

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 107**

**№ 7**

---

---

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. Bitjukova** (Secretary, St. Petersburg, Russia),  
**O. G. Baranova** (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**S. Volis** (PhD, Kunming, China),  
**A. V. Herman** (Doctor of Sciences (Geology and Mineralogy), Moscow, Russia),  
**T. E. Darbayeva** (Doctor of Sciences (Biology), Uralsk, Kazakhstan),  
**L. A. Dimeyeva** (Doctor of Sciences (Biology), Almaty, Kazakhstan),  
**M. L. Kuzmina** (PhD, Guelph, Canada),  
**M. V. Markov** (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),  
**T. A. Mikhaylova** (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**A. A. Oskolski** (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),  
**Z. Palice** (PhD., Prùhonice, Czech Republic),  
**A. A. Pautov** (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**M. G. Pimenov** (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),  
**A. N. Sennikov** (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),  
**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. N. Safronova*

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

**Moscow**

**2022**

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 107, номер 7, 2022

---

---

## ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Особенности конструктивной организации деревьев умеренного пояса, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов

*М. В. Костина, Н. С. Барабанщикова, О. И. Недосеко, О. И. Ясинская* 627

---

## СООБЩЕНИЯ

Флора малых болот среднетаежной Карелии и их роль в сохранении биоразнообразия

*П. А. Игнашов, О. Л. Кузнецов* 652

Строение и развитие гинцея *Ledebouria socialis* (Asparagaceae) как ключ к пониманию эволюции септалных нектарников в порядке Asparagales

*М. В. Ремизова* 672

Скульптура поверхности пыльцевых зерен некоторых видов рода *Tulipa* (Liliaceae) из коллекции ЦСБС СО РАН

*Л. В. Герасимович* 680

---

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Дополнение к лишенофлоре Керженского заповедника

*И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс* 687

Новые виды рода *Alchemilla* (Rosaceae) для Челябинской области

*А. В. Чкалов, Е. В. Письмаркина, А. Г. Быструшкин* 695

*Corydalis cava* (Fumariaceae) – новый вид для флоры Тверской области

*Е. А. Шуйская, Г. Ю. Конечная, А. П. Кораблёв, В. П. Волков* 700

---

## ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Новые сведения о редких видах сосудистых растений на юге Приморского края

*З. В. Кожевникова, Л. М. Пшенникова* 705

---

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Иван Иванович Шамров (к 70-летию со дня рождения)

*Е. А. Рущина* 713

---

## ИСТОРИЯ НАУКИ

Исследователи флоры и растительности Уссурийского заповедника им. В.Л. Комарова (к 90-летию со дня основания)

*Л. А. Федина, С. К. Мальшева* 720

---

---

# Contents

---

---

Vol. 107, No. 7, 2022

---

---

## ORIGINAL ARTICLES

Features of architectonic organization of trees of temperate belt caused by structure and dynamics of generative shoots development

*M. V. Kostina, N. S. Barabanshchikova, O. I. Nedoseko, O. I. Yasinskaya*

627

---

## COMMUNICATIONS

Flora of minor mires in the middle taiga subzone of the Republic of Karelia and their role in biodiversity conservation

*P. A. Ignashov, O. L. Kuznetsov*

652

Gynoecium structure and development in *Ledebouria socialis* as a key to understanding the evolution of septal nectaries in Asparagales

*M. V. Remizova*

672

Sculpture of pollen grain surface in some *Tulipa* species (Liliaceae) in the collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS

*L. V. Gerasimovich*

680

---

## FLORISTIC RECORDS

Addition to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve (Nizhny Novgorod Region)

*I. N. Urbanavichene, G. P. Urbanavichus*

687

Species of the genus *Alchemilla* (Rosaceae) new for Chelyabinsk Region

*A. V. Chkalov, E. V. Pismarkina, A. G. Bystrushkin*

695

*Corydalis cava* (Fumariaceae), a new species to the flora of Tver Region

*E. A. Shuyskaya, G. Yu. Konechnaya, A. P. Korablev, V. P. Volkov*

700

---

## PROTECTION OF PLANT WORLD

New data on rare vascular plant species in the south of Primorye Territory

*Z. V. Kozhevnikova, L. M. Pshennikova*

705

---

## JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Ivan Ivanovich Shamrov (on the 70-years anniversary)

*E. A. Rushchina*

713

---

## HISTORY OF SCIENCE

Researchers of flora and vegetation of the V.L. Komarov Ussuriyskiy Reserve (to the 90th anniversary of its foundation)

*L. A. Fedina, S. K. Malysheva*

720

---

---

## ОСОБЕННОСТИ КОНСТРУКТИВНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОГО ПОЯСА, ОБУСЛОВЛЕННЫЕ СТРОЕНИЕМ И РИТМОМ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ

© 2022 г. М. В. Костина<sup>1,2,\*</sup>, Н. С. Барабанщикова<sup>1,\*\*</sup>,  
О. И. Недосеко<sup>3,\*\*\*</sup>, О. И. Ясинская<sup>4,\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> ФГБОУ ВО «МПГУ»

ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

<sup>2</sup> ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет»

ул. Университетская, 33, Севастополь, 299053, Россия

<sup>3</sup> Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,  
Арзамасский филиал ННГУ

ул. К. Маркса, 36, Арзамас, 607220, Россия

<sup>4</sup> Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

\*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

\*\*e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

\*\*\*e-mail: nedoseko@bk.ru

\*\*\*\*e-mail: ksen.yasinka@mail.ru

Поступила в редакцию 28.01.2022 г.

После доработки 10.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Цель исследования состояла в выявлении особенностей конструктивной организации деревьев умеренного пояса, обусловленных строением и ритмом развития генеративных побегов, а также степенью их участия в построении скелетных осей. Объектами исследования были 14 видов деревьев, составляющих первые ярусы лесных фитоценозов. 7 из них имеют односезонные неолитвенные или слабоолитвенные генеративные побеги. У 3 видов формируются генеративные побеги с интеркалярным расположением соцветий, стробилов или шишек и полностью сохраняющейся осью, у 4 видов – генеративные побеги с терминальными соцветиями и сохраняющейся осевой частью вегетативной зоны. Ранние сроки цветения определяются отсутствием или небольшим числом листьев срединной формации, развивающихся под терминальным соцветием, расположением пазушных соцветий в проксимальной части генеративных побегов с интеркалярным цветорасположением и формированием генеративных побегов с терминальными соцветиями, зимующими на стадии предсоцветия. Появление в кроне односезонных генеративных побегов и генеративных побегов с интеркалярным расположением не влияет на способ нарастания скелетных осей. Односезонные генеративные побеги могут образоваться как на основе генеративных побегов с терминальным, так и интеркалярным цветорасположением в результате недоразвития почек возобновления. Появление в кроне генеративных побегов с терминальным цветорасположением и с сохраняющейся осевой частью вегетативной зоны вызывает смену моноподиального нарастания на симподиальное. Генеративные побеги деревьев умеренного пояса, как правило, имеют компактные соцветия, небольшие размеры и приурочены к осям высоких порядков. Они либо не участвуют в образовании мощных скелетных осей, либо участвуют, но только на заключительных этапах их формирования. Особенности строения генеративных побегов, их расположения в кроне и смещение сроков цветения на весну-начало лета способствуют сохранению многолетней осевой системы деревьев в условиях короткого вегетационного периода.

*Ключевые слова:* соцветия, генеративные побеги, вегетативные побеги, сроки цветения, деревья, архитектурные модели, скелетные оси, нарастание

DOI: 10.31857/S0006813622070067

Во многих климатических поясах деревья являются эдификаторами зонального типа растительности. Дерево – жизненная форма растений, характеризующаяся наличием ствола, сохраняю-

щимся до конца жизни, и кроной, образованной ветвями или пучком крупных листьев. У кронообразующих видов форма кроны, как и сам процесс ее образования, определяется различиями в

интенсивности и направлении роста отдельных побегов и формирующихся на их основе осей. Несмотря на единый принцип структурной организации деревьев, эндогенная ритмика развития побегов и побеговых систем у деревьев умеренного пояса находится под жестким контролем экзогенных факторов, что накладывает отпечаток как на габитус деревьев, так и на способы их адаптации к суровым условиям произрастания (Serebryakov, 1962; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978; Millet, Bouchard, Edelin, 1998 а, в, 1999).

В 70–90-х годах прошлого века зарубежные исследователи активно развивали представления о конструктивной организации древесных растений на основе изучения деревьев экваториального и бессезонного тропического климата и разработали концепцию архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978).

При выделении архитектурных моделей обращают внимание на наиболее крупные их элементы – ствол и отходящие от ствола мощные оси.

К признакам, по которым различают архитектурные модели, относятся:

1. Характер нарастания осей (ритмическое или постоянное, детерминированное или недетерминированное, моноподиальное, симподиальное или смешанное);
2. Характер ветвления (терминальное, боковое или без ветвления, акротонное, мезотонное или базитонное, силлептическое, пролептическое или из спящих почек);
3. Морфологическая дифференциация побегов и осей по направлению роста (оси ортотропные, плагиотропные, оси с плагиотропным и ортотропным элементами); размерам (длинные, короткие), выполняемым функциям (ростовые, генеративные, ассимилирующие, подземные и т.д.);
4. Расположение соцветий – терминальное или пазушное.

Каждая архитектурная модель определяется сочетанием перечисленных выше морфологических признаков. Хотя теоретически число таких сочетаний весьма велико, в природе признаки группируются чаще только определенным образом. Такие устойчивые, наиболее часто встречающиеся и наиболее стабильные комбинации признаков соответствуют 24 архитектурным моделям.

Основные архитектурные модели возникли в тропиках. По мере удаления от тропиков к северу число архитектурных моделей сокращается, поскольку не все модели могут реализовываться в условиях сурового климата (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978).

Впоследствии с позиций данной концепции была проанализирована структурная организация многих видов деревьев умеренного климата, произрастающих в Европе и в Северной Америке. Было установлено, что древесные растения умеренного пояса, в отличие от большинства деревьев влажных тропических лесов, интенсивнее ветвятся до 5–8 порядков (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Среди деревьев умеренного пояса нет архитектурных моделей, представляющих собой одноствольные неветвящиеся деревья (модели Chamberlain, Corner, Holtum). Поскольку все процессы, связанные с ростом, цветением и плодоношением, резко ограничены временным фактором и прерываются длительным периодом покоя, то в умеренном климате не представлены модели, характеризующиеся непрерывным нарастанием осей. Было показано, что у деревьев умеренного климата конструктивная организация нередко сочетает признаки нескольких моделей – Troll, Rauh, Koriba, Massart (Millet, Bouchard, Edelin, 1998, а, в, 1999; Millet, Bouchard, 2011).

Ряд признаков, используемых для характеристики архитектурных моделей, касающихся положения соцветий на многолетних скелетных осях, требуют уточнения. В рамках концепции архитектурных моделей этот признак рассматривается с точки зрения влияния соцветий на способ нарастания скелетных осей. В том случае, когда соцветие занимает терминальное положение, моноподиальное нарастание оси сменяется на симподиальное, при пазушном положении соцветия ось сохраняет возможность нарастать моноподиально (Barthelemy, Caraglio, 2007). Вместе с тем соцветие как специализированная система силлептически ветвящихся цветonoсных осей (Nukhimovsky, 1986; Kuznetsova, 1992) не является самостоятельным конструктивным элементом побегового тела растения, соцветие встраивается в систему растущего побега и является его частью. Такие побеги, включающие соцветия, W. Troll (1964, 1969) называл Blütentrieb, И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1952) – цветоносными побегами. В данной работе применительно к этому конструктивному элементу мы используем термин генеративный побег (Kostina, 2005; Kostina et al., 2018). Способ нарастания скелетных осей определяется строением генеративных побегов и их положением на скелетных осях.

Успешное существование деревьев в условиях континентального климата с длительным зимним периодом зависит не только от конструктивной организации вегетативной побеговой сферы растений, но и от сроков цветения, которые во многом обусловлены строением генеративных побегов, а также способом их встраивания в многолетнюю осевую систему растения. Вопрос о факторах, определяющих сроки цветения расте-

ний, рассматривался многими исследователями. Предполагается, что раннее цветение дает видам преимущество в конкуренции за успешное опыление и достаточное время для развития плодов и семян, что особенно важно в климатических поясах с коротким вегетационным периодом (Munguia-Rosas et al., 2011; Ehrlen, 2015; Austen et al., 2017). Одним из факторов, обеспечивающих ранние сроки цветения, считается преформация органов в зимующих почках многолетних растений (Schnablova et al., 2021). На связь строения генеративных побегов со степенью преформации и сроками цветения указывал И.Г. Серебряков (Serebryakov, 1949, 1952) и другие исследователи (Bulygin, 1964; Filatova et al., 1986), которые отмечали, что виды, у которых в состав генеративного побега помимо соцветия входят листья срединной формации, цветут обычно позже, чем виды, у которых на генеративных побегах такие листья отсутствуют. Ряд исследователей отмечали зависимость между сроками цветения, способами нарастания побегов и конструктивной организацией растений (Geber, 1990; Duffy et al., 1999; Kudoh et al., 2002).

Цель настоящей работы заключается в обобщении литературных и наших собственных данных, как полученных ранее, так и совсем новых, касающихся конструктивной организации лесообразующих видов деревьев первой величины, произрастающих в средней полосе европейской части России, обусловленных особенностями строения и ритмом развития генеративных побегов, а также степенью их участия в построении скелетных осей.

Задачи исследования:

- выявить особенности строения генеративных побегов, а также их роль в формировании многолетней осевой системы растений;
- установить особенности структурной организации и ритма развития генеративных побегов, обуславливающие ранние сроки цветения;
- рассмотреть модусы преобразования генеративных побегов, обеспечивающие ранние сроки цветения;
- провести сопоставление конструктивной организации деревьев умеренного пояса и тропического по признакам, связанным с различными вариантами встраивания соцветий в вегетативное тело растения.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были *Acer platanoides* L. (Aceraceae), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Ehrh., *Betula pubescens* Ehrh., (Betulaceae), *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae), *Populus tremula* L., *Salix alba* L., *Salix*

*pentandra* L. (Salicaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Tilia cordata* Mill. (Tiliaceae), *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. (Ulmaceae).

Структурно-ритмологический анализ побеговых систем осуществляли путем выделения в теле растения конструктивных элементов. В качестве таковых использовали вегетативные и генеративные побеги. У всех изученных видов почки закрытые, элементарные побеги были хорошо различимы благодаря наличию в их основании зоны укороченных междоузлий и почечных чешуи.

### Определения терминов, используемых для описания побегов и систем побегов

**Пролепсис** – развитие боковых побегов происходит в том же сезоне, что и образование материнского побега, но после непродолжительного периода покоя. В основании пролептического побега находятся короткие междоузлия и чешуевидные листья (Müller-Doblies, Weberling, 1984).

**Силлепсис** – развитие боковых побегов происходит одновременно с образованием материнского побега (Späth, 1912; Grudzinskaya, 1960; Müller-Doblies, Weberling, 1984). В основании силлептического побега обычно отсутствуют укороченные междоузлия и чешуевидные листья (Tomlinson, Gill, 1973; Hallé et al., 1978; Müller-Doblies, Weberling, 1984). Синхронность развития материнского и силлептических побегов дает основание рассматривать их не как отдельные самостоятельные элементарные побеги, а как составные элементы единого разветвленного побега, образующегося за один цикл роста (Mikhalevskaya, 2002).

**Вегетативный побег** – конструктивный элемент, образующийся за один цикл видимого роста из зимующей или спящей почки и включающий стебель, листья и почки. В русскоязычной литературе такие побеги называют элементарными побегами (Grudzinskaya, 1960), а за рубежом единицами роста (*англ.*: unit groth) или единицами прироста (*англ.*: unit of extension) (Barthelemy, Caraglio, 2007). В случае силлептического ветвления за один цикл роста формируется разветвленный вегетативный побег.

**Генеративный побег** – конструктивный элемент, образующийся за один цикл видимого роста из зимующих или спящих почек и включающий, помимо стебля, листьев и почек, еще и цветки (Kostina, 2005; Kostina et al., 2018). Поскольку у растений умеренного пояса соцветие обычно развивается в результате силлептического ветвления (Kusnetzova, 1988; Kusnetzova, 1992; Nukhimovsky, 1986), то генеративный побег – частный случай силлептически разветвленного побега. В морфологии растений нередко используют термины “генеративный побег” и “вегетативно-генеративный побег”. Однако мы считаем, что при описа-

Таблица 1. Признаки генеративных побегов (ГП) аборигенных видов деревьев первой величины, произрастающих в Средней полосе европейской части России

Table 1. Features of generative shoots (GSh) of native first size tree species occurring in the Central European part of Russia

Вид Species	ГП полностью отмирают после цветения и плодоношения	GSh die completely after flowering and fruiting	После цветения и плодоношения на ГП остается резина	Wood base remains on GSh after flowering and fruiting	Терминальное расположение соцветий или шишек	Terminal location of inflorescences or cones	Интеркалярное расположение соцветий или шишек	Intercalary location of inflorescences or cones	Наличие развитых листьев в вегетативной зоне ГП	Developed leaves present in vegetative zone of GSh	ГП образуются из пазушных почек	GShs are formed from axillary buds	ГП образуются из верхушечных почек	GShs are formed from apical buds	Есть стадия прецветия	Stage of pre-inflorescence exists	Ветроопыление	Wind pollination	Влияние ГП на характер нарастания осей	GShs impact on the pattern of axis development
<i>Acer platanoides</i>	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Alnus glutinosa</i>	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Betula pendula</i> (мужские / male)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Betula pendula</i> (женские / female)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Betula pubescens</i> (мужские / male)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Betula pubescens</i> (женские / female)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes
<i>Fraxinus excelsior</i>	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	редко/seldom
<i>Picea abies</i> (мужские / male)	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	редко/seldom	редко/seldom
<i>Picea abies</i> (женские / female)	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	редко/seldom	редко/seldom
<i>Pinus sylvestris</i>	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	часто/frequently
<i>Populus tremula</i>	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Quercus robur</i> (1-й вариант/1st variant)	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Quercus robur</i> (2-й вариант/2nd variant)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Salix alba</i>	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>S. pentandra</i>	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Tilia cordata</i>	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Ulmus glabra</i>	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>Ulmus laevis</i> (1-й вариант/1st variant)	да/yes	нет/но	нет/но	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но
<i>U. laevis</i> (2-й вариант/2nd variant)	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	нет/но	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но	да/yes	да/yes	нет/но	нет/но

нии побегов, в состав которых входят генеративные структуры, наличие или отсутствие листьев срединной формации является важным, но не единственным признаком. Не менее значимые признаки — это положение соцветий на побеге (терминальное или пазушное), характер отмирания и возобновления генеративного побега после цветения и плодоношения, наличие или отсутствие резиды, степень специализации побега и т.д. Поэтому понятие “генеративный побег” более универсально, а “вегетативно-генеративный побег” — один из его вариантов.

**Соцветие** — достаточно целостная и отчетливо отграниченная от вегетативных частей растения группировка цветков, образовавшаяся в результате силлептического ветвления (Nukhimovsky, 1986; Kusnetzova, 1988; Kusnetzova, 1992). Соцветие в системе генеративного побега может занимать терминальное или интеркалярное положение.

**Терминальное цветорасположение.** Соцветие завершает собой генеративный побег. У голосеменных терминальное положение в системе генеративных побегов могут занимать стробилы или шишки.

**Генеративная зона** — отрезок главной оси генеративного побега, располагающийся между вегетативными участками, на котором развиваются пазушные цветки, пазушные соцветия, стробилы или шишки.

**Интеркалярное цветорасположение** — расположение пазушных цветков или соцветий на моноподиально нарастающей оси (Ims., 1964; Weberling, 1981, 1982). Мы рассматривали вариант, при котором генеративная зона располагается на главной оси генеративного побега, т.е. на приросте текущего года между вегетативными участками (Kuznetsova, Timonin, 2017). У голосеменных растений интеркалярное положение на оси генеративного побега могут занимать стробилы или шишки.

**Предсоцветие** — стадия развития соцветия, на которой завершившее внутрипочечный этап развития соцветие выходит из почки, зимует голым (не защищенным почечными чешуями) и переходит к цветению только весной следующего года (Nukhimovsky, 1997).

**Вегетативная зона** — часть генеративного побега, включающая обычно листья срединной формации, зимующие и спящие почки, а иногда и силлептические вегетативные побеги.

**Резид** — многолетняя осевая часть генеративного побега с зимующими и спящими почками (Nukhimovsky, 1997).

В качестве конструктивных элементов использовали также **скелетные оси видимого порядка**, т.е. части растения, которые имеют по одному основанию и по одной видимой верхушке, служат

опорами для других частей, формируются в результате многоподиального или симподиального нарастания побегов и существуют более одного года (Nukhimovsky, 1971; Barthelemy, Caraglio, 2007).

Скелетные оси видимых порядков являются теми реальными структурными элементами, которые можно найти у всех деревьев и которые позволяют осуществлять сравнительно-морфологические манипуляции. Ось I видимого порядка — ствол, от ствола отходят оси II видимого порядка и т.д.

При изучении генеративных побегов выявляли характер цветорасположения (терминальное, пазушное), строение вегетативной зоны, особенности отмирания генеративных побегов после пыления и образования семян.

Учитывали положение почек (верхушечное, пазушное), из которых развиваются генеративные побеги, а также характер материнских побегов (вегетативные, генеративные), на которых эти почки закладываются.

Определяли степень участия генеративных побегов в построении скелетных осей I и мощных скелетных осей II порядка.

Составляли схемы строения генеративных побегов, а также схемы строения двухлетних побеговых систем, в образовании которых принимали участие генеративные побеги.

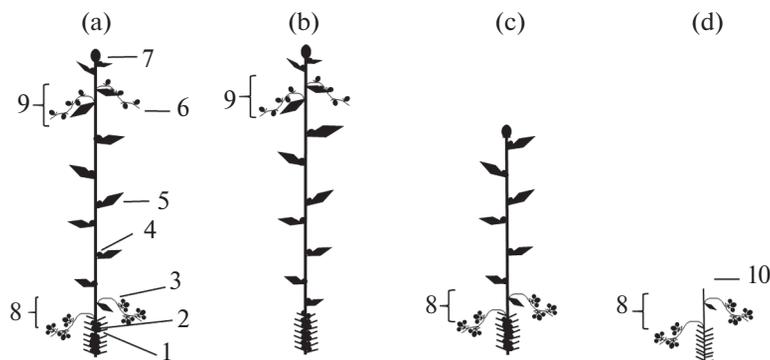
## РЕЗУЛЬТАТЫ

У всех изученных нами видов деревьев зимующие почки как вегетативные, так и генеративные закрытые, т.е. защищены почечными чешуями. В течение вегетационного периода обычно наблюдается один цикл ростовых процессов, и границы годичных вегетативных побегов совпадают с границами элементарных побегов. Исключение представляют *Quercus robur* и *Populus tremula*, у которых можно наблюдать образование двух, реже — более, элементарных побегов. Для большинства видов, за исключением *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*, *Salix alba*, не характерно силлептическое ветвление вегетативных побегов. Размеры вегетативных побегов в пределах кроны сильно варьируют в зависимости от их положения в кроне и функций.

### *Генеративные побеги Quercus robur*

У *Quercus robur* могут формироваться четыре варианта генеративных побегов.

1. Генеративные побеги длиной 10–30 см образуются из верхушечных и пазушных почек, состоят из стебля, завершающегося верхушечной почкой, листьев срединной формации (5 и более) с пазушными почками регулярного возобновле-



**Рис. 1.** Генеративные побеги *Quercus robur*.

а – Генеративные побеги с мужскими и женскими соцветиями.

б – Генеративные побеги с женскими соцветиями.

с – Генеративные побеги с мужскими соцветиями.

д – Генеративные односезонные побеги с мужскими соцветиями.

1 – Почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – мужское соцветие; 4 – почка регулярного возобновления; 5 – лист срединной формации; 6 – женское соцветие; 7 – терминальная почка; 8 – флоральная зона с пазушными мужскими соцветиями; 9 – флоральная зона с пазушными женскими соцветиями; 10 – гибель верхушечной меристемы. Толстой линией обозначены многолетние оси, тонкой – однолетние.

**Fig. 1.** Generative shoots in *Quercus robur*.

a – Generative shoots with male and female inflorescences.

b – Generative shoots with female inflorescences.

c – Generative shoots with male inflorescences.

d – Generative single-season shoots with male inflorescences.

1 – Bud scales; 2 – dormant buds; 3 – male inflorescence; 4 – bud of regular renewal; 5 – foliage leaf; 6 – female inflorescence; 7 – terminal bud; 8 – floral zone with male axillary inflorescences; 9 – floral zone with female axillary inflorescences; 10 – apical meristem cell death. Perennial axes are represented with thick lines, annual axes are represented with thin lines.

ния, мужских и женских сережек, почечных чешуй с расположенными в их пазухах спящими почками. Мужские сережки (открытый брактеозный тирс) находятся в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации, а женские (открытый брактеозный колос) – формируются в дистальной части генеративного побега, в пазухах листьев срединной формации. Такие генеративные побеги могут развиваться как из верхушечных, так и из пазушных почек. Мужские сережки входят в состав генеративной зоны, образующейся в проксимальной части генеративного побега, а женские соцветия – в генеративную зону, расположенную в дистальной части.

Первыми переходят к цветению мужские сережки, позже зацветают женские. После цветения и плодоношения пазушные соцветия отмирают, а вся осевая часть генеративного побега входит в состав многолетней осевой системы растения. Благодаря верхушечной почке, побеги сохраняют способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию (рис. 1а).

Более ранние сроки цветения мужских цветков по сравнению с женскими обусловлены тем, что у *Quercus robur* мужские цветки в почках начинают закладываться в июле, а женские – лишь

весной следующего года (Minina, 1954; Stairs, 1964).

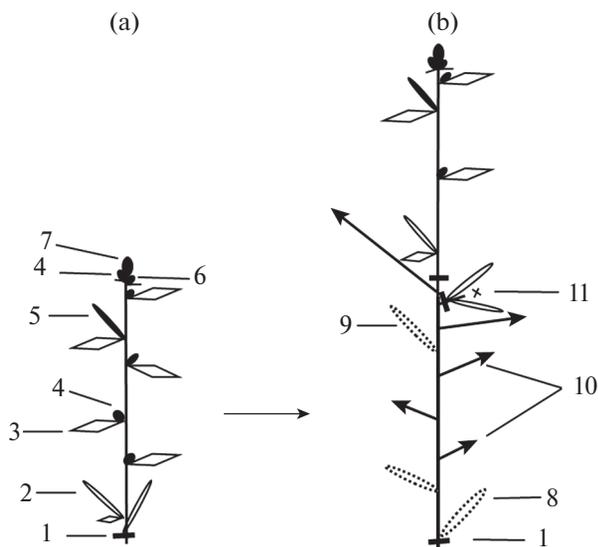
2. На генеративных побегах длиной 10–30 см, образующихся из верхушечных и пазушных почек, развиваются только женские сережки (рис. 1б).

3. На генеративных побегах длиной 2–10 см, формирующихся из верхушечных и пазушных почек, развиваются, в отличие от первого варианта, только мужские сережки (рис. 1с).

У побегов 2 и 3 типа, как и у побегов 1 типа, вся осевая часть генеративного побега входит в состав многолетней осевой системы растения.

4. На генеративных побегах длиной 1–2 см образуются почечные чешуи и мужские сережки. Такие генеративные побеги после пыления полностью отмирают, т.е. являются односезонными (рис. 1д). Они обычно развиваются из почек, расположенных в непосредственной близости от верхушечной почки вегетативного или генеративного побега.

Генеративные побеги с женскими сережками принимают участие в построении скелетных осей. Однако мощные скелетные оси у *Q. robur* сначала формируются на основе вегетативных побегов, а затем в их образовании начинают участвовать генеративные побеги. Появление генеративных побегов, имеющих 1–3-й варианты



**Рис. 2.** Формирование двулетней побеговой системы с мужскими и женскими сережками у *Quercus robur*.

а – Строение генеративного побега.

б – Строение двулетней побеговой системы.

1 – Почечное кольцо; 2 – мужское соцветие; 3 – лист срединной формации; 4 – вегетативная почка регулярного возобновления; 5 – женское соцветие; 6 – пазушная почка с мужскими соцветиями; 7 – верхушечная почка; 8 – прошлогоднее опавшее мужское соцветие; 9 – прошлогоднее отмершее женское соцветие; 10 – вегетативные побеги; 11 – односезонный побег с мужскими сережками.

**Fig. 2.** Formation of biennial shoot system with male and female catkins in *Quercus robur*.

a – Structure of generative shoot.

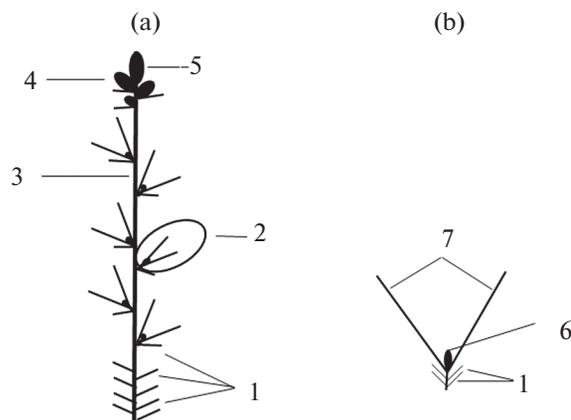
b – Structure of biennial shoot system.

1 – Bud scar; 2 – male inflorescence; 3 – foliage leaf; 4 – vegetative bud of regular renewal; 5 – female inflorescence; 6 – axillary bud with male inflorescences; 7 – apical bud; 8 – abscised male inflorescence of last year; 9 – dead female inflorescence of last year; 10 – vegetative shoots; 11 – single-season shoot with male catkins.

строения, не влияет на характер нарастания скелетных осей, поскольку эти побеги завершаются вегетативными верхушечными почками (рис. 2а, 2б).

### Генеративные побеги *Pinus sylvestris*

Для того, чтобы было понятно, как устроены генеративные побеги у *Pinus sylvestris*, рассмотрим сначала разветвленные вегетативные побеги, формирующиеся из почек регулярного возобновления. В их состав входят стебель, стерильные чешуевидные листья, находящиеся в основании стебля, укороченные силлептические побеги (брахибласты), верхушечная и несколько пазушных почек возобновления (рис. 3а). Брахибласты состоят из стебля, стерильных почечных чешуй, двух листьев срединной формации и верхушечной



**Рис. 3.** Строение вегетативного побега *Pinus sylvestris*.

а – Строение брахибласта.

б – Строение вегетативного побега.

1 – Стебель брахибласта; 2 – чешуевидные листья в основании брахибласта; 3 – верхушечная почка брахибласта; 4 – листья срединной формации (хвоинки); 5 – чешуевидные листья в основании вегетативного побега; 6 – стебель ауксибласта; 7 – брахибласт; 8 – верхушечная вегетативная почка; 9 – пазушные вегетативные почки; 10 – спящие почки.

**Fig. 3.** Structure of vegetative shoot in *Pinus sylvestris*.

a – Structure of brachyblast.

b – Structure of vegetative shoot.

1 – Stem of brachyblast; 2 – cataphylls at the brachyblast base; 3 – apical bud of brachyblast; 4 – foliage leaves (needles); 5 – cataphylls at the base of vegetative shoot; 6 – stem of auxiblast; 7 – brachyblast; 8 – apical vegetative bud; 9 – axillary vegetative buds; 10 – dormant buds.

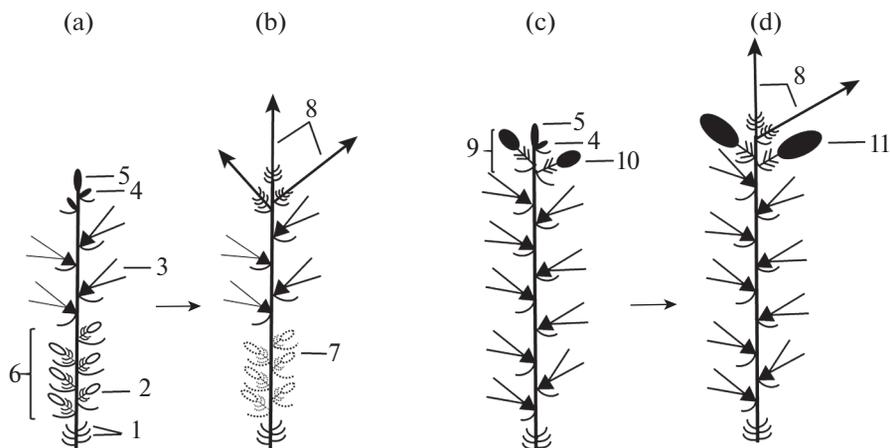
почки. Брахибласты и почки возобновления находятся в пазухах чешуевидных листьев (рис. 3б).

