культуры и отдыха “Роте Фане” (в честь газеты К. Либкнехта и Р. Люксембург “Die Rote Fahne” – “Красное знамя”). В 1941 г. парку присвоили имя великого азербайджанского поэта Низами. После упадка 1990-х гг. он был восстановлен только в 2007 г.

В ходе флористического обследования парка нами обнаружена довольно большая популяция лука (приблизительно площадью около 2000 м^2), состоящая из разрозненных куртин. Детальное изучение собранного материала позволило установить, что это широко распространенный в средиземноморском бассейне *Allium neapolitanum* Cirillo (***Allium neapolitanum*** Cirillo, 1788, Pl. Rar. Neapol. 1: 13. ≡ *Nectaroscordum neapolitanum* (Cirillo) Galasso et Banfi, 2011, Atti Soc. Ital. Sci. Nat. Mus. Civico Storia Nat. Milano, 152: 88).

На территории Кавказа этот вид до сих пор не отмечался. *Allium neapolitanum* декоративен и его произрастание в Парке имени Низами является результатом намеренной интродукции в 1997–1998 гг. (по информации, полученной от сотрудников парка).

Искусственный фитоценоз, в котором произрастает популяция *A. neapolitanum*, представлен деревьями *Platanus orientalis* L. и *Pinus brutia* Ten. subsp. *eldarica* (Medw.) Nahal. Подрост высотой до 3–6 м. Из кустарников встречаются единичные экземпляры *Ligustrum japonicum* Thunb. и *L. vulgare* L. Травяной ярус имеет общее проективное покрытие до 70–90%, в нем преобладают *Geranium robertianum* L. и *Veronica persica* Poir., отмечены также *Oxalis stricta* L. и *Galium humifusum* M. Bieb.

В популяции количество генеративных побегов *A. neapolitanum* варьировало от 2–8 до 176–271 экз./м^2 на отдельных участках, при этом проективное покрытие вида на учетных площадках составило от 1–2 до 50–80%. Ввиду того, что мы не определяли детерминирующий комплекс признаков (Zlobin, 2009), определить виталитет особей и виталитетную структуру популяции не представляется возможным. Исходя из того, что особи обильно цвели и плодоносили, образовы-

(a)

Рис. 1. Популяция *Allium neapolitanum* (Азербайджан, Баку, Парк имени Низами).
Fig. 1. Population of *Allium neapolitanum* (Azerbaijan, Baku, Nizami Park).

вали многочисленные дочерние луковички, можно сделать вывод о высоком репродуктивном потенциале популяции данного вида (рис. 1).

Морфологическое описание данного вида приведено ниже и составлено нами по имеющимся у нас материалам. *A. neapolitanum* – растение с прямостоячим стеблем 15–60(100) см выс. Родительская луковица яйцевидная или почти шаровидная, 1.5–2.5 см дл. и 1–2 см в диам., с цельными белыми чешуями, под которыми образуются многочисленные розовые дочерние луковички, разрывающие чешуи родительской луковицы. Листья зеленые, голые, уплощенные, 15–60 см дл. и 0.4–1(2) см шир., сгруппированы по 2–10 у основания стебля. Зонтиковидные соцветия на вертикальных цветоносах, из 8–20 цветков, обычно полушаровидные, 5–8 см в диам.; покрывало зонтика яйцевидное, короткое (0.7–2 см дл.), разрывается с одной стороны. Цветки 1–1.5 см в диам., блюдцевидные, на цветоножках 1.5–3.5 см дл.; наружные листочки околоцветника широкоэллиптические, внутренние – эллиптические, тупые, белые, с бледно-зелеными до розоватых или коричневатых отметин в центре. Тычинки с нитями 5–7 мм дл. Столбик длиннее тычинок. Коробочки яйцевидные, 5–8 мм дл., бледно-коричневые, с тремя гнездами, каждое из которых содержит 4–12 черных семян.

Описан из Италии; лектотип (Kollmann in P.H. Davis, 1984, Fl. Turkey, 8: 121): [Icon] Cirillo, 1788, Pl. Rar. Neapol. 1: tab. 4.

Естественный ареал данного вида охватывает: Атл. (Франция, Испания, Португалия) и Южн. (от Франции и Испании на восток до Сербии и Турции) Европа, Африка (Ливия, Египет), Юго-Зап. Азия (от Турции на юг до Израиля и Палестины); интродукционный ареал: Атл. Европа (Великобритания), Африка (от Канарских о-вов

(b)

Рис. 1. Окончание.

и о. Мадейра на восток до Алжира, Кения, Южный Судан, Танзания), Юго-Зап. Азия (Пакистан), Сев. (США: Нью-Йорк, Джорджия, Флорида, Луизиана, Калифорния; Мексика), Центр. (Гватемала, Гондурас, Коста-Рика, Панама) и Южн. (Бразилия, Парагвай, Перу, Чили, Уругвай, Аргентина) Америка; Австралия (Южн. и Зап. Австралия, Виктория) и Нов. Зеландия (Witt, Luke, 2017).

За пределами естественного ареала *A. neapolitanum* широко культивируется в качестве декоративного растения. В странах с безморозным климатом хорошо натурализуется и проявляет признаки инвазивного растения, заселяя обочины дорог, нарушенные территории, пустоши, городские открытые пространства, сады, пахотные земли, плантации, водно-болотные угодья и прибрежные полосы. В Австралии считается экологическим сорняком (environmental weed), так как способен вторгаться в естественные сообщества и препятствовать регенерации местной растительности (выступает агриофитом – см. Vinogradova et al., 2010). В США является сорным растением (эпекофитом), поскольку часто доминирует на пахотных землях (Witt, Luke, 2017). Согласно S. Smith и J. Stansbie (2003), этот вид широко распространился в Восточной Африке благодаря высокопродуктивному вегетативному размножению мелкими дочерними луковичками. После расселения избавиться от такого сорняка практически невозможно (KHS, 1995).

На территории Кавказа отмечен лишь в Азербайджанской Республике (Апшеронский полуостров, город Баку, Парк Низами, 40°22'48.6" с.ш., 49°53'38.29" в.д., 4 IV 2020, Ш. Мирзоева (BAK18879 (рис. 2), LE).

В связи с потенциальной инвазивной активностью *A. neapolitanum* необходимо внимательное изучение его биоэкологических и репродуктивных характеристик в условиях Азербайджана с

Рис. 2. Гербарный образец *Allium neapolitanum* (Азербайджан, Баку, Парк имени Низами; BAK18879).
Fig. 2. Herbarium specimen of *Allium neapolitanum* (Azerbaijan, Baku, Nizami Park; BAK18879).

целью предотвращения его возможного негативного воздействия на природные сообщества и сельскохозяйственные угодья. Обнаруженная в Парке имени Низами популяция имеет тенденцию к расширению – в первую очередь за счет активного вегетативного размножения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы “Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении и таксономии; проблемы экологии города и устойчивого развития” (ЦИТИС: 121032500084-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Fatullaev] Фатуллаев Ш.С. 1978. Градостроительство Баку XIX – начала XX веков. Л. 215 с.

KHS (Kenya Horticultural Society). 1995. Gardening in East Africa. Horticultural Society of Kenya, Nairobi, Kenya. 215 p.

Smith S., Stansbie J. 2003. Alliaceae. – In: H.J. Beentje, S.A. Ghanzfar (eds.). Flora of Tropical East Africa. A.A. Balkema, Lisse, Netherlands. P. 1–8.

Witt A., Luke Q. 2017. Guide to the naturalized and invasive plants of Eastern Africa. CABI, Nairobi, Kenya. 601 p.

[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.

[Zernov, Mirzayeva] Зернов А.С., Мирзоева Ш.Н. 2013. Новые и редкие виды флоры Апшеронского полуострова (Азербайджан). – Бюл. МОИП. Отд. биол. 118 (6): 69–70.

[Zernov, Mirzayeva] Зернов А.С., Мирзоева Ш.Н. 2014a. Новые и редкие виды флоры Апшеронского полуострова (Азербайджан). Сообщение 2. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 119 (3): 74–75.

[Zernov, Mirzayeva] Зернов А.С., Мирзоева Ш.Н. 2014b. Новые инвазии и экспансии во флоре Апшеронского полуострова. – Изв. НАН Азербайджана (сер. биол. и мед. науки) (AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri)). 69 (2): 22–30.

Zernov A.S., Mirzayeva Sh.N. 2016. *Solanum elaeagnifolium* Cavara, a new invasive species in the Caucasus. – Wulfenia. 23: 253–256.

[Zlobin] Злобин Ю.А. 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы. 263 с.

ALLIUM NEAPOLITANUM (AMARYLLIDACEAE), A NEW ALIEN SPECIES TO THE FLORA OF THE CAUCASUS

Sh. N. Mirzayeva[a,#] and A. S. Zernov[b,##]

[a] *Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Azerbaijan*
Badamdar Hwy., 40, Baku, AZ 1004, Azerbaijan

[b] *Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology*
Leninskie Gory, 1/12, Moscow, 119991, Russia

[#]*e-mail: shehla.mirzeyeva@mail.ru*

[##]*e-mail: zernov72@yandex.ru*

The article provides information about the discovery of an alien species *Allium neapolitanum* Cirillo, new to the flora of the Caucasus (Azerbaijan, Baku). Morphological description of the species, information on the found population and characteristics of the phytocoenose are given.

Keywords: Allium neapolitanum, Caucasus, Azerbaijan, Absheron Peninsula, alien species, environmental weed

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the topic “Analysis of the structural and chorological diversity of higher plants in the context of problems of their phylogeny and taxonomy; problems of urban ecology and sustainable development” (CITIS: 121032500084-6).

REFERENCES

Fatullaev Sh.S. 1978. Gradostroitelstvo Baku XIX – nachala XX vekov [Urban planning of Baku in the 19th – early 20th centuries]. Leningrad. 215 p. (In Russ.).

KHS (Kenya Horticultural Society). 1995. Gardening in East Africa. Horticultural Society of Kenya, Nairobi, Kenya. 215 p.

Smith S., Stansbie J. 2003. Alliaceae. – In: H.J. Beentje, S.A. Ghanzfar (eds.). Flora of Tropical East Africa. A.A. Balkema, Lisse, Netherlands. P. 1–8.

Witt A., Luke Q. 2017. Guide to the naturalized and invasive plants of Eastern Africa. CABI, Nairobi, Kenya. 601 p.

Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V. 2010. Chernaya kniga flory Srednei Rossii: chuzherodnyye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii [The Black Book of flora of Central Russia: alien plant species in the ecosystems of Central Russia]. Moscow. 512 p. (In Russ.).

Zernov A.S., Mirzayeva Sh.N. 2013. New and rare species of the Apsheron Peninsula flora (Azerbaijan). – Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy. 118 (6): 69–70 (In Russ.).

Zernov A.S., Mirzayeva Sh.N. 2014a. New and rare species of the flora of Apsheron Peninsula (Azerbaijan). Communication 2. – Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskiy. 119 (3): 74–75 (In Russ.).

Zernov A.S., Mirzayeva Sh.N. 2014b. New invasive and expansive species in the flora [of the] Absheron Peninsula. – Proceedings of Azerbaijan National Academy of Sciences (Biological and Medical Sciences) (AMEA-nın Xəbərləri (biologiya və tibb elmləri)). 69 (2): 22–30 (In Russ.).

Zernov A.S., Mirzayeva Sh.N. 2016. *Solanum elaeagnifolium* Cavara, a new invasive species in the Caucasus. – Wulfenia. 23: 253–256.

Zlobin Yu.A. 2009. Populyatsionnaya ekologiya rastenii: sovremennoye sostoyaniye, tochki rosta [Population ecology of plants: current state, points of growth]. Sumy. 263 p. (In Russ.).

EDN: LNKXXQ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 599–601

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ИРИНА НИКОЛАЕВНА САФРОНОВА (К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2022 г. И. А. Горяев[1,*], Т. К. Юрковская[1]

[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: goriaev.arslan@yandex.ru*

Поступила в редакцию 17.02.2022 г.
После доработки 01.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622060060

Ирина Николаевна Сафронова – крупнейший ботанико-географ, доктор биологических наук, выдающийся ученый, специалист с мировым именем. Основная область исследований Ирины Николаевны – растительность аридных территорий: степей и пустынь. Кроме этого, Ирина Николаевна занималась исследованиями растительности и флоры Арктики, геоботаническим районированием России.

Научная деятельность Ирины Николаевны продолжается вот уже более 58 лет и связана она с Ботаническим институтом им. В.Л. Комарова, а именно с отделом Геоботаники. Ирина Николаевна – замечательный полевик, энтузиаст, творческая личность. Эти качества позволили юбиляру внести огромный вклад в ботаническую географию и геоботанику.