У *Pinus sylvestris* образуется три варианта генеративных побегов с мужскими стробилами и женскими шишками, развивающихся из пазушных и верхушечных почек.

1. Генеративные побеги с мужскими стробилами. Генеративные побеги длиной 3–15 см отличаются от вегетативных побегов тем, что в их проксимальной части формируются мужские стробилы, образующие генеративную зону. После пыления мужские стробилы отмирают (рис. 4а, 4б).

2. Генеративные побеги длиной от 15 до 50 см с женскими шишками. Женские шишки формируются под верхушечной почкой, образуя генеративную зону в дистальной части генеративных побегов. Поскольку женские шишки у *Pinus sylvestris* созревают два года, они сохраняются в системе двулетней побеговой системы, после чего опадают (рис. 4с, 4д).

3. Генеративные побеги с женскими шишками и мужскими стробилами. Такие генеративные побеги у *Pinus sylvestris* образуются редко.



**Рис. 4.** Формирование двулетних побеговых систем *Pinus sylvestris*, в образовании которых принимают участие генеративные побеги.

a – Генеративный побег с мужскими шишками.

b – Двулетняя побеговая система с мужскими шишками.

c – Генеративный побег с женскими шишками.

d – Двулетняя побеговая система с женскими шишками.

1 – Чешуевидные листья; 2 – мужские шишки; 3 – брахибласт; 4 – вегетативная пазушная почка; 5 – верхушечная вегетативная почка; 6 – флоральная зона с мужскими шишками; 7 – опавшие прошлогодние мужские шишки; 8 – вегетативные побеги, образующиеся из пазушных и верхушечной почек; 9 – флоральная зона с женскими шишками; 10 – женская шишка первого года существования; 11 – двулетняя мужская шишка.

**Fig. 4.** Formation of biennial shoot systems in *Pinus sylvestris*, involving generative shoots.

a – Generative shoot with male cones.

b – Biennial shoot system with male cones.

c – Generative shoot with female cones.

d – Biennial shoot system with female cones.

1 – Cataphylls; 2 – male cones; 3 – brachyblast; 4 – axillary vegetative bud; 5 – apical vegetative bud; 6 – floral zone with male cones; 7 – abscised male cones of last year; 8 – vegetative shoots developed from axillary and apical buds; 9 – floral zone with female cone; 10 – annual female cone; 11 – biennial male cone.

Мужские стробилы созревают раньше женских шишек. Такая динамика развития связана с тем, что у *Pinus sylvestris* в конце августа – начале сентября в почках уже имеются зачатки мужских стробил с примордиями микроспорангиев, в которых находится спорогенная ткань. В отличие от мужских стробил, примордии женских шишек в год заложения остаются слабо дифференцированными (Mikhalevskaya, 1962; Kozubov, 1974).

В образовании мощных скелетных осей сначала принимают участие вегетативные побеги, а на заключительных этапах развития осей – и генеративные. При этом сохраняется моноподиальный характер нарастания, благодаря формированию на генеративных побегах верхушечной вегетативной почки.

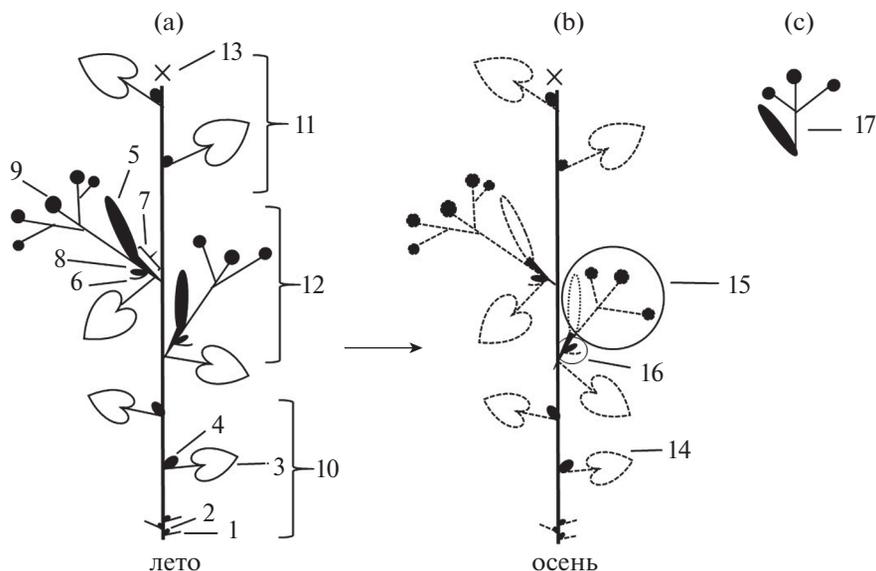
#### Генеративные побеги *Tilia cordata*

У *Tilia cordata* генеративные побеги длиной 2–70 см состоят из стебля, почечных чешуй со спящими почками в их пазухах, листьев срединной формации и пазушных соцветий, представляю-

щих собой дихазии или многочленные дихазии из 3–9 цветков.

На генеративных побегах, так же как и на вегетативных, верхушечная зимующая почка не формируется, но сохраняется способность к акросимподиальному нарастанию, благодаря формированию вегетативного побега замещения. В зимующих почках зачатки пазушных соцветий, как правило, отсутствуют и образуются в год цветения в начале второй декады мая (Bulygin, 1964). Пазушные соцветия появляются в текущем году, в процессе развития материнского побега, в акропетальной последовательности. Генеративная зона, образованная пазушными соцветиями, располагается между нижней и верхней вегетативными зонами (рис. 5a).

В основании пазушного цветоноса формируются два предлиста. Листовидный  $\alpha$ -предлист, срастаясь с осью цветоноса, превращается в крыло (Troll, 1957). В пазухе чешуевидного предлиста закладывается почка регулярного возобновления (рис. 5b). После образования плодов от пазушного цветоноса отделяется соцветие с прицветным крылом (рис. 5c). Остается резид длиной 0.2 см



**Рис. 5.** Генеративные побеги *Tilia cordata*.

а – Генеративный побег летом в период цветения.

б – Генеративный побег в конце вегетационного периода.

с – соцветие с плодами и  $\alpha$  предлистом, отрывающееся от генеративного побега.

1 – Почечная чешуя; 2 – спящая почка; 3 – лист срединной формации; 4 – почка регулярного возобновления; 5 –  $\alpha$ -предлист; 6 –  $\beta$ -предлист; 7 – зона срастания  $\alpha$ -предлиста с осью пазушного соцветия; 8 – почка регулярного возобновления; 9 – цветок; 10 – нижняя вегетативная зона; 11 – верхняя вегетативная зона; 12 – флоральная зона; 13 – завершение моноподиального нарастания; 14 – отмерший лист; 15 – соцветие с плодами и  $\alpha$ -предлистом; 16 – резид с почкой регулярного возобновления в пазухе  $\beta$ -предлиста; 17 – соцветие с плодами и  $\alpha$ -предлистом.

**Fig. 5.** Generative shoots of *Tilia cordata*

a – Generative shoot in summer, at the flowering stage.

b – Generative shoot at the end of the growing season.

c – Inflorescence with fruits and prophyll  $\alpha$ , separating from generative shoot.

1 – Bud scale; 2 – dormant bud; 3 – foliage leaf; 4 – bud of regular renewal; 5 – prophyll  $\alpha$ ; 6 – prophyll  $\beta$ ; 7 – cohesive zone between prophyll  $\alpha$  and the axis of axillary inflorescence; 8 – bud of regular renewal; 9 – flower; 10 – lower vegetative zone; 11 – upper vegetative zone; 12 – floral zone; 13 – monopodial growth termination; 14 – dead leaf; 15 – inflorescence with fruits and prophyll  $\alpha$ ; 16 – basal part of the axis with the bud of regular renewal in the axil of prophyll  $\beta$ ; 17 – inflorescence with fruits and prophyll  $\alpha$ .

с почкой регулярного возобновления, из которой на следующий год развивается генеративный или вегетативный побег.

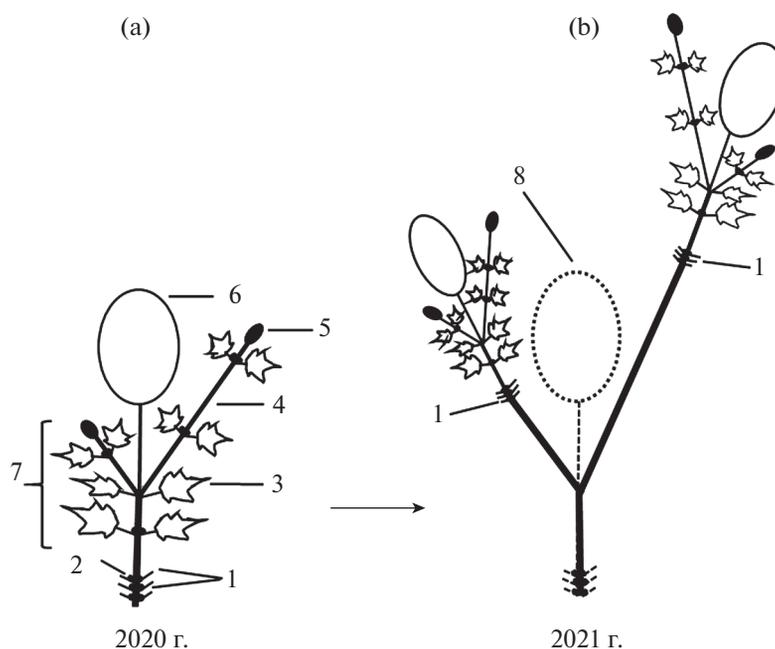
Появление генеративных побегов у *Tilia cordata* не влияет на акросимподиальный характер нарастания осей.

#### **Генеративные побеги *Acer platanoides***

Генеративные побеги длиной 8–19 см имеют стебель, почечные чешуи с пазушными спящими почками, листья срединной формации (две, реже одна пара) и завершаются соцветием метелкой длиной до 12 см. В пазухах верхних листьев обычно формируются силлептические побеги с верхушечной генеративной, реже вегетативной почкой и одной парой листьев срединной формации, в пазухах которых могут закладываться генеративные почки. На мощных генеративных побегах силлептические побеги могут достигать в длину

более 20 см, на них развивается 2–4 пары листьев срединной формации. После плодоношения соцветие отмирает, а осевая часть побега с почками возобновления и силлептическими побегами (резид) входит в состав многолетней системы растения (рис. 6а, 6б). Резид – 1–7 см (без учета длины силлептических побегов) (Mikhalevskaya, 2001; Kiseleva, 2003; Kostina, 2008).

После вступления растения в период цветения и плодоношения генеративные побеги принимают существенное участие в формировании осей III и последующих видимых порядков. В образовании оси I порядка (ствола) и наиболее мощных скелетных осей II порядков растения генеративные побеги принимают участие только на заключительных этапах формирования этих осей. Их появление вызывает смену моноподиального нарастания на симподиальное (Kostina, 2008). Далее на основе генеративных побегов начинают формироваться ложнодихотомические системы, хо-



**Рис. 6.** Формирование двулетней побеговой системы *Acer platanoides* на основе генеративных побегов.

а – Строение генеративных побегов *Acer platanoides*.

б – Строение двулетней побеговой системы, формирующийся на основе генеративных побегов.

1 – Почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – лист срединной формации; 4 – силлептический побег; 5 – генеративная верхушечная почка; 6 – верхушечное соцветие; 7 – вегетативная зона генеративного побега; 8 – отмершее соцветие; Жирной линией показаны многолетние оси, тонкой – отмирающие в конце вегетационного сезона.

**Fig. 6.** Formation of biennial shoot system in *Acer platanoides*, involving generative shoots.

a – Structure of generative shoots in *Acer platanoides*.

b – Structure of biennial shoot system formed of generative shoots.

1 – Bud scales; 2 – dormant buds; 3 – foliage leaf; 4 – sylleptic shoot; 5 – generative apical bud; 6 – terminal inflorescence; 7 – vegetative zone of generative shoot; 8 – dead inflorescence; Perennial axes are represented with thick lines, and those withering away at the end of the growing season are represented with thin lines.

рошо заметные в кроне генеративных растений (рис. 7).

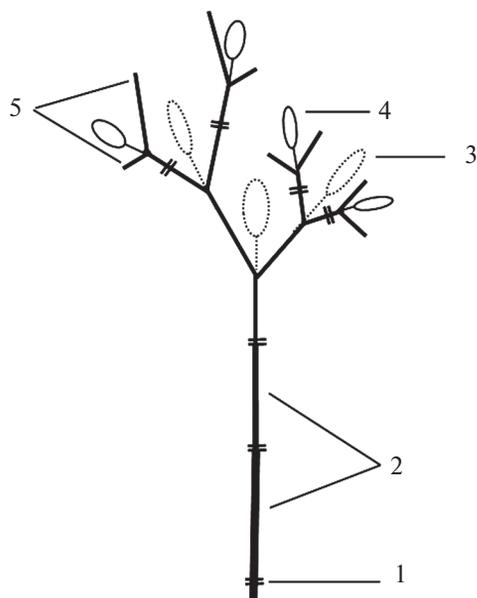
В зимующих почках у *Acer platanoides* присутствуют не только зачатки листьев вегетативной зоны, но и зачаточные силлептические побеги, расположенные под зачаточным соцветием (Mikhalevskaya, 2002).

#### **Генеративные побеги *Betula pendula* и *Betula pubescens***

Генеративные побеги с мужскими сережками длиной от 5 до 35 см, имеют стебель, почечные чешуи со спящими почками в их пазухах, листья срединной формации с пазушными генеративными и вегетативными почками возобновления и завершаются терминальной и пазушными мужскими сережками (открытые брактеозные тирсы) (рис. 8a). У плакучих форм *B. pendula* под мужскими сережками может развиваться силлептический побег до 50 см в длину (Jäger, 1980; Kostina, 2001). Сережки начинают формироваться в конце мая. К зиме мужские цветки полностью развиты,

но пылят весной следующего года. Таким образом, образовавшиеся на генеративных побегах соцветия с мужскими цветками зимуют на стадии предсоцветия и в зимний период защищены плотно сомкнутыми сросшимися прицветниками и прицветничками.

Генеративные побеги с женскими сережками длиной до 2–4 см, имеют стебель, почечные чешуи со спящими почками в их пазухах, листья срединной формации (2–3) и завершаются терминальной женской сережкой (открытый брактеозный тирс), реже еще и двумя-тремя пазушными сережками (Jäger, 1980; Kostina, 2001; Mikhalevskaya et al., 2006). В вегетативной зоне длиной до 1 см в пазухах листьев обычно закладываются генеративные почки с женскими сережками, реже вегетативные почки (рис. 8b). Женские сережки зимуют в почках, т.е. защищены почечными чешуями. К концу вегетационного периода в год, предшествующий цветению, в женских цветках только начинают развиваться семязачатки (Kogchagina, 1980).



**Рис. 7.** Формирование скелетной оси *Acer platanoides*, в образовании которой принимают участие генеративные побеги.

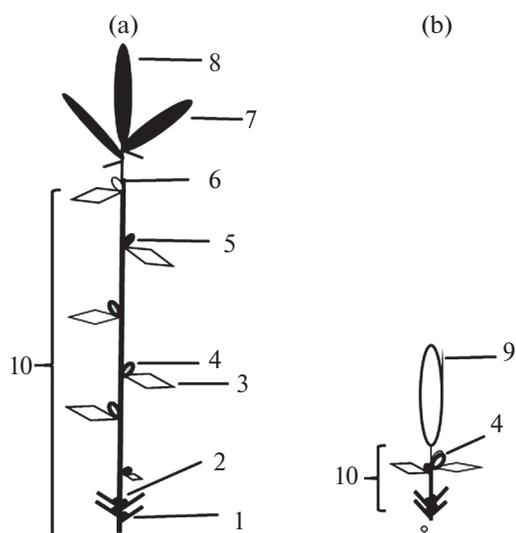
1 – Почечное кольцо; 2 – вегетативные побеги; 3 – отмершее соцветие; 4 – соцветие текущего года; 5 – силлептические побеги.

**Fig. 7.** Skeletal axis formation in *Acer platanoides*, involving generative shoots.

1 – Bud scar; 2 – vegetative shoots; 3 – dead inflorescence; 4 – inflorescence of current year; 5 – sylleptic shoots.

Генеративные почки с женскими соцветиями могут развиваться из пазушных почек, закладывающихся на вегетативных побегах, генеративных побегах с мужскими сережками и на генеративных побегах с женскими сережками. На укороченных вегетативных побегах генеративные побеги с женскими сережками могут формироваться из верхушечных почек (Mikhalevskaya, 2002). На основе генеративных побегов с женскими сережками формируются короткие симподиально нарастающие в течение 2–4 лет веточки, появление которых в кроне практически никак не сказывается на внешнем облике деревьев.

Генеративные побеги с мужскими сережками принимают участие в формировании скелетных осей, в том числе ствола и наиболее мощных осей II порядка. Однако, сначала в образовании таких симподиально нарастающих осей участвуют удлиненные вегетативные побеги, а затем побеги с мужскими сережками, которые, чередуясь с вегетативными, образуют рыхлые повисающие симподиально нарастающие системы (рис. 9). Генеративные и вегетативные побеги в таких системах практически перестают утолщаться (Serebryakov, 1962). Таким образом, образование плакучей части ветвей, определяющих габитус генеративного дерева, связано с регулярным по-



**Рис. 8.** Строение генеративных побегов *Betula pendula* и *Betula pubescens* с мужскими сережками (а) и с женскими сережками (б).

1 – Спящие почки; 2 – почечные чешуи; 3 – лист средней формации; 4 – почка с женской сережкой; 5 – почка, из которой образуется побег с мужскими сережками; 6 – вегетативная почка; 7 – пазушные мужские сережки 8 – терминальная мужская сережка; 9 – терминальная женская сережка, 10 – вегетативная зона генеративного побега с почками регулярного возобновления.

**Fig. 8.** Structure of generative shoots in *Betula pendula* and *Betula pubescens* with male (a) and female catkins (b).

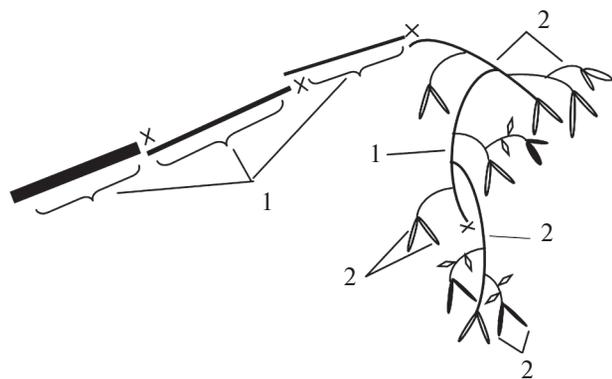
1 – Dormant buds; 2 – bud scales; 3 – foliage leaf; 4 – bud with female catkin; 5 – bud giving rise to the shoot bearing male catkins; 6 – vegetative bud; 7 – male axillary catkins; 8 – male terminal catkin; 9 – female terminal catkin, 10 – vegetative zone of generative shoot with buds of regular renewal.

явлением в кроне побегов с мужскими сережками (Kostina et al., 2015; Kostina et al., 2015).

У *Betula pendula* помимо типичного расположения мужских сережек, завершающих собой годичные побеги, существует большое разнообразие реже образующихся вариантов генеративных побегов, возникающее за счет силлептического и пролептического ветвления, благодаря которому увеличивается количество мужских и женских сережек. Так, например, высокая интенсивность пыления этого вида в 2012 г. была ответной реакцией на аномально жаркое и сухое лето 2010 г. (Kostina et al., 2015). Поскольку редкие варианты генеративных побегов у этого вида формируются в экстремальных погодных условиях, в данной статье мы их не рассматриваем.

#### **Генеративные побеги *Alnus glutinosa* и *Alnus incana***

Генеративные побеги длиной 5–40 см имеют стебель, почечные чешуи со спящими почками в



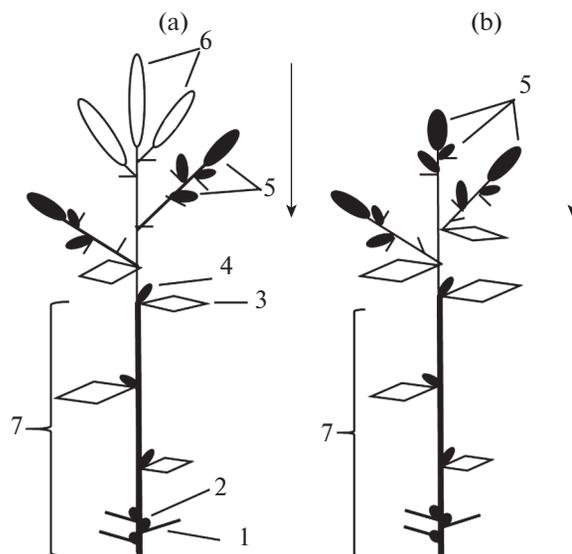
**Рис. 9.** Строение симподиально нарастающей скелетной оси *Betula pendula*, завершающейся системой вегетативных побегов и побегов с мужскими сережками.

1 – Вегетативные побеги; 2 – отмершие мужские сережки; 3 – мужские сережки текущего года.

**Fig. 9.** Structure of sympodially growing skeletal axis in *Betula pendula*, terminating in the system of vegetative shoots and shoots bearing male catkins.

1 – Vegetative shoots; 2 – dead male catkins; 3 – male catkins of current year.

их пазухах, листья срединной формации (3–10), в пазухах которых закладываются генеративные и вегетативные почки. Завершаются генеративные побеги терминальным мужским соцветием, ниже которого развивается несколько боковых (3–5). Мужские соцветия представляют собой открытые тирсы, которые выглядят как сережки на ножках. Под мужскими сережками в том же вегетационном сезоне развиваются боковые оси с тремя-десятью женскими соцветиями – открытыми сидячими тирсами, которые выглядят как “шишки” (рис. 10а). Таким образом, развитие мужских и женских соцветий на генеративных побегах происходит в базипетальной последовательности: сначала появляются мужские соцветия, а затем женские (Jäger, 1980; Kostina, 2001). И те и другие зимуют на стадии предсоцветия, т.е. в зимний период цветки в таких соцветиях защищены не почечными чешуями, а элементами соцветия – прицветниками и прицветничками, которые срастаются между собой и пропитываются смолами. Мужские соцветия начинают формироваться в начале лета. К зиме мужские цветки полностью развиты и готовы к цветению. В женских соцветиях, образующихся позже мужских, к зиме цветки развиты слабо. Пыление происходит в апреле-начале мая, до распускания листьев. Оплодотворение осуществляется через 1–4 месяца после созревания зародышевого мешка (Korchagina, 1980). После пыления сразу же опадают мужские соцветия, а женские соцветия после высыпания плодов еще некоторое время висят, а затем опадают. Остается резид длиной до 30 см.



**Рис. 10.** Строение генеративных побегов *Alnus glutinosa*.

а – Строение генеративного побега с мужскими и женскими соцветиями.

б – Строение генеративного побега с женскими соцветиями.

1 – почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – развитые листья; 4 – почки регулярного возобновления; 5 – женские соцветия; 6 – мужские соцветия; 7 – вегетативная зона генеративного побега. Стрелками показан порядок формирования соцветий.

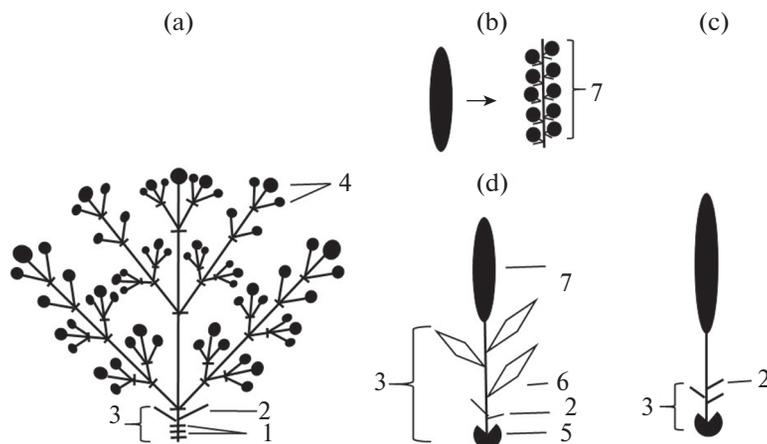
**Fig. 10.** Structure of generative shoots in *Alnus glutinosa*. а – Structure of generative shoot with male and female inflorescences.

б – Structure of generative shoot with female inflorescences.

1 – Bud scales; 2 – dormant buds; 3 – developed leaves; 4 – buds of regular renewal; 5 – female inflorescences; 6 – male inflorescences; 7 – vegetative zone of generative shoot. Arrows show the order of the inflorescence development.

Систему мужских и женских соцветий, формирующуюся на генеративных побегах, можно описать как соцветие метелка из мужских и женских открытых тирсов.

Реже у *Alnus glutinosa* формируются генеративные побеги длиной от 5 до 40 см, завершающиеся только системой женских соцветий, состоящей из терминального женского, зацветающего первым, и ниже расположенных боковых осей с женскими сережками, появляющихся и переходящих к цветению в базипетальной последовательности (рис. 10б). Развитие терминальной системы женских сережек начинается одновременно с развитием боковых осей с женскими соцветиями, образуящимися на генеративных побегах под мужскими сережками. Таким образом, мужские сережки начинают формироваться раньше женских, вне зависимости от их положения в системе генеративного побега.



**Рис. 11.** Односезонные генеративные побеги.

a – Генеративные побеги *Fraxinus excelsior*.

b – Генеративные побеги *Salix alba*, *S. pentandra*.

c – Генеративные побеги мужских и женских растений *Populus tremula*.

d – Брактеозная открытая кисть.

1 – Почечные чешуи; 2 – катафиллы; 3 – вегетативная зона; 4 – цветки; 5 – двукилевая почечная чешуя; 6 – развитые листья; 7 – открытая брактеозная кисть.

**Fig. 11.** Single-season generative shoots.

a – Generative shoots of *Fraxinus excelsior*.

b – Generative shoots of *Salix alba*, *S. pentandra*.

c – Generative shoots in male and female plants of *Populus tremula*.

d – Open bracteous raceme.

1 – Bud scales; 2 – cataphylls; 3 – vegetative zone; 4 – flowers; 5 – bicarinate bud scale; 6 – developed leaves; 7 – open bracteous raceme.

Генеративные побеги развиваются из верхушечных и пазушных почек. Появление генеративных побегов из верхушечной почки приводит к смене нарастания скелетных осей с моноподиального на симподиальное и к формированию симподиально нарастающих систем побегов.

#### **Генеративные побеги *Fraxinus excelsior***

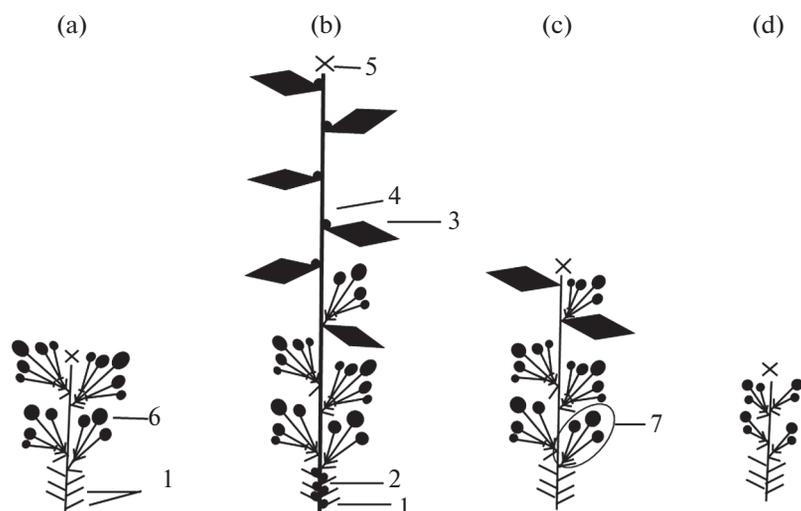
Генеративные побеги длиной 4–8 см (во время цветения) имеют стебель, почечные чешуи и завершаются метелкой. В вегетативной зоне листья срединной формации не образуются. Генеративные побеги появляются только из пазушных почек. Цветение происходит до распускания листьев. Генеративные побеги односезонные (рис. 11a). В зимующих почках генеративный побег сформирован полностью, включая соцветие (Kostina, 2010).

Скелетные оси у *Fraxinus excelsior* могут длительное время нарастать моноподиально. Появление односезонных генеративных побегов из закладывающихся на этих осях пазушных почек не влияет на характер их нарастания.

#### **Генеративные побеги *Salix alba* и *S. pentandra***

У мужских и женских растений *Salix alba* генеративные побеги во время цветения длиной 5–8 см имеют стебель, двукилевую почечную чешую в виде колпачка, катафиллы, небольшие листья (2–5) и завершаются соцветием кисть, имеющей облик сережки (рис. 11b, 11d). После цветения генеративные побеги мужских растений полностью отмирают. У женских растений на генеративных побегах после плодоношения отмирает только соцветие, а вегетативная зона сохраняется до конца вегетационного периода. Такие женские генеративные побеги называют двуэтапнопадающими (Skvortsov, 1965; Nedoseko, 2018). Нижняя олиственная часть двуэтапнопадающих женских генеративных побегов фотосинтезирует до осени.

Генеративные побеги *S. pentandra* имеют в вегетативной зоне, помимо двукилевой почечной чешуи и катафиллов, до 5–8 листьев срединной формации. Мужские генеративные побеги отмирают сразу после цветения, а у женских генеративных побегов вегетативная зона может сохраняться до весны следующего года – условно-непадающие генеративные побеги регулярного возобновления (Nedoseko, 2018).



**Рис. 12.** Генеративные побеги *Ulmus laevis* (a–c), *U. glabra* (d).

1 – Почечная чешуя; 2 – спящие почки; 3 – развитый лист; 4 – почка регулярного возобновления; 5 – гибель верхушечной меристемы (завершение монопоидального нарастания); 6 – цветок; 7 – дихазий.

**Fig. 12.** Generative shoots of *Ulmus laevis* (a–c), *U. glabra* (d).

1 – Bud scale; 2 – dormant buds; 3 – developed leaf; 4 – bud of regular renewal; 5 – apical meristem cell death (monopodial growth termination); 6 – flower; 7 – dichasium.

Мощные скелетные оси у *Salix alba*, *S. pentandra* нарастают акросимподиально. Появление генеративных побегов не сказывается на способе их нарастания.

### **Генеративные побеги *Populus tremula***

Генеративные побеги состоят из стебля, имеют почечные чешуи и завершаются сержковидными кистями. Листья срединной формации в вегетативной зоне генеративных побегов не развиваются (рис. 11c, 11d). Генеративные побеги после цветения (мужские) и после плодоношения (женские) полностью опадают.

### **Генеративные побеги *Ulmus laevis* и *U. glabra***

Генеративные побеги *Ulmus laevis* отличаются разнообразием, и их можно свести к трем основным вариантам (Grudzinskaya, 1966; Valikhodjaeva, 1976; Kostina, 2006).

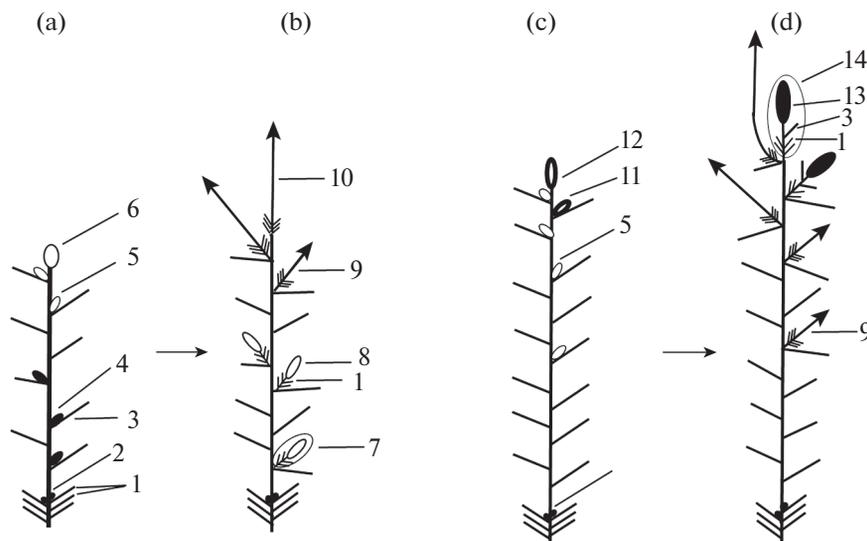
1. Генеративные побеги длиной 3–7 мм имеют стебель, почечные чешуи и многочленные дихазии, которые образуются в пазухах верхних почечных чешуй. Общее число цветков на генеративном побеге колеблется от 20 до 100 и в среднем равно 30 (рис. 12a). После завершения роста побега его верхушка абортируется, как и во всех последующих вариантах генеративных побегов этого вида. После плодоношения генеративные побеги отмирают полностью. Такие генеративные побеги можно охарактеризовать как односезон-

ные, не имеющие листьев срединной формации и завершающиеся открытым брактеозным тирсом.