Ирина Николаевна – почетный член Русского ботанического общества, член Русского географического общества, International Association for Vegetation Science, The European Dry Grassland Group. Долгие годы является заместителем главного редактора “Ботанического журнала”, членом редколлегий “Поволжского экологического журнала”, журнала “Вестник ДГУ. Серия 1. Естественные науки”. (Махачкала), журнала “Вопросы степеведения” (Оренбург).

У Ирины Николаевны ярчайшая биография, которая свидетельствует о силе духа, упорства, неиссякаемого трудолюбия, любви и сострадания ко всем окружающим. Более подробно биография и список научных работ приведены в предыдущих статьях, посвященных юбиляру [Yurkovskaya et al., 2007, 2016].

В настоящее время Ирина Николаевна ведет активную трудовую деятельность. Сотрудничает с разными научными учреждениями: Главным ботаническим садом им. Н.В. Цицина РАН (г. Москва), Институтом Степи УрОРАН (г. Оренбург), Волгоградским государственным университетом (г. Волгоград), Институтом комплексных исследований аридных территорий (г. Элиста) и др. Организует семинары и заседания Русского ботанического (РБО) и географического обществ (РГО). Она всегда полна идей и готова помочь советом в решении научных задач и жизненных ситуаций. Ирину Николаевну смело можно назвать хранителем классической школы геоботаники, и в целом, степеведения в России, как научного направления.

В течение последних 5 лет Ириной Николаевной опубликовано 14 работ. Под ее научным руководством защищена докторская диссертация В.Г. Лазаревой (Ухтинский технический госуниверситет) и кандидатская диссертация И.А. Горя-

Ирина Николаевна Сафронова. В экспедиции в Калмыкию. 2021 г.
Irina Nikolaevna Safronova. In expedition to Kalmykia. 2021.

ева (БИН РАН). Ирина Николаевна в этот период времени руководила грантами РФФИ и WWF:

2015–2017. РФФИ 15-05-06773 “Растительный покров Прикаспийской низменности в системе ботанико-географического районирования”;

2018–2020. РФФИ 18-05-00688 “Заволжские и предуральские степи: современное состояние и картографирование”;

2021–2022. Всемирный фонд дикой природы (WWF) “Оценка местообитаний сайгака Северо-Западного Прикаспия”.

С 2017 по 2021 гг. Ирина Николаевна участвовала во всероссийских и международных конференциях.

2017 г. Конференция “Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений, сохранения биоразнообразия и рационального использования биоресурсов в аридных условиях” с докладом “Использование однолетников и эфемеров для газонов городов и поселков” (г. Мангышлак, Казахстан).

Всероссийская конференция “Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии” с докладом “Антропогенная трансформация растительности Прикаспия” (г. Иркутск).

Международная научно-практическая конференция “Охрана природы и региональное развитие: гармония и конфликты (к Году экологии в России)” с докладом “Конфликты и гармония в структуре растительного покрова Прикаспийской низменности на юго-востоке России” (п. Партизанский, Оренбургская область).

Международная научная конференция “Биоразнообразие – подходы к изучению и сохранению” с докладом “Фитоценотическое разнообразие степной биоты Прикаспийской низменности (в Европейской России)” (г. Тверь).

2018 г. Была участником IV Международной научной конференции “Экология и география растений и растительных сообществ” с докладом “Полынники в растительном покрове степной зоны на Прикаспийской низменности” (г. Екатеринбург).

Участвовала в съезде Русского ботанического общества с докладом “О полукустарничковом подтипе степного типа растительности” (г. Махачкала, Дагестан) и в международной конференции “Актуальные вопросы биогеографии” (г. Санкт-Петербург).

В этом же году приняла участие в международной конференции “Plants and Environmental Pollution (ICPEP-6)” с докладом “Conservation of desert-steppe diversity in European Russia” (г. Лакхнау, Индия).

2019 г. Участвовала в Камелинских чтениях с докладом “О границе лесостепной и степной зон в Заволжье” проходившей в Пермском государственном национальном университете (г. Пермь).

И.Н. Сафронова на экскурсии в музее-заповеднике “Куликово поле”. 2011 г.

I.N. Safronova. In the museum-reserve “Kulikovo Field”. 2011.

Во II Международной научной конференции “Современные фундаментальные проблемы классификации растительности” “Современные фундаментальные проблемы классификации растительности” с докладом “Эколого-фитоценотическая классификация опустыненных степей Прикаспия” (г. Ялта, Крым).

Принимала участие в конференции, посвященной 25-летию Института комплексных исследований аридных территорий, с докладом “Опустыненные степи Сарпинской низменности и их классификация” (г. Элиста, Калмыкия).

Участвовала в конференции, посвященной 50-летию совместной Российско-Монгольской палеонтологической экспедиции и совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и Академии наук Монголии, с докладом “Ковыльники Хэнтэйского аймака: фитоценотическое разнообразие и состояние” (г. Москва).

2020 г. Во II Международной научной конференции “Растительность восточной Европы и северной Азии” с докладом “Заволжско-Зауральские степи: особенности современного формационного разнообразия” (г. Брянск).

В Ивановских чтениях с докладом “О распространении некоторых полукустарничков в Заволжско-Зауральских степях” (г. Уральск, Казахстан).

2021 г. Принимала участие в конференции SCGIS, проходившей в Кинозерском национальном парке.

Ирина Николаевна имеет богатый экспедиционный опыт: многократно участвовала в экспедициях в степях и пустынях Средней Азии, Монголии, прериях Северной Америки. В настоящее время она продолжает свою экспедиционную деятельность и работает на Прикаспийской низменности.

Ирина Николаевна является примером трудолюбия и любви к науке. Она всегда открыта для сотрудничества и готова обсудить насущные геоботанические проблемы. И в свои 85 лет не отстает от современных направлений в научных исследованиях, привносит свои идеи и делится опытом.

Мы желаем Ирине Николаевне здоровья, долгих лет жизни и дальнейших научных успехов в изучении и познании закономерностей степной и пустынной растительности!

Список работ, опубликованных И.Н. Сафроновой в период 2017–2021 гг.

Safronova I.N., Stepanova N.Yu. 2017. Contemporary vegetation cover of the Caspian Lowland in the South-East of Europe. – Scritti in onore di Franco Pedrotti. Collana Natura e aree protette. P. 94–101.

Yurkovskaya T.K., Safronova I.N. 2017. Zoning of vegetation cover of the West Siberia (Russia). – Scritti in onore di Franco Pedrotti. Collana. Natura e aree protette. 32. Achille G. (ed.) Trento. P. 86–94.

Сафронова И.Н., Степанова Н.Ю. 2018. Современный растительный покров Прикаспийской низменности на юго-востоке европейской части России. – Поволжский экологический журнал. 1: 76–86.

Сафронова И.Н., Калмыкова О.Г., Ямалов С.М. 2018. О ковыльных степях Башкирского Предуралья. – В сб.: Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны: историко-культурные и природные территории. С. 137–139.

Сафронова И.Н. 2018. Полынники в растительном покрове степной зоны на Прикаспийской низменности. – В кн.: Экология и география растений и растительных сообществ. Материалы IV Международной научной конференции. С. 860–863.

Сафронова И.Н. 2019. Опустыненные степи Сарпинской низменности и их классификация. – Вестник Института комплексных исследований аридных территорий. 1–1 (38): 56–59.

Сафронова И.Н. 2019. Полупустыня – парадокс XX века. – Аридные экосистемы. 25 (1): 3–9.

Степанова Н.Ю., Сафронова И.Н. 2019. *Arthrophytum lehmannianum* (*Chenopodiaceae*) – новый вид для флоры России. – Бот. журн. 104 (5): 811–814.

Юрковская Т.К., Сафронова И.Н. 2019. Зональное деление растительного покрова Западной Сибири. – Бот. журн. 104 (1): 3–11.

Сафронова И.Н., Калмыкова О.Г., Степанова Н.Ю. 2019. О границе лесостепной и степной зон в Заволжье. – В сб.: Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения. С. 144–146.

Сафронова И.Н. 2020. Заповедник “Черные земли” в системе ботаникогеографического районирования. – Полевые исследования. 7: 40–47.

Сафронова И.Н., Калмыкова О.Г., Степанова Н.Ю. 2020. Заволжско-зауральские степи северной подзоны степной зоны: особенности современного формационного разнообразия. – Аридные экосистемы. 26 (4): 4–9.

Сафронова И.Н., Холод С.С., Гаврило М.В., Ежов О.Н. 2020. Флористическое и ценотическое разнообразие растительного покрова архипелага земля Франца-Иосифа. – Бот. журн. 105 (2): 133–151.

Сафронова И.Н. 2021. Заволжско-Зауральские степи средней подзоны степной зоны: формационное разнообразие и региональные особенности. – Бот. журн. 106 (12): 1180–1191.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Yurkovskaya et al.] Юрковская Т.К., Полозова Т.Г., Калибернова Н.М. 2007. Ирина Николаевна Сафронова (к 70-летию со дня рождения). – Бот. журн. 92 (7): 1090–1103.

[Yurkovskaya et al.] Юрковская Т.К., Баккал И.Ю., Головина Е.О., Горшков В.В., Ивченко Т.Г., Казанцева Т.И., Калмыкова О.Г., Ставрова Н.И., Ткачук Т.Е., Холод С.С., Ярмишко В.Т. 2017. Юбилей Ирины Николаевны Сафроновой. – Бот. журн. 102 (7): 1002–1008.

IRINA NIKOLAEVNA SAFRONOVA (ON THE 85th ANNIVERSARY)

I. A. Goryaev[a,#] and T. K. Yurkovskaya[a]

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

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

EDN: ORGCCM
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 602–607

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ АНТОНИНЫ АНАТОЛЬЕВНЫ БУТНИК (1935–2021)

© 2022 г. В. К. Шарипова
Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан,
ул. Дурмон йули, 32, Ташкент, 100125, Узбекистан
e-mail: vasila_82@mail.ru

Поступила в редакцию 02.03.2022 г.
После доработки 03.03.2022 г.
Принята к публикации 29.03.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622060096

6 октября 2021 г. на 86-м году ушла из жизни доктор биологических наук, профессор Антонина Анатольевна Бутник. Она была известным ботаником, специалистом в области экологической морфологии и анатомии растений.

А.А. Бутник родилась 27 августа 1935 года в г. Ташкенте. После окончания школы она подала документы на биофак САГУ (Среднеазиатский государственный университет). В университете преподавала блестящая плеяда ученых-педагогов: академики А.М. Музаффаров, Е.П. Коровин, член-корр. И.А. Райкова, И.И. Гранитов, проф. И.Д. Романов, А.Т. Туляганов. Они прививали студентам не только знания, но являли собой пример интеллигентности, воспитывали своим примером порядочность, честность, преданность науке.

В 1967 г. А.А. Бутник успешно защитила кандидатскую диссертацию, а в 1985 г. – докторскую диссертацию на тему “Адаптация анатомического строения видов сем. Chenopodiaceae к аридным условиям”.

Сразу после защиты диссертации Антонина Анатольевна поставила цель изучать способы адаптации растений других семейств и жизненных форм в их онтогенезе. Началась длительная упорная работа группы анатомов (А.А. Бутник, С.А. Пайзиева, Р.Н. Нигманова) под руководством и при поддержке академика Д.К. Саидова, заведующего лабораторией анатомии и цитоэмбриологии, директора Института ботаники Академии наук (в течение 22 лет). Д.К. Саидов обладал удивительным научным чутьем и верил ученым-энтузиастам. В Ташкенте сформировалась известная школа экологической анатомии. По инициативе анатомов Института ботаники было проведено I Всесоюзное совещание по экологической анатомии растений (1986), на котором присутствовали более 100 ведущих специалистов. Итогом многолетней работы явилась 3-томная монография “Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии” (Т. I. Деревья, кустарники, кустарнички, 1991 г., Т. II. Полукустарники, полукустарнички, 2001 г.; Т. III. Травы. 2009 г. Ташкент, ФАН). В этих томах представлен основной спектр пустынных растений как эдификаторов и доминантов, так и редких и исчезающих видов. Работа уникальна еще и тем, что анатомия тесно связана с развитием растений (онтогенезом и морфогенезом), что позволяет не только описать ту или иную структуру, но и установить, как она возникла, в каких условиях. Всего описан и иллюстрирован оригинальными рисунками и микрофотографиями 71 вид пустынных растений из 13 лидирующих семейств. Это первая фундаментальная работа по экологической анатомии в Узбекистане, необходима преподавателям и студентам вузов, особенно педагогических, в которых был введен курс экологической анатомии.