2. Генеративные побеги длиной 7–25 см. В основании в пазухах нижних почечных чешуй формируются спящие почки, а в пазухах верхних почечных чешуй и нижних листьев срединной формации образуются многочленные дихазии. В пазухах листьев, расположенных выше, формируются почки регулярного возобновления. После плодоношения отмирают только пазушные соцветия, а вся ось генеративного побега входит в состав многолетней осевой системы растения (рис. 12b). Такие генеративные побеги можно охарактеризовать как олиственные, с интеркалярным брактеозным тирсом, расположенным в проксимальной части генеративного побега.

3. Генеративные побеги достигают в длину 5–7 см. Выше зоны пазушных соцветий развиваются несколько небольших листьев срединной формации. После цветения генеративные побеги обычно отмирают полностью (рис. 12c).

Большая часть генеративных побегов, образующаяся у *Ulmus laevis*, относится к первому варианту. Генеративные почки, из которых формируются такие побеги, закладываются в основании длинных вегетативных побегов, в основании и средней части побегов средней длины или по всей длине коротких. Олиственные генеративные побеги с интеркалярным соцветием приурочены к верхней части кроны, где ростовые процессы протекают наиболее интенсивно.



**Рис. 13.** Формирование двулетней побеговой системы *Picea abies*, в образовании которой принимают участие генеративные побеги.

a – Строение вегетативного побега с вегетативными почками и почками с мужскими шишками.

b – Строение двулетней побеговой системы.

c – Строение вегетативного побега с вегетативными почками и почками с женскими шишками.

d – Строение двулетней побеговой системы.

1 – Почечные чешуи; 2 – спящие почки; 3 – развитый лист (хвоинка); 4 – генеративная почка с мужской шишкой; 5 – вегетативная пазушная почка; 6 – вегетативная верхушечная почка; 7 – генеративный побег с мужской шишкой; 8 – мужской генеративный побег с мужской шишкой; 9 – вегетативный побег из пазушной почки; 10 – вегетативный побег из верхушечной почки; 11 – пазушная почка с женской шишкой; 12 – терминальная почка с женской шишкой; 13 – женская шишка; 14 – генеративный побег с женской шишкой.

**Fig. 13.** Biennial shoot system formation in *Picea abies*, involving generative shoots.

a – Structure of vegetative shoot bearing vegetative buds and buds with male cones.

b – Structure of biennial shoot system.

c – Structure of vegetative shoot bearing vegetative buds and buds with female cones.

d – Structure of biennial shoot system.

1 – Bud scales; 2 – dormant buds; 3 – developed leaf (needle); 4 – generative bud with male cone; 5 – vegetative axillary bud; 6 – vegetative apical bud; 7 – generative shoot with male cone; 8 – male generative shoot with male cone; 9 – vegetative shoot developed from the axillary bud; 10 – vegetative shoot developed from the apical bud; 11 – axillary bud with female cone; 12 – terminal bud with female cone; 13 – female cone; 14 – generative shoot with female cone.

У *U. glabra* генеративные побеги имеют стембель, почечные чешуи. В пазухах верхних почечных чешуй формируются цимы, состоящие из 1–3 цветков. Длина осевой части таких побегов не превышает 5 мм. Всю совокупность пазушных цветоносов можно описать как открытый компактный брактеозный тирс, состоящий из 15–30 цветков (рис. 12d).

### Генеративные побеги *Picea abies*

Генеративные почки с мужскими стробилами обычно развиваются из пазушных, реже из верхушечных почек, закладывающихся на вегетативных побегах (рис. 13a). В состав мужских генеративных побегов длиной до 1 см входят стембель, почечные чешуи и терминальный мужской стробил (рис. 13b). Почки с женскими шишками могут образовываться как из пазушных, так и из вер-

хушечных почек (рис. 13c). Как правило, на одном материнском побеге формируются или мужские генеративные почки, или женские. Реже можно наблюдать образование и тех и других. Женские генеративные побеги длиной до 1.5 см с молодыми шишками имеют стембель, почечные чешуи, несколько листьев срединной формации и завершаются терминальной женской шишкой (рис. 13d). Мужские генеративные побеги отмирают после пыления, женские – после высыпания семян.

Мощные скелетные оси I и II порядков у *P. abies* на первых этапах развития формируются на основе вегетативных побегов. Далее в их образовании начинают участвовать вегетативные побеги, на которых помимо вегетативных закладываются генеративные почки с женскими шишками. Последние занимают пазушное положение и развиваются в средней части побега. Такой харак-

тер расположения генеративных почек позволяет вегетативным побегам сохранять способность к моноподиальному нарастанию, так как они завершаются верхушечными вегетативными почками. На заключительных этапах формирования скелетных осей в их образовании принимают участие вегетативные побеги с верхушечными генеративными почками. Образование генеративных побегов с женской шишкой из верхушечных почек приводит к прекращению нарастания скелетной оси или к смене способа нарастания оси с моноподиального на симподиальное (рис. 13с, 13д).

Вегетативные побеги с мужскими генеративными почками обычно не принимают участие в образовании мощных скелетных осей I и II порядков. Мужские генеративные почки обычно приурочены к осям III и последующих порядков. Появление из верхушечных почек генеративных побегов с мужскими стробилами обычно ведет к прекращению нарастания скелетных осей.

Расположение мужских и женских генеративных почек в побеговой системе дерева *P. abies* подчиняется определенным закономерностям (Anikeeva, Minina, 1959): генеративные почки с женскими шишками обычно формируются на ростовых побегах, а генеративные почки с мужскими стробилами — на побегах коротких и средней длины.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного исследования позволили выявить следующие основные типы генеративных побегов, характерных для деревьев, произрастающих в средней полосе европейской части России.

### 1. Односезонные генеративные побеги.

У семи из рассмотренных нами видов (*Populus tremula*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Picea abies*) формируются односезонные генеративные побеги. У первых шести видов генеративные побеги развиваются только из пазушных почек, у *Picea abies* — как из пазушных, так и из верхушечных.

Генеративные побеги *Populus tremula*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, мужские генеративные побеги *Picea abies* не имеют листьев срединной формации, а у *Salix alba* и *S. pentandra* они развиваются. У *Quercus robur* также формируются мужские односезонные генеративные побеги, обычно не имеющие листьев срединной формации и образующиеся из пазушных почек.

2. Олиственные генеративные побеги с интеркалярным расположением соцветий или мужских стробилов и женских шишек и полностью сохраняющей осью. Пазушные соцветия или шишки/стробилы образуют генеративные зоны, рас-

положенные между вегетативными зонами генеративного побега.

У *Quercus robur* и *Pinus sylvestris* оси генеративных побегов сохраняются, завершаются верхушечными зимующими вегетативными почками, пазушные соцветия и шишки / стробилы полностью отмирают после пыления или образования плодов или семян. У *Tilia cordata* верхушечная почка в конце вегетации отмирает, и сохраняется вся ось генеративного побега и проксимальные участки осей пазушных соцветий с почками регулярного возобновления.

У *Ulmus laevis* наряду с односезонными генеративными побегами изредка формируются генеративные побеги с сохраняющейся осью, отмирающей в конце вегетационного периода верхушечной почкой и интеркалярным расположением соцветий.

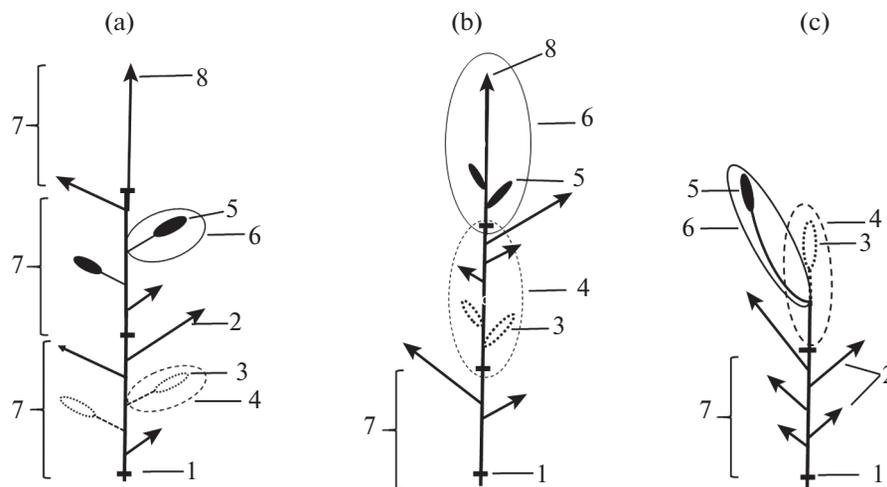
3. Олиственные генеративные побеги с терминальными соцветиями и сохраняющей осевой частью вегетативной зоны.

У *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa* и *Betula pendula*, *Betula pubescens* соцветия в системе генеративного побега занимают терминальное положение. В вегетативной зоне формируются листья срединной формации, в пазухах которых закладываются вегетативные и генеративные почки или формируются вегетативные силлептические побеги. После цветения и плодоношения отмирает только соцветие, а осевая часть вегетативной зоны с почками регулярного возобновления входит в состав многолетней осевой системы растения.

### Участие генеративных побегов в построении многолетней осевой системы растения

По степени участия генеративных побегов в построении многолетней осевой системы их можно разделить на три группы. К первой группе относятся односезонные генеративные побеги, формирующиеся у *Populus tremula*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* (большая часть), *Picea abies*, *Quercus robur* (с мужскими сережками), которые не принимают участие в формировании многолетней осевой системы растения и не влияют на характер нарастания скелетных осей (рис. 14а), за исключением *Picea abies*. У последнего вида генеративные побеги с женскими шишками, появляющиеся на заключительных этапах формирования скелетных осей из верхушечных почек, приводят к смене моноподиального нарастания на симподиальное.

У видов, односезонные генеративные побеги которых развиваются только из пазушных почек, существует определенная закономерность в размещении вегетативных и генеративных почек на длинных и коротких материнских вегетативных побегах. На длинных ростовых побегах в верхней



**Рис. 14.** Строение трехлетней побеговой системы с разными вариантами генеративных побегов.

а – Трехлетняя побеговая система с односезонными генеративными побегам.

б – Трехлетняя побеговая система с генеративными побегам с пазушными соцветиями или стробилами.

с – Трехлетняя побеговая система с генеративными побегам, имеющими терминальные соцветия и многолетний осевой участок.

1 – Почечное кольцо; 2 – пазушные вегетативные побеги; 3 – отмершее соцветие; 4 – генеративный побег прошлого года; 5 – соцветие текущего года; 6 – генеративный побег текущего года; 7 – вегетативный побег, принимающие участие в формировании скелетной оси; 8 – продолжение моноподиального нарастания.

**Fig. 14.** Structure of triennial shoot systems with different kinds of generative shoots.

a – Triennial shoot system with single-season generative shoots.

b – Triennial shoot system with generative shoots bearing axillary inflorescences or cones.

c – Triennial shoot system with generative shoots bearing terminal inflorescences and perennial section of the axis.

1 – Bud Scar; 2 – axillary vegetative shoots; 3 – dead inflorescence; 4 – generative shoot of last year; 5 – inflorescence of current year; 6 – generative shoot of current year; 7 – vegetative shoot involved in the skeletal axis formation; 8 – continuing monopodial growth.

их части формируются вегетативные почки, а в средней и нижней частях – генеративные. Такой характер расположения вегетативных и генеративных почек позволяет ростовым вегетативным побегам формировать крону за счет активного нарастания и акротонно ветвиться. На коротких побегах генеративные почки занимают большую часть побега.

У всех остальных рассмотренных нами видов (вторая и третья группы) после цветения и плодоношения остается резид, который встраивается в многолетнюю осевую систему растения.

Во второй группе у видов с пазушными соцветиями (*Quercus robur* с олиственными побегами (рис. 1а, 1б, 1с), *Tilia cordata* и *Pinus sylvestris*) появление генеративных побегов не вызывает перестройку работы верхушечных меристем скелетных осей (рис. 14).

В третьей группе с верхушечными и пазушными соцветиями у *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *A. incana* и *Betula pendula*, *B. pubescens* образование генеративных побегов, напротив, приводит к появлению побеговых систем, изменяющих габитус дерева. У первых трех видов появление генеративных побегов вызывает смену моноподи-

ального нарастания на симподиальное (рис. 14с). Генеративные побеги этих видов участвуют в формировании скелетных осей I и II порядков, но только на заключительных стадиях их развития. Это обусловлено тем, что на первых этапах формирования ствола и мощных ветвей длина вегетативных побегов значительно превышает длину генеративных побегов. Так, например, у *Betula pendula* длина вегетативных побегов, из которых строится ствол, колеблется от 60 до 150 см. По мере развития скелетных осей длина вегетативных побегов постепенно уменьшается, и когда размеры этих побегов становятся сопоставимыми с размерами генеративных побегов, последние также начинают участвовать в образовании осей.

Следует подчеркнуть, что в первых двух группах пазушные соцветия и односезонные генеративные побеги не являются гомологичными структурами. Односезонные генеративные побеги функционально ведут себя как пазушные соцветия; и те и другие отмирают после плодоношения (за исключением *Tilia cordata*). В то же время односезонные генеративные побеги представляют собой самостоятельные конструктивные элементы, имеющие собственные почечные чешуи.

Повреждение одной генеративной почки не влияет на состояние других. Пазушные соцветия являются элементами генеративного побега и на внутрипочечном этапе развития защищены общими почечными покровами этого побега. Повреждение почки приводит к отмиранию всех пазушных соцветий.

### **Особенности строения генеративных побегов, определяющие сроки цветения**

Рассмотренные нами виды деревьев, за исключением *Tilia cordata*, цветут весной до или одновременно с распусканием листьев (Serebryakov, 1949, 1952). Одним из факторов, определяющих сроки цветения, является степень сформированности генеративного побега в почке (Serebryakov, 1949, 1952; Bulygin, 1964; Schnablova et al., 2021).

По степени сформированности генеративного побега будущего года в почках регулярного возобновления в конце вегетационного периода все наши древесные и травянистые растения были подразделены И.Г. Серебряковым (Serebryakov, 1949, 1952) на три группы. К первой группе он отнес растения, у которых в почках регулярного возобновления побег будущего года сформирован полностью, включая соцветия, т.е. генеративный побег полностью преформирован. Ко второй группе были отнесены виды, у которых в почках регулярного возобновления сформирована только вегетативная часть генеративного побега, а соцветие развивается в текущем году, в процессе внепочечного роста генеративного побега. В третью группу объединены растения, у которых в почках регулярного возобновления успевает сформироваться только часть вегетативной сферы генеративного побега. Следует отметить, что при выделении этих групп И.Г. Серебряков не принимал во внимание взаимное расположение соцветий и вегетативной зоны у генеративного побега.

Проведенное нами исследование показало, что ранние сроки цветения обусловлены тремя структурно-ритмологическими вариантами генеративных побегов.

1. К первому варианту относятся семь видов с односезонными генеративными побегами, как с листьями срединной формации, так и без них, и один вид с терминальным соцветием и небольшим числом листьев срединной формации в вегетативной зоне. Генеративные побеги у представителей этого варианта имеют небольшие размеры — от 1 см (у *Ulmus glabra*) до 19 см (у *Acer platanoides*) и преформированы в зимующих почках (Serebryakov, 1952; Bulygin, 1964). Все эти виды относятся к первой группе, выделенной И.Г. Серебряковым.

2. Ко второму варианту относятся виды с генеративными побегами, имеющими интеркаляр-

ные соцветия, стробилы или шишки — *Quercus robur* и *Pinus sylvestris*. Длина генеративных побегов у первого вида может достигать 30 см, а у второго — до 50 см. У представителей этого варианта степень сформированности мужских соцветий или стробилов в зимующих почках намного превосходит степень сформированности женских соцветий или шишек. Это определяется разным положением мужских и женских соцветий, а также стробилов и шишек на оси генеративного побега. Благодаря тому, что мужские соцветия или стробилы находятся в проксимальной части генеративного побега, к началу цветения (пыления) в их цветках или микроспорангиях уже сформирована полноценная пыльца, опыляющая женские цветки или шишки. Женские же цветки или семязчатки, образующиеся в дистальной части генеративного побега, к моменту опыления не способны к оплодотворению. По классификации И.Г. Серебрякова, эти виды попадают в первую выделенную им группу.

Следует отметить, что в отличие от представителей первого варианта, у которых сроки цветения определяются числом листьев срединной формации под терминальным соцветием, сроки цветения генеративных побегов с интеркалярным расположением не зависят от длины генеративных побегов и числа листьев, расположенных выше генеративной зоны.

3. Виды с генеративными побегами, у которых соцветия зимуют на стадии предсоцветия. В зимующих почках *Alnus glutinosa* сформирована только вегетативная зона, а мужские и женские сережки образуются в начале лета на внепочечной стадии побега. Их дальнейшее развитие тормозится на стадии предсоцветия. У берез такой структурно-ритмологический вариант строения имеют только генеративные побеги с мужскими сережками.

И.Г. Серебряков отнес *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *B. pubescens* к первой группе. Однако поскольку в почках у этих видов преформирована только вегетативная сфера, а мужские соцветия у берез и мужские и женские соцветия у ольхи развиваются в текущем году, то их следовало бы отнести ко второй группе. Но у представителей второй группы И.Г. Серебрякова соцветия переходят к цветению в год образования, а у *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *B. pubescens* остаются на стадии предсоцветия и цветут только весной следующего года. Поэтому представителей семейства березовые нельзя отнести ни к одной из групп, выделенных И.Г. Серебряковым.

Как и у *Quercus robur*, у *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula pendula*, *B. pubescens* цветки в мужских соцветиях в большей степени дифференцированы, чем в женских. Но если у первого вида это достигается различием в положении соцветий на оси

генеративного побега, то у *Alnus glutinosa* и *A. incana* — более поздней закладкой женских соцветий, а у берез — нахождением женских соцветий на верхушках олиственных побегов в зимующих почках.

Позднецветущий вид *Tilia cordata* И.Г. Серебряков отнес ко второй группе. Однако, исходя из строения генеративных побегов невозможно объяснить, почему в зимующих почках *T. cordata* отсутствуют зачатки соцветий, хотя соцветия на генеративных побегах располагаются в пазухах листьев срединной формации, начиная со 2–3-го. По строению вегетативной сферы этот вид должен попасть в первую группу, выделенную И.Г. Серебряковым, потому что во вторую группу отнесены виды, у которых до соцветия развивается более пяти листьев. Поздние сроки цветения *T. cordata* определяются не особенностями строения вегетативной сферы, а ритмом развития пазушных цветonoсов, которое можно охарактеризовать как промежуточное между пролептическим и силлептическим. На пролептический характер ветвления указывает образование укороченного гипоподия, двух чешуевидных листьев и почки регулярного возобновления, а также неполное отмирание пазушного цветonoса после плодоношения. Возможно, что задержка заложения и цветения пазушных соцветий у *T. cordata* стала результатом расхождения экологических ниш в конкуренции за опылителей с рано цветущими травами широколиственных и смешанных лесов.

Вопрос о том, трактовать ли пазушные цветonoсы липы как самостоятельные генеративные побеги, либо как силлептические побеги в составе разветвленного генеративного побега, остается открытым. А.А. Чистякова (Chistyakova, 1979) рассматривает пазушные цветonoсы *T. cordata* как самостоятельные генеративные побеги. Мы относим липу к видам, имеющим интеркалярное цветорасположение.

Анализ строения генеративных побегов и сроков цветения показал, что у большей части деревьев первой величины существуют сходные структурно-ритмологические адаптации, позволяющие им реализовать возможность раннего цветения, а у целого ряда видов — и ветроопыления. У меньшей части видов ранние сроки цветения обусловлены задержкой развития соцветий на стадии предсоцветия. Поздние сроки цветения *T. cordata*, не вписывающиеся в общую картину феноритмики деревьев умеренной зоны, не влияют на успешность существования этого вида в сезонном климате. Это еще раз подтверждает множественность путей адаптаций растений, принадлежащих одной жизненной форме и произрастающих в одном климате, среди кото-

рых, наряду с весьма распространенными, есть и редко встречающиеся, но не менее эффективные.

### **Модусы преобразования генеративных побегов**

#### **1. Модусы образования односезонных генеративных побегов**

##### *Генеративные побеги с интеркалярным расположением соцветий*

Результаты проведенного исследования показали, что у *Ulmus laevis* и *Quercus robur* на одном растении наряду с генеративными побегами, имеющими пазушные соцветия и сохраняющуюся ось генеративного побега, развиваются односезонные генеративные побеги, не имеющие листьев срединной формации. У *Q. robur* образование таких побегов происходит путем недоразвития вегетативной зоны, расположенной выше генеративной зоны с пазушными мужскими соцветиями. Благодаря появлению односезонных побегов у этого вида значительно увеличивается число мужских цветков, а следовательно, и пыльцы. У *U. laevis* преобладают односезонные генеративные побеги. Их образование, так же, как и у *Q. robur*, связано с завершением морфогенеза генеративного побега после формирования зоны с пазушными соцветиями. Расположение соцветий у этих видов в основании генеративных побегов обуславливает ранние сроки цветения.

##### *Генеративные побеги с терминальным расположением соцветий*

У видов родов *Acer* и *Fraxinus* по характеру и числу листьев, развивающихся в вегетативной зоне, и по числу цветков в соцветии генеративные побеги можно расположить в сравнительно-морфологический ряд. Крайними членами этого ряда, с одной стороны, будут генеративные побеги, у которых в вегетативной зоне развиваются ассимилирующие листья и почки регулярного возобновления. С другого края этого ряда располагаются односезонные, крайне специализированные генеративные побеги, имеющие ранние сроки цветения.

Например, в роде *Fraxinus* самые ранние сроки цветения в коллекции ГБС имеют виды, у которых формируются крайне специализированные односезонные генеративные побеги. Так, *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. и *F. excelsior* цветут в начале мая, до разветвления листьев. Позже переходит к цветению *F. rhynchophylla* Hance, в вегетативной зоне генеративных побегов которого располагаются листья срединной формации (Drevesny'е..., 2005).

В роде *Acer* ранними сроками цветения также обладают виды с крайне специализированными

односезонными генеративными побегами. В коллекции ГБС к таким видам относятся *Acer rubra* L. и широко распространенный в нашем регионе чужеродный североамериканский двудомный вид *A. negundo* L. Причем деревья с женскими генеративными побегами, в вегетативной зоне которых развивается пара ассимилирующих листьев, цветут позже мужских растений, для которых характерны крайне специализированные генеративные побеги (Mikhalevskaya, 2001; Kiseleva, Shorina, 2003; Kostina, 2005, 2009). Возникновение таких специализированных генеративных побегов связано с полной редукцией листьев срединной формации и почек возобновления в вегетативной зоне.

Рассмотренные выше сравнительно-морфологические ряды генеративных побегов можно трактовать как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения количественных параметров (листьев срединной формации, почек). Однако направление преобразования генеративных побегов у деревьев умеренного климата определяется спецификой организации данной жизненной формы, адаптированной к существованию в условиях короткого вегетационного периода и продолжительного зимнего периода покоя. Для деревьев с их медленной сменой основных скелетных осей основной стратегической задачей является сохранение многолетней осевой системы в зимний период. Поэтому смещение всех процессов, связанных с ростом и цветением, на весну или начало лета позволяет представителям данной жизненной формы заранее подготовиться к зимнему периоду. Можно предположить, что морфогенетические перестройки генеративных побегов, направленные в сторону односезонных рано цветущих генеративных побегов, появление которых в побеговом теле растений не отражается на характере нарастания осей, будут преобладающими.

## 2. Модусы, затрагивающие ритм развития соцветий

Структурно-ритмологические преобразования могут затрагивать не только вегетативную зону генеративного побега, но и изменять ритм развития соцветия. Поздние сроки цветения *Tilia cordata*, по всей вероятности, определяются некоторым смещением силлептического ветвления в сторону пролептического.

Еще один вариант ритмологических перестроек можно продемонстрировать на примере *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula pendula* и *B. pubescens*. У первых двух видов мужские и женские сережки зимуют на стадии предсоцветия, а у *B. pendula* и *B. pubescens* на стадии предсоцветия в зимний период находятся только мужские сережки, а женские сережки зимуют в почках. Образование предсоцветий у *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula pendula* и

*B. pubescens* обусловлено замедлением темпов развития соцветий, которые, минуя внутривичный этап развития, переходят к бутонизации и цветению только в следующем году рано весной.

Еще более выраженная задержка формирования боковых осей, несущих женские соцветия, у *B. pendula* и *B. pubescens* приводит к тому, что в зимний период они находятся в почках и защищены почечными чешуями, приобретая, таким образом, статус самостоятельных генеративных побегов.

## Особенности расположения генеративных побегов в кроне деревьев умеренной зоны

У деревьев умеренно-континентального климата рост большинства побегов происходит непродолжительное время (Serebryakov, 1952). Большую часть вегетационного периода растения тратят на подготовку к зимнему покою, поскольку, в отличие от травянистых растений, им необходимо сохранить свою надземную осевую систему и, прежде всего, ствол и отходящие от него крупные ветви. Генеративные побеги с компактными соцветиями имеют, как правило, небольшие размеры и приурочены к осям высоких порядков. Таких побегов в кроне формируется много. Характер их отмирания позволяет полнее сохранить осевую систему растения, увеличивая при этом степень дифференциации ее осей на скелетные и заполняющие.

У многих тропических деревьев формирование генеративных побегов с крупными соцветиями нередко происходит на осях низших порядков. Отмирание таких соцветий вызывает отторжение значительной части побеговой системы растения, а у видов с верхушечными соцветиями изменяет характер дальнейшего нарастания ствола и мощных ветвей.

Особенности строения генеративных побегов, их ритма развития и расположения в кроне, присущие деревьям умеренного климата, позволяют всем процессам, связанным с ростом и цветением, сместиться на весну или начало лета, что оказывается биологически выгодным. Особенно это касается ветроопыляемых видов, которые цветут до распускания листьев.

Для деревьев умеренного пояса авторы концепции архитектурных моделей указывают модели *Rauh* и *Troll*, у которых появление компактных пазушных соцветий не приводит к изменению способа нарастания скелетных осей (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). В целом правильно понимая этот аспект организации деревьев умеренного климата, зарубежные коллеги не учитывают все разнообразие вариантов "встраивания" соцветий в побеговую систему деревьев умеренного пояса, не рассматривают специфику односе-

зонных генеративных побегов с терминальными и пазушными соцветиями, предсоцветий.

## ВЫВОДЫ

1. Для деревьев средней полосы европейской части России характерны односезонные генеративные побеги, генеративные побеги с интеркалярным расположением соцветий, шишек или стробиллов и полностью сохраняющейся осью, генеративные побеги с терминальными соцветиями и сохраняющейся осевой частью вегетативной зоны. Преобладают виды с односезонными генеративными побегами.

2. Ранние сроки цветения определяются отсутствием или небольшим числом листьев срединной формации, развивающихся под терминальным соцветием, расположением пазушных соцветий или стробиллов в проксимальной части генеративных побегов с интеркалярным цветорасположением и формированием генеративных побегов с терминальными соцветиями, зимующими на стадии предсоцветия.

3. Односезонные генеративные побеги могут образоваться в результате недоразвития в вегетативной зоне почек регулярного возобновления как на основе генеративных побегов с интеркалярным, так и с терминальным цветорасположением. Изменение ритма формирования терминальных или пазушных соцветий может привести к смещению сроков цветения как на раннюю весну, так и на летний период.

4. Появление в кроне односезонных генеративных побегов не влияет на характер нарастания скелетных осей, так же, как и появление генеративных побегов с интеркалярным расположением соцветий. Образование генеративных побегов с терминальными соцветиями и сохраняющейся осевой вегетативной частью приводит к смене моноподиального нарастания на симподиальное. Генеративные побеги этого типа могут участвовать в образовании мощных скелетных осей, но только на заключительных этапах их формирования. Особенности строения генеративных побегов, их расположения в кроне и смещение сроков цветения на весну-начало лета способствует сохранению многолетней осевой системы растения.

5. Использование при анализе побегового тела растений в качестве конструктивных элементов не только вегетативных, но и генеративных побегов позволяет выявить большее разнообразие вариантов цветорасположения, чем предполагалось концепцией архитектурных моделей для деревьев умеренного климата, а также глубже понять специфику конструктивной организации деревьев, дающей возможность растениям соответствовать годовому климатическому ритму.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anikeeva, Minina] Аникеева И.Д., Минина И.Д. 1959. О жизнедеятельности конуса нарастания у древесных пород в связи с сексуализацией побегов. — Бот. журн. 44(7): 907–915.
- Austen E.J., Rowe L, Stinchcombe J.R., Forrest J.R.K. 2017. Explaining the apparent paradox of persistent selection for early flowering. *New Phytologist*. 215: 929–934.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99: 375–407.
- [Bulygin] Булыгин Н.Е. 1964. Периоды образования цветков в почках древесных растений и влияние погоды на обилие их цветения в Ленинграде. — Труды Всесоюзного заочного лесотехнического ин-та. 8: 193–223.
- [Chistyakova] Чистякова А.А. 1978. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 83(2): 129–137.
- [Drevesny'e...] Древесные растения главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. 2005. М. 586 с.
- Duffy N.M, Bonser S.P., Aarssen L.W. 1999. Patterns of variation in meristem allocation across genotypes and species in monocarpic Brassicaceae. *Oikos* 84: 284.
- Ehrlen J. 2015. Selection on flowering time in a life-cycle context. *Oikos* 124: 92–101.
- [Filatova et al.] Филатова О.В., Перцев Е.В., Шатровская В.И. 1989. Корреляция развития почек и сроков цветения деревьев и кустарников. — Бюл. Гл. Бот. сада. 153: 9–14.
- Geber M.A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution*. 44: 799.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. — Бот. журн. 45(7): 968–978.
- [Grudzinskaya] Грудзинская И.А. 1966. Соцветия видов *Ulmus* L. (Формирование, строение и некоторые вопросы эволюции). — Бот. журн. 51(1): 15–28.
- Hallé F., Oldeman R.A.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. 1970. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. 1978. Berlin, New York. 441 p.
- [Ims] Имс. А. Морфология цветковых растений. 1964. М. 497 с.
- Jäger E.J. 1980. Progressionen im Synfloreszenzbau und in der Verbreitung bei den Betulaceae. — *Flora*. 170: 91–113.
- [Kiseleva] Киселева Л.Г. 2003. О типах генеративных побегов клена остролистного (*Acer platanoides* L.). — Научные труды МПГУ. Серия: Естественные науки. С. 312–314.
- [Kiseleva, Shorina] Киселева Л.Г., Шорина Н.И. 2003. Сравнительный анализ биологии цветения трех видов клена. — Доклады ТСХА. 275: 48–53.

- [Korchagina] Корчагина И.А. 1980. Семейство березовые (Betulaceae). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. М. С. 311–324.
- [Kostina] Костина М.В. 2001. Взаимное расположение и ритм развития мужских и женских сережек у представителей семейства Betulaceae. — Бюл. Гл. Бот. сада. 182: 97–111.
- [Kostina] Костина М.В. 2005. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения. — Бюл. Гл. Бот. сада. 189: 188–208.
- [Kostina] Костина М.В. 2006. Строение и динамика развития генеративных побегов в роде *Ulmus* (Ulmaceae). — Бот. журн. 91(7): 1015–1028.
- [Kostina] Костина М.В. 2008. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода *Acer* L. — Бюл. Гл. Бот. сада. 193: 87–106.
- [Kostina] Костина М.В. 2009. Проявление полового диморфизма в строении кроны и генеративных побегов *Acer negundo* L. (Aceraceae) и *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (Oleaceae). — Вестник Тв. ГУ. Сер. “Биология и экология”. 11: 108–117.
- [Kostina] Костина М.В. 2010. Значение признаков генеративных побегов в систематике и филогенетике родов *Syringa* L. и *Fraxinus* L. — В кн.: XII Московское совещание по филогении растений, посвященное 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гюффмана. М. С. 56–60.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Ясинская О.И., Битюгова Г.В. 2015. Интенсивность пыления березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в зависимости от строения побегов с мужскими сережками. — Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 120(4): 79–85.
- Kostina M.V., Varabanshikova N.S., Bitjugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. 2018. Теоретические и методические основы изучения крон деревьев умеренной зоны. — В кн.: материалы II Межд. конф. (к 90-летию со дня рождения проф. А.Г. Еленевского) “Систематические и флористические исследования Северной Евразии”. Т. 2. М. С. 58–61.
- [Kozubov] Козубов Г.М. 1974. Биология плодоношения хвойных на севере. Л. 136 с.
- Kudoh N., Kachi N., Kawano S. 2002. Intrinsic cost of delayed flowering in annual plants: negative correlation between flowering time and reproductive effort. — Plant Species Biology. 17: 101–107.
- Kusnetzova T.A. 1988. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization. — Flora. 181(1): 1–17.
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1992. О комплементарных подходах в морфологии соцветий. — Бот. журн. 77(12): 7–24.
- [Kuznetsova, Timonin] Кузнецова, Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- [Minina] Минина Е.Г. 1954. Биологические основы цветения и плодоношения дуба. — Тр. Ин-та леса АН СССР. 17: 5–97.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 1962. Развитие почеч сосны обыкновенной в условиях Московской области. — Бюл. ГБС. 48: 61–68.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2001. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (Aceraceae). — Бот. журн. 86(10): 42–52.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2002. О внутри- и внепочечной фазах развития побеговых систем и элементарных побегов древесных растений. — Онтогенез. 33(4): 258–263.
- [Mikhalevskaya et al.] Михалевская О.Б., Костина М.В., Скалепова Л.В. 2006. Структура и динамика развития вегетативных и генеративных побегов у некоторых представителей семейства Betulaceae. — Бюл. Гл. Бот. сада. 191: 140–149.
- Millet J., Bouchard B. 2011. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Can. J. Bot. 33: 726–739.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Can. J. Bot. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Munguia-Rosas M.A., Ollerton J., Parra-Tabla V., De-Noiva J.A. 2011. Metaanalysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. — Ecology Letters. 14: 511–521.
- [Nedoseko] Недосеко О.И. 2018. Становление жизненных форм и архитектоники крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* Dumort. в онтогенезе: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 43 с.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е.Л. 1971. Осевая и побеговая система семенных растений. — Изв. ТСХА. 1: 54–66.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е.Л. 1986. Особенности фенетической организации биоморф семенных растений. — Успехи современной биологии. 102.2(5): 289–306.
- [Nukhimovsky] Нухимовский Е.Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. М. 630 с.
- [Paderovskaya] Падеровская М.И. 1953. Биологические особенности почеч дуба. — Уч. зап. Московского гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. 73(2): 73–130.
- Schnablova R., Huang L., Klimesova J., Smarda P., Herben T. 2021. Inflorescence preformation prior to winter: a surprisingly widespread strategy that drives phenology of temperate perennial herbs. — New Phytologist. 229: 620–630.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1949. Структура и ритм в жизни цветковых растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 54(1): 47–62.

- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 391 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Skvortsov] Скворцов А.К. 1965. Ивы средней России в зимнем состоянии. — Бюл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. биол. 60(3): 115–127.
- Späth H.L. 1912. Der Johannistrieb. Berlin. 91 s.
- Stairs C.R. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. — Bot. Gaz. 125(2): 115–121.
- Tomlinson P.B., Gill A.M. 1973. Growth habits of tropical trees: some guiding principles. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. a comparative review. Wash. (D. C.). P. 129–143.
- Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Die blühende Pflanze. Teil II. Jena. 420 p.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 1. Jena. 615 s.
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 2. Jena. 630 s.
- [Valikhodjaeva] Валиходжаева С.П. 1979. Интродуцированные виды рода *Ulmus* L. в Ботаническом саду АН УзССР: Биологические особенности видов рода *Ulmus* L., интродуцированных в Ботанический сад АН УзССР г. Ташкента: Дис. ... канд. биол. наук. Ташкент. 201 с.
- Weberling F. 1981. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. 1981. Ulmer, Stuttgart. 45 p. <https://doi.org/10.18756/edn.35.45.1>
- Weberling F. 1982. Current problems of modern inflorescence morphology. — Australian Systematic Botany Society Newsletter. 30: 5–21.

## FEATURES OF ARCHITECTONIC ORGANIZATION OF TREES OF TEMPERATE BELT CAUSED BY STRUCTURE AND DYNAMICS OF GENERATIVE SHOOTS DEVELOPMENT

**M. V. Kostina<sup>a,b,#</sup>, N. S. Barabanshchikova<sup>a,##</sup>, O. I. Nedoseko<sup>c,###</sup>, and O. I. Yasinskaya<sup>d,####</sup>**

<sup>a</sup> Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Moscow Pedagogical State University” (MPGU)  
Kibalchich Str., 6, Bld. 3, Moscow, 129164, Russia

<sup>b</sup> Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Sevastopol State University”  
Universitetskaya Str., 33, Sevastopol, 299053, Russia

<sup>c</sup> Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod — National Research University (UNN), Arzamas Branch  
K. Marks Str., 36, Arzamas, 607220, Russia

<sup>d</sup> N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences  
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

<sup>#</sup>e-mail: [mv.kostina@mpgu.su](mailto:mv.kostina@mpgu.su)

<sup>##</sup>e-mail: [ns.barabanshchikova@mpgu.su](mailto:ns.barabanshchikova@mpgu.su)

<sup>###</sup>e-mail: [nedoseko@bk.ru](mailto:nedoseko@bk.ru)

<sup>####</sup>e-mail: [ksen.yasinka@mail.ru](mailto:ksen.yasinka@mail.ru)

The purpose of the research was to identify the features of constructive organization of temperate belt trees caused by the structure and dynamics of generative shoots, as well as the degree of their participation in the construction of skeletal axes. The research subjects were 14 species of trees that make up the first layer of forest phytocenoses. Seven of them have single-season (developing for only one growing season) non-leafy or weakly leafy generative shoots. Generative shoots with an intercalary arrangement of inflorescences, strobili or cones and a fully preserved axis are formed in 3 species, generative shoots with terminal inflorescences and retaining the axial part of the vegetative zone are formed in 4 species. The early flowering dates are determined by the absence or a small number of mid-formation leaves developing under the terminal inflorescence, the location of axillary inflorescences in the proximal part of generative shoots with intercalary inflorescence and the formation of generative shoots with terminal inflorescences wintering at the pre-flowering stage. The appearance in the crown of single-season generative shoots and generative shoots with intercalary arrangement does not affect the way of growth of skeletal axes. Single-season generative shoots can form on the basis of generative shoots with both terminal and intercalary inflorescence as a result of underdevelopment of the buds of renewal. The appearance in the crown of generative shoots with a terminal inflorescence and with a retaining axial part of the vegetative zone causes a change in monopodial growth to a sympodial one. Generative shoots of temperate zone trees, as a rule, have compact inflorescences, small sizes and are confined to axes of high orders. They either do not participate in the formation of powerful skeletal axes, or participate, but only at the final stages of their formation. The peculiarities of the structure of generative shoots, their location in the crown and the shift of flowering dates to spring-early summer contribute to the preservation of the perennial axial system of trees under conditions of a short growing season.

**Keywords:** inflorescences, generative shoots, vegetative shoots, flowering time, trees, architectural models, skeletal axes, growth

## REFERENCES

- Anikeeva I.D., Minina I.D. 1959. About the vital activity of the shoot growing point in wood species in relation to shoots sexualization. — *Bot. Zhurn.* 44(7): 907–915 (In Russ.).
- Austen E.J., Rowe L., Stinchcombe J.R., Forrest J.R.K. 2017. Explaining the apparent paradox of persistent selection for early flowering. — *New Phytologist.* 215: 929–934.
- Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99: 375–407.
- Bulygin N.E. 1964. Periods of flower formation in the buds of woody plants and the effect of weather on the abundance of their flowering in Leningrad. — *Works of the All-Union Correspondence Forestry Institute.* 8: 193–223 (In Russ.).
- Chistyakova A.A. 1978. About the life form and vegetative growth of heart-shaped linden. — *Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Section Biology.* 83(2): 129–137 (In Russ.).
- Duffy N.M., Bonser S.P., Aarssen L.W. 1999. Patterns of variation in meristem allocation across genotypes and species in monocarpic Brassicaceae. — *Oikos.* 84: 284.
- Ehrlen J. 2015. Selection on flowering time in a life-cycle context. — *Oikos.* 124: 92–101.
- Filatova O.V., Pertsev E.V., Shatrovskaya V.I. 1989. Correlation of buds development and flowering dates of trees and shrubs. — *Bulletin of main botanical garden.* 153: 9–14 (In Russ.).
- Geber M.A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution.* 44: 799.
- Grudzinskaya I.A. 1960. Summer shoot formation in woody plants and its classification. — *Bot. Zhurn.* 45(7): 968–978.
- Grudzinskaya I.A. 1966. Inflorescences of *Ulmus* L. species (Formation, structure and some issues of evolution). — *Bot. Zhurn.* 51(1): 15–28 (In Russ.).
- Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. *Tropical trees and forests. An architectural analysis.* Berlin, New York. 441 p.
- Ims A. 1964. *Morphology of flowering plants.* Moscow. 497 p.
- Jäger E.J. 1980. Progressionen im Synfloreszenzbau und in der Verbreitung bei den Betulaceae. — *Flora.* 170: 91–113.
- Kiseleva L.G. 2003. About the types of generative shoots of Norway maple (*Acer platanoides* L.). — *Scientific works of MPGU. Series: Natural Sciences.* P. 312–314 (In Russ.).
- Kiseleva L.G., Shorina N.I. 2003. Comparative analysis of the flowering biology of three maple species. — *TAA reports.* 275: 48–53 (In Russ.).
- Kozubov G.M. 1974. *Biology of fruiting conifers in the north.* Leningrad. 136 p. (In Russ.).
- Korchagina I.A. 1980. Birch family (Betulaceae). — In: *Plant life.* Vol. 5. Part 1. Moscow. P. 311–324 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2005. The structure and rhythm of the development of generative shoots of woody plants in accordance with the duration of blossoming. — *Bulletin of main botanical garden.* 189: 188–208 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2001. The mutual location and rhythm of the development of male and female aments in representatives of the Betulaceae plants. — *Bulletin of main botanical garden.* 182: 97–111 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2006. The structure and dynamics of the development of generative shoots in genus *Ulmus* (Ulmaceae). — *Bot. Zhurn.* 91(7): 1015–1028 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2008. The role of generative shoots in the construction of the crown among representatives of genus *Acer* L. — *Bulletin of main botanical garden.* 193: 87–106 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2009. Manifestation of sexual dimorphism in the structure of the crown and generative shoots of *Acer negundo* L. (Aceraceae) and *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. (Oleaceae). — *Vestnik TVGU, series "Biology and Ecology."* 11: 108–117 (In Russ.).
- Kostina M.V. 2010. The importance of the signs of generative shoots in the taxonomy and phylogenetics of the genus *Syringa* L. and *Fraxinus* L. — In: *XII Moscow meeting on plant phylogeny, dedicated to the 250th anniversary of the birth of George-Franz Hoffmann.* Moscow. P. 56–60 (In Russ.).
- Kostina M.V., Yasinskaya O.I., Bityugova G.V. 2015. The intensity of European white birch dusting (*Betula pendula* Roth.) according to the structure of shoots with male aments. — *Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Section Biology.* 120(4): 79–85 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yasinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth.) Crown in Relation to Environmental Conditions. — *Contemporary Problems of Ecology.* 8(5): 584–597 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Yasinskaya O.I. 2018. Theoretical and methodological foundations for studying crowns of trees of temperate zone. — In: *materials of the II International Conference (on the 90th anniversary of the birth of professor A.G. Elenevsky) "Systematic and floristic studies of Northern Eurasia."* Vol. 2. Moscow. P. 58–61 (In Russ.).
- Kudoh H., Kachi N., Kawano S. 2002. Intrinsic cost of delayed flowering in annual plants: negative correlation between flowering time and reproductive effort. — *Plant Species Biology.* 17: 101–107.
- Kusnetzova T.V. 1988. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization. — *Flora.* 181(1): 1–17 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V. 1992. On the complementary approaches in inflorescence morphology. — *Bot. Zhurn.* 77(12): 7–24 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Timonin A.K. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (use of complementary approaches). Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B. 1962. The development of common pine buds in the conditions of the Moscow region. —

- Bulletin of main botanical garden. 48: 61–68 (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B. 2001. Structure and regulation of the development of shoot systems and elementary shoots in some *Acer* species (Aceraceae). — Bot. Zhurn. 86(10): 42–52 (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B. 2002. On the intra-and-extra-bud stages shoot systems and elementary shoots of woody plants development. — Ontogenesis. 33(4): 258–263 (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B., Kostina M.V., Skalepova L.V. 2006. The structure and dynamics of the development of vegetative and generative shoots in some representatives of Betulaceae family. — Bulletin of main botanical garden. 191: 140–149 (In Russ.).
- Millet J., Bouchard B. 2011. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Can. J. Bot. 33: 726–739.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Can. J. Bot. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Minina E.G. 1954. Biological foundations of flowering and fruiting of oak. — Publications of the forest institute of the USSR Academy of Sciences. 17: 5–97 (In Russ.).
- Munguia-Rosas M.A., Ollerton J., Parra-Tabla V., De-Nova J.A. 2011. Metaanalysis of phenotypic selection on flowering phenology suggests that early flowering plants are favoured. — Ecology Letters. 14: 511–521.
- Nedoseko O.I. 2018. The formation of life forms and architectonics of crowns of boreal species of *Salix* and *Vetrix Dumort.* in ontogenesis: Abstract of a thesis... Doctor of Biological Sciences. Moscow. 43 p. (In Russ.).
- Nukhimovsky E.L. 1971. Axial and shoot system of seed plants. — Izvestiya Timimryazev Agricultural Academy. 1: 54–66 (In Russ.).
- Nukhimovsky E.L. 1986. Features of the phenetic organization of seed plant biomorphs. — Successes of modern biology. 102.2(5): 289–306 (In Russ.).
- Nukhimovsky E.L. 1997. Fundamentals of biomorphology of seed plants: Vol. 1. Theory of biomorph organization. Moscow. 630 p. (In Russ.).
- Paderovskaya M.I. 1953. Biological features of oak buds. — Scientific notes of Moscow State Pedagogical Institute named after V.I. Lenin. 73(2): 73–130 (In Russ.).
- Schnablova R., Huang L., Klimesova J., Smarda P., Herben T. 2021. Inflorescence preformation prior to winter: a surprisingly widespread strategy that drives phenology of temperate perennial herbs. — New Phytologist. 229: 620–630.
- Serebryakov I.G. 1949. On the rhythm of seasonal development of flowering plants. Specialization of flower-bearing stems, flower initiation and time of flowering. Byulleten Moskovskogo Obschestva Ispytateley Prirody, Otdel Biologicheskoy. 54: 47–62 (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1952. Morphology of vegetative organs of higher plants. Moscow. 391 p. (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 1965. The willows of middle Russia in winter condition. — Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Section Biology. 60(3): 115–127 (In Russ.).
- Späth H.L. 1912. Der Johannistrieb. Berlin. 91 s.
- Stairs C.R. 1964. Microsporogenesis and embryogenesis in *Quercus*. — Bot. Gaz. 125(2): 115–121.
- Tomlinson P.B., Gill A.M. 1973. Growth habits of tropical trees: some guiding principles. Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. a comparative review. Wash. (D. C.). P. 129–143.
- Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Die blühende Pflanze. Teil II. Jena. 420 p.
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 1. Jena. 615 s.
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 2. Jena. 630 s.
- Valikhodzhaeva S.P. 1979. Introduced species of *Ulmus L.* in the Botanical Garden of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR: Biological features of species of *Ulmus L.*, introduced into the Botanical Garden of the Academy of Sciences of the Uzbek SSR of Tashkent: Thesis... Candidate of Biological Sciences. Tashkent. 201 p. (In Russ.).
- Weberling F. 1981. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Ulmer, Stuttgart. 45 p.  
<https://doi.org/10.18756/edn.35.45.1>
- Weberling F. 1982. Current problems of modern inflorescence morphology. — Australian Systematic Botany Society Newsletter. 30: 5–21.
- Woody plants of the main botanical garden named after N.V. Tsitsin RAS: 60 years of introduction. 2005. Moscow. 586 p.

## ФЛОРА МАЛЫХ БОЛОТ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ И ИХ РОЛЬ В СОХРАНЕНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

© 2022 г. П. А. Игнашов<sup>1,\*</sup>, О. Л. Кузнецов<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии — обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки  
Федеральный исследовательский центр “Карельский научный центр РАН”  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

\*e-mail: paul.ignashov@gmail.com

\*\*e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 10.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Исследованные 63 малых болота (1–100 га) расположены в 4 основных типах ландшафтов в средне-таежной подзоне Карелии, по ботанико-географической классификации они отнесены к 11 типам болотных массивов. Их флора включает 229 видов сосудистых растений и 62 вида мхов. В составе флоры преобладают бореальные евроазиатские и циркумполярные виды. Выявлены 6 видов, внесенных в Красную книгу Республики Карелия (2020), из них 4 – в Красную книгу РФ (2008). Определены спектры общей флоры сосудистых растений и ее ядра по отношению к четырем экологическим факторам с использованием шкал Элленберга: свет, степень увлажнения, кислотность, обеспеченность субстрата азотом. По световому режиму в составе флоры преобладают сциогелиофиты и гелиофиты. По фактору увлажнения местообитаний более половины приходится на ультрагигрофиты и гигрофиты (55%), значительно участие гидро- и гидатофитов (12%). По степени кислотности субстрата умеренные ацидофилы составляют 29%, ацидофилы и крайние ацидофилы – 19%, к нейтрофилам относятся 24%, к индифферентным – 23% видов. По отношению к обеспеченности субстрата минеральным азотом во флоре преобладает группа олиготрофов – 46%, мезотрофов 18%, евтрофными являются 9%, индифферентными – 10%.

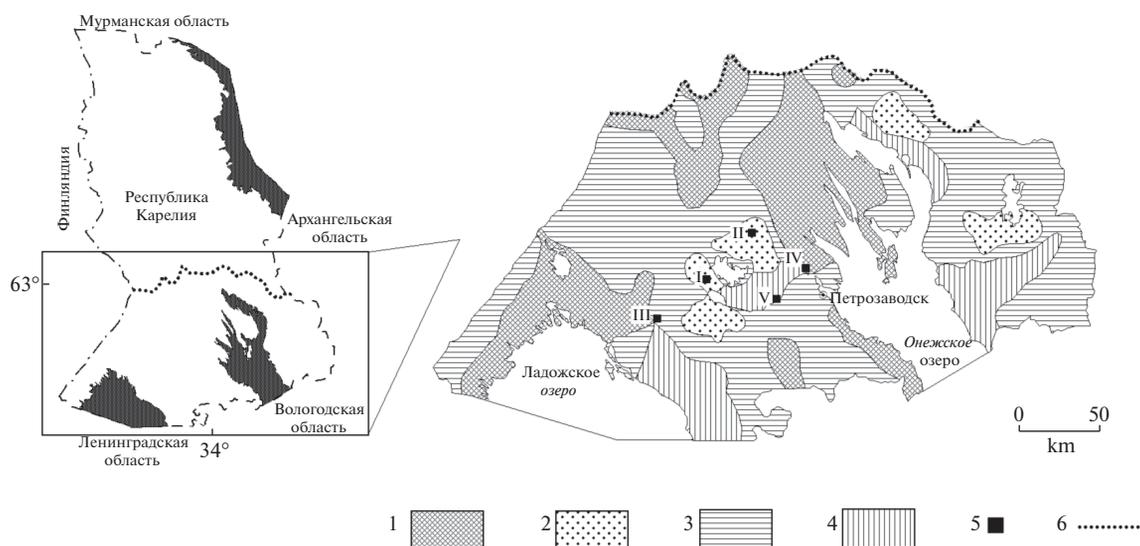
Кластерный анализ сходства флористического состава отдельных типов болот показал четкое различие флоры омбротрофных и мезотрофных сфагновых болот (6 типов) и мезоевтрофных и евтрофных травяных и травяно-моховых болот грунтового питания (5 типов). На исследованных болотах общей площадью 915 га флора болот среднетаежной подзоны Карелии представлена на 74%, при этом практически полностью выявлены виды омбротрофных, мезотрофных и евтрофных открытых биотопов, преобладающих на болотах в этом регионе. В работе только частично отражена флора малых лесных болот, они не были основным объектом исследований. В целом малые болота различных ландшафтов среднетаежной Карелии достаточно полно отражают разнообразие флоры и типов болот региона и являются важными объектами сохранения болотной биоты.

*Ключевые слова:* сосудистые растения, мхи, экологические шкалы, типы болот, охрана биоразнообразия

**DOI:** 10.31857/S0006813622070055

Республика Карелия является одним из сильно заболоченных регионов России, болота и заболоченные леса занимают около 30% территории. Разнообразие типов рельефа и ландшафтов обусловили разнообразие спектра типов болотных экосистем республики на разных уровнях их структурной организации (Elina et al., 1984; Kuznetsov, 2018). В ландшафтах с сильно расчлененным рельефом (водно-ледниковые, грядовые денудационно-тектонические) преобладают болота площадью менее 100 га, которые, в соответствии с делением торфяных месторождений

СССР по площадям (Razvedka..., 1953), относятся к категории малых. В среднетаежной подзоне Карелии (южнее 63° с. ш.) преобладают ландшафты с расчлененным рельефом (Lukashov, 2003), поэтому широко распространены малые болота разных типов. Так, в заповеднике “Кивач” из 58 выявленных болот только одно (Чечкино) крупнее 100 га, остальные – малые, от 1 до 75 га (Kuznetsov, Kutenkov, 2012). На Заонежском полуострове из 642 болот, выделенных по дистанционным материалам, более 500 с площадями менее 100 га (Kuznetsov et al., 2014). Основное внимание



**Рис. 1.** Район исследований.

Рельеф (по: Lukashov, 2003): 1 – денудационно-тектонический грядовый; 2 – аккумулятивные ледораздельные возвышенности; 3 – моренные равнины; 4 – водно-ледниковые равнины, 5 – модельные территории (I – Вешкельская возвышенность; II – Вохтозерская возвышенность; III – с. Колатсельга; IV – с. Гомсельга; V – п. Матросы); 6 – граница подзон северной и средней тайги.

**Fig. 1.** Study area.

Terrain (after Lukashov, 2003): 1 – tectonic denudation; 2 – interlobate (morainic ridges) accumulative uplands; 3 – morainic plain; 4 – glaciolacustrine, lacustrine plains, 5 – model sites (I – Veshkelskaya Upland; II – Vokhtozerskaya Upland; III – Koltsetselga village; IV – Gomselga village ; V – Matrosy settlement); 6 – border of the northern and middle taiga subzones.

при изучении торфяных ресурсов, а также в ходе комплексных исследований, уделялось крупным болотным массивам и системам. Малые же болота в среднетаежной части Карелии и сейчас остаются слабо изученными. Исследование флоры и растительности малых болот важно и актуально, так как многие крупные болота региона затронуты мелиорацией, приведшей к трансформации их растительного покрова, а малые болота сохранились в естественном состоянии и могут рассматриваться как объекты сохранения болотной биоты в регионе. В последние десятилетия малые болота активно изучаются в ряде более южных регионов России (Ivchenko, 2011, 2019; Grishutkin, 2015; Zatsarinpaу, 2015; Volkova, 2018), однако сведений по флоре отдельных массивов в этих работах нет. Данная статья посвящена репрезентативности флоры малых болот среднетаежной Карелии и их природоохранной значимости.

### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования выполнялись в 2013–2017 годах на пяти модельных территориях, расположенных в основных ландшафтах среднетаежной Карелии: водно-ледниковом холмисто-грядовом (модельные территории (MT) I и II), моренном равнинном (MT III), денудационно-тектоническом гря-

довом (MT IV), озерном равнинном (MT V) (рис. 1). Разнообразие природных условий (геологических, геоморфологических, гидрологических, и биогеографических) привело к формированию в районе исследований довольно широкого спектра типов болот. Маршрутным методом изучена флора и растительность 63 болотных массивов. Площадь большей части исследованных болот (39) от 1 до 10 га, 11 массивов – 11–20 га, 4 – 21–30 га, 4 – 31–40 га, 3 – 41–50 га, 1 болото – 52 га и 1 – 90 га, их общая площадь составляет 915 га. На каждом болоте для выявления состава флоры выполнялся его обход по границам с суходолом, а также обследование центральной части с составлением списка выявленных видов, сбором гербария для последующего определения сложных таксонов, включая мхи, и выполнением ряда геоботанических описаний.

В камеральном этапе составлены списки флоры сосудистых растений и мхов отдельных болот и общий список флоры исследованных болот, по которому проводился ее анализ по ряду показателей с использованием методов сравнительной флористики (Yurtsev, Kamelin, 1987). Экологический анализ флоры выполнен с использованием шкал Элленберга (Ellenberg, Leuschner, 2010). По результатам анализа описаний растительности и ее структуры в динамическом ряду центр-окрайка разработана типология исследованных болот на

основе ботанико-географического подхода (Yurkovskaya, 1992; Kuznetsov, 2018, 2021), которая включает 11 типов болотных массивов. Выполнен анализ флоры выделенных типов массивов, в качестве меры сходства анализируемых флор использован коэффициент сходства Сёренсена. Для построения дендрограммы сходства использована программа PAST (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Общий состав флоры и ее анализ*

**Сосудистые растения.** На исследованных болотах выявлено 229 видов из 132 родов и 61 семейства, 6 классов и 5 отделов (табл. 1), что составляет 12.7% от общей флоры Карелии, и 22.4% от ее аборигенной фракции (Kravchenko, 2007). В составе выявленной флоры 204 вида входят в список флоры болот Карелии (Kuznetsov, 2003), что составляет 68% от ее разнообразия. Следует отметить, что из 300 видов, ранее выявленных на болотах Карелии, 25 встречаются только в северотаежной подзоне, а данное исследование проводилось в подзоне средней тайги. С учетом этого, на исследованных болотах представлено 74% флоры болот среднетаежной Карелии. На них обнаружено 25 видов, не включенных ранее в состав болотной флоры Карелии (Kuznetsov, 2003), это “случайные” гелофиты, представленные лесными, прибрежными и луговыми видами. На исследованных болотах обнаружены 6 охраняемых видов сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Республики Карелия (Krasnaya..., 2020): *Oenanthe aquatica*, *Carex bergrothii*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza traunsteineri*, *Myrica gale*, *Rhynchospora fusca*, из них четыре последних вида – в Красную книгу Российской Федерации (Krasnaya..., 2008). Целый ряд видов на исследованной территории находится у границ ареалов: северной (*Dryopteris cristata*, *Epipactis palustris*, *Iris pseudacorus*, *Thelypteris palustris*), западной (*Bistorta officinalis*, *Ligularia sibirica*), южной (*Carex livida*, *Saussurea alpina*) и восточной (*Myrica gale*, *Rhynchospora fusca*).

Выявленная флора является типичной для бореальных болот (Bogdanovskaya-Guénéuf, 1946; Boch, Smagin, 1993; Kuznetsov, 2006), ведущими семействами являются Суреевые (42 вида), Росяшковые (19), Орхидные (14), Розовые (10), Астровые, Ericaceae, Salicaceae (по 9), Scrophulariaceae (6), Juncaceae и Equisetaceae (по 5). Участие 10 ведущих семейств во флоре составляет 56%. Флороценотический комплекс (ядро флоры), включающий виды с III–V классами верности болотам, содержит 94 вида (41% от состава флоры). Во флоре исследованных болот преобладающей широтной группой является бореальная (71%), на северную группу приходится 5%, плюризональную – 19%,

бореально-неморальную – 5%. В составе долготных групп преобладают евроазиатская (46%) и циркумполярная (42%), представлены также европейские (8%), амфиатлантические (2%) виды и космополиты (2%). По данным фитоценологического анализа собственно болотных видов немного – 19%, лесоболотных – 21%, лугово-болотных – 22% и водно-болотных – 12%, вместе они составляют почти 75% исследованной флоры. Наряду с этими фитоцено типами в составе флоры имеются лесные (11%), луговые (10%) и водные (5%) виды.

**Экологический анализ флоры.** Распределение выявленных видов по отношению к факторам окружающей среды осуществлено на основе шкал Х. Элленберга (Ellenberg, Leuschner, 2010). Анализ проведен по 4 экологическим факторам: свет, влажность, кислотность и обеспеченность субстрата минеральным азотом. Экологическая структура флоры представлена в табл. 2.

В составе исследованной нами флоры по отношению к освещенности преобладают относительно теневыносливые растения – сциогелиофиты (46%, 105 видов). Гелиофиты составляют – 33% (75 видов), причем во флороценотическом ядре они преобладают (57%, 54 вида), поскольку изученные болота являются безлесными или слабо облесенными местообитаниями. Это также является причиной малой доли участия сциофитов и гелиосциофитов – 14% (33 вида) в общей флоре и 7% (7 видов) во флористическом ядре. К индифферентным относятся 3% (6 видов).

По отношению к увлажнению в составе флоры преобладают ультрагигрофиты и гигрофиты (55%, 126 видов), они представлены видами мочажин и ковров, ключей и аллювиальных участков. Эта группа составляет основную часть флористического ядра (83%, 78 видов). Гидро- и гидатофиты занимают 12% (27 видов), во флористическое ядро входят 6% (6 видов). Мезофитная группа (мезофиты, гигромезофиты и мезогигрофиты) составляет 20% (46 видов) и состоит в основном из растений, встречающихся в экотонной полосе болото–лес. Лишь небольшая часть мезофитов входит во флористическое ядро (3%, 3 вида). Индифферентная группа (9%, 20 видов) включает виды сухих местообитаний, встречающихся и на болотах, в основном на дренированных кочках и грядах.

По отношению к степени кислотности субстрата преобладают умеренные ацидофилы – 29% (67 видов). На ацидофилы и крайние ацидофилы приходится 19% (44 вида). К нейтрофилам относится 24% (55 видов), к индифферентным – 23% (53 вида). Во флороценотическом ядре увеличена доля ацидофилов и крайних ацидофилов – 31% (29 видов), к умеренным ацидофилам относится 28% (26 видов), к нейтрофилам – 16% (15 видов) и к индифферентным – 19% (18 видов).