Каждый раздел работы Антонина Анатольевна апробировала на симпозиумах, конференциях, конгрессах, представляя уникальное разнообразие структуры и различные способы адаптации.

Однако перед учеными стояла еще одна важная для народного хозяйства проблема: засоление почв и анализ видов, которые произрастают в этих условиях. Изучение галофитов, особенности их строения и функции вскрыли ряд уникальных явлений. Итоги изучения галофитов опубликованы в нескольких зарубежных изданиях. Проблема галофитизма не решена, но в ее фундамент заложен новый научный блок.

Антониной Анатольевной Бутник опубликовано 130 научных статей и 4 монографии (с соавторами).

Вклад в фундаментальную науку заключается в следующем:

– разработана экологическая классификация плодов и семян семейства Chenopodiaceae;

Антонина Анатольевна Бутник
Antonina Anatolyevna Butnik

– выявлены эколого-эволюционные направления морфологического и структурного развития проростков;

– выделены типы строения листа пустынных растений, определены их адаптивные уровни;

– составлена морфологическая и структурная характеристика жизненных форм 110 видов пустынных растений из 15 семейств;

– описаны типы аномального вторичного утолщения осевых органов видов Chenopodiaceae и их значение в адаптивном процессе;

– выявлена структурно-функциональная неоднородность галофитов в связи с их происхождением;

– определена адаптивная и эволюционная роль кранц-структур и перспектива их использования в экологическом мониторинге.

Исследовательская работа Антонины Анатольевны всегда сочеталась с наставнической, педагогической. Ею подготовлены 2 доктора и 7 кандидатов наук.

В течение 15 лет она выполняла обязанности заместителя председателя и ученого секретаря Специализированного совета при Институте ботаники АН РУз, ученого секретаря Узбекистанского отделения Всесоюзного ботанического общества, являлась членом Всесоюзного проблемного Совета “Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира”, работала в профсоюзе и многих других обществах. В течение 14 лет заведовала лабораторией анатомии и морфологии, в последствие переименованной в лабораторию анатомии и цитоэмбриологии.

Антонина Анатольевна была оптимистом, доброжелательна и готова поделиться своими знаниями с молодежью и коллегами. Главный же двигатель и стержень Антонины Анатольевны на жизненном пути – это интерес к природе, к познанию нового, любовь к своей науке. Вплоть до последнего года жизни она дарила свои знания своим докторантам и ученикам.

Светлая память о выдающемся профессоре – Антонине Анатольевне Бутник навсегда сохранится в наших сердцах!

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ А.А. БУТНИК

1962

Морфолого-анатомическое строение семян *Kochia prostrata* (L.) Schrad. – Узбекский биол. журнал. 6: 49–54.

1966

Анатомические особенности строения листа различноопушенных форм *Kochia prostrata* (L.) Schrad. – Материалы по физиологии и экологии растений Средней Азии: Сб. Ташкент. С. 59–69.

Некоторые особенности роста и формирования осевых органов *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Сообщение II. – Узбекский биол. журнал. 4: 39–43.

1967

О приуроченности форм изеня к различным почвенно-климатическим условиям. – Разработка научных основ улучшения и рационального использования каракулеводческих пастбищ: Тезисы докладов. Ташкент. С. 96–100 (соавторы Багаева Л.М., Гараева Ф.).

1968

Темп роста осевых органов и формирование первичной проводящей системы проростков видов изеня и кейреука. – Реф. докл. Всесоюз. межвузовской конф. по морфологии растений. М. С. 55–56.

Формирование поликамбиальной структуры осевых органов изеня в связи с морфогенезом куста. – Реф. докл. Всесоюз. межвузовской конф. по морфологии растений. М. С. 56–57.

Некоторые особенности роста и формирования структуры осевых органов изеня. Сообщ. III. Строение многолетних осевых органов. – В кн.: Полезные дикорастущие растения Узбекистана. Ташкент. С. 26–32.

1969

Строение зародышей маревых. – Узбекский биол. журнал. 4: 36–39.

1970

Влияние солей на рост и формирование структуры проростков кейреука – *Salsola orientalis* S.G. Gmel. – В кн.: Структурные и функциональные особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. С. 32–44.

1971

Анатомическое строение подвидов изеня. Информационное сообщение. – Узбекский биол. журнал. 52: 12–13.

1972

Строение покровов плодов маревых. – В кн.: Морфо-биологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент. С. 17–28.

Формирование первичной проводящей системы проростков маревых. – В кн.: Морфо-биологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент. С. 28–38.

1973

Структура осевых органов терескена (*Eurotia ewersmanniana* Stschegl.) в первый год вегетации. – В кн.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент. С. 14–22.

1974

Структурные типы семядолей маревых (Chenopodiaceae). – В кн.: Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент. С. 43–49.

1975

Формирование структуры осевых органов видов маревых. – Тезисы докл. XII. МБК. М. С. 244.

1976

Структура вегетативных органов некоторых однолетних видов рода *Salsola* L. – В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент. С. 15–25.

1977

Об адаптивных признаках листьев маревых. – В кн.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент. С. 4–15.

Сравнительно-анатомическое исследование плодов и вегетативных органов маревых Узбекистана. – Материалы совещания по филогении центросеменных. М. С. 47–49.

1978

Адаптивное значение анатомических признаков представителей сем. Chenopodiaceae Vent. Узбекистана. – Тезисы докл. VI делегатского съезда ВБО. Л. С. 100.

Морфогенез некоторых эдификаторов пустынных и полупустынных сообществ Узбекистана. – Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биоценозов: Тез. докл. Всесоюз. совещания. Днепропетровск. С. 247–248.

1979

Типы развития проростков маревых. – Бот. журн. 64 (6): 834–842.

1981

Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания). – Бот. журн. 66 (7): 992–1001.

Карпологическая характеристика представителей сем. Chenopodiaceae Vent. – Бот. журн. 66 (10): 1433–1443.

Эволюционное значение типов аномального (поликамбиального) вторичного утолщения осевых органов видов семейства Chenopodiaceae Vent. – Морфологическая эволюция высших растений: Материалы VI Московского совещания по филогении растений. М. С. 113–115.

1982

Структурные приспособления растений к засушливым условиям. – Повышение продуктивности и улучшение использования пастбищных угодий в полупустынных зонах республик Средней Азии и Казахстана: Тезисы докладов Всесоюз. совещания. Ташкент. С. 85–86.

1983

Характеристика типов аномального (поликамбиального) вторичного утолщения осевых органов видов сем. Chenopodiaceae Vent. – Бот. журн. 68 (5): 572–580.

Salsola arbuscula Drob. – Адаптация кормовых растений к условиям аридной зоны. Ташкент. С. 151–155.

1984

Структурные преобразования вегетативных органов видов сем. Маревых в процессе ксерофилизации. – Всесоюз. конф. по анатомии растений: Тезисы докладов. Л. С. 27–28.

Анатомическое строение вегетативных органов сем. маревых в юго-западном Кызылкуме. – Ресурсы биосферы пустынь Средней Азии и Казахстана. М. С. 149–151.

1986

Признаки примитивности и продвинутости в анатомическом строении подсемейств семейства маревых. – Источники информации в филогенетической систематике растений. М. С. 7.

1987

Строение эпидермы листьев видов сем. Chenopodiaceae Vent. – Бот. журн. 72 (8): 1021–1030.

Формирование структуры центрических листьев в сем. Chenopodiaceae. – Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тезисы докладов VIII делегатского съезда ВБО. Л. С. 329–330.

1989

Адаптивная эволюция анатомического строения пустынных растений. – Проблемы освоения пустынь. Ашхабад. 4: 78–83.

Адаптивные признаки плодов и семян пустынных растений. – Теоретическая и прикладная карпология: Тезисы докладов Всесоюз. конф. Кишинев. С. 32.

1990

Стратегии структурной адаптации древесных и кустарниковых видов пустыни Кызылкум. – Современные проблемы экологической анатомии растений: Материалы II Всесоюз. совещания по экологической анатомии растений. Владивосток. С. 32–34.

Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. I. Деревья, кустарники, кустарнички. Ташкент. 268 с.

1991

Морфологические показатели адаптации растений к аридным условиям. – Цитология. 33 (5): 91–92.

Семейство Chenopodiaceae Vent. – Сравнительная анатомия семян. Л. Т. III. С. 77–82.

Семейство Amaranthaceae. Сравнительная анатомия семян. Л. Т. III. С. 74–77.

1994

Проблемы ксерофилизации растений в условиях гипсовой пустыни. – Узбекский биол. журнал. 1: 40–45.

1995

Fruit and seed adaptation to the arid environment. – IV Plant life of Southwest Asia Symposium. Izmir. Turkey. P. 69.

Adapting strategies of woody and semiwoody plants in the arid environment xerophylization problem). – J. of Arid Land Studies. Tokyo. 5: 73–76.

1996

The morphogenesis and anatomical structure of root systems of the desert plants. – Abstracts of V Symposium International Society of Root research. Madren Conference Centre-Clemson. South Carolina. P. 22.

1997

The morphogenesis and structure of the geophytes. – First Balkan Botanical Congress (abstracts). Thessaloniki, Greece. P. 128.

Строение ассимилирующих органов представителей различных биоморф юго-западного Кы-

зылкума. – Анатомия и морфология растений: Труды Междунар. конф. СПб. С. 232–233.

1998

Adaptive strategy of desert plants. – VII International Congress of Ecology (Intercol). Florence. P. 248.

1999

Comparative studies in cotyledons and leaves in C4 species of Chenopodiaceae Vent. and their evolutionary implication. – Biodiversitat und Evolutionsbiologie: XIV. Symposium. Yena. P. 233.

Halophytes: structure and adaptation. – Ecological problems of Sustainable Land-Use in Desert. Abstract. Bonn. P. 49.

2000

Анализ пустынных растений Кызылкума на наличие кранц-синдрома как показателя стресс – устойчивости. – Проблемы опустынивания в аридных зонах: Материалы Междунар. науч. конф. Самарканд. С. 62.

2001

Halophytes: structure and adaptation. – Sustanaibe Land Use in Deserts. Springer. P. 147–153.

Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т. II. Полукустарники, полукустарнички. Ташкент. 246 с.

2002

Морфолого-таксономическое исследование видов рода *Nanophyton* Less. (Chenopodiaceae). – Систематика высших растений: Тезисы Междунар. конф. М. С. 22–23.

2003

Biology and productivity some halophytic components in desert agrosoenosis. – Desert technology. VII. Jodhpur. India. P. 107.

2004

Строение эпидермы представителей различных биоморф пустынных растений. – Развитие ботанической науки в Центральной Азии и ее интеграция в производство: Материалы Междунар. науч. конф. Ташкент. С. 118–119.

2006

Строение коры стеблей годичных побегов видов рода *Salsola*. – Байтеновские чтения – 2: Тр. III. Междунар. конф. памяти выдающихся ботаников Казахстана. Алма-Аты. С. 134–136.

2007

Характеристика возрастных состояний в популяции *Eremurus korolkovii* Rgl. (юго-западный Кызылкум). – Ботаника, экология, охрана растений: Материалы Междунар. науч. конф. Андижон. С. 44–46.

2008

Онтогенез растений как объект мониторинга окружающей среды в аридной зоне. – Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всероссийской конференции. Петрозаводск. С. 163–166.

2009

Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Травы. Т. III. Ташкент. 310 с.

2010

Содержание водно-растворимых солей в листьях видов рода *Suaeda* в связи с их анатомическим строением. – I-е Международные Беккеровские чтения: Материалы Междунар. конф. Волгоград. С. 33–35.

2011

Haloindication effect and kinetism of salt accumulation by leaves of *Suaeda* species. – The 1st International Conference on Arid Land "Desert Technology X" Narita. Tokyo, Japan. P. 121.

2012

Main trends the evolution of structural traits of Chenopodiaceae Vent. – Caryopllales: New Insights into the Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order. Proceedings of the Symposium at Moscow M.V. Lomonosov State University. Caryophyllales: new insights into Phylogeny, Systematica and Morphological Evolution of the order. P. 58–61.

2013

Изучение онтогенеза растений – важнейшее направление биологии (к методике описания). – В кн.: Инновационные направления подготовки

квалифицированных кадров в высших учебных заведениях. Шимкент. С. 223–226.

2014

Biological and ecological diversity of halophytes flora of Uzbekistan. – "Innovations for sustainability and food security in arid and semiarid lands". 2nd International Conference on Arid Lands Studies. Samarkand, Uzbekistan. С. 21.

2015

Секреторные структуры пустынных растений. – "Наука, техника и инновационные технологии в эпоху могущества и счастья". Материалы Междунар. науч. конф. Ашхабад. С. 115–117.

Справочник по морфологии плодов и биологии прорастания семян пустынных растений. Ташкент. 322 с.

IN MEMORIAM: ANTONINA ANATOLYEVNA BUTNIK (1935–2021)

V. K. Sharipova

Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan
Durmon yuli Str., 32, Tashkent, 100125, Uzbekistan
e-mail: vasila_82@mail.ru

EDN: GTRYSP
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 608–612

ХРОНИКА

V ВСЕРОССИЙСКАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ “ВОДОРОСЛИ: ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ, ЭКОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МОНИТОРИНГЕ”

© 2022 г. А. Г. Охапкин[1,*], Е. Л. Воденеева[1,2,]**

[1] *Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950, Россия*

[2] *Нижегородский филиал федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” Московское шоссе, 31, Нижний Новгород, 603116, Россия*

**e-mail: okhapkin@bio.unn.ru*

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

Поступила в редакцию 31.01.2022 г.
После доработки 17.02.2022 г.
Принята к публикации 22.02.2022 г.

С 20 по 25 сентября 2021 г. в г. Нижнем Новгороде состоялась V Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”. Инициатор ее проведения – коллектив кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. В работе конференции принял участие 161 человек из 29 городов, 8 стран, 31 научного учреждения, 21 университета и 6 заповедников.

Ключевые слова: конференция, водоросли, таксономия, экология, мониторинг

DOI: 10.31857/S0006813622060084

С 20 по 25 сентября 2021 г. в г. Нижнем Новгороде состоялась V Всероссийская научная конференция с международным участием “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге”, которая была организована коллективом кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (ННГУ). Настоящая конференция проведена на основании решения IV Всероссийской научной конференции, проведенной в Санкт-Петербурге 24–28 сентября 2018 г. и приуроченной к 110-летию со дня рождения М.М. Голлербаха. В число организаторов и партнеров конференции кроме ННГУ входили Министерство экологии и природных ресурсов Нижегородской области, Нижегородские отделения Русского ботанического общества и Гидробиологического общества РАН. Спонсорами конференции стали ООО “Карл Цейсс” и группа компаний “Экопром”.

V Всероссийская научная конференция “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге” была посвящена памяти известного российского альголога, основателя нижегородской альгологической школы, Веры Ивановны Есыревой, в течение многих лет являвшейся организатором и вдохновителем изучения водорослей различных водных объектов Нижегородского края, расположенных в бассейне Средней Волги. Обширная тематика конференции позволила обсудить современное состояние исследований в области таксономии, разнообразия, экологии и географии различных групп водорослей, возможности их применения в мониторинге и других аспектов их изучения. Материалы конференции были опубликованы в журнале “Вопросы современной альгологии” и выложены на страницах его сайта: http://www.algology.ru/1622, http://www.algology.ru/1667, http://www.algology.ru/1674, http://www.algology.ru/1689.

В подготовке конференции и ее работе принял участие 161 человек из 29 городов, 8 стран (Россия, Беларусь, Украина, США, Израиль, Чехия, Польша, Алжир), из 31 научного учреждения,

Рис. 1. Участники конференции.
Fig. 1. Participants of the Conference.

21 университета и 6 заповедников (рис. 1). В числе участников 28 докторов и 89 кандидатов наук, 9 аспирантов и 6 студентов. Были проведены мастер-классы по световой микроскопии (ООО Карл Цейсс), “Нанопоровый секвенатор MinION”, работа с альгологическими данными в среде R.

Научная программа конференции включала работу следующих секций:

– Флористика и география водорослей: проблемы и современные подходы.

– Проблема таксона в альгологии: от морфологии до молекулярной генетики, современный синтез.

– Проблема редких видов в альгологии, сохранение и охрана водорослей. Биологические инвазии.

– Культивирование – водоросли как объект биотехнологии: теория и ее реализация на практике.

– Продукционные аспекты изучения водорослей.

– Палеоальгология и стратиграфия водорослей.

– Физиология и биохимия водорослей: теория и практическое применение.

– Структурно-функциональная организация планктонных и бентосных альгоценозов морских и континентальных водоемов.

– Водоросли в оценке состояния и качества окружающей среды – современные подходы, результаты и перспективы.

– История альгологических исследований в регионах.

– Почвенные альгоценозы.

Результаты фундаментальных и прикладных исследований водорослей были представлены в пленарных, секционных и стендовых сообщениях. На открытии конференции с приветственным словом к участникам конференции обратились председатель оргкомитета, заведующий кафедрой ботаники и зоологии ИББМ ННГУ, д.б.н., проф. А.Г. Охапкин; проректор по научной работе ННГУ, д.ф.-м.н., доцент М.В. Иванченко; директор ИББМ ННГУ, д.б.н. М.В. Ведунова и заместитель директора департамента благоустройства администрации г. Нижнего Новгорода А.Н. Краснов.

На заседаниях конференции было заслушано 9 пленарных докладов ведущих российских и зарубежных альгологов: С.С. Баринова (Институт Эволюции, Университет Хайфы, г. Хайфа, Израиль), Josef Juráň (Южночешский университет Ческе-Будеевице, Чешская республика), А.Н. Камнев (Московский гос. университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва), Л.Г. Корнева, В.В. Соловьева, С.И. Сиделев, Е.Н. Чернова, Я.В. Русских (Институт биологии внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина, п. Борок), М.С. Куликовский, А.М. Глущенко, Е.И. Мальцев, И.В. Кузнецова, С.И. Генкал (Институт физиологии растений РАН, г. Москва, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, пос. Борок), Р.Е. Романов (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург), Е.Н. Патова, М.Д. Сивко (Институт биологии

Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Республика Коми), А.Д. Темралеева, Е.С. Кривина, Ю.С. Букин (Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино), Г.А. Юлова (Институт биологии и биомедицины Нижегородского гос. университета им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород), А.Г. Охапкин (Институт биологии и биомедицины Нижегородского гос. университета им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород).

В этих докладах рассмотрены достижения основных направлений современных альгологических исследований. В докладе С.С. Бариновой освещалось значение экологического моделирования в оценке качества вод; Е.Н. Патова и М.Д. Сивко заострили внимание на разнообразии и функционировании цианопрокариот болотных экосистем северо-востока Европейской России; А.Д. Темралеева с содокладчиками осветила современные подходы к изучению водорослей – ДНК-баркодинг и таксономии с применением молекулярно-генетических методов. Современный синтез морфологических и молекулярных данных при определении ранга таксона у водорослей представлен М.С. Куликовским с содокладчиками; Josef Juráň сделал обзор существующих взглядов на разнообразие и таксономию эвгленовых водорослей; современная характеристика группы харовых водорослей представлена Р.Е. Романовым. Кроме того, на пленарных заседаниях были заслушаны доклады Л.Г. Корневой с содокладчиками по экологии и метаболической активности цианобактерий крупных равнинных водохранилищ европейской части России. Г.А. Юлова ознакомила участников конференции с этапами жизненного пути и результатами исследования водорослей известного русского альголога В.И. Есыревой. А.Г. Охапкин охарактеризовал этапы и современные результаты альгологических исследований водоемов Средней Волги.

В секционных устных и стендовых докладах были представлены результаты различных направлений альгологии, важных как в теоретическом, так и в практическом отношении. Большой интерес вызвали доклады, посвященные морфологии и молекулярной филогении почвенных водорослей Урала и Хэнтэя, составу и структуре почвенных альгоценозов южного Вьетнама, Непейцевского дендропарка (г. Уфа), участков самозарастания золошлакоотвалов ТЭЦ (г. Апатиты). Интерес также вызвали доклады по характеристике состава и особенностям биологии харовых, зеленых и золотистых водорослей различных территорий, включая охраняемые.

На секции, посвященной проблеме таксона в альгологии, заслушаны доклады, отразившие характеристики новых, ранее неизвестных родов водорослей, вопросы разнообразия вошериевых России и криптофитовых водорослей тропиков, криптических таксонов некоторых цианопрокариот и использования новых методов их идентификации. В докладах на секциях “Структурно-функциональная организация планктонных и бентосных альгоценозов морских и континентальных водоемов” и “Водоросли в оценке состояния и качества окружающей среды” были представлены результаты в области строения и функционирования альгоценозов водной толщи и дна морских и пресных водных объектов России (озера Валаамского архипелага, Восточного Мурмана Баренцева моря, архипелага Северная Земля, водных объектов бассейна Средней Волги, Таганрогского залива и ряда других). С использованием индикационных возможностей разных групп водорослей охарактеризованы экологическое состояние и качество как водных, так и почвенных экосистем разных регионов России.

Стендовая сессия конференции (10 постеров) была проведена на выездном заседании и проходила на базе биологической станции ННГУ в с. Пустынь Арзамасского района Нижегородской области. В сообщениях этой секции были отражены результаты исследований в области флористики, ценологии и экологии различных групп водорослей, их функциональной активности в почвенных и водных экосистемах, биоиндикационных возможностей и ряда других. Кроме стендовой сессии на биостанции была проведена экскурсия по ее территории и окрестностям, а также организован круглый стол на тему “Организация альгологических исследований на базе биостанций”.

Участники конференции в период ее проведения были ознакомлены с научными лабораториями Центра инновационного развития ННГУ, для них были организованы экскурсии “Нижнему Новгороду – 800!”, на биологическую станцию ННГУ, осуществлен экскурсионный тур “Семенов – столица золотой хохломы. Светлояр – русская Атлантида”.

Подводя итоги работы конференции, участники отметили, что ее программа успешно выполнена. Основные вопросы, обсужденные на конференции, традиционно отражают состояние тех направлений альгологии, которые главным образом разрабатываются научным сообществом альгологов России: это достижения в области систематики, таксономии, флористики, молекулярно-генетических исследований, экологии и ценологии водорослей, вопросы биоиндикационной и продукционной направленности. Продолжается работа в области инвентаризации альгофлор отдельных регионов. Результаты этого направления

напрямую связаны с проблемами систематики и идентификацией таксонов водорослей. Несмотря на появление обобщающих сводок по некоторым группам водорослей, например диатомовым, золотистым, процесс появления новых пособий по идентификации, опубликованных российскими специалистами на русском языке, проходит крайне медленно. Этот важнейший раздел научной работы недостаточно целенаправленно отражается при планировании разделов НИР профильными учреждениями, что не приводит к появлению серии отечественных определителей по современной пресноводной флоре водорослей России, что делает проблематичной квалифицированную подготовку новых кадров – альгологов фундаментальной и практической направленности и косвенно свидетельствует о недоучете роли водорослей в практической деятельности общества, их влияния на среду обитания и здоровье человека. Большая часть крупных отделов водорослей находится в стадии разработки имеющимся в стране коллективом систематиков-монографов, однако по некоторым группам в настоящий момент специалисты в России отсутствуют. Как и ранее, вызывает озабоченность недостаточное внимание к фундаментальным вопросам систематики. Несмотря на то, что в настоящее время выделение и описание российскими специалистами новых таксонов водорослей в большинстве случаев выполняется с применением соответствующих современных молекулярно-генетических подходов, авторы не концентрируют внимания на филогенетической концепции таксонов, ограничиваясь исследованием отдельных видов.

Участники конференции отметили, что финансирование полевых стационарных и экспедиционных исследований, остается явно недостаточным для решения фундаментальных и прикладных вопросов альгологии, а происходящие в природе изменения негативного плана (усиление “цветения” континентальных и морских вод, инвазии чужеродных видов водорослей с неизученными свойствами, рост потенциальной токсичности воды в условиях потепления климата) приводит к возрастанию возможности появления экологических рисков и усиливает непредсказуемость их последствий для общества, создавая явную угрозу национальной безопасности.

Следует отметить, что на предыдущей Международной конференции обсуждался вопрос об активизации исследований в области экспериментальной морфологии водорослей и влияния факторов среды на их фенотипическую и генотипическую изменчивость, но до сих пор это почти не реализуется и сохраняет свою актуальность.

Участники конференции отмечают, что прикладные аспекты альгологии, такие как альгоиндикация водных экосистем, явно отстают от мирового уровня, система контроля качества воды водных объектов в России практически не меняется с 70–80-х годов прошлого века и во многом устарела, а состояние вод крупнейших источников питьевого и промышленного водоснабжения (например, р. Волги) продолжает неуклонно ухудшаться.