**Таблица 1.** Состав флоры типов исследованных болот (название типов см. в табл. 3)  
**Table 1.** Flora of the studied mires (see Table 3 for the names of the types)

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 <i>Agrostis canina</i> L.*	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
2 <i>A. capillaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
3 <i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
4 <i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-
5 <i>A. incana</i> (L.) Moench	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
6 <i>Andromeda polifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7 <i>Angelica sylvestris</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
8 <i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
9 <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
10 <i>Betula nana</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
11 <i>B. pendula</i> Roth	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
12 <i>B. pubescens</i> Ehrh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13 <i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-
14 <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
15 <i>C. canescens</i> (Weber) Roth	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
16 <i>C. epigeios</i> (L.) Roth	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
17 <i>C. neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., B. Mey. et Schreb.	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
18 <i>C. phragmitoides</i> Hartm.	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	-
19 <i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
20 <i>Calla palustris</i> L.	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
21 <i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	-
22 <i>Caltha palustris</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
23 <i>Cardamine pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
24 <i>C. dentata</i> Schult.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
25 <i>Carex acuta</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
26 <i>C. appropinquata</i> Schumach.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
27 <i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
28 <i>C. bergrothii</i> Palmgr.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
29 <i>C. buxbaumii</i> Wahlenb.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
30 <i>C. canescens</i> L.	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
31 <i>C. capillaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
32 <i>C. cespitosa</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-
33 <i>C. chordorrhiza</i> Ehrh.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
34 <i>C. diandra</i> Schrank	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
35 <i>C. dioica</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+
36 <i>C. disperma</i> Dewey	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-
37 <i>C. echinata</i> Murray	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-
38 <i>C. elongata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
39 <i>C. flava</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
40 <i>C. heleonastes</i> L. fil.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
41 <i>C. globularis</i> L.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
42 <i>C. juncella</i> (Fries) Th. Fries	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
43 <i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-

Таблица 1. Продолжение

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
44 <i>C. leporina</i> L.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
45 <i>C. limosa</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
46 <i>C. livida</i> (Wahlenb.) Willd.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-
47 <i>C. nigra</i> (L.) Reichard	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
48 <i>C. omskiana</i> Meinsh.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
49 <i>C. pallescens</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
50 <i>C. panicea</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+
51 <i>C. pauciflora</i> Lightf.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
52 <i>C. paupercula</i> Michx.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	-
53 <i>C. rostrata</i> Stokes	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
54 <i>C. serotina</i> Merat	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
55 <i>C. vesicaria</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
56 <i>Centaurea jacea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
57 <i>C. phrygia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
58 <i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
59 <i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
60 <i>Cicuta virosa</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
61 <i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
62 <i>C. palustre</i> (L.) Scop.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
63 <i>C. vulgare</i> (Savi) Ten.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
64 <i>Coccyganthe flos-cuculi</i> (L.) Fourr.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
65 <i>Comarum palustre</i> L.	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
66 <i>Convallaria majalis</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
67 <i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-
68 <i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
69 <i>Cypripedium calceolus</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-
70 <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
71 <i>D. incarnata</i> (L.) Soó	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
72 <i>D. maculata</i> (L.) Soó	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-
73 <i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soó	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-
74 <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+
75 <i>Drosera anglica</i> Huds.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
76 <i>D. rotundifolia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
77 <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
78 <i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
79 <i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
80 <i>Elymus caninus</i> (L.) L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
81 <i>Empetrum nigrum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
82 <i>Epilobium palustre</i> L.	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	-
83 <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
84 <i>E. palustris</i> (L.) Crantz	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
85 <i>Equisetum arvense</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
86 <i>E. fluviatile</i> L.	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+

Таблица 1. Продолжение

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
87 <i>E. hyemale</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
88 <i>E. palustre</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
89 <i>E. sylvaticum</i> L.	-	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-
90 <i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
91 <i>E. gracile</i> W.D.J. Koch	-	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-
92 <i>E. latifolium</i> Hoppe	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
93 <i>E. vaginatum</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
94 <i>Festuca ovina</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
95 <i>F. rubra</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
96 <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
97 <i>Frangula alnus</i> Mill.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
98 <i>Galium album</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
99 <i>G. boreale</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
100 <i>G. palustre</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
101 <i>G. uliginosum</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+
102 <i>Geranium sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
103 <i>Geum rivale</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+
104 <i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
105 <i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
106 <i>Hammarbya paludosa</i> (L.) Kuntze	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-
107 <i>Hippuris vulgaris</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
108 <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
109 <i>Iris pseudacorus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
110 <i>Juncus bulbosus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
111 <i>J. filiformis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
112 <i>J. stygius</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
113 <i>Juniperus communis</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+
114 <i>Lathyrus palustris</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-
115 <i>L. pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
116 <i>Ledum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
117 <i>Lemna minor</i> L.	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
118 <i>L. trisulca</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
119 <i>Linnaea borealis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
120 <i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
121 <i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
122 <i>Listera ovata</i> (L.) R. Br.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
123 <i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
124 <i>L. pilosa</i> (L.) Willd.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
125 <i>Lycopus europaeus</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
126 <i>Lysimachia vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
127 <i>Lythrum salicaria</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
128 <i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+
129 <i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-

Таблица 1. Продолжение

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
130 <i>Mentha arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
131 <i>Melampyrum nemorosum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
132 <i>M. pratense</i> L.	-	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-
133 <i>M. sylvaticum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
134 <i>Melica nutans</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
135 <i>Menyanthes trifoliata</i> L.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+
136 <i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+
137 <i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-
138 <i>Myosotis cespitosa</i> Schultz	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
139 <i>M. palustris</i> (L.) L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
140 <i>Myrica gale</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
141 <i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
142 <i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Rchb.	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-
143 <i>Nuphar lutea</i> (L.) Sm.	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-
144 <i>Nymphaea candida</i> J. Presl et C. Presl	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
145 <i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
146 <i>Oxalis acetosella</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
147 <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
148 <i>O. palustris</i> Pers.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
149 <i>Padus avium</i> Mill.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
150 <i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
151 <i>Parnassia palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
152 <i>Pedicularis palustris</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
153 <i>P. sceptrum-carolinum</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
154 <i>Persicaria amphibia</i> (L.) Gray	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
155 <i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
156 <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
157 <i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
158 <i>Pinguicula vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
159 <i>Pinus sylvestris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
160 <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
161 <i>Poa palustris</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
162 <i>Poa alpigena</i> (Blytt) Lindm.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
163 <i>Populus tremula</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
164 <i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
165 <i>P. berchtoldii</i> Fieber	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
166 <i>Potentilla anserina</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
167 <i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
168 <i>Prunella vulgaris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
169 <i>Pyrola minor</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
170 <i>P. rotundifolia</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+
171 <i>Ranunculus acris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
172 <i>R. auricomus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-

Таблица 1. Продолжение

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
173 <i>Rhynchospora alba</i> (L.) Vahl	+	+	-	+	+	+	+	-	+	-	-
174 <i>R. fusca</i> (L.) W.T. Aiton	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
175 <i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
176 <i>Rosa majalis</i> Herrm.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
177 <i>Rubus arcticus</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	+
178 <i>R. chamaemorus</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
179 <i>R. saxatilis</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
180 <i>Rumex aquaticus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
181 <i>R. fontano-paludosus</i> Kalela	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
182 <i>Salix aurita</i> L.	-	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
183 <i>S. cinerea</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
184 <i>S. lapponum</i> L.	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
185 <i>S. myrsinifolia</i> Salisb.	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
186 <i>S. myrtilloides</i> L.	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-
187 <i>S. pentandra</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	-
188 <i>S. phylicifolia</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
189 <i>S. rosmarinifolia</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
190 <i>Saussurea alpina</i> (L.) DC.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
191 <i>Saxifraga hirculus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
192 <i>Scheuchzeria palustris</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
193 <i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
194 <i>Scirpus sylvaticus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
195 <i>Scutellaria galericulata</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-
196 <i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
197 <i>Sium latifolium</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
198 <i>Solanum dulcamara</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
199 <i>Solidago virgaurea</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
200 <i>Sorbus aucuparia</i> L.	-	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+
201 <i>Sparganium natans</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
202 <i>Stachys palustris</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
203 <i>Stellaria alsine</i> Grimm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
204 <i>S. graminea</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
205 <i>Stellaria palustris</i> Retz.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
206 <i>Thalictrum flavum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
207 <i>Thelypteris palustris</i> Schott	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
208 <i>Thyselium palustre</i> (L.) Raf.	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
209 <i>Tofieldia pusilla</i> (Michx.) Pers.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
210 <i>Trichophorum alpinum</i> (L.) Pers.	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
211 <i>T. cespitosum</i> (L.) Hartm.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+
212 <i>Trientalis europaea</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
213 <i>Triglochin palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
214 <i>Trollius europaeus</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-
215 <i>Typha angustifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-

Таблица 1. Продолжение

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
216 <i>T. latifolia</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
217 <i>Urtica dioica</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
218 <i>Utricularia intermedia</i> Hayne	–	+	–	+	–	+	+	+	+	+	–
219 <i>U. minor</i> L.	–	+	–	–	–	–	–	+	+	+	–
220 <i>U. vulgaris</i> L.	–	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–
221 <i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	+	–	+	+	+	–	+	+	+
222 <i>V. uliginosum</i> L.	+	+	+	–	+	+	+	+	+	–	+
223 <i>V. vitis-idaea</i> L.	–	+	+	+	+	+	–	–	+	+	+
224 <i>Veronica scutellata</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
225 <i>Viburnum opulus</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–
226 <i>Vicia cracca</i> L.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
227 <i>V. sepium</i> (L.) Moench	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
228 <i>Viola epipsila</i> Ledeb.	–	+	–	–	–	+	+	+	+	+	+
229 <i>V. palustris</i> L.	–	–	–	–	–	+	–	+	+	+	–
<i>Всего</i>	31	77	33	48	47	92	100	131	166	140	64
<b>Мхи/Mosses</b>											
1 <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2 <i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) Gaertn., B. Mey. et Scherb.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–
3 <i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	–	+	–	+	–	+	–	–	–	+	–
4 <i>C. giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–
5 <i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	–	+	–	–	–	+	–	+	+	+	–
6 <i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	–	+	–	–	–	+	+	+	+	+	–
7 <i>Cinclidium stygium</i> Sw.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	–
8 <i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	–	+	–	–	–	+	–	–	+	+	–
9 <i>Dicranum polysetum</i> Sw.	+	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–
10 <i>D. scoparium</i> Hedw.	+	–	–	–	+	–	+	–	+	–	–
11 <i>D. undulatum</i> Schrad. ex Brid.	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–	–
12 <i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+	–
13 <i>Helodium blandowii</i> (F. Weber et D. Mohr) Warnst.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	–
14 <i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
15 <i>Loeskygnum badium</i> (Hartm.) H.K.G. Paul	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
16 <i>Meesia triquetra</i> (L. ex Jolycl.) Ångstr.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
17 <i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
18 <i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
19 <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+	+	+	+	–	+	+	+	+	–	–
20 <i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	+	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–
21 <i>Polytrichum commune</i> Hedw.	+	+	–	+	+	+	–	+	+	+	+
22 <i>P. strictum</i> Menzies ex Brid.	+	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+
23 <i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
24 <i>Pseudocalliergon trifarium</i> (F. Weber et D. Mohr) Loeske	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–
25 <i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
26 <i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch et Schimp.) T.J. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	–
27 <i>Rodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–

Таблица 1. Окончание

Вид/Species	Тип болотного массива/Type of mire massif										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
28 <i>Scorpidium cossonii</i> (Schimp.) Hedenäs	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
29 <i>S. revolvens</i> (Sw.) Rubers	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
30 <i>S. scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
31 <i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
32 <i>S. aongstroemii</i> C. Hartm.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
33 <i>S. balticum</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
34 <i>S. capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
35 <i>S. centrale</i> C.E.O. Jensen	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
36 <i>S. compactum</i> Lam. et DC.	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-
37 <i>S. contortum</i> Schultz	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
38 <i>S. cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
39 <i>S. fallax</i> (H. Klinggr.) H. Klinggr.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-
40 <i>S. fimbriatum</i> Wilson	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
41 <i>S. fuscum</i> (Schimp.) H. Klinggr.	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
42 <i>S. girgensohnii</i> Russow	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43 <i>S. jensenii</i> H. Lindb.	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
44 <i>S. lindbergii</i> Schimp.	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
45 <i>S. magellanicum</i> Brid.	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+
46 <i>S. majus</i> (Russow) C.E.O. Jensen	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-
47 <i>S. obtusum</i> Warnst.	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	-
48 <i>S. papillosum</i> Lindb.	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
49 <i>S. platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Sull. ex Warnst.	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
50 <i>S. riparium</i> Ångstr.	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-
51 <i>S. russowii</i> Warnst.	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-
52 <i>S. squarrosum</i> Crome	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
53 <i>S. subfulvum</i> Sjörs	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
54 <i>S. subsecundum</i> Nees	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-
55 <i>S. teres</i> (Schimp.) Ångstr. ex Hartm.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	-
56 <i>S. warnstorffii</i> Russow	-	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
57 <i>S. wulfianum</i> Girg.	-	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
58 <i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	-	+	-	+	+	+	-	-	+	+	-
59 <i>Tetraplodon angustatus</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
60 <i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+
61 <i>Warnstorffia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-
62 <i>W. fluitans</i> (Hedw.) Loeske	-	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-
Всего мхов/Total mosses	20	32	12	24	26	36	16	25	41	29	8
Всего видов/Total species	51	109	45	72	73	128	116	156	207	169	72

\* Номенклатура сосудистых растений дана по S. K. Czerепанов (1995), номенклатура мхов – по Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al., 2006.

По отношению к обеспеченности субстрата минеральным азотом во флоре преобладают олиготрофные растения – 46% (106 видов), а во флористическом ядре их доля занимает 71% (67 видов). К группе мезотрофов относится 19% (40 видов), к евтрофам – 9% (21 вид), к индиф-

ферентным – 10% (24 вида). Во флористическом ядре мезотрофов – 8% (8 видов) и один мезоевтроф.

Подобный анализ, выполненный для флор выделенных типов болотных массивов, также пред-

**Таблица 2.** Распределение сосудистых растений флоры малых болот Карелии по отношению к экологическим факторам (на основании экологических шкал Элленберга)**Table 2.** Distribution of vascular plants of the flora of Karelian minor mires in relation to ecological factors (based on the Ellenberg's indicator values)

Экоморфа (баллы по Элленбергу) Ecomorph (Ellenberg's indicator values)	Флора в целом Total flora, %	Ядро Floristic core, %
По отношению к освещенности/Factor of light intensity		
Сциофиты/Sciophytes (1–3)	4	1
Гелиосциофиты/Heliosciophytes (4–5)	10	6
Сциогелеофиты/Scioheliophytes (6–7)	46	29
Гелиофиты/Heliophytes (8–9)	33	57
Индиферентные/Indifferents	3	0
Нет данных/No data	4	6
По отношению к увлажнению/Factor of moisture		
Мезофиты/Mesophytes (4)	3	1
Гигромезофиты/Hygromesophytes (5)	10	1
Мезогигрофиты/Mesohygrophytes (6)	7	1
Гигрофиты/Hygrophytes (7–8)	25	28
Ультрагигрофиты/Ultra-hygrophytes (9)	30	55
Гидрофиты/Hydrophytes (10)	6	4
Аэрогидатофиты/Aerohydatoxytes (11)	3	0
Гидатофиты/Hydatoxytes (12)	3	2
Индиферентные/Indifferent	9	1
Нет данных/No data	4	6
По отношению к реакции субстрата/Factor of soil acidity		
Крайние ацидофилы/Ultra-acidophytes (1)	4	9
Ацидофилы/Acidophytes (2–3)	15	22
Умеренные ацидофилы/Relative acidophytes (4–6)	29	28
Нейтрофилы/Neutrophytes (7–8)	24	16
Индиферентные/Indifferent	23	19
Нет данных/No data	4	6
По отношению к обеспеченности субстрата азотом/Factor of soil nitrogen		
Ультраолиготрофы/Ultra-oligotrophic plants (1)	6	11
Олиготрофы/Oligotrophic plants (2)	24	41
Мезоолиготрофы/Mesoligotrophic plants (3)	16	19
Олигомезотрофы/Oligomesotrophic plants (4)	12	12
Мезотрофы/Mesotrophic plants (5)	7	5
Евмезотрофы/Eumesotrophic plants (6)	10	3
Мезоевтрофы/Mesoeutrophic plants (7)	5	1
Евтрофы/Eutrophic plants (8–9)	4	0
Индиферентные/Indifferent	10	1
Нет данных/No data	5	6

ставленный в данной статье, позволяет охарактеризовать специфику экологических условий местообитаний разных типов болот.

**Мхи.** На исследованных болотах выявлено 62 вида мхов из 29 родов и 17 семейств (табл. 1). Это

составляет 47% от бриофлоры болот Карелии, включающей 133 вида (Kuznetsov, Maksimov, 2005). Ведущим семейством является Sphagnaceae (27 видов, 44%), участие других значительно ниже: Calliergonaceae (6), Mniaceae (4), Dicranaceae, Scorpidiaceae,

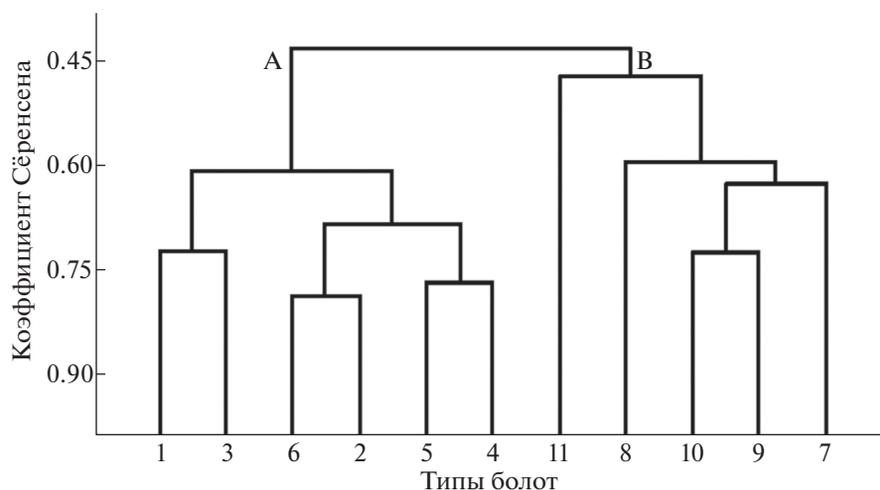


Рис. 2. Дендрограмма сходства флор типов болот (коэффициент Сёренсена).

Fig. 2. Similarity dendrogram of the floras of the mire types (X-axis — mire types; Y-axis — Sørensen index).

Amblystegiaceae (по 3), двумя видами представлено пять семейств, в шести — по одному виду. Флороценотический комплекс мхов исследованных болот включает 50 видов (81%), индифферентных видов — 9 (14%), случайных — 3 (5%). Преобладают бореальные виды — 47 (76%), арктобореально-монтажные и гипоарктические элементы включают по 7 видов (по 11%). В долготном отношении выделены циркумполярная — 42 вида (68%) и биполярная — 20 видов (32%) группы.

**Экологический анализ.** В спектре экологических групп по отношению к фактору увлажнения в составе выявленных мхов лидируют гигрофиты (24 вида) и гигрогидрофиты (18), вместе с гидрофитами (7), они составляют 79%, мезофитов — 10 видов (16%), гигромезофитов — 5%. Большинство видов мхов на исследованных болотах являются типичными для омбротрофных и мезоолиготрофных местообитаний (Kuznetsov et al., 2018), которые преобладают на модельных территориях. К малочисленным местообитаниям с богатым напорным и безнапорным питанием приурочен ряд евтрофных видов: *Sphagnum warnstorffii*, *S. subfulvum*, *Campyllum stellatum*, *Palludella squarrosa*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Scorpidium cossonii* и др.

**Характеристика флоры типов болот.** Исследованные болота по ботанико-географической классификации (Kuznetsov, 2018, 2021) отнесены к 11 типам (табл. 3). В составе флор отдельных болотных массивов насчитывается от 21 до 146 видов, число сосудистых растений варьирует от 15 до 121, мхов в пределах 4–25 видов. Такие большие различия видового разнообразия обусловлены в первую очередь типом и трофностью болот, а также разнообразием местообитаний (биотопов) и структурой растительного покрова на них.

Сравнительный анализ состава флоры типов болотных массивов выполнен с использованием коэффициента Сёренсена (рис. 2).

Наиболее бедна флора верховых кустарничково-морозково-сфагновых грядово-мочажинных (тип 1) и сосново-кустарничково-сфагновых (тип 3) болот, включающая 51 и 45 видов соответственно, а средние показатели состава флоры отдельных массивов составляют 28 и 25 видов (табл. 3). Их площади составляют от 6 до 37 га (различаются в 6 раз), а состав флоры включает от 21 до 33 видов (в 1.5 раза). В целом флора болот, входящих в этот кластер, содержит 39 видов сосудистых растений и 22 вида мхов. Она включает практически все виды растений омбротрофных и олиготрофных болотных биотопов всей Карелии (*Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Eriophorum vaginatum*, *Sphagnum fuscum* и др.), единичные минеротрофные виды (*Alnus incana*, *Carex lasiocarpa*, *C. nigra*) встречаются на окрайках. На дендрограмме эти болота образуют субкластер на уровне сходства около 0.70 (рис. 2). Это малые болота с гомогенным или комплексным строением растительного покрова. В имеющихся на ряде из них комплексах кочки и гряды низкие, вторичных озерков нет. Самые маленькие массивы этих типов являются монофациальными, т. е. целиком заняты одним типом болотного участка. Они широко распространены в среднетаежной Карелии, а в водно-ледниковых ландшафтах являются доминирующими.

Верховые кустарничково-сфагновые болота западнорусского типа (тип 2) характеризуются более сложной структурой растительного покрова. На ряде исследованных массивов есть остаточные озера и зарастающие ручьи, по берегам которых развиты мезотрофные биотопы, а также

Таблица 3. Типы исследованных болот  
Table 3. Types of the studied mires

Класс Class	Группа Group	Подгруппа Subgroup	Тип Type	Число болот Number of mires	Площадь, га ср. (мин-макс) Square, ha, me- an (min-max)	Флора сосудис- тых общ. (ср.) Flora of vasc- ular plants, total (mean)	Флора мхов общ. (ср.) Flora of mosses, total (mean)	Общая флора Total flora
Сфагновые болота Boreal Sphagnum bogs	Северозападноевропейские сфагновые верховые North-West European Sphagnum raised bogs	Сфагновые со <i>Sphagnum fuscum</i> и вереском грядово-мочажинные Sphagnum ridge-hollow raised bogs with <i>Calluna vulgaris</i> and <i>Sphagnum fuscum</i>	1. Кустарничково-морошкovo-сфагновые среднерельские Middle-Karelian dwarf shrub-cloudberry-Sphagnum ridge-hollow raised bogs	10	11 (6–29)	31 (19)	20 (9)	51 (28)
		Сфагновые со <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. magellanicum</i> гомогенные Homogenous Sphagnum bogs with <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. magellanicum</i>	2. Кустарничково-сфагновые Западнорусские West-Russian dwarf shrub-Sphagnum raised bogs	6	12 (3–31)	77 (38)	32 (13)	109 (51)
		Травяно-моховые топяные Grass Sphagnum poor fens	3. Сосново-пушицево-кустарничково-сфагновые North-West European pine-cottongrass-Sphagnum bogs	4	14 (6–37)	33 (18)	12 (7)	45 (25)
		Северноевропейские сфагновые переходные North European Sphagnum poor fens	4. Мелкоосоково-кустарничково-сфагновые Low sedge-dwarf shrub-Sphagnum poor fens	4	27 (4–90)	48 (29)	24 (13)	72 (42)
		Травяно-сфагновые мезотрофные гомогенные Homogenous grass-Sphagnum poor fens	5. Мелкоосоково-кустарничково-сфагново-печеночниковые Low sedge-dwarf shrub-Sphagnum-liverwort poor fens	12	14 (3–44)	47 (21)	26 (12)	73 (33)
		Сфагновые со <i>Sphagnum angustifolium</i> , <i>S. fuscum</i> , <i>S. magellanicum</i> гомогенные Homogenous grass-Sphagnum poor fens	6. Крупноосоково-сфагновые Tall sedge-Sphagnum mesotrophic fens	8	18 (4–52)	92 (37)	36 (14)	128 (51)

Таблица 3. Окончание

Класс Class	Группа Group	Подгруппа Subgroup	Тип Type	Число болот Number of mires	Площадь, га ср. (мин-макс) Square, ha, me- an (min-max)	Флора сосудис- тых общ. (ср.) Flora of vasc- ular plants, total (mean)	Флора мхов общ. (ср.) Flora of mosses, total (mean)	Общая флора Total flora
Травяно-сфагново- гипновые болота Grass-Sphagnum- brown moss fens (аара мires)	Североевропей- ские аара North European aara mires	Северозападноевро- пейские аара North-West European aara mires (Fennos- scandian aara mires)	7. Карельские аара Karelian aara mires	1	10	100	16	116
Травянные и травяно- гипновые болота Herb and herb-brown moss rich fens	Восточноевропей- ские East European	Бореальные Boreal rich fens	8. Травяные и кустарниково- травяные пойменные и при- озерные Herb and shrub-herb floodplain and lacustrine shore rich fens	7	11 (1–23)	131 (53)	25 (7)	156 (59)
			9. Осоково-гипновые с без- напорным питанием Sedge-brown moss rich fens without spring water recharge	5	23 (7–45)	166 (80)	41 (17)	207 (97)
			10. Травяно-моховые с клю- чевым питанием Herb-moss fens with spring water	4	15 (3–41)	140 (79)	29 (15)	169 (94)
Лесные болота Forest mires	Восточноевропей- ские и западноси- бирские East European and West Siberian	Бореальные Boreal	11. Древесно-травяно-мохо- вые Woody-herb-moss mires	2	3 (1–4)	64 (46)	8 (6)	72 (51)

выражены мезотрофные окрайки (лагги), что обусловило значительное отличие состава их флоры от двух других типов верховых болот. На этих болотах выявлено 109 видов (77 – сосудистые, 32 – мхи), среди них половину составляют виды минеротрофных местообитаний, в том числе ряд прибрежно-водных и водных (*Cicuta virosa*, *Hippuris vulgaris*, *Sparganium natans*, *Sphagnum fibriatum*). Площади исследованных болот этого типа от 3 до 31 га, они слабо выпуклые, развиты в водно-ледниковых и сельговых ландшафтах, в Карелии находятся на северной границе ареала. По составу флоры они очень близки с крупноосоково-сфагновыми переходными болотами (тип 6), что отражает кластерная дендрограмма (рис. 2).

Травяно-сфагновые верховые болота представлены в районе исследований двумя типами (4 и 5), которые очень близки как по богатству (72 и 73 вида), так и по составу флоры. На кластерной дендрограмме они объединились в пару с уровнем сходства около 0.80. Эти болота несколько различаются по структуре растительного покрова. В центральных частях на мелкоосоково-кустарничково-сфагнуво-печеночниковых массивах (5 тип) выражен кочковато-топяной или коврово-топяной микрорельеф, в топяных участках наблюдается частичная деградация сфагнового покрова и замещение его печеночными мхами (*Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*) и водорослями. Это обусловлено застойным режимом этих болот, которые часто являются бессточными, они расположены в водно-ледниковых ландшафтах (на МТ I и II, рис. 1) в понижениях между озами и камами, площади исследованных массивов варьируют от 3 до 90 га. Флора этих болот содержит 59 видов сосудистых растений и 30 видов мхов. В составе флоры преобладают виды омбротрофных и олиготрофных местообитаний. Более высокое разнообразие по сравнению с предыдущим кластером объясняется более широким спектром условий водно-минерального питания. Центральные части таких болот являются топяными, как с гомогенным, так и комплексным растительным покровом. Травяной ярус сообществ в центре болот сложен низкими видами осоковых (*Carex limosa*, *C. pauciflora*, *C. paupercula*, *Eriophorum vaginatum*, *Rhynchospora alba*) и *Scheuchzeria palustris*, а моховой ярус образован как сфагновыми мхами (*Sphagnum balticum*, *S. majus*, *S. papillosum*), так и печеночными мхами (*Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*). Имеющиеся на них мезоолиготрофные окрайки включают ряд мезотрофных видов (*Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum riparium*, *S. squarrosum*). Ранее эти болота были включены в группу переходных типов болот (Kuznetsov, 2018, 2021), как переходные они рассматриваются и другими авторами (Yurkovskaya, 1971). Однако состав растительного покрова в центральных частях массивов

и стратиграфия торфяных залежей, в которых верховые сфагновые торфа имеют мощность несколько метров, свидетельствуют, что эти болота давно находятся в верховой фазе развития и должны включаться в группу северозападноевропейских сфагновых верховых болот (табл. 3).

В целом на верховых болотах пяти типов представлено большинство видов растений омбротрофных биотопов болот Карелии (Kuznetsov, 2006), являющихся, в основном, гелиофитами и крайними ацидофилами.

Крупноосоково-сфагновые мезотрофные болота (тип 6) площадью от 4 до 52 га имеют в центральных частях гомогенный растительный покров с доминированием в травяном ярусе видов минеротрофных местообитаний с широкой экологической амплитудой, фитоценотический оптимум которых находится в мезотрофных биотопах, это *Carex lasiocarpa* или *C. rostrata*, часто обильно *Menyanthes trifoliata*, в моховом ярусе доминируют *Sphagnum fallax*, *S. angustifolium*. Некоторые из исследованных болот имеют облесенные окрайки разной трофности. В целом флора болот этого типа довольно разнообразна и включает 128 видов (92 – сосудистые, 36 – мхи), однако в ее составе почти нет видов, присущих типично евтрофным биотопам. На них достаточно полно представлена флора мезотрофных биотопов болот Карелии. По составу флоры эти болота близки с верховыми болотами западнорусского типа (тип 2), на кластерной дендрограмме они образуют субкластер (пару) на уровне сходства около 0.8 (рис. 2).

Граница широкого распространения аапа болот находится севернее района исследований (Kuznetsov, 2003), где было изучено только одно аапа болото (тип 7) площадью всего 10 га. Оно расположено на территории, сложенной карбонатными породами, является евтрофным и имеет типичный грядово-мочажинный микрорельеф. Флора болота насчитывает 116 видов (100 сосудистых растений и 16 мхов), в ее составе большое число видов, характерных для евтрофных биотопов. В обширных травяных мочажинах имеются дернины гипновых мхов (*Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Campylium stellatum*, *Loeskygnum badium*) и встречаются типичные для аапа болот сосудистые растения (*Carex livida*, *C. bergrothii*, *C. heleonastes*, *Juncus stygius*), находящиеся здесь у южных границ сплошных ареалов, а также *Rhynchospora fusca*, охраняемая в России и Карелии. Только на этом болоте встречены *Ligularia sibirica* (у западной границы ареала), *Elymus caninus* и ряд видов лесных болот на его окрайках. В целом флора этого аапа болота довольно специфична и на кластерной дендрограмме оно подсоединяется к паре травяно-гипновых евтрофных болот на уровне сходства 0.60 (типы 9 и 10).

Травяные и кустарниково-травяные пойменные и приозерные болота (тип 8) встречаются в разных типах ландшафта по берегам озер и вдоль водотоков. Исследованные массивы имеют маленькие площади (от 1 до 23 га). На данных болотах специфический гидрологический режим, на них представлены как заливаемые, так и незаливаемые участки разной трофности, поэтому их флора очень разнообразна (131 вид сосудистых и 25 видов мхов). В ее составе широко представлены прибрежно-водные и водные виды, а также элементы лесной группы, приуроченные к облепленным окрайкам, при этом отсутствует ряд видов верховых болот (табл. 1). В целом флора этих болот довольно специфична, только на них встречено 25 видов (*Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *C. omskiana*, *C. vesicaria*, *Iris pseudacorus*, *Juncus bulbosus*, *Lythrum salicaria*, *Mentha arvensis*, *Oenanthae aquatica*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sphagnum subfulvum* и др.). На кластерной дендрограмме этот тип не образует пары ни с одним из других типов и подсоединяется на уровне сходства 0.6 к субкластеру, включающему 7, 9 и 10 типы болот (рис. 2).

Травяно-моховые евтрофные болота представлены на исследованной территории двумя типами, различающимися условиями водно-минерального питания: с безнапорным грунтовым питанием (тип 9) и с ключевым напорным (тип 10). Болота этих типов встречаются в денудационно-тектонических грядовых ландшафтах и на моренных равнинах. Их площади варьируют от 3 до 45 га. Богатство минерального питания, разнообразие биотопов на этих болотах, включая облепленные окрайки, обусловили высокое разнообразие и значительную специфику их флоры. Флора отдельных массивов включает от 86 до 147 видов, а общий состав флоры этих типов включает 239 видов, из них сосудистые растения – 192 (84% от флоры всех исследованных болот), мхи – 47 видов (75% бриофлоры). Это составляет около 90% флоры мезоевтрофных и евтрофных биотопов болот всей Карелии (Kuznetsov, 2006), что свидетельствует об их высокой репрезентативности и ценности для сохранения болотной флоры региона. На этих болотах широко представлены виды ключевых евтрофных местообитаний (*Rumex fontano-paludosus*, *Epipactis palustris*, *Saxifraga hirculus*, *Meesia triquetra*, *Paludella squarrosa*). На пяти осоково-гипновых болотах с безнапорным питанием (9 тип) выявлено 207 видов (166 – сосудистые, 41 – мхи), при этом 19 видов встречаются только на таких болотах, среди них ряд луговых видов (*Anthoxanthum odoratum*, *Centaurea jacea*, *Coccyganthe flos-cuculi*, *Lathyrus pratensis*), так как некоторые из этих болот ранее использовались как сенокосы. На подобных болотах, удаленных от населенных пунктов, луговые виды не выявлены. На одном из болот произрастает *Myrica gale*. На травяно-моховых болотах с выходами родни-

ков (10 тип) сообщества, сформировавшиеся во круг ключей, занимают небольшие площади, но именно к ним приурочены специфические виды таких местообитаний (*Saxifraga hirculus*, *Stellaria alsine* Grimm, *Epipactis palustris*, *Campylium stellatum*, *Paludella squarrosa*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Scorpidium cossonii*). Во флоре четырех болот этого типа выявлено 169 видов (140 – сосудистые, 29 – мхи). В моховом покрове этих болот важную роль играют *Sphagnum warnstorffii*, *S. teres*, *S. centrale*, *Tomentypnum nitens*, *Pseudobryum cinclidioides*. На кластерной дендрограмме 9 и 10 типы болот объединились в субкластер на уровне сходства 0.70 (рис. 2).