Не решена задача организации консультативных центров по идентификации отдельных групп водорослей, эти функции по-прежнему выполняют специалисты Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН; частично этот вопрос решается при проведении конференций альгологической направленности. Подготовка квалифицированных специалистов-альгологов количественно неуклонно снижается, что связано с малочисленностью преподавателей в вузах, специализирующихся в области альгологии. Практически квалифицированная подготовка альгологов-гидробиологов или систематиков на основе лицензированных форм всех ступеней образования (бакалавриат, магистратура и аспирантура) ведется лишь в немногих университетах, включая МГУ, СПбГУ и ННГУ. Такое положение связано с отсутствием государственного заказа на специалистов этого профиля и с недостаточной развитостью в нашей стране деятельности по практическому применению водорослей в народном хозяйстве.

Следующую VI Всероссийскую научную конференцию предлагается организовать на базе МГУ (биологическая станция в Звенигороде) и Института физиологии растений РАН им. К.А. Тимирязева в 2022 г. Предложено продолжить работу по активизации международных контактов и привлечению иностранных специалистов к участию в конференции.

Участники конференции отметили высокий уровень ее организации и выразили благодарность ее оргкомитету, администрации ННГУ, другим организаторам и партнерам за создание благоприятных условий ее проведения, а ООО “Карл Цейсс” и группе компаний “Экопром” за спонсорскую помощь.

5th ALL-RUSSIAN SCIENTIFIC CONFERENCE WITH INTERNATIONAL PARTICIPATION "ALGAE: ISSUES ON TAXONOMY, ECOLOGY AND MONITORING APPROACHES"

A. G. Okhapkin[a,#] and E. L. Vodeneeva[a,b,##]

[a] *Lobachevsky State University*
Gagarin Ave., 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia

[b] *Nizhny Novgorod Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution*
"Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography"
Moskovskoe Hwy., 31, Nizhny Novgorod, 603116, Russia

[#]*e-mail: okhapkin@bio.unn.ru*

[##]*e-mail: vodeneeva@mail.ru*

5th All-Russian Scientific Conference with international participation "Algae: issues on taxonomy, ecology and monitoring approaches" was held in Nizhny Novgorod, September 20–25, 2021. The conference was organized by the Department of Botany and Zoology of the Institute of Biology and Biomedicine of the Nizhny Novgorod State University with participation of the Ministry of Ecology and Natural Resources of the Nizhny Novgorod Region, the Nizhny Novgorod branches of the Russian Botanical Society and the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences. International company "Carl Zeiss" and the group of companies "Ecoprom" sponsored the conference.

161 people from 29 cities, 8 countries, 31 scientific institutions, 21 universities and 6 nature reserves attended the conference. The conference addressed a wide range of issues related to the study of algae. Scientists from Russia, CIS countries and far abroad presented reviews and research reports. The main topics of the Conference: Floristics and geography of algae: problems and modern approaches; Taxon problem in algology: from morphology to molecular genetics, modern synthesis; The problem of rare species in algology, conservation and protection of algae, biological invasions; Algae cultivation; Production aspects of the study of algae; Paleoalgology; Physiology and biochemistry of algae; Structural and functional organization of planktonic and benthic algocoenoses of marine and continental water bodies; Algae in the assessment of the state and quality of the environment; History of algological research in the regions; Soil algocoenoses.

Keywords: conference, algae, taxonomy, ecology, monitoring

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 6, с. 613–624

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

DOI: 10.31857/S0006813622060114

I. Общая информация

"Ботанический журнал" публикует результаты исследований в различных областях фундаментальной ботаники: систематики, филогении, флористики, геоботаники, морфологии, структурной ботаники, физиологии растений; статьи, посвященные охране растительного мира; рецензии на крупные отечественные и зарубежные труды по ботанике; хроникальные материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и пр.); персоналии; информацию о деятельности Русского ботанического общества (РБО), важнейших ботанических новостях, ботанических путешествиях; статьи по истории ботаники.

Журнал не принимает к рассмотрению рукописи по микологии (если изучение грибов не связано напрямую с изучением растений), а также по прикладным разделам ботаники (растительным ресурсам, растениеводству, садоводству и т.п.).

В "Ботаническом журнале" печатаются статьи российских и иностранных авторов, написанные на русском или английском языках. Статьи должны содержать новые, ранее не опубликованные фактические данные и теоретические положения.

В журнале принято одностороннее анонимное рецензирование (single blind peer review).

Журнал выходит 12 раз в год. Плата за публикацию не взимается, гонорары не предусматриваются.

Редакция просит авторов при подготовке рукописи следовать изложенным ниже правилам. Рукописи, оформленные без соблюдения правил, редакционной коллегией не рассматриваются. Все присланные материалы не возвращаются.

Для рассмотрения рукописи редколлегией журнала авторам необходимо представить следующие материалы и документы:

1. Полный текст рукописи, включая таблицы и иллюстрации в электронном виде.

2. Подписанный авторами лицензионный договор.

3. Сведения об авторе (авторах): Фамилия, имя, отчество, место работы, должность, номер контактного телефона, адрес электронной почты и область научных интересов. Необходимо также указать лицо, с которым редколлегия будет вести переговоры и переписку.

Все материалы и документы присылаются исключительно в электронном виде через авторский портал редакционно-издательской системы издательства Pleiades Publishing https://publish.science-journals.ru/ или по электронной почте на адрес: info@botjournal.ru. После регистрации автора на сайте системы через личный кабинет можно получить сведения о прохождении рукописи, осуществляются рецензирование и согласование авторской правки.

Документы на бумажных носителях не присылаются.

II. Тематика публикации

В "Ботаническом журнале" рассматриваются и публикуются:

– оригинальные статьи и сообщения о результатах фундаментальных исследований в области ботаники;

– систематические обзоры, описания новых таксонов;

– флористические находки (рассматриваются рукописи, содержащие информацию о новых находках для региона и аналитическую часть);

– числа хромосом;

– проблемы охраны растительного мира;

– аналитические обзорные статьи по фундаментальным проблемам ботаники;

– хроникальные статьи о проведенных ботанических мероприятиях;

– рецензии на крупные публикации в области ботаники;

– персоналии (юбилеи и даты, потери науки);

– статьи по истории ботаники;

– информация о деятельности РБО.

Рукопись должна быть тщательно выверена и отредактирована авторами, материал в ней изложен ясно и последовательно. Содержание рукописи не должно противоречить принципам редакционной этики, представленным на сайте "Ботанического журнала".

III. Объем и структура публикации

Рекомендуемый объем рукописи (включая таблицы, список литературы, рисунки, подписи к рисункам): для обзорных статей и таксономических обзоров – до 35 стр., для оригинальных статей – до 25 стр., для статей в разделах "Сообщения", "Флористические находки" и "Охрана растительного мира" – до 15 стр., для персоналий, хроник и рецензий – до 10 стр.

Превышение объема статьи допускается в исключительных случаях по решению редколлегии журнала.

Объем иллюстраций не должен превышать 1/4 объема статьи. При необходимости размещения большого объема иллюстративного материала (рисунки, таблицы, геоботанические описания, аннотированные флористические списки и т.п.) редколлегия оставляет за собой право опубликовать их в виде электронного приложения к статье. Электронное приложение будет доступно на сайтах ИКЦ "Академкнига" (https://www.sciencejournals.ru/journal/botjou/), eLibrary (https://www.elibrary.ru/contents.asp?titleid=7682) и Ботанического журнала (http://botjournal.ru/).

К статье отечественных авторов, представленной на английском языке, редколлегия вправе запросить русский текст, соответствующий оригиналу.

Русскоязычные рукописи должны иметь следующую структуру текста:

на русском языке:

– заглавие статьи;

– копирайт, инициалы и фамилии автора(ов);

– название организации(й), в которой работает(ют) автор(ы), адрес организации(й), адрес электронной почты; если авторы из разных организаций, соответствие фамилии и организации отмечается надстрочными арабскими цифрами; звездочкой отмечается фамилия автора для корреспонденции;

– аннотация (авторское резюме, без подзаголовка);

– ключевые слова;

– основной текст (правила представления таблиц и иллюстративного материала описан ниже);

– благодарности, ссылки на финансовую поддержку фондов и программ (названия фондов и программ должны быть приведены полностью);

– список литературы.

на английском языке:

– заглавие статьи;

– копирайт, инициалы и фамилии автора(ов);

– название организации(й), в которой работает автор(ы), адрес организации(й), адрес электронной почты; если авторы из разных организаций, соответствие фамилии и организации отмечается надстрочными буквами латинского алфавита;

– адрес электронной почты; знаком # отмечается фамилия автора для корреспонденции;

– Summary с переводом на русский язык;

– Keywords;

– Acknowledgements;

– References;

Заглавие статьи должно быть кратким, информативным, отражать содержание статьи. Названия видов в заглавии даются на латинском языке, без указания авторов, в скобках приводится семейство (при необходимости другой высший таксон).

Аннотация (без ссылок на литературу и аббревиатур) должна отражать основное содержание работы, без вводных и общих фраз за исключением общепринятых (СИ) сокращений мер. В частности, в аннотации следует избегать таких фраз, как "проведено сравнение полученных данных с ...", "полученные данные обсуждаются..." и им подобных; вместо них необходимо приводить конкретные содержательные результаты и выводы, полученные в ходе сравнений и обсуждений. Оптимальный объем не более 200 слов.

Ключевые слова должны отражать предмет и объект исследования и облегчать нахождение статьи средствами информационно-поисковых систем. Желательно не повторять слова, вошедшие в заглавие и аннотацию.

Summary имеет большое значение как самостоятельный источник информации, раскрывающий содержание статьи для англоязычных читателей. Оно является важной составляющей цитируемости работы в мировой периодике. Summary может отличаться от **Аннотации**, содержать более развернутую информацию об исследовании. К Summary прилагается дословный авторский перевод на русский язык.

Summary должно быть:

– информативным (не содержать общих фраз);

– оригинальным (не быть дословным переводом аннотации);

– содержательным и логически связным (отражать основные задачи, методы, содержание, результаты исследования);

– структурированным (следовать логике изложения материала статьи);

– написано с использованием принятой англоязычной терминологии;

– не должно содержать ссылок на литературу и аббревиатуры.

Keywords (см. Ключевые слова).

Рекомендуются следующие разделы основного **текста рукописи**:

Введение (без подзаголовка), в котором необходимо определить общую проблематику статьи, актуальность, степень изученности, цели и задачи данного исследования. Объем Введения не должен превышать трети от объема рукописи в целом.

Материалы и методы. В этом разделе описываются происхождение и объем фактического материала, а также используемые методы исследования. Если методы исследования являются новыми или не часто используемыми, то их необходимо описать подробно. При необходимости приводятся маршруты экспедиций или схемы экспериментов.

Результаты. Здесь должны быть представлены в развернутом виде (с использованием таблиц и иллюстраций) оригинальные результаты, полученные авторами.

Обсуждение. В данном разделе проводится сравнительный анализ полученных результатов с

опубликованными ранее, их интерпретация, формулируются гипотетические модели и т.п.

Заключение. В этом разделе желательно в тезисной форме изложить основные результаты и выводы.

Обзорные, геоботанические статьи и статьи о флористических находках могут иметь и иные тематические разделы.

Пример оформления рукописи на русском языке:

К ВОДНОЙ ФЛОРЕ
МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© О. А. Мочалова[1,*], А. А. Бобров[2,**]

[1] Институт биологических проблем Севера ДВО РАН ул. Портовая, 18, г. Магадан, 685000, Россия

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

*e-mail: mochalova@inbox.ru

**e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию: (дата ставится редакцией)

Аннотация (без подзаголовка)

Ключевые слова

Основной текст

Благодарности

Список литературы

TO THE AQUATIC FLORA OF MAGADAN REGION © O. A. Mochalova[a,#], A. A. Bobrov[b,##]

[1] Institute of the Biological problems of the North FEB RAS Portovaya str. 18, Magadan, 685000, Russia

[2] I. D. Papanin Institute for biology of inland waters RAS Borok, Nekouz distr., Yaroslavl reg., 152742, Russia

[#]e-mail: mochalova@inbox.ru

[##]e-mail: lsd@ibiw.yaroslavl.ru

Received:

Пример оформления рукописи на английском языке:

© K. L. Vinogradova

THE BROWN ALGAE (PHAEOPHYTA) OF THE CHUKCHI SEA

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

e-mail: vinogradova@binran. ru

Received:

Summary (без подзаголовка)

Keywords

Text (без подзаголовка)

Acknowledgements

References

V. Требования к файлам и правила оформления текста

1. Файлы

Текст, таблицы и иллюстративный материал (рисунки, фотографии, диаграммы, графики) в редакцию присылаются в виде отдельных файлов. Не допускается вставка таблиц и иллюстраций в файл с текстом. Все подписи к рисункам помещаются в отдельный файл. Не рекомендуется архивация файлов. Представление самораспаковывающихся exe-файлов не допускается.

Названия графических файлов должны состоять из фамилии автора статьи и номера рисунка. Аналогично обозначаются файлы с таблицами.

2. Текст

Текст должен быть набран в текстовом редакторе Word for Windows. Формат текстовых файлов *.doc или *.rtf, шрифт Times New Roman, 12 пт, через 1.5 интервала (без увеличенного интервала до и после абзацев), все поля по 2.5 см, выравнивание по ширине или по левому краю. Основной текст набирается с абзацным отступом 1.25 см; заголовки, резюме и ключевые слова – без абзацного отступа. Страницы должны иметь сплошную нумерацию, внизу справа. Сноски должны иметь постраничную нумерацию.

Текст не должен содержать:

– иных стилей, кроме “Обычный” (все шрифтовые выделения выполняются только вручную);

– излишних пробелов;

– текста, выделенного разрядкой (межзнаковый интервал – только обычный);

– переносов слов;

– гиперссылок (во избежание встраивания гиперссылок и других стилей необходимо конвертировать копируемый фрагмент в формат *.txt перед вставкой в текст);

– макросов;

– автоматически созданных нумерованных и маркированных списков.

Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. В десятичных дробях после целых чисел необходимо ставить точки, а не запятые.

Для флористических находок необходимо точное обозначение местонахождения (с указанием географических координат).

Названия административных единиц РФ следует приводить в соответствии с главой 3 Конституции РФ в последней редакции (http://constitution.ru/en/10003000-0.1htm).

Описания новых таксонов и другие номенклатурные новации (новые комбинации, статус, название и пр.) должны быть оформлены в строгом соответствии с требованиями последнего издания “Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений” (http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php?page=title).

Описания (диагнозы) новых таксонов в статьях на русском языке даются на двух языках: латин-

ском или английском (по выбору автора), и русском. В англоязычных статьях описания на английском языке обязательны, на латинском – по желанию автора. **Авторы, представляющие описания на латинском языке, несут ответственность за их терминологическую, стилистическую и грамматическую правильность.**

Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны соответствовать стандартам, принятым в базе данных International Plant Names Index (IPNI) (http://www.ipni.org/ipni/authorsearchpage.do) или World Flora Online (worldfloraonline.org).

Акронимы Гербариев следует приводить по Index Herbariorum (http://sweetgum.nybg.org/ih/).

Названия родов и таксонов, рангом ниже рода, даются курсивом, авторы – прямым шрифтом. Авторов таксонов следует указывать один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи или в специальных списках, если таковые приводятся. Названия синтаксонов приводятся прямым шрифтом.

Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общепринятых. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводятся сокращенные названия, которые используются при повторных упоминаниях.

Статьи, содержащие описания новых таксонов в ранге вида и ниже, принимаются после поступления в Гербарий БИН РАН (LE) типового материала (голотипа или изотипа), статьи о новых флористических находках – после присылки репрезентативных образцов.

Образцы следует отправлять по адресу:

Ботанический журнал

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

По согласованию с редакцией возможно предоставление сканированных материалов хорошего качества.

3. Таблицы

Таблицы выполняются в текстовом редакторе Word for Windows в формате *.doc и нумеруются в порядке упоминания их в тексте (табл. 1, табл. 2). На все таблицы должны быть ссылки в тексте. Каждая таблица должна иметь свой заголовок. Все сокращения и значки, использованные в таблице, должны быть пояснены в примечании, расположенном под ней. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, также примечания приводятся на русском и английском языках.

Содержание таблиц не следует дублировать в тексте.

4. Иллюстрации

Все иллюстрации (рисунки, диаграммы, карты, графики, фотографии, фототаблицы) именуются в тексте рисунками, должны иметь сплошную нумерацию арабскими цифрами. На все рисунки должны быть ссылки (рис. 1, рис. 2). Каждый рисунок должен иметь подпись на русском и английском языках. Детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами латинского алфавита, значения которых приводятся в подписях. На микрофотографиях, графических рисунках растений и их деталей должен присутствовать линейный масштаб.

Для растровых изображений желательно использовать формат *.tif с разрешением не менее 300 dpi (фотографии и цветные рисунки), 600 dpi (черно-белые и полутоновые рисунки) или формат *.jpg с показателем качества не менее 10. Для векторных рисунков и диаграмм рекомендуются форматы *.eps или *.cdr.

Максимальный размер иллюстраций 17.5 × 20 см.

Поскольку фотографии используются для набора без ретуширования, они должны быть высокого качества. Фотографии низкого качества и ксерокопии фотографий не принимаются.

Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы.

Карты следует приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов. На крупномасштабной карте возможна врезка мелкомасштабной. На картах указывается масштаб. Фон черно-белой карты – белый, контуры и линейные объекты должны быть черными и максимально четкими.

В подписях к графикам необходимо указать обозначения осей абсцисс и ординат и размерность величин.

Для представления математических формул следует пользоваться встроенным редактором Microsoft Equation. После формулы необходимо расшифровать все используемые в ней обозначения.

Все подписи к иллюстрациям (на русском и английском языках) помещаются в отдельный файл.

5. Цитирование литературы

В статье могут быть приведены ссылки только на опубликованные работы. Не допускается цитирование содержания отчетов, приказов и статей, находящихся в печати.

В тексте ссылки на литературные источники приводятся только латиницей в круглых скобках, например: “как указывал В. Л. Комаров (Komarov, 1909)”, “как указывалось прежде (Komarov, 1909)”; при дословном цитировании, заключенном в кавычки, необходимо указывать номера страниц: (Komarov, 1909: 8–9). Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании (без транслитерации).

Инициалы в тексте всегда ставятся перед фамилией и приводятся только при первом упоминании. Если авторов публикации больше двух, то в тексте после первого автора ставится et al.

Ссылки на работы приводятся в хронологическом порядке, например: (Schaft, 1931; Alekseev,

1987; Romanov et al., 1996; Sravnitelnaya..., 1999; Santesson et al., 2004; Afonina, Tubanova, 2009).

Если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в один год, то в тексте, также как и в списке литературы, год индексируется латинскими буквами, например, (Gordon, 2000a, b, c).

Все ссылки, упоминаемые в тексте, должны быть приведены в конце статьи в разделах "Список литературы" и "References" (для русскоязычных статей) и в "References" для англоязычных. Списки литературы (на русском и английском языках) не должны иметь источников, не цитированных в тексте.

Правила описания библиографических источников в "Списке литературы"

Каждое библиографическое описание должно иметь фамилии всех авторов с инициалами. Затем ставится год публикации и название статьи. После названия статьи через длинное тире приводится название журнала, том, в скобках номер или выпуск. При этом обозначения томов и выпусков (T., Vol., N, Iss. и т.п.) не указываются, а после них через двоеточие приводятся страницы (первая и последняя). Если цитируемый источник имеет DOI (идентификатор электронного документа), он указывается в конце библиографической ссылки.

Названия периодических изданий цитируются и сокращаются согласно стандартам, приведенным во втором издании Botanico-Periodicum-Huntianum (http://fmhibd.library.cmu.edu/fmi/iwp/cgi?-db=BPH_Online&loadframes).

В библиографических описаниях непериодических изданий после их полного названия указывается год, город и общее число страниц (если цитируется книга целиком) или первая и последняя страницы, если цитируется статья в книге или в сборнике. В этом случае после названия статьи через длинное тире ставятся "В кн.:", "В сб.:" или "In:" (см. примеры).

При цитировании источников с использованием кириллицы, библиографическая ссылка начинается в квадратных скобках с фамилии автора(ов) статьи или с первого слова общего названия публикации на латинице. Если авторов больше двух, то после фамилии первого автора ставится et al.

Список литературы выстраивается согласно латинскому алфавиту.

Примеры оформления библиографических описаний в "Списке литературы"

Статьи в периодических изданиях

[Afonina] Афонина О. М. 2011. Первая находка *Leptodontium flexifolium* (Pottiaceae, Bryophyta) в Арктической Аляске. – Новости сист. низш. раст. 44: 267–275.

Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. – Mol. Biol. Evol. 16(1): 37–48.

Devos N., Renner M. A. M., Gradstein R., Shaw A. J., Laenen B., Vanderpoorten A. 2011. Evolution of sexual systems, dispersal strategies and habitat selection in the liverwort genus *Radula*. – New Phytol. 192(1): 225–236.

https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03783.x

[Glazkova, Bubyreva] Глазкова Е. А., Бубырева В. А. 1997. Флора Кургальского полуострова. СПб. 164 с.

Hentschel J., Konrat M. J. von, Pócs T., Schäfer-Verwimp A., Shaw A. J., Schneider H., Heinrichs J. 2009. Molecular insights into the phylogeny and subgeneric classification of *Frullania Raddi* (Frullania-ceae, Porellales). – Mol. Phylogen. Evol. 52(1): 142–156. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.12.021

[Ipatov et al.] Ипатов В. С., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Журавлева Е. Н. 2010. Метод анализа функциональной структуры растительного сообщества. – Бот. журн. 95(1): 117–128.

[Rassadina] Рассадина К. А. 1949. Новые виды и формы *Cetraria*. – Бот. Материалы Отдела споровых раст. БИН АН СССР. 6(1–6): 9–14.

Книги, монографии

[Grossheim] Гроссгейм А. А. 1940. Флора Кавказа. Т. 2. Баку. 284 с.

[Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.

[Mayevskii] Маевский П. Ф. 2006. Флора средней полосы европейской части России. 10 изд. М. 600 с.

[Metody] Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.

Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. 1992. The lichen flora of Great Britain and Ireland. London. 493 p.

[Red[1]...] Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы. 2000. СПб. 672 с.

Статьи и тезисы в сборниках, разделы книг

[Ivanina] Иванина Л. И. 1981. Семейство кипрейные (Onagraceae). – В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. М. С. 224–228.

[Ivanov] Иванов А. Е. 1980. К изучению флоры лишайников Красных гор. – В сб.: Тезисы докл. Всесоюзн. совещ. "Изучение и использование низших растений". Петрозаводск. С. 139–141.

Ockendon D. J., Walters S. M. 1968. *Linum* L. – In: Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge. P. 206–211.

[Sedelnikova] Седельникова Н. В. 1990. Лишайники. – В кн.: Флора Салаирского кряжа. Новосибирск. С. 23–98.

[Shestakova] Шестакова А. А. 2004. Некоторые эколого-ценотические особенности мохообразных южнотаежных лесов Нижегородского Заволжья. – В сб.: Материалы Всерос. конф. "Структурно-функциональная организация и динамика лесов". Красноярск. С. 227–229.

[1] См. Правила описания библиографических источников в списке "References".

[Tzvelev] Цвелев Н. Н. 2012. Отдел Psilotophyta – Псилотовидные. – В кн.: Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1. СПб. С. 28–30.

Электронные ресурсы

Ссылки на интернет-источники и прочие электронные ресурсы должны включаться в список литературы наравне с остальными источниками. Общий принцип составления и описания электронной публикации тот же, что и для остальных изданий. Дополнительно рекомендуется указать дату последнего изменения.

Не допускается цитирование электронных публикаций, не имеющих постоянного адреса в сети Интернет (например, новостных лент).

Australian Virtual Herbarium 2010. http://www.flora.sa.gov.uu/google_maps_avh.html

Brummitt R. K. 2001. World geographical scheme for recording plant distributions. Ed. 2. Pittsburgh. 137 p. http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/tdwg/TDWG_-geo2.pdf

Index Fungorum. 2008–2011. http://www.indexfungorum.org

IPNI: The International Plant Names Index. 2012. http://www.ipni.org (Accessed 12.12.2012).

Депонированные научные работы

[Ryabkova, Makarova] Рябкова К. А., Макарова И. И. 1991. Лишайники Полярного и Приполярного Урала. Свердловск. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 31.01.91, № 2504–В91.

Диссертации и авторефераты диссертаций.

[Afonina] Афонина О. М. 2000. Бриофлора Чукотки: Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 385 с.

[Kholod] Холод С. С. 2017. Структура растительного покрова острова Врангеля: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 43 с.

Vromans J. 2006. Molecular genetic studies in flax (Linum usitatissimum L.): PhD Thesis. Wageningen. 25 p.

[Yakovleva] Яковлева О. В. 1990. Ультраскульптура слизесодержащих клеток эпидермы листа двудольных растений: Дис. ... канд. биол. наук. Л. 128 с.

Zhang Y. L. 2006. Pharmacological study on active fraction and study on chemical constituents of Dryopteris fragrans (L.) Schott.: PhD thesis. www.dissertationtopic.net/doc/1602772

Правила библиографического описания в списке “References”

References представляют собой англоязычный вариант Списка литературы, в который входят все русскоязычные и иностранные источники. Если у русскоязычной статьи есть альтернативное название на языке с использованием латиницы, то фамилия автора и название работы приводятся в соответствии с альтернативным названием. Если альтернативное название отсутствует, транслитерируются фамилия автора, название статьи, название журнала или другого периодического издания, полное название книги (сборника), например:

Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii...