Древесно-травяно-моховые болота (11 тип) не были основным объектом, исследовано всего 3 маленьких массива площадью 1–4 га. На них развиты смешанные древостои, сложенные сосной, елью, березой высотой до 10 м, с сомкнутостью 0.4–0.5. В составе их флоры выявлено всего 72 вида (64 – сосудистые, 8 – мхи), представлен ряд лесных видов. Об экологической специфике их флоры свидетельствует повышенная доля мезофитов (20%), ультрагигрофиты составляют лишь 19% (в остальных типах их доля от 32 до 52%), гидатофиты отсутствуют. В связи с низким разнообразием и значительной спецификой флоры исследованных лесных болот, они на кластерной дендрограмме (рис. 2) подсоединились к субкластеру всех евтрофных болот на уровне сходства около 0.50. Флора и растительность лесных болот Карелии значительно разнообразнее исследованных нами массивов, они подробно охарактеризованы в ряде работ (Kutenkov, Kuznetsov, 2013; Kutenkov, 2012).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные результаты являются в значительной степени оригинальными, так как практически нет публикаций, содержащих сведения по составу флоры отдельных болотных массивов, а также их типов. Имеется работа, включающая сведения по флоре более 30 маленьких (от 1–2 до 50 га), в основном евтрофных травяно-гипновых болот в окрестностях д. Колатсельга в южной Карелии, которые исследовал Й. Лоунамаа в 1942 году (Lounamaa, 1961). При этом флора многих из них выявлена далеко неполно, так как при наших исследованиях некоторых из этих сохранившихся болот через 60–70 лет обнаружено значительное число видов, не указанных Лоунамаа (Kuznetsov, Grabovik, 2010; Lindholm et al., 2019). Дополненные авторами данные по ряду этих болот использованы в этой статье. На крупной болотной системе Юпяжуо в северной Карелии (около 30 тыс. га), включающей массивы

верхового и аапа типов, выявлено 127 видов (76 — сосудистые растения, 52 — мхи), в том числе в верховых биотопах 43 вида, в минеротрофных — 110 (Mironov et al., 2017).

В заповеднике “Кивач” (среднетаежная подзона Карелии) имеется 58 болот общей площадью 720 га, 57 из них малые (Kuznetsov, Kutenkov, 2012). По нашим исследованиям, а также результатам анализа флоры заповедника (Kucherov et al., 2010) на открытых и лесных болотах заповедника встречается 220 видов сосудистых растений, что составляет 73% флоры болот всей Карелии. (Площадь заповедника — 10930 га, болота составляют 6.6% территории, флора заповедника — около 790 видов, т.е. флора болот составляет 28%). Это свидетельствует о сходстве разнообразия флоры исследованных нами малых болот (229 видов) и болот заповедника “Кивач” (220 видов), включающего подобные типы болот региона.

В работах по анализу флоры болот в разных регионах рассматриваются или вся объединенная парциальная флора (Eurola et al., 1984; Botch, Smagin, 1993; Volkova, 2018) или парциальные флоры нескольких типов болотных биотопов (Kuznetsov, 2006; Ivchenko, 2019). Флора болот Карелии была проанализирована для 6 типов биотопов, выделенных по трофности, растительному покрову и характеру водного режима, каждая из парциальных флор имеет свою значительную специфику: в омбротрофных биотопах встречается 65 видов, а в облесенных минеротрофных — 246 (Kuznetsov, 2006). Типы биотопов не привязаны к конкретным типам болотных массивов, некоторые из них встречаются на болотах разных типов. Отсюда разнообразие флоры болота в первую очередь обуславливается набором имеющихся на нем типов биотопов.

Экологический анализ растительного покрова болот с использованием экологических шкал выполнен рядом авторов: для объединенной флоры верховых болот Беларуси (Zeliankevich et al., 2016) и для ряда синтаксонов болотной растительности (Zeliankevich et al., 2016; Volkova, 2018; Ivchenko, 2019). Для отдельных типов болот таких исследований нет.

Полученные результаты свидетельствуют, что выделенные типы болотных массивов четко различаются по составу флоры, при этом видовое богатство отдельных болот в пределах одного типа не зависит напрямую от их площади, а обусловлено в первую очередь набором биотопов на них.

Кластерный анализ по составу флоры показал четкое разделение исследованных типов болот на два кластера на уровне сходства около 0.40, в кластер А вошли все болота сфагнового класса, а в кластер В — минеротрофные травяно-моховые болота из трех классов (рис. 2). Это подтверждает

специфику флоры этих групп типов болотных массивов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На исследованных 63 малых болотах, общей площадью 915 га, относящихся к II типам, довольно полно представлена болотная флора среднетаежной подзоны Карелии — 74%, в том числе ряд редких и охраняемых видов. При этом флора открытых омбротрофных и минеротрофных биотопов представлена на 90 и более процентов, флора биотопов лесных болот выявлена неполно. Это свидетельствует о важной роли естественных малых болот в сохранении разнообразия флоры региона в условиях активной антропогенной трансформации болот.

По результатам экологического анализа флорноценотическое ядро флоры исследованных малых болот составляют в основном светолюбивые (58%), гигрофильные (84%), ацидофильные (58%) и олиготрофные (72%) виды сосудистых растений.

Выявленные типы малых болот довольно полно представляют разнообразие типов болот среднетаежной Карелии. Они отражают специфику ландшафтной структуры региона, влияющей на процессы болотообразования и динамики болот в голоцене.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам лаборатории болотных экосистем, принимавшим участие в исследовании ряда болотных массивов (В.Л. Миронов), а также за помощь в определении некоторых сборов мхов (А.И. Максимов, М.А. Бойчук).

Работа выполнена в рамках гос. задания Института биологии КарНЦ РАН № 122031700449-3.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bogdanovskaya-Guiénéuf] Богдановская-Гиенэф И.Д. 1946. О происхождении флоры бореальных болот Евразии. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.-Л. С. 425–468.
- [Boch, Smagin] Боч М.С., Смагин В.А. 1993. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб. 225 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Scripta geobot. 9: 1–97.
- Ellenberg H., Leuschner C. 2010. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart: Ulmer. 1334 p.
- [Elina et al.] Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. 1984. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л. 128 с.

- [Eurola et al.] Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types. — In: European mires. London. P. 11–117.
- [Grishutkin] Гришуткин О.Г. 2015. Болота Мордовии: ландшафтно-экологический анализ, флора, последствия антропогенного воздействия. Саранск, Пущта. 154 с.
- Hammer R., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. — *Palaeontol. Electron.* 4(1): 1–9.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ivchenko] Ивченко Т.Г. 2011. Степень изученности и задачи охраны разнообразия болотных экосистем Челябинской области. — *Вестник Челябинского государственного университета. Сер. Экология и природопользование.* 5: 90–94.
- [Ivchenko] Ивченко Т.Г. 2019. Растительность болот Южно-Уральского региона (в пределах Челябинской области): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 53 с.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Карелия. 2020. Белгород. 448 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Kutenkov, Kuznetsov] Кутенков С.А., Кузнецов О.Л. 2013. Разнообразие и динамика заболоченных и болотных лесов Европейского Севера России. — В кн.: *Разнообразие и динамика лесных экосистем России.* Кн. 2. М. С. 152–204.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 1980. О развитии аапа болот северной Карелии. — В кн.: *Болота Европейского Севера СССР.* Петрозаводск. С. 92–113.
- Kuznetsov O.L. 2003. Mire vegetation. — In: *Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species.* Petrozavodsk. P. 50–57.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2006. Флора и растительность болот Карелии. — В кн.: *Болотные экосистемы севера Европы: разнообразие, динамика, углеродный баланс, ресурсы и охрана.* Петрозаводск. С. 145–159.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2017. Разнообразие типов болот таежной зоны европейского севера России. — В кн.: *Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее.* Мат-лы V Междунар. полевого симпозиума. Новосибирск. С. 26–28.
- [Kuznetsov, Maksimov] Кузнецов О.Л., Максимов А.И. 2005. Парциальные бриофлоры болот Карелии. — *Тр. КарНЦ РАН.* 8: 138–145.
- [Kuznetsov, Grabovik] Кузнецов О.Л., Грабовик С.И. 2010. Мониторинг флоры и растительности болотных экосистем. — В кн.: *Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России.* Петрозаводск. С. 19–31.
- [Kuznetsov, Kutenkov] Кузнецов О.Л., Кутенков С.А. 2012. Болота заповедника “Кивач”, их разнообразие, генезис и динамика. — В кн.: *Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника: Мат-лы науч.-практ. конф., посвященной 80-летию ФГБУ “Государственный природный заповедник “Кивач”.* Петрозаводск. С. 58–64.
- Kuznetsov O., Tokarev P., Kutenkov S., Antipin V., Lindholm T. 2014. Mires of the Zaonezhye Peninsula. — In: *Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia.* Helsinki. P. 131–146.
- Kuznetsov O.L., Maksimov A.I., Boychuk M.A., Kutenkov S.A. 2018. Bryoflora of Mire Biotopes in North European Russia, Its Diversity and Ecological Characteristics. — In: *Mosses: Ecology, Life Cycle and Significance.* P. 59–87.
- Lindholm T., Heikkilä R., Kuznetsov O. 2019. Finnish botanists in the mires of Olonets region in Russian Karelia during the Second World War. — *Mires Peat.* 24(12): 1–18.  
<https://doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.389>
- Lounamaa J. 1961. Untersuchungen über die eutrophen Moore des Tulemajarvi-Gebietes in südwestlichen Ostkarelien, KASSR. — *Ann. Bot. Soc. “Vanamo”.* 32(3): 1–63.
- Lukashov A.D. 2003. Geomorphological characteristics. — In: *Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species.* Petrozavodsk. 12–17 p.
- [Mironov et al.] Миронов В.Л., Кузнецов О.Л., Максимов А.И., Антипин В.К., Хейккиля Р., Линдхольм Т., Кутенков С.А. 2017. О флоре гидрологического (болотного) заказника “Юпяжсуо”, Карелия. — *Труды КарНЦ РАН.* 1: 18–31.  
<https://doi.org/10.17076/bg348>
- [Razvedka...] Разведка торфяных месторождений. 1953. М. 705 с.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2018. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: Автореф. дис... докт. биол. наук. СПб. 46 с.
- [Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с.
- [Yurtsev, Kamelin] Юрцев Б.А., Камелин Р.В. 1987. Программы флористических исследований разной степени детальности. — В кн.: *Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике.* Л. С. 219–241.
- [Zatsarinna] Зацаринная Д.В. 2015. Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области): Дис. ... канд. биол. наук. М. 173 с.
- [Zeliankevich et al.] Зеленкевич Н.А., Груммо Д.Г., Созинов О.В., Галанина О.В. 2016. Флора и растительность верховых болот Беларуси. Минск. 244 с.

## FLORA OF MINOR MIRES IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF THE REPUBLIC OF KARELIA AND THEIR ROLE IN BIODIVERSITY CONSERVATION

P. A. Ignashov<sup>a,#</sup> and O. L. Kuznetsov<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences  
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

<sup>#</sup> e-mail: paul.ignashov@gmail.com

<sup>##</sup> e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

The surveyed 63 minor mires (1–100 ha) located in four major landscape types in the middle taiga subzone of Karelia were assigned to 11 types of mire massifs of the botanical-geographical classification. Their flora comprises 229 species of vascular plants and 62 moss species. Prevailing in the flora are boreal Eurasian and circumpolar species. Six species listed in the Red Data Book of the Republic of Karelia (2020) were recorded, four of them being nationally red-listed (2008), too. The spectra of the total vascular plant flora and its core were mapped with respect to Ellenberg's indicator values of 4 ecological factors: light, moisture, soil acidity, soil nitrogen. In relation to light conditions, sciopheliophytes and heliophytes prevail in the flora. In relation to moisture factor, over a half of the flora is represented by ultra-hygrophites and hygrophites (55%), with a significant contribution of hydro- and hydrotrophites (12%). In terms of substrate acidity, moderately acidophilic species account for 29%, acidophilic and extremely acidophilic species – 19%, the species preferring neutral reaction – 24%, and 23% of species are acidity-indifferent. In relation to soil nitrogen factor, oligotrophic species make a prevailing group in the flora (46%), 18% are mesotrophic, 9% are eutrophic, and 10% are indifferent to the factor.

Cluster analysis of the flora composition similarity between different mire types has shown a clear differentiation between the floras of ombrotrophic and mesotrophic sphagnum mires (6 types) and those of mesoeutrophic and eutrophic groundwater-fed herbaceous and herb-moss mires (5 types). The surveyed mires cover total of 915 ha and contain 74% of the mire flora of middle-taiga Karelia. Furthermore, the species associated with ombrotrophic, mesotrophic, and eutrophic open habitats prevailing in mires of this region are represented almost entirely. The account of the flora of forest mires is incomplete, as they have been studied very poorly. Overall, minor mires located in different landscapes of middle-taiga Karelia quite comprehensively represent the diversity of the regional flora and mire types, and are important for the conservation of mire ecosystem biodiversity.

*Keywords:* vascular plants, mosses, ecological values, mire types, biodiversity conservation

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to the staff members of the Laboratory of Mire Ecosystems participated in the survey of some mires (V.L. Mironov) and helped with identification of some moss collections (A.I. Maksimov, M.A. Boichuk).

The work was carried out within the framework of the state task of the Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences on № 122031700449-3.

### REFERENCES

- Bogdanovskaya-Guieuñuf I.D. 1946. O proiskhozhdenii flory boreal'nykh bolot Evrazii [On the origin of the flora of boreal mires of Eurasia]. – In: Materialy po istorii flory i rastitel'nosti SSSR. Moscow; Leningrad. P. 425–468 (In Russ.).
- Boch M.S., Smagin V.A. 1993. Flora i rastitel'nost' bolot Severo-Zapada Rossii i printsipy ikh okhrany [Flora and vegetation of the mires of the North-West of Russia and the principles of their protection]. St. Petersburg. 225 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i soprodelnykh gosudarstv (Vascular plants of Russia and adjacent states). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Ellenberg H. 1974. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. – Scripta geobot. 9: 1–97.
- Ellenberg H., Leuschner C. 2010. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart. 1334 p.
- Elina G.A., Kuznetsov O.L., Maksimov A.I. 1984. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii [Structural and functional organization and dynamics of mires ecosystems of Karelia]. Leningrad. 128 p. (In Russ.).
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E. 1984. Key to Finnish mire types. – In: European mires. London. P. 11–117.
- Grishutkin O.G. 2015. Bolota Mordovii: landshaftno-ekologicheskii analiz, flora, posledstviya antropogennogo vozdeistviya [Mires of Mordovia: landscape-ecological analysis, flora, consequences of anthropogenic impact]. Saransk, Pushta. 154 p. (In Russ.).
- Hammer R., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – Palaentol. Electron. 4(1): 1–9.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. –

- Arctoa. 15: 1–130.  
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.02>
- Ivchenko T.G. 2011. Stepen' izuchennosti i zadachi okhrany raznoobraziya bolotnykh ekosistem Chelyabinskoy oblasti [Level of knowledge and protection of the diversity of the mire ecosystems of the Chelyabinsk region]. – Vestnik Chelyabinskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Ekologiya i Prirodopolzovanie. 5: 90–94 (In Russ.).
- Ivchenko T.G. 2019. Rastitel'nost' bolot Yuzhno-Ural'skogo regiona (v predelakh Chelyabinskoi oblasti) [Vegetation of mires of the South Urals (within the Chelyabinsk region)]: Abstr. ... Diss. Doct. Biol. Sci. St. Petersburg. 53 p. (In Russ.).
- Kravchenko A.V. 2007. A compendium of Karelian flora (vascular plants). Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [Red data Book of the Republic of Karelia]. 2020. Belgorod. 448 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red data book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Kutenkov S.A., Kuznetsov O.L. 2013. Raznoobrazie i dinamika zabolochennykh i bolotnykh lesov Evropeiskogo Severa Rossii [Diversity and dynamics of swamp forests of the European North of Russia]. – In: Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii. Book 2. Moscow. P. 152–204 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 1980. O razvitiia aapa bolot severnoy Karelii [On the development of the aapa mires of Northern Karelia]. – In: Mires of the European North of the USSR. Petrozavodsk. P. 92–113 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2003. Mire vegetation. – In: Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk. P. 50–57.
- Kuznetsov O.L. 2006. Flora and vegetation of mires in Karelia. – In: Mire Ecosystems in Northern Europe: Diversity, Dynamics, Carbon Balance, Resources and Conservation: Proceedings of International Symposium. Petrozavodsk. P. 145–159 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2017. Raznoobrazie tipov bolot taezhnoy zony evropeyskogo severa Rossii [Variety of types of mires in the taiga zone of the European North of Russia]. – In: West Siberian peatlands and the carbon cycle: past and present. Mater. Fifth international Symposium of field. Novosibirsk. P. 26–28 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L., Maksimov A.I. 2005. Partial'nye brioflory bolot Karelii [Partial bryoflores of Karelian Mires]. – Trans. of KarRC of RAS. 8: 138–145 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L., Grabovik S.I. 2010 Monitoring flory i rastitel'nosti bolotnykh ekosistem [Monitoring of flora and vegetation of mire ecosystems]. – In: Monitoring i sokhranenie bioraznoobraziya taezhnykh ekosistem Evropeiskogo Severa Rossii. Petrozavodsk. P. 19–31 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L., Kutenkov S.A. 2012. Bolota zapovednika "Kivach", ikh raznoobrazie, genezis i dinamika [Mires of the Kivach Nature Reserve, their diversity, genesis and dynamics]. – In: Prirodnyye protsessy i yavleniya v unikal'nykh usloviyakh srednetayezhnogo zapovednika: Mater. nauchno-prakt. konf., posvyashchyonnoy 80-letiyu FGBU "Gosudarstvennyy prirodnyy zapovednik "Kivach". Petrozavodsk. P. 58–64 (In Russ.).
- Kuznetsov O., Tokarev P., Kutenkov S., Antipin V. and Lindholm T. 2014. Mires of the Zaonezhye Peninsula. – In: Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Lake Onega, Russian Karelia. Helsinki. P. 131–146.
- Kuznetsov O.L., Maksimov A.I., Boychuk M.A., Kutenkov S.A. 2018. Bryoflora of Mire Biotopes in North European Russia, Its Diversity and Ecological Characteristics. – In: Mosses: Ecology, Life Cycle and Significance. P. 59–87.
- Lindholm T., Heikkilä R., Kuznetsov O. 2019. Finnish botanists in the mires of Olonets region in Russian Karelia during the Second World War. – Mires Peat. 24(12): 1–18. <https://doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.390>
- Lounamaa J. 1961. Untersuchungen über die eutrophen Moore des Tulemajarvi-Gebietes in südwestlichen Ostkarelien, KASSR. – Ann. Bot. Soc. "Vanamo". 32(3): 1–63.
- Lukashov A.D. 2003. Geomorphological characteristics. – In: Biotic diversity of Karelia: conditions of formation, communities and species. Petrozavodsk. P. 12–17.
- Mironov V.L., Kuznetsov O.L., Maksimov A.I., Antipin V.K., Heikkilä R., Lindholm T., Kutenkov S.A. 2017. On the Flora of the Ypäyssoo Hydrological (Mire) Nature Reserve, Karelia (Russia). – Trans. of KarRC of RAS. 1: 18–31 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17076/bg348>
- Razvedka torfjanykh mestorozhdeniy [Exploration of peat deposits]. 1953. Moscow. 705 p. (In Russ.).
- Volkova E.M. 2018. Bolota Srednerusskoi vozvyshehnosti: genesis, strukturno-funktsional'nye osobennosti i prirodoohrannoe znachenie [Mires of Middle-Russian Upland: genesis, structural and functional features, environmental significance]: Abstr. ... Diss. Doct. Biol. Sci. St. Petersburg. 46 p. (In Russ.).
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropeyskoy Rossii i sopredelnykh territoriy [Geography and cartography of vegetation in mires of European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg. 256 p. (In Russ.).
- Yurtsev B.A., Kamelin R.V. 1987. Programs of floristic researches of different degree of detail. – In: Theoretical and methodical problems in comparative floristics. Materials of the II workshop on comparative floristics. Leningrad. P. 219–241 (In Russ.).
- Zatsarinnyaya D.V. 2015. Ekologicheskie osobennosti i rastitel'nost' karstovykh bolot zony shirokolistvennykh lesov (na primere Tul'skoi oblasti): [Ecological features and vegetation of karst mires of deciduous forest zone (on the example of Tula region)] Diss. ... Kand. Biol. Sci. Moscow. 173 p. (In Russ.).
- Zeliankevich N.A., Grummo D.G., Sozinov O.V., Galanina O.V. 2016. Flora and Vegetation of the Raised Bogs of Belarus. Minsk. 244 p. (In Russ.).

## СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГИНЕЦЕЯ *LEDEBOURIA SOCIALIS* (ASPARAGACEAE) КАК КЛЮЧ К ПОНИМАНИЮ ЭВОЛЮЦИИ СЕПТАЛЬНЫХ НЕКТАРНИКОВ В ПОРЯДКЕ ASPARAGALES

© 2022 г. М. В. Ремизова

<sup>1</sup> Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра высших растений  
Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234, Россия

\*e-mail: margarita.remizowa@gmail.com

Поступила в редакцию 26.01.2022 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принята к публикации 22.02.2022 г.

Для *Ledebouria socialis* характерна верхняя завязь с интерлокулярными септальными нектарниками, которые приурочены как к асцидиатной, так и пликатной зонам плодолистика. Зональность гинецея невозможно описать непротиворечиво, так как существующая терминология не позволяет отобразить все его особенности. Часть нектарников, расположенная в гинофоре и асцидиатной зоне интернализирована с самого начала развития, для их формирования не требуется постгенитальное срастание. Для формирования дистальной части нектарника, приуроченной к пликатной зоне плодолистика, постгенитальное срастание необходимо для разграничения нектарных полостей со стороны центра гинецея. Интернализация нектарника по периферии гинецея происходит через разрастание тканей цветоложа. Строение нектарников, характерное для *Ledebouria*, можно обнаружить у многих Asparagales с верхней завязью.

**Ключевые слова:** гинецей, зональность, морфогенез, септальные нектарники, Asparagaceae, Asparagales

DOI: 10.31857/S0006813622050064

*Ledebouria socialis* (Baker) Jessop — популярное комнатное растение, родиной которого является Южная Африка (Baker, 1870). Его выращивают в основном из-за красивых пятнистых листьев. Цветки *Ledebouria* мелкие и невзрачные, но при ближайшем рассмотрении обнаруживают некоторое изящество. В силу доступности материала *Ledebouria* представляет собой удобный объект для изучения строения и развития цветка у представителей семейства Asparagaceae.

Цветки *Ledebouria* имеют типичный для однодольных план строения. Гинецей с верхней трехгнездной завязью. В каждом гнезде расположены по 2 семязачатка, микропиле которых направлены к основанию завязи. Анатомия гинецея с интерпретацией его зональности по W. Leinfellner (1950) представлена в работе О. Дюка<sup>1</sup> (2011). В основании завязи находится короткая стерильная синасцидиатная зона. Над синасцидиатной зоной в перегородках между гнездами завязи появляются щелевидные нектарники. Эта зона опре-

деляется как гемисинасцидиатная (Дюка, 2011). Гемисинасцидиатная зона фертильна, раздвоенные плаценты, несущие по два семязачатка, расположены в дистальном участке этой зоны. Нектарники продолжают выше в гемисимплекатную зону, которая, по определению автора фертильна частично (на 1.9% от общей высоты завязи). Выше уровня открытия нектарников расположена асимплекатная зона, она формирует крышу завязи и столбик. В зрелом гинецее *Ledebouria* линии постгенитального срастания не прослеживаются. В установлении зон гинецея по W. Leinfellner (1950, О. Дюка (2011) во многом опиралась на данные по развитию цветка (Sattler, 1973). R. Sattler (1973), в первую очередь, интересовала последовательность заложения органов цветка. Особенности строения гинецея уделено мало внимания, даже не указано наличие септальных нектарников (Sattler, 1973). Плодолистки, по его мнению, закладываются тремя отдельными серповидными примодиями, которые почти с самого начала соединены друг с другом по периферии гинецея. Плодолистки из серповидных становятся подковообразными, их края рас-

<sup>1</sup> [Дюка] Дюка О. 2011. Морфологія і васкулярна анатомія квітки *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). — Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 56: 60–64.

тут по направлению к центру гинецея. Одновременно с ростом краев плодолистиков апекс цветка слегка удлиняется, цветоложе становится выпуклым. Свободные части плодолистиков удлиняются, формируя столбик и завязь. Постгенитальное срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшного шва завершают формирование гинецея. Семязачатки по два на гнездо закладываются на подвернутых внутрь краях плодолистика еще до начала постгенитальных срастаний.

Описание развития гинецея у R. Sattler (1973) и зональность гинецея, установленные на данных по развитию О. Дика (Дука, 2011), несколько противоречат друг другу. Так, R. Sattler (1973) явно указывает, что семязачатки закладываются на подвернутых внутрь краях плодолистика. Следовательно, речь идет о пликатной зоне плодолистика и симпликатной или асимпликатной зоне гинецея. Также с точки зрения базовой архитектуры плодолистика не совсем понятно, как фертильными могут быть одновременно две зоны асцидиатная и пликатная, ведь в данном случае на плаценте нужно разместить всего два семязачатка.

Понимание устройства гинецея *Ledebouria* важно не столько само по себе, сколько для понимания эволюции септалных нектарников у *Asparagales* и вообще у однодольных. Ранее неоднократно высказывали мнение, что для формирования гинецея с септалными нектарниками необходимо постгенитальное срастание между плодолистами в той области, где расположены нектарники (van Heel, 1988; Smets et al., 2000; Rudall, 2002a). Недавно была изложена точка зрения, что для формирования септалных нектарников в ходе развития гинецея наличие постгенитального срастания между плодолистами не обязательно, и нектарники такого типа как раз могут быть распространены у представителей *Asparagales* (Odintsova<sup>2</sup>, 2013).

Для выяснения спорных вопросов нами изучено анатомическое строение и развитие гинецея *Ledebouria socialis* с помощью сканирующего электронного микроскопа.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материал по развитию соцветий был взят из коллекции комнатных растений кафедры высших растений биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова и из личной коллекции автора. Луковицы были зафиксированы в 70% спирте, а затем отпрепарированы под стереомикроскопом Olympus SZX7. Подготовленные соцветия на разных стадиях развития, цветки или их

части были высушены в критической точке в аппарате Hitachi HCP-2, затем смонтированы с помощью углеродных дисков на столики для электронной микроскопии и напылены тяжелыми металлами с помощью установки Eiko IB-3. Материал был изучен под сканирующим электронным микроскопом CAMSCAN S2 в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ.

Для изучения анатомии гинецея из коллекции кафедры высших растений были взяты постоянные препараты серийных микротомных поперечных срезов цветка, подготовленные А.С. Беэром и используемые для проведения курса “Морфогенез и васкулатура цветка”. Фотографии срезов были получены под световым микроскопом Olympus BX53, оснащенного цифровой камерой Olympus SC50 под управлением программы Olympus CellSens Entry.

Полученные цифровые изображения были обработаны в графическом редакторе Adobe Photoshop Elements.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

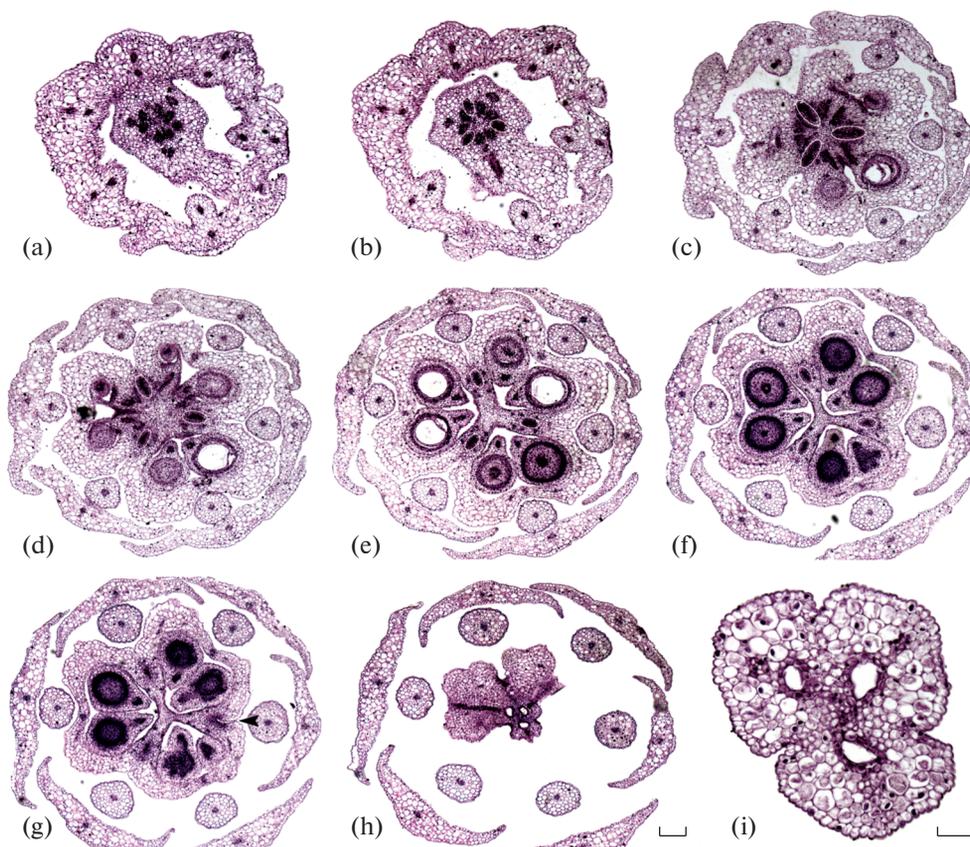
**Строение гинецея.** Плодолистки чередуются с внутренними тычинками и срастаются по всей своей длине. Гинецей на всем протяжении трехгнездный. Завязь верхняя, ребристая, возвышается на коротком массивном гинофоре (рис. 1). Ложбинки вдоль завязи расположены напротив тычинок. Более глубокие ложбинки формируются вдоль линий срастания плодолистиков, в них в бутоне входят нити внутренних тычинок. На спинках плодолистиков имеются менее глубокие ложбинки, в которых в бутоне помещаются нити наружных тычинок.

Без установления зональности по W. Leinfellner (1950) гинецей можно описать следующим образом. Септалные нектарники в виде трех отдельных полостей продолжаются из гинофора (рис. 1b) в септы (рис. 1c–1f) и открываются протяженной щелью на верхушке завязи (рис. 1g). Таким образом, гинофор, соответствует конгениально сросшимся ножкам плодолистиков. Семязачатки прикрепляются на двулопастной плаценте в базальном участке завязи (рис. 1d) и расположены таким образом, что большая их часть помещается выше места прикрепления фуникулусов в несколько выступающих гнездах завязи.

Столбик узкий, с небольшим головчатым рыльцем, на всем протяжении с тремя отдельными каналами, которые ведут в гнезда завязи (рис. 1h, 1i). Отверстия каналов на верхушке гинецея постгенитально замкнуты, изолируя полости гинецея от внешней среды.

Линии постгенитального срастания в зрелом гинецее не заметны, поэтому для избежания ошибок в определении вкладов конгениального

<sup>2</sup> [Odintsova] Оди́нцова А. 2013. Два основных типа септалных нектарников однодольных. — Вісник Львівського університету. Серія біологічна. 61: 41–50.



**Рис. 1.** Строение гинецея *Ledebouria socialis*. а – гинефор, основание, б – гинефор с септальными нектарниками, с – базальная стерильная часть завязи, синасцидиатная зона, d – плаценты, гемисимплекатная зона, e–f – средняя и дистальная часть завязи, гемисимплекатная зона, g – уровень открытия септальных нектарников (отверстие нектарника показано черной стрелкой), асимплекатная зона, h – крыша завязи, асимплекатная зона, i – столбик, асимплекатная зона. Септальные нектарники обведены белой линией. Масштабные линейки – 200 мкм в (a–h) (все срезы в одном масштабе), и 50 мкм в (i).

**Fig. 1.** Structure of *Ledebouria socialis* gynoecium. a – gynophore base below septal nectaries. b – gynophore with septal nectaries. c – sterile ovary base, synascidiate zone. d – level of ovule insertion, hemisymphic zone. e–f – middle and distal ovary part, hemisymphic zone. g – level of nectary openings (shown by black arrowhead), asymplicate zone. h – ovary roof, asymplicate zone. i – style, asymplicate zone. Septal nectaries are outlined with white in (b–f). Scale bars: a–h – 200  $\mu$ m (all on the same scale); i – 50  $\mu$ m.

и постгенитального срастания в формировании гинецея необходимо обратиться к его развитию.