(без альтернативного названия);

Red data book of nature of the Leningrad region...

(альтернативное название имеется).

После транслитерированного названия статьи в квадратных скобках дается ее перевод на английский язык. Для непериодических изданий название города приводится на английском языке полностью. Работы зарубежных авторов, использующих нелатинский алфавит, приводятся в английском переводе и в конце библиографического описания в скобках указывается язык оригинала, например, (In Russ.) или (In Ukr.). Год издания приводится после фамилии(й) автора(ов).

Для транслитерации необходимо использовать следующую схему:

а – a
б – b
в – v
г – g
д – d
е – e, ye (в начале слов, а также после гласных и Ь, Ъ: yel’nik, izmereniye, s’yezd)
ё – yo
ж – zh
з – z
и – i
й – i
к – k
л – l
м – m
н – n
о – o
п – p
р – r
с – s
т – t
у – u
ф – f
х – kh
ц – ts
ч – ch
ш – sh
щ – shch
ъ – ’
ы – y
ь – ’
э – e
ю – yu
я – ya

Сочетание русских букв “кс” транслитерируется как “ks”, а не как “x”.

Примеры оформления библиографических описаний в References

Статьи в периодических изданиях

Afonina O. M. 2011. The first record of *Leptodontium flexifolium* (Pottiaceae, Bryophyta) for Arctic

Alaska. – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 44: 267–275. (In Russ.).

Andreev M. P., Afonina O. M., Potemkin A. D. 1993. Bryophytes and lichens of the Komsomolets and Bolshevik islands (The Severnaya Zemlya Archipelago). – Botanicheskii Zhurnal. 78(2): 69–79. (In Russ.).

Chang Q., Zuo Z., Harrison F., Chow M. S. S. 2002. Hawthorn. – J. Clin. Pharmacol. 42: 605–612. https://doi.org/10.1177/00970002042006003

Popov M. G. 1948. Rod *Erigeron* v gorakh Srednei Asii [Genus *Erigeron* in the mountains of Middle Asia]. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk SSSR. 1(7): 7–44. (In Russ.).

Rassadina K. A. 1949. Species et formae novae *Cetraria*. – Bot. Materialy Otdela Sporovykh Rastenii Bot. Inst. im. V. L. Komarova Akad. Nauk SSSR. 6: 9–14. (In Russ.).

Tamamschan S. G. 1944. K sistematike molochaev Zakavkazya [On the systematics of Transcaucasian spurges]. – Dokl. Akad. Nauk Arm. SSR. 1–2: 43–47. (In Russ.).

Монографии, главы и статьи в монографиях

Egorova T. V. 1999. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St. Petersburg; St. Louis. 772 p. (In Russ. and Engl.).

Fizicheskaya geografiya SSSR. 1966. [Physical Geography of the USSR]. Moscow. 848 p. (In Russ.).

Grossheim A. A. 1940. Flora Kavkaza [Flora of Caucasus]. T. 2. Baku. 284 p. (In Russ.).

Komarov V. L. 1934. Sem. Kiparisovye – Cupressaceae F. W. Neger. – In: Flora SSSR. T. 1. Moscow; Leningrad. P. 173–195. (In Russ.).

Red data book of nature of the Leningrad region. Vol. 2. Plants and Fungi. 2000. St. Petersburg. 672 p. (In Russ. and Engl.).

Статьи и тезисы в сборниках

Mikhailova M. A. 2015. Reviziya tipovykh obraztsov Sibiri i Dal'nego Vostoka v Gerbarii BIN RAN [Revision of type specimens from Siberia and the Far East in the Herbarium of Komarov Botanical Institute]. – In: Botanicheskiye kollektsii – natsionalnoye dostoyaniye Rossii. Penza. P. 123–124. (In Russ.).

Zaugolnova L. B., Platonova E. A. 1999. Podkhody k opredeleniyu korennykh tipov lesa [Approaches to the definition of indigenous forest types]. – In: Korennyie lesa tayozhnoi zony Evropy: sovremennoye sostoyaniye i problemy sokhraneniya. Materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Petrozavodsk. P. 9–16. (In Russ.).

Депонированные научные работы

Ryabkova K. A., Makarova I. I. 1991. Lishainiki Subpolyarnogo i Polyarnogo Urala [Lichens of Subpolar and Polar Urals]. Sverdlovsk. 24 p. Deposited in VINITI 31.01.91, N 2504–B91. (In Russ.).

Диссертации и авторефераты диссертаций

Afonina O. M. 2000. Brioflora Chukotki [Bryoflora of Chukotka]: Diss. ... Doct. Sci. St. Petersburg. 385 p. (In Russ.).

Lazkov G. A. 1994. Semeistvo Caryophyllaceae Juss. vo flore Kirgizii [Family Caryophyllaceae Juss. in the flora of Kirghizia]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. St. Petersburg. 16 p. (In Russ.).

Интернет ресурсы

IUCN. 2010. The IUCN red list of threatened species, version 2010.4. IUCN Red List Unit, Cambridge U.K. http://www.iucnredlist.org/ (accessed: 19 May 2011).

Index Fungorum. 2008–2011. http://www.indexfungorum.org

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 27 Feb 2014. http://www.tropicos.org

Редколлегия журнала не несет ответственности за полноту и точность представленных библиографических материалов.

IV. Редакционная подготовка

Рукопись, соответствующая тематике журнала, при получении редакцией регистрируется и направляется на внешний отзыв рецензентам. При подаче материалов авторы вправе указать фамилии коллег, с которыми у них есть конфликт интересов. При наличии замечаний рукопись посылается автору по электронной почте на доработку.

Автор должен вернуть исправленную рукопись в редакцию по электронной почте с ответами на замечания рецензента не позднее, чем через 3 месяца после получения рецензии. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока первоначальная дата ее регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения редакцией окончательного варианта статьи. Решение о публикации принимается редакционной коллегией журнала после рецензирования, с учетом научной значимости и новизны представленных материалов.

Работы, посвященные особо актуальным проблемам ботаники, а также содержащие принципиально новую информацию, могут по решению редколлегии быть опубликованы вне очереди.

Редколлегия "Ботанического журнала" оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописи.

Редакция по электронной почте высылает автору корректуру в виде pdf-файла, которая должна быть проверена и срочно возвращена (желательно не позднее двух суток со дня ее получения). В корректуре исправляются только опечатки, изменения оригинального текста не допускаются.

В случае отклонения статьи редакция высылает автору уведомление.

AUTHOR GUIDELINES

I. General information

"Botanicheskii Zhurnal" (the Journal) publishes the results of studies in various areas of fundamental botany: theoretical papers and reviews; original research; systematic reviews; descriptions of new taxa and most interesting floristic findings; novel methods in botanical studies; articles on flora conservation; reviews on major Russian and international publications in botany; information on scientific events (symposia, conferences, etc.); personalia; information on the activities of the Russian Botanical Society (RBO), major botanical news and botanical travels; articles on the history of botany.

The Journal does not accept papers on the applied botany (plant resources, plant-growing, horticulture, etc.).

The Journal publishes articles of Russian and foreign authors in Russian or English. The contributions should offer new data and theoretical approaches. The papers that have been previously published are not accepted.

"Botanicheskii Zhurnal" is a single blind peer review journal.

The Journal has 12 issues per year. The articles are published free of charge. No royalties are paid to the authors.

All submitted articles should comply with the author guidelines. The manuscripts not meeting these requirements are not considered by the Editor. Manuscripts and illustrations are not returned to the authors.

Manuscripts are accepted for the review when the following materials and documents are provided:

electronically submitted complete manuscript including tables and figures;

one paper copy of the manuscript signed by all authors;

exclusive license agreement in the work (scientific article) signed by each author;

full names, affiliations, positions, home addresses, telephone numbers and email addresses for all authors (specified email addresses are published in the Journal). The corresponding author is to be specifically stated.

The manuscripts and other related files are submitted electronically via e-mail to: info@botjournal.ru.

Paper copy of the manuscript, materials and paper documents are to be addressed to:

Botanicheskii Zhurnal

St Petersburg publishing house Nauka

1 Mendeleevskaya line

St Petersburg, 199034

Russia

II. Scope of the Journal

"Botanicheskii Zhurnal" considers and publishes:

original papers and communications on the results of fundamental studies in botany;

systematic reviews, descriptions of the new taxa and floristic findings;

materials on flora conservation;

analytical reviews on fundamental issues of botany;

chronicles of botanical events (symposia, conferences, meetings, workshops, etc.);

reviews on major Russian and international publications in botany;

personalia (jubilees and dates, losses of science);

articles on the history of botany;

information on the activities of the Russian Botanical Society (RBO).

The articles should be written in clear and understandable manner, carefully checked for mistakes, proof-read and edited by the authors prior to submission.

III. Volume and structure of publication

The submitted manuscripts (including tables, references, figures and figure legends) should not exceed: review articles and taxonomic reviews – 35 pages, original research papers – 25 pages, articles in "Communications", "Floristic finds", and "Conservation of flora" sections – 15 pages, personalia, chronicles and book reviews – 10 pages. The figures should not exceed 25% of the size of the article.

Articles exceeding the recommended size are published by a special approval from the Editor.

The articles of the Russian-speaking authors submitted in English are supplemented with Russian text. Discrepancy between Russian and English versions are not allowed

If the primary language of the article is Russian, please, for the structure of publication, follow author guidelines ("Правила для авторов") in Russian

If the primary language of the article is English, the submission should have the following structure:

– copyright, given name initials and family names of the author(s);

title;

– affiliation(s), affiliation address(es), email address(es) of the author(s). If the authors work in different institutions, use superscript numbers following author names and preceding addresses to associate each author and the appropriate address. Use asterisk (*) to identify corresponding author;

– summary (author's abstract, no subtitle);

– keywords;

– text (tables and illustrations must meet the requirements outlined below);

– acknowledgements, list of funding sources (full official names of the funding agencies and pro-

grammes should be provided together with grant numbers);

– references.

Template for the articles submitted in English:

THE BROWN ALGAE TO THE AQUATIC FLORA OF MAGADAN REGION

O. A. Mochalova[1,*], A. A. Bobrov [2,**]

[1]Institute of the Biological problems of the North FEB RAS Portovaya str. 18, Magadan, 685000, Russia

[2]I. D. Papanin Institute for biology of inland waters RAS Borok, Nekouz distr., Yaroslavl reg., 152742, Russia

*e-mail: name@inbox.ru

**e-mail: name@ibiw.yaroslavl.ru

Received: (date is stated by the Editor)

Summary (no subtitle)

Keywords

Text (no subtitle)

Acknowledgements

References

Title should be concise and informative, clearly reflect the content. Plant names should be written out as italicized Latin binomial names (Genus, species), no authority stated, family (or other higher taxon, if necessary) is given in parenthesis.

Keywords include essential terms reflecting subject and purpose of the study, since these are used by abstracting and indexing services. It is not recommended to repeat words used in the title.

Summary in English is important as it should be able to fully and independently represent the subject and purpose of the article to the international audience. Summary is an essential component of indexation and citation in international scientific periodicals.

Summary should be:

– informative (avoid generalizations)

– original

– comprehensive, factual and logical (reflect the purpose, methods, principal results and major conclusions of the research).

– structured (following the article structure and logic)

– written in clear scientific English

– references and abbreviations should be avoided.

The body of the **text** of the article should provide information on the objects of the research named in accordance with Latin binomial system, its method, materials studied, results and conclusions. The text can be divided in sections. Section headings reflect the matter of the sections. The following sections of the manuscript are recommended:

Introduction (no subtitle). The section should set the topic of the research, demonstrate its importance and originality, present rationale and information gaps that the research is filling. This leads to clearly stated objective(s) for doing the research. The introduction should not be longer than 1/3 of the manuscript.

Materials and methods. The section should describe origin and volume of the studied materials, identify the research methods. If the methods are new or not common, they are to be explained in enough detail that readers can replicate the research. If needed, the maps of expedition routes and schemes for experiments are given.

Results. The section should objectively report the results of the study (including tables, figures and graphs), explaining them largely in the text.

Discussion. The section should provide description and comparison of the obtained results to what was known about the research problem from other publications, interpret the results, formulate the hypothesis models, etc.

Conclusion. The section should summarise the main results and conclusions of the study.

Articles may have other sections if related to the subject of the research.

IV. File requirements and text formatting

1. Files

Text, tables and images (drawings, photographs, graphs, diagrams, maps) are to be submitted to the Editor as separate files. It is not recommended to use archived files. Self-extracting *.exe-files are not allowed.

Names of the figure files should contain the author's family name and figure number. Each figure should come as a separate file.

2. Text

The manuscript is submitted as Word *doc. or *.rtf file. The document should be in 12pt Times New Roman with 1.5 line spacing (no extra spacing before or after paragraphs) left-aligned or fully justified with 2.5 cm margins all around.

The main body of the text is typed with 1.25 cm paragraph indent; title, abstract and keywords should begin flush left (no paragraph indent).

The manuscript should have consecutive page numbering at the bottom right-hand corner.

The formatted text should not contain:

– any text styles other than "Normal" (italicizing, bolding, etc. should be done manually)

– extra word spacing

– interspaced text

– hyphenation

– hyperlinks

– macros

– automatic bulleting and numbering.

All physical quantities should be expressed in SI units. Use the period, not a comma, as a decimal separator.

All floristic findings should be provided with exact geographical information (including coordinates). The subjects of the Russian Federation should be named according to the chapter 3 of the Constitution of the Russian Federation.

New taxa descriptions and other nomenclature changes (new combinations, statuses, names, etc) are to be provided in accordance with the latest version of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants.

New taxa descriptions (diagnoses) are given in English (for articles submitted in English) and in English and Russian (for articles submitted in Russian).

Latin plant names including authors' names should be standardized according to International Plant Names Index (IPNI) or The Plant List.

Herbaria acronyms should be cited according to Index Herbariorum.

Taxon names below the rank of family are italicized, authors' names are given in Roman type. Author(s) of taxon names must be provided when the scientific name of any plant species is first mentioned. Alternatively, the names may be cited once in a suitable table in which all the taxa used in the paper are listed. Syntaxa names are given in Roman type.

All abbreviations should be explained except for the commonly recognized ones. Names of the institutions, organizations, etc., should be given in full at the first mention followed by the abbreviation in parentheses. Thereafter the abbreviation can be used alone

The articles describing new taxa of the rank of species or below, are accepted when type materials (holotype or isotype) are received by the Herbarium of the Komarov Botanical Instiute RAS (LE). Articles on new floristic findings are accepted when representative samples are received by the Journal.

The samples should be sent to:

Botanicheskii Zhurnal

2 Prof. Popova Str.,

St Petersburg, 197376

Russia

Upon the approval by the Editor scanned materials of the high quality could be submitted.

3. Tables

Tables should be created using the Microsoft Word table tool and saved as *.doc files and numbered consecutively throughout the paper in the order they first appear in the text (Table 1, Table 2), unless there is only one table. Each table should have its unique title. All abbreviations and symbols used in table should be defined in footnote. Table titles, column and row headings as well as cell data and footnotes are given both in Russian and English. The words repeating in cells are replaced with quotation marks.

In a hard copy of the manuscript, the desired position of each table should be marked on the left margin (after the first mention in the text).

Data presented in tables should not be duplicated in the text.

4. Figures

Figures (such as graphs, drawings, photographs, maps and charts) must be consecutively numbered in Arabic numerals in the order they first appear in the text (Fig. 1, Fig. 2), unless there is only one figure. Photo plates are numbered with Roman numerals (Pl. I, Pl. II). Each figure should have a caption both in Russian and English. Details marked on the figures are labelled with numbers or letters and explained in captions. The microphotographs and drawings of plants and plant details should have internal scale bars.

All figure captions are placed on a separate page and submitted as a part of a manuscript. Hard copy illustrations should be identified on the back in light pencil with the author's family name, figure number and top of the image. In a hard copy of the manuscript, desired position of each figure should be marked on the left margin (after the first mention in the text).

Images should be submitted as *.tif files of minimum 300 dpi (greyscale photographs or colour drawings) or 600 dpi (for line and halftone drawings) or as *.jpg level 10 or higher. For vector graphs and diagrams use *.eps or *.cdr formats.

Maximum permitted size of figures and photo plates is 17.5 × 20 cm.

Photographs should be provided in a print quality at the best resolution available as they are not enhanced by the journal production staff. Low quality photographs or carbon copies are not accepted.

Charts and diagrams should not duplicate the tables.

The maps should be provided with grid, scale-bar, indicated settlements and/or geographical features. The large-scale maps may have small-scale inserts. The maps should be on the white background with distinct black unbroken lines.

Graph captions should clearly indicate X and Y axes labels and units.

Mathematical formulae should be typed using the MS Word Equation formula editor. All symbols should be explained immediately after the formula.

5. References

References cited in the text (even if the original language is Russian) are given in parentheses in Latin script only, e.g. "as was indicated by V.L. Komarov (Komarov, 1909)", "as was previously indicated (Komarov, 1909)"; if a direct quotation from an author is used, it should be enclosed in quotation marks and give the page number(s) that the quotation was taken from (Komarov, 1909: 8-9). In case of the Latin alphabet origin, write the names as they are originally

spelled. First and middle name initials should be given before the name, when it is first mentioned in the text. If there are more than two authors, use the first author's name followed by 'et al.'

All references are cited in chronological order of publication e.g.: (Schaft, 1931; Alekseev, 1987; Romanov et al., 1996; Sravnitelnaya..., 1999; Santesson et al., 2004; Afonina, Tubanova, 2009).

All references mentioned in the text should be listed in "Список литературы" and "References" (for articles in Russian) and in "References" (for articles in English). The list of references should only include works that are cited in the text.

If several works of the same author published in the same year are cited both in the text and in References, they are identified by lowercase Latin letters added after the year e.g.: (Gordon, 2000a, b, c).

If the primary language of the article is Russian, examples of literature citing see in "Правила для авторов".

Literature citing in "References" section. Each bibliographical entry is stated as follows: the names of all authors with initials, year of publication, title of the article, title of the journal, separated from the article title by the emdash (–), volume, number or issue in parentheses (abbreviations "T.", "Vol.", "N.", "Iss.", etc. are elided) followed by the colon and page numbers (from – to). When an article has DOI (digital object identifier), it should be added at the end of the entry.

Titles of the periodicals are cited by the standards set in the second edition of Botanico-Periodicum-Huntianum. Bibliographical entries for nonperiodical editions should state the title of the edition, the year of publication, city, and total number of pages (if the whole book is cited) or the first and last page numbers of the contribution in a collective volume. In this case, title of the book is placed after the title of the article or chapter and preceded by the remark "In:" (see examples). The references should be arranged in alphabetical order.

References is a list, where all Russian and foreign literature cited in the text is mentioned. If an article, originally published in Cyrillic, has a published alternative title in Latin script, authors' names are transliterated and title is given as in publication. If there is no previously published transliteration available, authors' names, title of the article, full title of the journal or other periodical, or a complete title of a book or a collective volume are transliterated. After the title of the article, translation of the title is given in square brackets. For the nonperiodical editions the full name of the city of publication should be provided. Foreign materials originally published in non-Latin scripts are given in English translation. The language of the original publication is stated at the end of reference in parentheses e.g. (In Russ.). The year of publication is given after the authors' names.

For Russian transliteration follow this chart:

а – a	р – r
б – b	с – s
в – v	т – t
г – g	у – u
д – d	ф – f

е – e, ye (в начале слов, а также после гласных и Ь, Ъ: yelnik, izmereniye, syezd)

х – kh

ё – e, ye (в начале слов, а также после гласных и Ь, Ъ: obyem, vodoyem)

ц – ts

ж – zh	ч – ch
з – z	ш – sh
и – i	щ – shch
й – y	ъ – '
к – k	ы – y
л – l	ь – ' (sel'skokhozyaistvennyi)
м – m	э – e
н – n	ю – yu
о – o	я – ya
п – p	

Combination of "кс" letters is transliterated as "ks", not "x".

Reference patterns for "References" section

Articles in periodicals

Afonina O. M. 2011. The first record of Leptodontium flexifolium (Pottiaceae, Bryophyta) for Arctic Alaska. – Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. 44: 267–275. (In Russ.)

Andreev M. P., Afonina O. M., Potemkin A. D. 1993. Bryophytes and lichens of the Komsomolets and Bolshevik islands (The Severnaya Zemlya Archipelago). – Botanicheskii Zhurnal. 78(2): 69–79. (In Russ.)

Popov M. G. 1948. Rod Erigeron v gorakh Srednei Asii [Genus Erigeron in the mountains of Middle Asia]. – Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. 1(7): 7–44. (in Russ.)

Rassadina K. A. 1949. Species et formae novae Cetraria. – Botanicheskie Materialy Otdela Sporovykh Rastenii Botanicheskogo Instituta im. V. L. Komarova Akademii Nauk SSSR. 6: 9–14. (In Russ. and Latin).

Tamamschan S. G. 1944. K sistematike molochaev Zakavkazya [On the systematics of Transcaucasian spurges]. – Doklady Akademii Nauk Armyanskoi SSR. 1–2: 43–47. (in Russ.)

Monographs, chapters and articles in collective volumes

Grossheim A. A. 1940. Flora Kavkaza [Flora of Caucasus]. T. 2. Baku. 284 p. (In Russ.)

Red data book of nature of the Leningrad region. Vol. 2. Plants and Fungi. 2000. St. Petersburg. 672. (In Russ. and Eng.)

Fizicheskaya geografiya SSSR. 1966. [Physical Geography of the USSR]. Moscow. 848 p. (in Russ.)

Antonov A. S. 2006. Genosystematica rastenii [Plant Genotypes Systemics]. Moscow. 293 p. (in Russ.)

Komarov V. L. Sem. Kiparisovye – Cupressaceae F. W. Neger. 1934. In: Flora SSSR. T. 1. Moscow; Leningrad. P. 173–195. (In Russ.)

Articles and conference abstracts

Mikhailova M. A. 2015. Reviziya tipovykh obraztsov Sibiri i Dalnego Vostoka v Gerbarii BIN RAN [Revision of type specimens from Siberia and the Far East in the Herbarium of Komarov Botanical Institute]. In: Botanicheskiye kollektsii – natsionalnoye dostoyaniye Rossii. Penza. P. 123–124. (In Russ.)

Zaugolnova L. B., Platonova E. A. 1999. Podhody k opredeleniyu korennykh tipov lesa [Approaches to the definition of indigenous forest types]. In: Korennyie lesa taezhnoy zony Evropy: sovremennoe sostoyanie i problemy sokhraneniya. Materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Petrozavodsk. P. 9–16. (In Russ.)

Deposited scientific publications

Ryabkova K. A., Makarova I. I. 1991. Lishainiki Subpolarnogo i Polarnogo Urala [Lichens of Subpolar and Polar Urals]. Sverdlovsk. 24 p. Deposited in VINITI 31.01.91, N 2504–B91. (In Russ.)

Dissertations and authors' abstracts of the dissertations

Afonina O. M. 2000. Brioflora Chukotki [Bryoflora of Chukotka]: Diss. ... Doct. Sci St. Petersburg. 385 p. (In Russ.)

Lazkov G. A. 1994. Semeistvo Caryophyllaceae Juss. vo flore Kirgizii [Family Caryophyllaceae Juss. in the flora of Kirghizia]: Abstr. ... Diss. Cand. Sci.]. St. Petersburg. 16 p. (In Russ.)

Internet resources

IUCN. 2010. The IUCN red list of threatened species, version 2010.4. IUCN Red List Unit, Cambridge U.K. http://www.iucnredlist.org/ (accessed: 19 May 2011).

Index Fungorum. 2008–2011. http://www.indexfungorum.org

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 27 Feb 2014. http://www.tropicos.org

Responsibility for the completeness and accuracy of bibliographical references lies with the authors.

V. Editorial processing

The manuscripts complying with the scope of journal and accepted by the Editor are registered and sent for external review. The authors may include the names of people with whom they have a conflict of interests. The reviewed articles are emailed back to the authors for revision and improvement.

When revision of the manuscript is required, the proof of the manuscript including response to the referees' comments must be returned within 3 months of receipt of the proof, otherwise the initial date of the registration is changed for the actual date the revision is received back. The decision to accept or reject a manuscript is made by the Editor considering the referees' opinion and taking into account scientific importance and novelty of the presented materials.

The studies on the most current issues of botany or containing novel information can be published out of turn by a decision of the Editor.

The Editor of "Botanicheskii Zhurnal" reserves the right to shorten and edit the manuscript.

Galley proofs are sent to the corresponding author as *.pdf file by e-mail. Proofs should be checked for printing mistakes and promptly returned (within 48 hours) by email. Only typesetting errors should be corrected. Significant changes to the article as accepted for publication are not allowed

If an article is rejected the authors will be notified.