**Развитие гинецея.** Данные по развитию цветка были частично опубликованы ранее (Remizova et al., 2010), без описания зональности гинецея. Для иллюстрации положений данной статьи использованы новые изображения. Плодолистики закладываются тремя отдельными подковообразными примордиями (рис. 2a). Плодолистики начинают удлиняться, формируя плекатные зоны (рис. 2b–2d). Таким образом, в развитии гинецея первой появляется асимплекатная зона. Очень скоро края плодолистиков заворачиваются внутрь и начинается формирование плацент. Одновременно с заложением семязачатков по периферии гинецея между плодолистиками образуется внешняя стенка завязи (рис. 2b, 2c). Образование этой стенки дает начало заложению

гемисимплекатной зоны. Дальнейший рост гинецея связан с увеличением длины гемисимплекатной и асимплекатной зон. Между растущими плодолистиками долгое время заметен голый участок цветоложа. В области завязи из-за формирования крупных семязачатков спинки плодолистиков начинают выпирать в сторону околоцветника, и между плодолистиками формируются глубокие ложбинки. По мере роста гинецея, свободные края плодолистиков сближаются в центре гинецея и происходит их постгенитальное срастание – плодолистики срастаются друг с другом и зарастают брюшные швы (рис. 2e–2h). В гемисимплекатной зоне срастание плодолистиков друг с другом и зарастание брюшных швов приводят к интернализации септальных нектарников – они становятся изолированными как со стороны внешней стенки завязи, так и со стороны центра

гинецея. Постгенитальные срастания в гинецее начинаются на достаточно ранних стадиях, еще до полного формирования столбика, поэтому в зрелых цветках линии постгенитальных срастаний не видны. Столбик начинает удлиняться после формирования завязи (рис. 2i, 2k). Асцидиатные зоны плодолистиков и гинофор формируются путем зонального роста под основанием гемисимплекатной зоны (рис. 2j–2k). Для образования нектарников в этой части гинецея постгенитальные срастания не задействованы.

## ОБСУЖДЕНИЕ

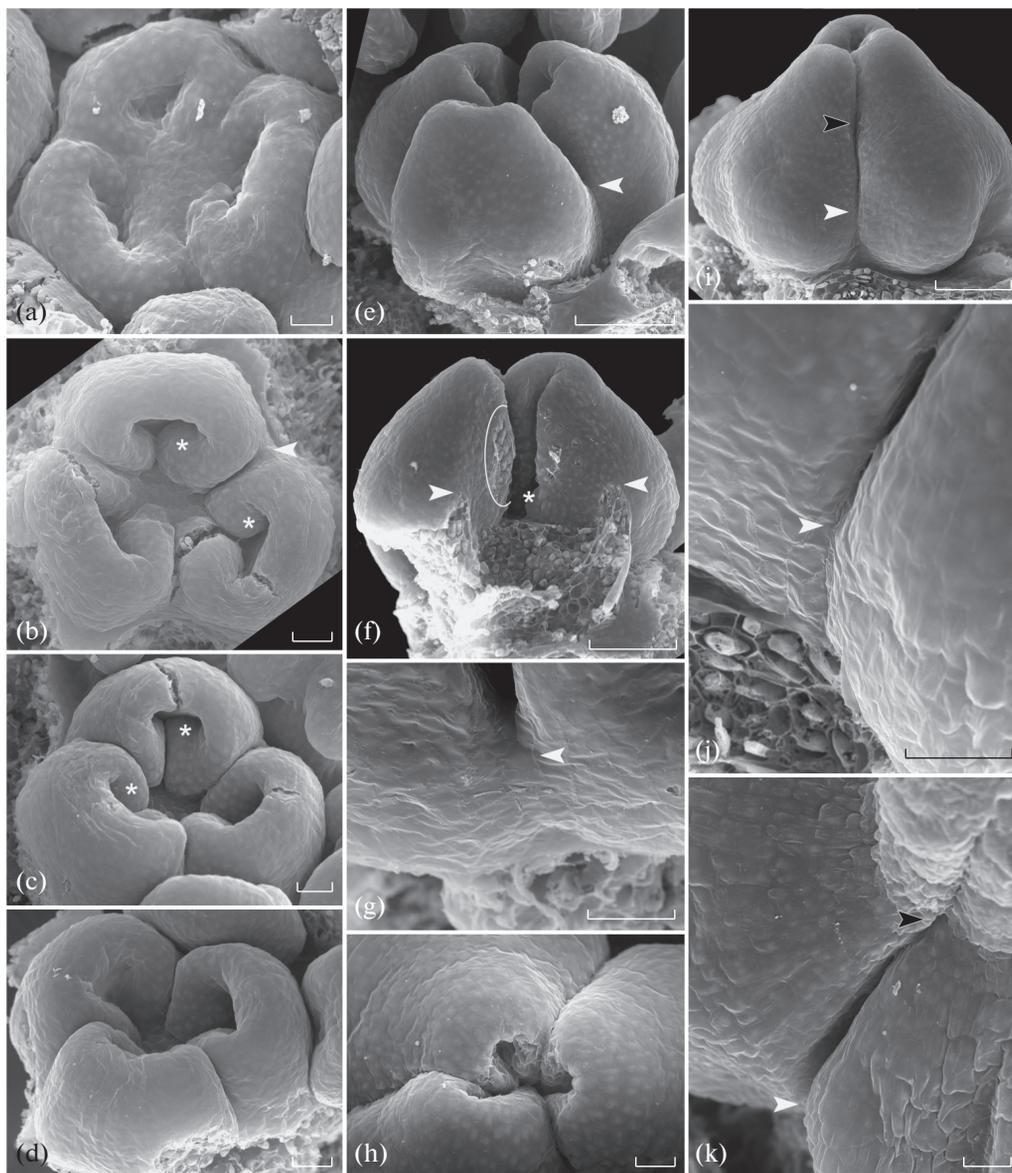
Топология, или зональность гинецея согласно W. Leinfellner (1950), построена с учетом типа срастания между плодолистиками и с учетом того, что у типичного плодолистика имеются базальная асцидиатная и дистальная плекатная зоны. Кратко применение этой терминологии к гинецеям со сросшимися плодолистиками можно описать так. В синасцидиатной зоне плодолистки срастаются конгенитально своими боковыми и брюшными поверхностями с образованием синкарпного (многогнездного) участка. В случае, если срастание в асцидиатной зоне затрагивает только боковые поверхности плодолистика, оставляя пространство в центре гинецея, то зону следует описывать как гемисинасцидиатную. При конгенитальном срастании плодолистиков в плекатной зоне образуется симплекатная зона гинецея. Эта зона исходно одногнездная, но может стать вторично многогнездной через постгенитальное срастание плодолистиков в центре гинецея и зарастание брюшных швов. Гемисимплекатная зона образуется, если края плодолистиков в центре гинецея остаются свободными. При постгенитальном же срастании плодолистиков в плекатной зоне образуется асимплекатная зона гинецея, которая может быть как одногнездная, так и многогнездная в зависимости от зарастания брюшных швов.

Следует отметить, что концепция зональности по W. Leinfellner (1950) хорошо работает только для гинецеев с верхней завязью. Гинецеи с нижней завязью описывать достаточно сложно, так как их конструкцию однозначно интерпретировать по предложенной терминологии удастся с трудом. Так, при нижней завязи у любого растения практически невозможно определить, где находится граница плодолистика по отношению к внешней стенке завязи, другими словами, участвуют ли ткани плодолистика в образовании этой стенки (Gustafsson, Albert, 1999; Leins, Erbar, 2010). Ориентироваться приходится на тип срастания плодолистиков в центре гинецея. Еще большие сложности возникают, если к нижней завязи добавляются септальные нектарники. Возьмем для примера представителей *Asparagales*

из семейства *Amaryllidaceae*. При стандартном описании зональности, т.е. учитывая, что ткани плодолистиков участвуют в образовании стенки завязи, в основании гинецея находится синасцидиатная зона, затем следуют симплекатная и гемисимплекатная (в ней расположены нектарники) зоны, асимплекатная зона составляет крышу завязи и столбик (Fishchuk, 2021; Fishchuk, Odintsova, 2021a,b). Отметим, что в типичной гемисимплекатной зоне края плодолистиков должны быть свободны. У описываемых однодольных края плодолистиков в гемисимплекатной зоне срастаются постгенитально, отграничивая нектарники друг от друга в центре гинецея. Если же принять, что внешняя стенка нижней завязи образована без участия спинных частей плодолистиков, а сами плодолистки прикреплены очень косо на сильно вогнутом цветоложе, то нектарники расположены в асимплекатной зоне, для которой срастание краев плодолистиков в центре гинецея вполне ожидаемо.

При описании гинецея с септальными нектарниками при верхней завязи возникают не меньшие сложности. Сам W. Leinfellner (1950) никогда не применял разработанную им терминологию к гинецею такого типа.

Попробуем описать зональность гинецея *Ledebouria*. Последовательность событий при формировании гинецея в целом соответствует установленной R. Sattler (1973). Обращает на себя внимание характер заложения семязачатков — они закладываются по краям в плекатной зоне плодолистика. Во время их заложения по периферии гинецея подковообразные плодолистки соединены валиком, поэтому фертильна гемисимплекатная, а не гемисинасцидиатная (Дука, 2011) зона гинецея. На нашем материале мы не обнаружили типичной синасцидиатной зоны, так как нектарники начинаются еще в гинофоре и идут через всю асцидиатную зону плодолистика. Согласно W. Leinfellner (1950), в синасцидиатной зоне плодолистки срастаются конгенитально как боковыми, так и брюшными поверхностями, а в гемисинасцидиатной зоне — только боковыми, оставляя полость в центре гинецея. Для признания области с септальными нектарниками гемисинасцидиатной зоной (хотя и нетипичной) необходимо, чтобы плодолистки в центре гинецея были постгенитально сросшимися. Однако срастание их конгенитальное. Интерпретации данной области как синасцидиатной зоны препятствуют свободные боковые участки плодолистиков в области нектарников. В нашем описании мы приняли решение охарактеризовать область срастания асцидиатных зон плодолистиков как синасцидиатную зону, основываясь на том, что срастание плодолистиков в центре гинецея конгенитальное. Согласно терминологии, в типичной гемисимплекатной зоне края плодолистиков



**Рис. 2.** Развитие гинецея *Ledebouria socialis*. а – плодолистки на стадии подковообразных примордиев. заложение асимплекатной зоны. б – заложение семязачатков (\*) и образование гемисимплекатной зоны. с, d – рост плодолистков в длину, увеличение размеров асимплекатной зоны. е – внешний вид гинецея на момент начала постгенитального срастания между плодолистками. ф – гинецей с удаленным плодолистком, начало постгенитальных срастаний в гемисимплекатной и асимплекатной зонах, область постгенитального срастания отмечена скобкой на левом плодолистике. г – внешняя стенка завязи в области септального нектарника, образованная в результате конгенитального срастания. h – гинецей перед удлинением столбика, вид сверху; плодолистки постгенитально срослись друг с другом, брюшные швы не замкнулись. i – гинецей перед удлинением столбика, вид сбоку. j – внешняя стенка завязи в области нектарника. k – вид нектарной щели сверху в сформированном гинецее. \* – Семязачатки. Белыми стрелками показана верхняя граница гемисимплекатной зоны/нижняя граница нектарной щели. Черными стрелками показана верхняя граница нектарной щели. Масштабные линейки – 30 мкм в (а–d, g, h, j, k) и 100 мкм в (e, f, i).

**Fig. 2.** Development of *Ledebouria socialis* gynoecium. a – horseshoe-shaped carpel primordia. initiation of asymplacate zone. b – ovule initiation (\*) and formation of hemisymphic zone. c, d – elongation of young carpels, enlargement of asymplacate zone. e – gynoecium at beginning of postgenital carpel fusion. f – same stage as in (e) with one carpel removed to show areas of postgenital intercarpellary fusion in hemisymphic and asymplacate zones, area of postgenital fusion is marked by an arc on the left carpel. g – outer ovary wall below the future opening of septal nectary, developed via congenital fusion. h – gynoecium before style elongation, view from above. margins of adjacent carpels are postgenitally fused, ventral slits are still open. i – gynoecium before style elongation, lateral view. j – outer ovary wall below nectary opening. k – slit of septal nectary opening in late bud. \* – Ovules. White arrowheads show upper boundary of hemisymphic zone/lower boundary of septal nectary opening. Black arrowheads show upper boundary of septal nectary opening. Scale bars: a–d, g, h, j, k – 30 μm; e, f, i – 100 μm.

должны быть свободны. В случае же *Ledebouria* они постгенитально срastaются.

В итоге получается следующая картина. Несколько можно судить по анализу срезов и из данных по развитию, у плодолистиков *Ledebouria* выражены короткая асцидиатная и длинная пликатная зоны. Брюшные швы в пликатной зоне замкнуты по всей ее длине. Зональность же гинцея достаточно сложна из-за наличия септалльных нектарников и с трудом вписывается в терминологию W. Lenfellner (1950). Гинофор (рис. 1a, 1b) соответствует конгенитально сросшимся ножкам плодолистиков. Базальный участок завязи представлен нетипичной синасцидиатной зоной (рис. 1c). Выше расположена фертильная гемисимпликатная зона с постгенитально сросшимися краями плодолистиков в центре гинцея (рис. 1d–1f). Остальная часть гинцея (дистальная часть завязи от уровня открытия септалльных нектарников и столбик) образованы асимпликатной зоной (рис. 1g–1i). Септалльные нектарники проходят через все зоны гинцея. Для формирования участка нектарников, расположенного в синасцидиатной зоне, постгенитальное срастание не задействовано. Септалльные нектарники в этом участке можно охарактеризовать как “раздельные” по классификации А.В. Одинцовой (Odintsova, 2013).

По наличию конгенитального срастания плодолистиков в центре гинцея в области расположения нектарников А. Odintsova (2013) выделила два типа септалльных нектарников – “объединенный” и “раздельный”. При формировании нектарников объединенного типа будущие нектарники не отделены друг от друга в центре гинцея. Раздельный тип септалльных нектарников представляет три нектарные полости, которые разделены с самого начала развития гинцея (т.е. ассоциированы с конгенитальным срастанием асцидиатных зон плодолистиков в центре гинцея). В своем онтогенетическом и эволюционном развитии раздельные септалльные нектарники сначала открыты с внешней стороны. Образование внешней стенки у раздельных нектарников А. Odintsova (2013) понимает как результат углубления нектарных полостей в базальном направлении, тогда в основании гинцея появится зона с конгенитально замкнутыми септалльными полостями. Особенно благоприятные условия для возникновения раздельного нектарника создаются в цветке с нижней завязью, внешняя стенка нектарника образуется путем конгенитального прирастания к завязи цветочной трубки. Распространение раздельных нектарников подлежит проверке и уточнению, но, вероятно, этот тип менее распространен. А. Odintsova (2013) считает, что выделенные ей типы септалльных нектарников не могут сочетаться в одном гинцее и не переходят один в другой в ходе эволюции.

*Ledebouria* совершенно не вписывается в эту схему. Во-первых, в развитии гинцея вся условно синасцидиатная зона вместе с гинофором образуются с уже интернализированными нектарниками в результате зонального роста под гемисимпликатной зоной. Во-вторых, в гинцее этого растения сочетаются оба типа нектарников – и раздельный, и объединенный (начиная с гемисимпликатной зоны). Кроме *Ledebouria* имеются и другие достаточно многочисленные варианты ограниченных снаружи трех отдельных нектарных полостей, которые со стороны центра гинцея в базальной его области разделены “конгенитальными перегородками”, а в дистальной – “постгенитальными”, и протяженность этих участков достаточна, ни одним из них нельзя пренебречь – *Allium* (Hartl, Severin, 1981; van Heel, 1988; Zuraw et al., 2009), *Asphodelus* (van Heel, 1988), *Ornithogalum* (van Heel, 1988), *Scilla* (Dyka, 2013). Характерно, что большая часть этих растений, действительно, принадлежит порядку Asparagales. Отметим, что у некоторых *Allium*, как и у *Ledebouria*, имеется гинофор с интернализированными нектарниками (Zuraw et al., 2009). По А. Odintsova (2013), образование наружной стенки нектарника в гинцеях с раздельным типом нектарников происходит путем перехода к нижней завязи, в этом случае к гинцею с открытыми нектарниками снаружи прирастает цветочная трубка. При этом автор как будто упускает из виду, что большая часть нектарников при нижней завязи – это как раз нектарники “объединенного” типа. Так, один из самых распространенных типов септалльных нектарников при нижней завязи – трехлучевые, часто лабиринтоподобные, т.е. без срастания плодолистиков брюшными поверхностями в асцидиатной зоне, например, у Bromeliaceae (Sajo et al., 2004). Если же при нижней завязи нектарные щели изолированы друг от друга, то нектарник приурочен к пликатной зоне плодолистика, например, у Iridaceae (Rudall et al., 2003).

В целом, для понимания устройства гинцея с септалльными нектарниками, действительно, необходимо учитывать тип срастания плодолистиков. Но, вероятно, не следует выделять типы нектарников, основываясь только на установлении типа гинцея по W. Lenfellner (1950).

Asparagales – один из немногих порядков однопольных с очень вариабельной структурой гинцея. В эволюции порядка неоднократно были утрачены септалльные нектарники, происходила смена положения завязи (Simpson, 1998; Rudall, 2002a,b). По положению относительно гнезд завязи септалльные нектарники Asparagales бывают интерлокулярными и инфралокулярными. В последнем типе они расположены на ножках плодолистиков и/или в основании асцидиатной зоны “под гнездами” всегда верхней завязи и обычно открыты с наружной стороны гинцея (Simpson,

1998; Smets et al., 2000; Косуян, Endress, 2001; Rudall, 2002a,b). У *Borya* плодолистки при инфралокулярных нектарниках срastaются только постгенитально в пликатной зоне. У большей же части растений с инфралокулярными нектарниками ножки плодолистиков и их асцидиатные зоны срastaются конгенитально. В развитии такие нектарники недостаточно изучены, но на конгенитальный характер срastания указывает наличие синвентральных пучков (Косуян, Endress, 2001). Интерлокулярные нектарники у представителей *Asparagales* чаще всего развиваются при нижней завязи (Косуян, Endress, 2001; Rudall, 2002a,b) и приурочены к пликатной зоне плодолистика. Наличие интерлокулярных нектарников при верхней завязи, как у *Ledebouria*, представляет собой совершенно особый тип. Выводить его, на наш взгляд, следует от гинецеев с инфралокулярными нектарниками через распространение секреторных поверхностей в пликатную зону и образование внешней стенки завязи, которая, вероятно, образуется как вырост цветоноса (о природе наружной стенки завязи в гинецеях с септалными нектарниками см. также van Heel, 1988). Такой же тип

гинецея, как у *Ledebouria*, характерен для представителей нескольких линий *Asparagales*, причем сходство обнаруживается не только в строении взрослого гинецея, но и в его развитии. Особенностью этих однодольных растений является раннее начало постгенитальных срastаний в гинецее, поэтому в гинецее зрелых цветков линии срastания между плодолистками и линии зарastания брюшных швов зачастую плохо различимы или не различимы вообще. Без обращения к развитию цветка эта особенность затрудняет правильную интерпретацию структуры гинецея, особенно при описании строения по W. Leinfellner.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы “Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития” (ЦИТИС: 121032500084-6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (см. REFERENCES)

## GYNOECIUM STRUCTURE AND DEVELOPMENT IN *LEDEBOURIA SOCIALIS* AS A KEY TO UNDERSTANDING THE EVOLUTION OF SEPTAL NECTARIES IN ASPARAGALES

M. V. Remizowa

Department of Higher Plants, Biological Faculty, M.V. Lomonosov Moscow State University  
Leninskie Gory, 1–12, Moscow, 119234, Russia

e-mail: margarita.remizowa@gmail.com

The ovary of *Ledebouria socialis* is superior and bears interloocular septal nectaries running from a short gynophore up to the ovary roof. The nectariferous surfaces are located at the carpel stalk, ascidiate and plicate carpel zones. Despite the carpel zonation is clear, the gynoecial zonation can hardly be described using Leinfellner's terminology. The region of nectaries developed at carpel stalk and ascidiate zone is formed via congenital fusion exclusively and the nectariferous cavities are internalized *ab initio*. The distal region of the septal nectaries requires postgenital fusion to isolate the nectariferous cavities in the gynoecium centre. The internalization of the septal nectaries at the periphery is achieved due to receptacle outgrowth. The septal nectaries similar to those of *Ledebouria* are found in many *Asparagales* with superior ovary.

*Keywords:* gynoecium, zonation, development, morphogenesis, septal nectaries, *Asparagales*

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The study was supported by a budgetary subsidy to the Lomonosov Moscow State University (Department of Higher Plants, Faculty of Biology, 121032500084-6).

#### REFERENCES

Baker J.G. 1870. Monograph of *Scilla*: Sections *Ledebouria* and *Drimiopsis*. — Saunders Refugium Botanicum. 3: 180–184.

Dyka O. 2011. Morphology and vascular anatomy of the flower *Ledebouria socialis* (Bak.) Jessop. (Hyacinthaceae). — Visnyk of the Lviv University. Series Biology. 56: 60–64 (In Ukrainian).

Dyka O. 2013. Morphology and vascular anatomy of *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae) flower. — *Studia Biologica*. 7: 123–130. <https://doi.org/10.30970/sbi.0701.270>

Fishchuk O. 2021. Comparative flower morphology in *Hippeastrum striatum* (Lam.) H.E. Moore (Amaryllidaceae). — *Ukrainian Journal of Ecology*. 11 (1): 273–278. [https://doi.org/10.15421/2021\\_240](https://doi.org/10.15421/2021_240)

- Fishchuk O., Odintsova A. 2021a. Comparative flower micromorphology and anatomy in *Hymenocallis speciosa* and *Narcissus pseudonarcissus* (Amaryllidaceae). — Ukrainian Journal of Ecology. 11 (3): 178–187. [https://doi.org/10.15421/2021\\_161](https://doi.org/10.15421/2021_161)
- Fishchuk O., Odintsova A. 2021b. Micromorphology and anatomy of the flowers in *Clivia* spp. and *Scadoxus multiflorus* (Haemantheae, Amaryllidaceae). — Acta Agrobotanica. 74: article 7417. <https://doi.org/10.5586/aa.7417>
- Gustafsson M.H.G., Albert V.A. 1999. Inferior ovaries and angiosperm diversification. — In: Molecular systematics and plant evolution. London. P. 403–431.
- Hartl D., Severin I. 1981. Verwachsungen im Umfeld des Griffels bei *Allium*, *Cyanastrum* und *Heliconia* und den Monocotylen allgemein. — Beitr. Biol. Pflanzen. 55: 235–260.
- Heel W.A., van. 1988. On the development of some gynoecea with septal nectaries. — Blumea. 36: 477–504.
- Kocyan A., Endress P.K. 2001. Floral structure and development and systematic aspects of some “lower” Asparagales. — Plant Syst. Evol. 229: 187–216. <https://doi.org/10.1007/s006060170011>
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynöziums. — Österreichische Botanische Zeitschrift. 97: 403–436.
- Leins P., Erbar C. 2010. Flower and Fruit. Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart. 439 p.
- Odintsova A. 2013. Two principal models of monocots' septal nectaries. — Visnyk of the Lviv University. Series Biology. 61: 41–50 (In Ukrainian).
- Remizova M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. 2010. Evolutionary history of the monocot flower. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 97: 617–645. <https://doi.org/10.3417/2009142>
- Rudall P.J. 2002a. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. — Int. J. Plant Sci. 163 (2): 261–276. <https://doi.org/10.1086/338323>
- Rudall P.J. 2002b. Unique floral structures and iterative evolutionary themes in Asparagales: Insights from a morphological cladistic analysis. — Bot. Rev. 68: 488. [https://doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0488:UF-SAIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0488:UF-SAIE]2.0.CO;2)
- Rudall P.J., Manning J.C., Goldblatt P. 2003. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. — Annals of the Missouri Botanical Garden. 90: 613–631. <https://doi.org/10.2307/3298546>
- Sajo M.G., Rudall P.J., Prychid C.J. 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. — Plant Syst. Evol. 247: 215–231.
- Sattler R. 1973. Organogenesis of flowers. A photographic text-atlas. Toronto. 207 p.
- Simpson M.G. 1998. Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny. — Int. J. Plant Sci. 159: 466–479.
- Smets E.F., Ronse Decraene L.-P., Caris P., Rudall P.J. 2000. Floral nectaries in Monocotyledons: distribution and evolution — In: Monocots: Systematics and Evolution. Melbourne: CSIRO. P. 230–240.
- Zuraw B., Weryszko-Chmielewska E., Laskowska H., Pogorzewska E. 2009. The structure of septal nectaries and nectar presentation in the flowers of *Allium aflatumense* B. Fedtsch. — Acta Agrobotanica. 62 (2): 31–41.

## СКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *TULIPA* (LILIACEAE) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЦСБС СО РАН

© 2022 г. Л. В. Герасимович

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

e-mail: [gerasimovitch77@mail.ru](mailto:gerasimovitch77@mail.ru)

Поступила в редакцию 19.01.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

В статье представлены результаты исследований скульптуры поверхности спородермы пыльцы 12 видов из 4-х секций рода *Tulipa* L. Скульптура экзины сложная, трех типов: бугорчатая и ленты (*Leiostemones*, *Spiranthera*); струйчатая с отверстиями (*Eriostemones*); сетчатая (*Orithyia*). Апертура без оперкулума (*Leiostemones*) или с ним (*Spiranthera*, *Eriostemones*, *Orithyia*). Палиноморфологические особенности соответствуют секциям рода, и исключение секции *Spiranthera* мы считаем нецелесообразным. А близкородственные *Tulipa urumiensis* и *T. tarda* следует рассматривать как самостоятельные виды.

**Ключевые слова:** *Tulipa*, спородерма, скульптура экзины, классификация

**DOI:** 10.31857/S0006813622070043

Исследования рода *Tulipa*, наравне с другими родами, вносят вклад и в познание морфологического разнообразия пыльцы и в палинологию как науку.

И.М. Данелия и В.Н. Косенко (Danelia, Kosenko, 1990; Kosenko, 1999) показали, что пыльцевые зерна тюльпанов имеют большое морфологическое разнообразие. В своих статьях авторы приводят морфологические описания различных типов пыльцевых зерен. Палиноморфология тюльпанов изучается наравне с другими родами (Kumiko et al., 2001; Blackmore, 2007; Furness et al., 2015; Luo et al., 2015). Уделяется внимание фертильности и прорастанию пыльцы (Okazaki et al., 2005; Cordea et al., 2018; Remizowa, 2019).

Для филогенетического внутриродового анализа немаловажную роль играют палиноморфологические исследования. Для решения данного вопроса была поставлена цель — исследовать скульптуру поверхности пыльцевых зерен видов рода *Tulipa*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами исследован пыльцевой материал образцов 12 видов рода *Tulipa* из 4 секций по классификации, предложенной А.И. Введенским во “Флоре СССР” (Vvedensky, 1935) и З.П. Бочанцевой (Botschantzeva, 1962): *T. kaufmanniana* Regel и *T. tschim-*

*ganica* Botschantz. (Узбекистан, 2009: 70°04' с.ш. 41°30' в.д.); *T. kolpakowskiana* Regel, *T. alberti* Regel, *T. behmiana* Regel, *T. buhseana* Boiss. (Казахстан, 2014: 76°45' с.ш. 43°55' в.д.; 74°51' с.ш. 44°27' в.д.; 75°38' с.ш. 44°15' в.д.; 80°33' с.ш. 47°49' в.д.); *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. (Казахстан, 2014: 82°03' с.ш. 50°16' в.д.; Алтайский край, 2017: 85°55' с.ш. 52°13' в.д.); *T. lanata* Regel (Таджикистана, 2009); *T. uniflora* (L.) Bess. ex Baker (Алтайский край, 2017: 85°55' с.ш. 52°13' в.д.). Растения собраны в дикой природе и привезены лично автором. *T. urumiensis* Stapf, *T. tarda* Stapf, *T. sylvestris* L. в коллекции с 1980 г. (УНУ № USU 440534).

Строго сухие зерна, расположенные на черном скотче, напыляли золотом с палладием, исследовали с помощью СЭМ Carl Zeiss EVO MA 10 с программой SmartSEM, на базе Центра коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН.

Описания скульптуры экзины пыльцевых зерен сделаны с использованием работ Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной (Kupriyanova, Alyoshina, 1972), А.Е. Боброва и др. (Bobrov et al., 1983), П.И. Токарева (Tokarev, 2002) и В.В. Головки (Golovko, 2004). Материал собран с 2–5 экземпляров одного вида (кроме *Tulipa lanata*). Все фотографии, представленные в статье, авторские.

**Таблица 1.** Число и размеры отверстий в спородерме пыльцевых зёрен видов *Tulipa* секции *Eriostemones*  
**Table 1.** Number and size of holes in the sporoderm of pollen grains of the *Tulipa* section *Eriostemones* species

Вид Species	Число в 100 мкм <sup>2</sup> Number per 100 μm <sup>2</sup>	Размер/Size, μm	
		длина/length	ширина/width
<i>T. urumiensis</i>	23–45	0.1–1.7	0.1–1.1
<i>T. tarda</i>	23–40	0.1–1.0	0.1–0.6
<i>T. patens</i>	12–70	0.1–1.4	0.1–1.0
<i>T. sylvestris</i>	33–46	0.1–2.2	0.1–1.2
<i>T. buhseana</i>	28–45	0.1–0.2	0.1–0.2

Для описания скульптуры экзины мы используем дополнительный термин. **Ленты** (tape) представляют собой своеобразные участки на поверхности спородермы, проходящие от одного экваториального полюса к противоположному. На проксимальной стороне ленту по Л.А. Куприяновой (1948) мы будем называть киль. Между видами существуют отличия в орнаменте лент.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Скульптура поверхности пыльцевого зерна тюльпанов очень разнообразна и может включать несколько орнаментов. По результатам наших исследований скульптура экзины спородермы пыльцевых зерен сложная, делится на три типа: 1) бугорчатая, представлена бугорками разного размера и лентами с различным орнаментом; 2) сетчатая; 3) струйчатая с отверстиями, размеры и число которых являются видовыми признаками (табл. 1). Так, можно заметить, что самые крупные отверстия у *Tulipa sylvestris* до 2.2 μm, и их число на 100 μm<sup>2</sup> практически одинаково с *T. urumiensis*, при этом размеры у последнего вида не превышают 1.7 μm.

Ниже приводятся описания отличительных особенностей скульптуры экзины пыльцы у видов по секциям.

### I Секция *Spiranthera* Vved.

Апертура с оперкулумом. Основная часть поверхности спородермы представлена разноразмерной бугорчатой экзиной. Ленты различной ширины. Края лент со стороны апертуры слабо бахромчатые, с латеральных сторон бахромы имеет различные размеры и формы.

***T. kaufmanniana*** Regel (рис. 1a–1c). Оперкулум четко выражен, разной длины и ширины. Редко встречаются зерна, где оперкулум сливается с лентами на экваторе. Сами ленты четкие, непрерывные. Бугорчатая экзина апертуры отличается от проксимальной экзины. У первой она мелкобугорчатая, на второй бугорки частично сливаются между собой, образуя узор. Скульптура оперкулума идентична лентам, очень мелкобугорчатая, мелко и редко перфорированная.

***T. tschimganica*** Botschantz. (рис. 1d–1f). Зерна с нечетко выраженным оперкулумом, имеющим своеобразный орнамент из очень крупных бугорков. Проксимальная экзина разнобугорчатая, крупные бугорки с узором. Ленты имеют коротко-мелко-морщинистую скульптуру и могут прерываться, редко наблюдается мелкая и редкая перфорация.

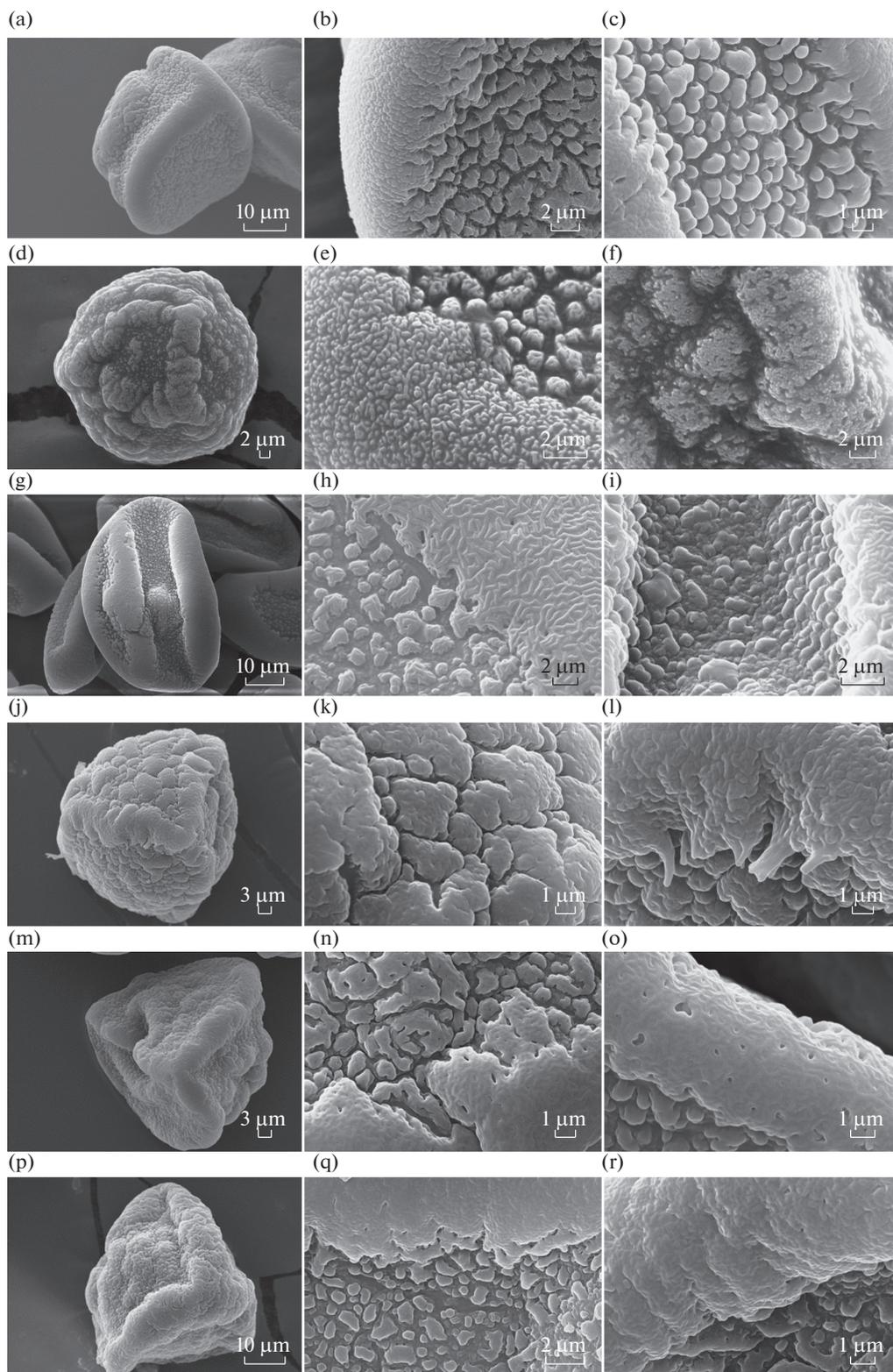
### II Секция *Leiostemones* Boiss.

У апертуры отсутствует оперкулум. Основная часть поверхности спородермы представлена разно-размерной бугорчатой экзиной. Секция отличается наличием разно выраженных лент, даже в пределах одного растения. Проксимальная экзина чаще имеет менее крупные бугорки.

***T. kolpakowskiana*** Regel (рис. 1g–1i). Зерна отличаются четко выраженными лентами. Ленты имеют типичный рифленый орнамент, мелко и редко перфорированные. Экзина разнобугорчатая, бугорки располагаются не плотно, хорошо просматривается подстилающий слой, на бугорках наблюдаются узоры. Также у зерен данного вида можно наблюдать своеобразную особенность — появление около апертуры места, где экзина изменяет свою скульптуру.

***T. alberti*** Regel (рис. 1m–1o). Пыльца данного вида имеет большое морфологическое разнообразие. Зерна отличаются узкими лентами. Встречаются зерна с одинаковой экзиной как на дистальной, так и на проксимальной стороне. На экваторе апертура имеет вытянутые угловатые образования. Экзина разнобугорчатая, дистальная чаще образует крупные бугорки с узором. В узоре между бугорками можно увидеть подстилающий слой. Ленты слабоморщинистые, перфорированные.

***T. behmiana*** Regel (рис. 1j–1l). Ленты четко выраженные с морщинистой скульптурой, редко перфорированные. Экзина разнобугорчатая, с дистальной стороны более крупные бугорки. Узоры на бугорках встречаются везде. На лентах есть своеобразные образования в виде длинных выростов.

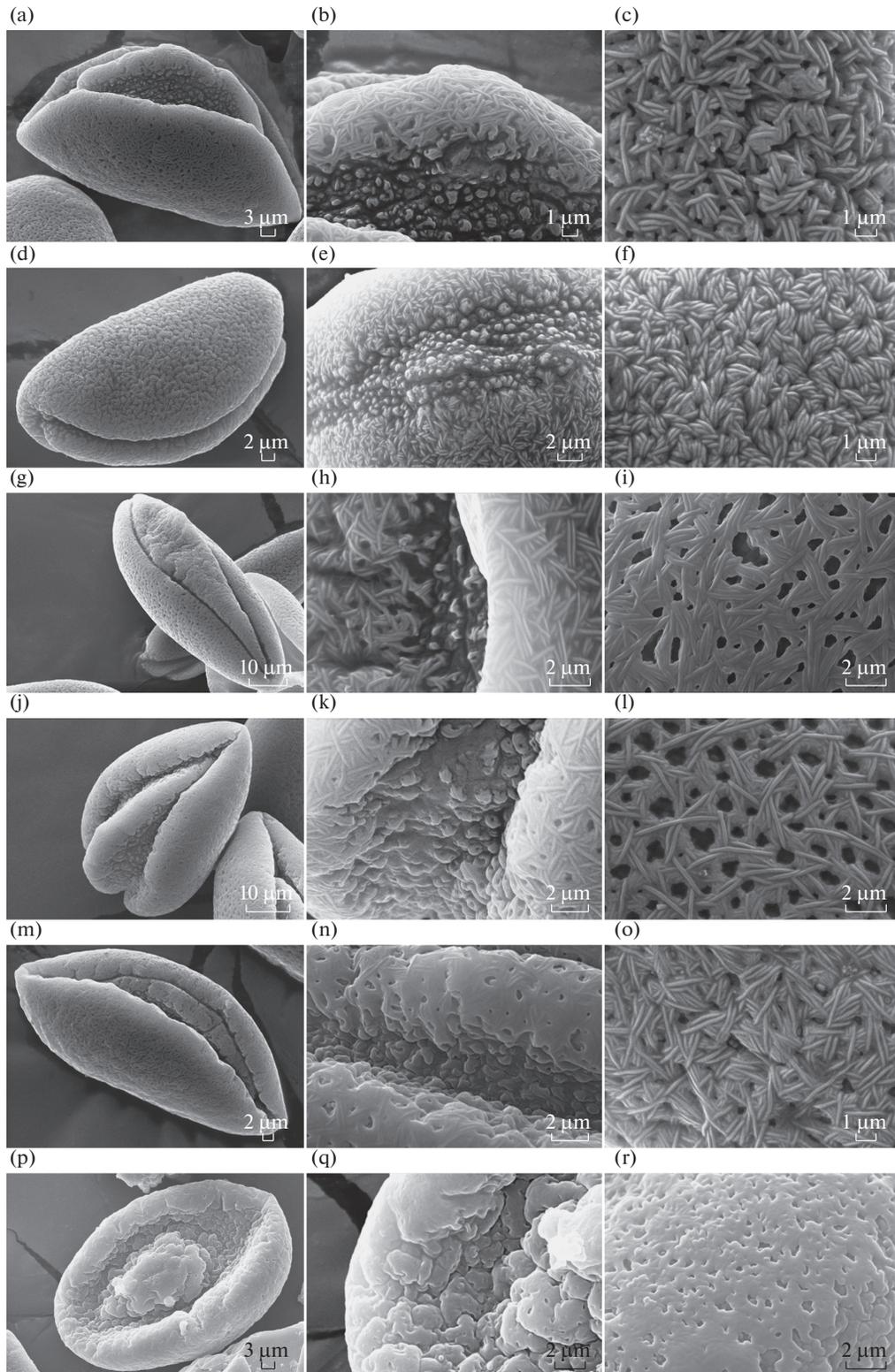


**Рис. 1.** Пыльцевые зерна тюльпанов и их скульптура, сечения *Spiranthera* и *Leiostemonas*: a, b, c – *T. kaufmanniana*; d, e, f – *T. tschimganica*; g, h, i – *T. kolpakowskiana*; j, k, l – *T. behmiana*; m, n, o – *T. alberti*; p, q, r – *T. lanata*.

a, d, g, j, m, p – общий вид; b, e, h, l, n, q – проксимальная сторона; c, f, i, k, o, r – дистальная сторона.

**Fig. 1.** Pollen grains of tulips and their sculpture, sections *Spiranthera* and *Leiostemonas*: a, b, c – *T. kaufmanniana*; d, e, f – *T. tschimganica*; g, h, i – *T. kolpakowskiana*; j, k, l – *T. behmiana*; m, n, o – *T. alberti*; p, q, r – *T. lanata*.

a, d, g, j, m, p – general view; b, e, h, l, n, q – proximal side; c, f, i, k, o, r – distal side.



**Рис. 2.** Пыльцевые зерна тюльпанов и их скульптура, секции *Eriostemnes* и *Orithyia*. а, в, с – *T. patens*; д, е, ф – *T. buhseana*; г, h, i – *T. sylvestris*; j, k, l – *T. urumiensis*, m, n, o – *T. tarda*; p, q, r – *T. uniflora*.

а, d, g, j, m, p – общий вид; б, е, h, k, n, q – дистальная сторона; с, ф, i, l, o, r – проксимальная сторона.

**Fig. 2.** Pollen grains of tulips and their sculpture, sections *Eriostemnes* and *Orithyia*. а, в, с – *T. patens*; д, е, ф – *T. buhseana*; г, h, i – *T. sylvestris*; j, k, l – *T. urumiensis*, m, n, o – *T. tarda*; p, q, r – *T. uniflora*.

а, d, g, j, m, p – general view; б, е, h, k, n, q – distal side; с, ф, i, l, o, r – proximal side.

*T. lanata* Regel (рис. 1p–1r). Ленты рыхлые, края не четкие, морщинисто-разно-перфорированные. Дистальная и проксимальная экзины идентичны. Иногда на поверхности апертуры встречаются крупные бугорки разных форм и размеров.

### III Секции *Eriostemones* Boiss.

Апертура с оперкулумом разной ширины. Мембрана апертуры с бугорчатой экзиной, разной плотности. Экзина струйчатая, струны у всех одинаковой ширины (0.2  $\mu\text{m}$ ), но имеют различную длину и разнонаправленные, частично параллельны. Виды между собой отличаются размерами отверстий и их числом на 100  $\mu\text{m}^2$  (табл. 1), края отверстий неровные, различного очертания.

*T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. (рис. 2a–2c). Струны 0.4–3.5  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации крупные, их плотность может резко меняться. Оперкулум, относительно апертуры, короткий и узкий.

*T. buhseana* Boiss. (рис. 2d–2f). Экзина образована плотным сплетением струн 0.3–1.5  $\mu\text{m}$  длиной. Перфорации очень мелкие, практически незаметные и частые. Экзина мембраны мелкобугорчатая, редкая. Оперкулум имеет экзину идентичную основной.

*T. sylvestris* L. (рис. 2h–2o). Струны 0.5–5.0  $\mu\text{m}$  длиной, разнонаправленные. Перфорации крупные и частые. Оперкулум длинный, чаще узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, редкая.

*T. urumiensis* Stapf (рис. 2j–2l). Струны редкие и разнонаправленные, 0.4–4.5  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации крупные, плотность значительно колеблется. Оперкулум длинный и узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, редкая настолько, что просматривается подстилающий слой.

*T. tarda* Stapf (рис. 2m–2o). Струны частые и плотные, редко параллельные, 0.4–5.0  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации мелкие. Оперкулум длинный и узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, достаточно плотная.

### IV Секция *Orithyia* Baker

*T. uniflora* Bess. ex Baker (рис. 2p–2r). Скульптура экзины почти гладкая, сетчатая. Перфорации неровные, местами по площади больше чем ткань или наоборот очень мелкие и редкие. Оперкулум округлой формы.

### Вопросы классификации

Мы придерживаемся внутриродовой классификации предложенной А.И. Введенским (Vvedensky, 1935) и дополненной З.П. Бочанцевой (Botschantzeva, 1962), где исследуемые нами виды

тюльпанов распределены по четырем секциям. Вид *T. urumiensis*, как близкородственный *T. tarda*, включен нами в ту же секцию.

Особое внимание следует уделить отличительным особенностям видов *T. urumiensis* и *T. tarda*, которые некоторые авторы объединяют в один (Christenhusz et al., 2013). Существующие отличия в скульптуре спородермы пыльцевых зерен этих видов описаны выше, но следует уточнить: во-первых, это плотность и направленность струн; во-вторых, это характер перфораций, в-третьих, это плотность бугорков на апертуре. На основании полученных данных виды не следует объединять в один вид.

В современной классификации (Christenhusz et al., 2013) секция *Spiranthera* упразднена, и ее представители вошли в секцию *Leiostemones*. Как показывают результаты исследования скульптуры экзины двух видов из секции *Spiranthera*, *Tulipa kaufmanniana* и *T. tschimganica*, у них есть важный общий признак (наличие у апертуры оперкулума), который может служить обоснованием для выделения этих видов в отдельную секцию, также скульптура лент этих видов отличается от скульптуры видов секции *Leiostemones*.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам палинологического изучения скульптуру спородермы пыльцевых зерен у исследованных нами видов можно разделить на три типа: бугорчатая и ленты (*Leiostemones*, *Spiranthera*), струйчатая (*Eriostemones*) и сетчатая (*Orithyia*). Апертура с оперкулумом (*Spiranthera*, *Eriostemones*, *Orithyia*) или без него (*Leiostemones*).

Палиноморфологическое изучение тюльпанов из 4 секций подтверждает классификацию рода, предложенную А.И. Введенским, и объединение секций *Spiranthera* и *Leiostemones* (Christenhusz et al., 2013) мы считаем нецелесообразным. Близкородственные виды *Tulipa urumiensis* и *T. tarda* следует рассматривать как самостоятельные виды.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках проекта “Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов” (AAAA-A21-121011290025-2).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Blackmore S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. — *Plant Syst. Evol.* 263: 3–12. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0464-3>
- [Bobrov et al.] Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. 1983. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и одно-

- дольных растений флоры европейской части СССР. Л. 208 с.
- [Botschantzeva] Бочанцева З.П. 1962. Тюльпаны. Ташкент. 408 с.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 172(3): 280–328.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- Cordea M.I., Pop I.D., Bors-Oprișă S., Mihalescu L. 2018. Pollen analysis in some tulip cultivars. – Scientific Papers. Series B, Horticulture, Vol. LXII.  
[https://www.researchgate.net/publication/329714318\\_POLLEN\\_ANALYSIS\\_IN\\_SOME\\_TULIP\\_CULTIVARS](https://www.researchgate.net/publication/329714318_POLLEN_ANALYSIS_IN_SOME_TULIP_CULTIVARS) (доступ: 25.05.2021)
- [Danelia, Kosenko] Дanelия И.М., Косенко В.Н. 1990. Морфология пыльцы кавказских видов *Tulipa* (Liliaceae). – Бот. журн. 75(3): 293–298.
- [Golovko] Головки В.В. 2004. Экологические аспекты аэропалинологии. Новосибирск. 107 с.
- Handa Kumiko, Seiichiro Tsuji, Minoru N. Tamura. 2001. Pollen morphology of Japanese Asparagales and Liliales (Lilianaes) – Jpn. J. Histor. Bot. 9(2): 85–125.
- Kosenko V.N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae. – Grana. 38(1): 20–30.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044672>
- [Kupriuanova] Куприянова Л.А. 1948. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филологии класса). – В кн.: Флора и систематика высших растений. Вып. 7. М. Л. С. 163–262.
- [Kupriuanova, Alyoshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. 171 с.
- Okazaki K., Kurimoto K., Miyajima I., Enami A., Mizuochi H., Matsumoto Y., Ohia H. 2005. Induction of 2n pollen in tulips by arresting the meiotic process with nitrous oxide gas. – Euphytica. 143: 101–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-005-2910-7>
- [Remizova] Ремизова М.В. 2019. Траектории роста пыльцевых трубок в гинееце однодольных. – В кн.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 18(1): 174–175.  
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2019034>
- Furness C.A., Gregory T., Rudall P.J. 2015. Pollen Structure and Diversity in Liliales. – Int. J. Plant Sci. 176(8): 697–723.  
<https://doi.org/10.1086/682211>
- [Tokarev] Токарев П.И. 2002. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. 51 с.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1935. Род *Tulipa* L. – Флора СССР. Л. 4: 246–280.
- Yang Luo, Lu Lu, Alexandra H. Wortley, De Zhu Li, Hong Wang, Stephen Blackmore. 2015. Evolution of Angiosperm Pollen. 3. Monocots. – Ann. Missouri Bot. Gard. 101: 406–455.

## SCULPTURE OF POLLEN GRAIN SURFACE IN SOME *TULIPA* SPECIES (LILIACEAE) IN THE COLLECTION OF THE CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN SB RAS

L. V. Gerasimovich

Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia  
e-mail: gerasimovitch77@mail.ru

The article presents the results of studies of the surface sculpture of pollen sporoderm of 12 species from 4 sections of the genus *Tulipa* L. according to the classification by A.I. Vvedensky in “Flora URSS”. The pollen was examined under a scanning electron microscope. The sporoderm sculpture in the pollen grains is simple, three types being distinguished: tuberculate with tapes (*Leiostemonas*, *Spiranthera*), striated (*Eriostemonas*) and reticulate (*Orithyia*). The aperture is without (*Leiostemonas*) or with operculum (*Spiranthera*, *Eriostemonas*, *Orithyia*). Our study of pollen morphology from 4 sections confirms the classification of the genus by Vvedensky, and we do not consider it appropriate to abolish the section *Spiranthera* as it was done by modern scientists. *Tulipa urumiensis* and *T. tarda*, should be considered as closely related but separate species on the base of our results.

**Keywords:** *Tulipa*, sporoderm, exine sculpture, classification

### ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the project “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods” (number of state registration AAAA-A21-121011290025-2).

### REFERENCES

- Blackmore S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth’s biodiversity. – Plant Syst. Evol. 263: 3–12.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0464-3>
- Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasovich V.F. 1983. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa

- golosemennykh i odnodol'nykh rasteniy flory yevropeyskoy chasti SSSR [Spores of ferns and pollen of gymnosperms and monocotyledons of flora of the European part of the USSR]. Leningrad. 208 p. (In Russ.).
- Botschantzeva Z.P., Verekamp H.Q. 1982. Tulips: taxonomy, morphology, cytology, phytogeography and physiology. Bakelma, Rotterdam. 230 p.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 172(3): 280–328.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- Cordea M.I., Pop I.D., Bors-Oprişa S., Mihalescu L. 2018. Pollen analysis in some tulip cultivars. – Scientific Papers. Series B, Horticulture. Vol. LXII.  
[https://www.researchgate.net/publication/329714318\\_POLLEN\\_ANALYSIS\\_IN\\_SOME\\_TULIP\\_CULTIVARS](https://www.researchgate.net/publication/329714318_POLLEN_ANALYSIS_IN_SOME_TULIP_CULTIVARS) (accessed: 25 May 2021)
- Danelia I.M., Kosenko V.N. 1990. Pollen morphology in Caucasian species of the genus *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. Zhurn. 75(3): 293–298 (In Russ.).
- Golovko V.V. 2004. Ekologicheskiye aspekty aeropalinoologii [Environmental aspects of aeropalinoologii]. Novosibirsk. 107 p. (In Russ.).
- Handa Kumiko, Seiichiro Tsuji, Minoru N. Tamura. 2001. Pollen morphology of Japanese Asparagales and Liliales (Lilianaes) – Jpn. J. Histor. Bot. 9(2): 85–125.
- Kosenko V.N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae – Grana. 38(1): 20–30.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044672>
- Kupriuanova L.A. 1948. Morfologiya pyl'tsy odnodol'nykh rasteniy (materialy k filogenii klassa) [Pollen morphology of monocotyledonous plants (materials for the phylogeny class)]. – In: Flora and taxonomy of higher plants. Ed. 7. Moscow, Leningrad. P. 163–262 (In Russ.).
- Kupriuanova L.A., Alyoshina L.A. 1972. Pollen and spores of plants from the flora of European part of the USSR. Vol. 1. Leningrad. 171 p.
- Okazaki K., Kurimoto K., Miyajima I., Enami A., Mizuochi H., Matsumoto Y., Ohia H. 2005. Induction of 2n pollen in tulips by arresting the meiotic process with nitrous oxide gas. – Euphytica. 143: 101–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-005-2910-7>
- Remizova M.V. 2019. Pollen tube growth in monocot gynoecia. – In: Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii [Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia]. 18(1): 174–175.  
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2019034>
- Rudall P.J. 2015. Pollen Structure and Diversity in Liliales. – Int. J. Plant Sci.  
<https://doi.org/10.1086/682211>
- Tokarev P.I. 2002. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zoren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow. 51 p. (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1935. Genus *Tulipa* L. – Flora of the U.S.S.R. Leningrad, Translated by Dr. N. Landau, 1968. Vol. 4. P. 246–280. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/95464#page/288/mode/1up>
- Yang Luo, Lu Lu, Alexandra H. Wortley, De Zhu Li, Hong Wang, Stephen Blackmore. 2015. Evolution of Angiosperm Pollen. 3. Monocots. – Ann. Missouri Bot. Gard. 101: 406–455.

## ДОПОЛНЕНИЕ К ЛИХЕНОФЛОРЕ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2022 г. И. Н. Урбанавичене<sup>1,\*</sup>, Г. П. Урбанавичюс<sup>2,\*\*</sup><sup>1</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия<sup>2</sup> Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ КНЦ РАН  
Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская обл., 184209, Россия

\*e-mail: urbanavichene@gmail.com

\*\*e-mail: g.urban@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2022 г.

После доработки 08.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

На основе полевых исследований авторов в 2020–2021 гг. приводятся сведения о 78 видах, новых для лихенофлоры Керженского заповедника. Из них, новыми для Нижегородской области являются 65 видов и 4 рода (*Agyrium*, *Allocladium*, *Protoparmelia*, *Toensbergia*). Впервые для России приводится вид *Lecanora densa*. Виды *Gyalecta nigricans*, *Micarea microareolata*, *Protoparmelia oleagina* и *Stigmidium cerinae* – новые для средней полосы европейской части России. В аннотациях представлена информация об экологии и местонахождении; приведены данные о распространении видов новых для России и средней полосы европейской части России.

**Ключевые слова:** *Lecanora densa*, лишайники, новые находки, распространение

**DOI:** 10.31857/S0006813622070109

Керженский заповедник расположен в центральной части Восточно-Европейской равнины, в заволжской части Нижегородской области, на левом берегу р. Керженец. Положение Нижегородского Заволжья в целом и Керженского заповедника в частности в схемах ботанико-географического районирования имеет различную интерпретацию. Мы придерживаемся точки зрения Н.Г. Кадетова, который включает территорию заповедника в подзону подтайги (Kadetov, 2015).

Климат в районе исследований умеренно-континентальный; средняя температура января составляет  $-10.1^{\circ}\text{C}$ , июля  $+18.1^{\circ}\text{C}$ , среднегодовая температура  $+3.6^{\circ}\text{C}$ ; среднегодовое количество осадков около 600–630 мм/год. Рельеф равнинный, с густой сетью малых рек, абсолютные отметки высот над уровнем моря находятся в интервале 77–142 м. Лишайниковые и зеленомошные сосняки в заповеднике распространены на песчаных дюнах. Сфагновые болота приурочены к междюнным понижениям. В долинах малых рек распространены заболоченные черноольховые леса. Небольшие по площади хвойно-широколиственные леса сосредоточены в западной части заповедной территории в долине р. Керженец.

Активное изучение лихенофлоры Нижегородской области началось со второй половины 90-х годов прошлого века. Тогда же были получены

первые сведения о 207 видах лишайников Керженского заповедника. В итоге, к 2001 г. список лихенофлоры Нижегородской области включал около 380 видов (Sharapova, 2001; Presnyakova, 2001; Urbanavichene, Urbanavichus, 2001). Настоящее исследование продолжает реинвентаризацию видового состава лихенофлоры Керженского заповедника, начатую в 2019 г. (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021).

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы образцов лишайников проведены авторами в ходе полевых исследований в мае и июне 2020–2021 гг. на территории Керженского заповедника – преимущественно в бассейне р. Вишня в северной части и в бассейне р. Пугай в южной части; некоторые сборы сделаны в долине р. Керженец. Географические координаты фиксировались с помощью навигатора Garmin GPSmap 62s в системе WGS84 (табл. 1).

Камеральная обработка собранного материала проведена в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Состав лишайниковых веществ изучен методом высокоэффективной тонкослойной хроматографии (НПТЛС) (Agup et al., 1993) в системах А и С. Номенклатура цитируемых таксонов дана согласно последней сводке лишайников и лихено-

**Таблица 1.** Пункты сбора лишайников в Керженском заповеднике**Table 1.** Sites of collecting lichens in the Kerzhenskiy Reserve

№ пункта Site number	Местонахождение Locality	Координаты Coordinates	Дата сбора Collecting date
1	кв. 193, черноольховый лес в пойме руч. Бугровка и сосново-березовый лес вдоль ручья 19rd quarter, Bugrovka brook, floodplain black alder forest, and pine-birch forest along brook	56.43151°N 45.10437°E	12.06.2020
2	кв. 191, сосновый разнотравный лес 191st quarter, herb pine forest	56.43825°N 45.08016°E	12.06.2020
3	кв. 192, молодой березовый лес на месте гари 192nd quarter, young herb birch forest on burnt place	56.43672°N 45.09606°E	12.06.2020
4	кв. 205, пустошь ракитниково-злаковая 205th quarter, broom and grass heathland	56.42300°N 45.04564°E	13.06.2020
5	кв. 165, пойма р. Бол. Черная, смешанный лес с черной ольхой 165th quarter, Bolshaya Chernaya river, floodplain mixed forest with black alder	56.45082°N 45.00162°E	14.06.2020
6	кв. 168/190, молодой березовый лес на гари 168th/190th quarters, young birch forest on burnt place	56.44191°N 45.04867°E	15.06.2020
7	кв. 155, сосново-еловый лес 155th quarter, pine-spruce forest	56.45273°N 44.84061°E	15.06.2020
8	кв. 155, сосново-еловый лес с единичными дубами 155th quarter, pine-spruce forest with sporadic oaks	56.45350°N 44.83786°E	15.06.2020
9	кв. 155, сосново-широколиственный лес 155th quarter, pine-broadleaved forest	56.45515°N 44.82790°E	15.06.2020
10	кв. 178, сосняк лишайниковый 178th quarter, lichen pine forest	56.44369°N 44.85914°E	15.06.2020
11	кв. 195, левый берег р. Черная, усыхающий еловый лес с единичными старыми соснами и дубами 195th quarter, left bank of the Chernaya river, drying spruce forest with sporadic old pines and oaks	56.42596°N 44.87099°E	17.06.2020
12	кв. 178, старица р. Керженец, затопливаемый ильмовый лес с черной ольхой, липой и дубом 178th quarter, oxbow of the Kerzhenets river, floodplain elm forest with black alder, linden and oak	56.44438°N 44.85096°E	18.06.2020
13	кв. 207, устье р. Пугай, широколиственный лес 207th quarter, mouth of the Pugay river, broadleaved forest.	56.38807°N 44.89383°E	19.06.2020
14	кв. 208, берег р. Пугай, смешанный лес 208th quarter, bank of the Pugay river, mixed forest.	56.39163°N 44.89938°E	19.06.2020
15	кв. 179, разновозрастный сосново-еловый лес 179th quarter, diverse-aged pine-spruce forest	56.43879°N 44.86073°E	20.06.2020
16	кв. 178, сосново-березовый лес с осинкой у кордона "Чернозерье" 178th quarter, cordon Chernozerye, mixed pine-birch with forest aspen	56.43497°N 44.85720°E	20.06.2020
17	кв. 129, старовозрастный сосновый лес на краю болота 129th quarter, old-growth pine forest at swamp edge	56.47532°N 44.81942°E	21.06.2020
18	кв. 128/129, сосново-еловый лес 128th/129th quarters, pine-spruce forest	56.47790°N 44.81219°E	21.06.2020
19	кв. 11, черноольховый лес с соснами на правом берегу р. Гремышка 11th quarter, right bank of the Gremyshka brook, floodplain black alder forest with pine	56.58319°N 44.99798°E	05.05.2021
20	кв. 11, молодой порослевый липовый лес с единичными дубами и ивами 11th quarter, young coppice linden forest with sporadic oaks and willows	56.59606°N 44.98426°E	05.05.2021

Таблица 1. Окончание

№ пункта Site number	Местонахождение Locality	Координаты Coordinates	Дата сбора Collecting date
21	кв. 7, старовозрастный сосновый лес на болоте 7th quarter, old-growth swampy pine forest	56.61346°N 45.05575°E	06.05.2021
22	кв. 21 (юго-западный угол)/кв. 32 (северо-западный угол), черноольховый лес на правом берегу р. Вишня 21st (southwest corner)/32nd (northwest corner) quarters, right bank of the Vishnya river, black alder forest	56.56216°N 44.97971°E	07.05.2021
23	кв. 3, черноольховый лес на правом берегу р. Вишня 3rd quarter, right bank of the Vishnya river, black alder forest	56.61293°N 45.00037°E	08.05.2021
24	кв. 37, средневозрастный осинник на краю Редькиного болота 37th quarter, middle-aged aspen forest on the edge of Redkino swamp	56.53838°N 45.06288°E	24.06.2021
25	кв. 60, вторичный смешанный лес 60th quarter, secondary mixed forest	56.53740°N 45.05158°E	24–28.06.2021 1

фильных грибов Фенноскандии (Westberg et al., 2021). Определенные образцы хранятся в лихенологическом гербарии БИН РАН (LE); часть образцов передана в гербарий Керженского заповедника.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате определения коллекции лишайников выявлено 78 видов, ранее не зарегистрированных в лихенофлоре Керженского заповедника. Из них, вид *Lecanora densa* — новый для лихенофлоры России, виды *Gyalecta nigricans*, *Micarea microareolata*, *Protoparmelia oleagina* и *Stigmidium cerinae* — новые для средней полосы европейской части России, 60 видов впервые обнаружены в Нижегородской области. В аннотированном списке для каждого вида указаны местонахождения в соответствии с пунктами сбора, обозначенными выше, и субстрат, на котором вид обитает. Для лихенофильных грибов указаны лишайники-хозяева. Для видов, новых для средней полосы европейской части России, приведены сведения о местонахождениях в пределах европейской части России и некоторых сопредельных регионов. Данные о новом для России виде включают специальные комментарии о его отличительных признаках и распространении в мире. Принятые условные обозначения и сокращения: + — нелихенизированный сапротрофный гриб, \* — нелихенизированный лихенофильный гриб.

### Новый вид для России

*Lecanora densa* (Śliwa et Wetmore) Printzen (рис. 1) — 1: на коре *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. Содержит поромовую кислоту (НРТЛС). *L. densa* был выделен из широко распространенного вида *L. varia* (Hoffm.) Ach. на основе изучения северо-

американских образцов, вначале как подвид *L. varia* subsp. *densa* Śliwa et Wetmore (Śliwa, Wetmore, 2000), но в 2001 г. переведен в ранг вида (Printzen, 2001). Несмотря на некоторое внешнее сходство этих двух таксонов и аналогичный состав лишайниковых метаболитов, *L. densa* имеет существенные отличия: более бледно окрашенные и более мелкие, 0.15–0.37 мм в диам. (против 0.2–0.5 мм у *L. varia*) ареолы таллома, часто с развитым сероватым проталломом; апотеции преимущественно сидячие, со слабо зауженным основанием и ровным, более бледно окрашенным диском; край апотеция тонкий, ровный и менее выпуклый, состоит из одного слоя (у *L. varia* край двухслойный, обычно толстый, неровный и сильно завернутый во внутрь); коровой слой края апотеция тонкий, 5–20 мкм толщ. (против 25–80 мкм у *L. varia*), к основанию апотеция расширяется до 35–65 мкм (против 90–150 мкм у *L. varia*); споры несколько короче и относительно шире, 8–11 × 4.7–5.4 мкм, соотношение длины споры к ее ширине составляет 1.6–1.9 (против 2.1–2.5 у *L. varia*); обитает преимущественно на коре деревьев. Вид изначально был известен только из Северной Америки, но потом обнаружен в Испании, где оказался довольно широко распространенным (Martínez, Aragón, 2004).

### Новые виды для средней полосы европейской части России

*Gyalecta nigricans* Vain. — 5, 9: на коре *Picea abies* (L.) Karst. s.l., *Tilia cordata* Mill., *Alnus glutinosa*. Вторая находка в Европейской России и в Европе в целом. Вид был описан и долгое время известен только из Западной Сибири, но недавно впервые обнаружен в Европе из Ленинградской области (Stepanchikova et al., 2020).



Рис. 1. Апотечии *Lecanora densa* на коре ольхи черной. Шкала: 0.5 мм

Fig. 1. Apothecia of *Lecanora densa* on the bark of *Alnus glutinosa*. Scale bar: 0.5 mm

*Micarea microareolata* Launis, Pykälä et Myllys – 22: на коре и древесине пня *Alnus glutinosa*. Содержит метоксимикареевую кислоту (НРТЛС). В Европейской России вид известен по находкам из Калининградской, Ленинградской и Архангельской областей (Konoreva et al., 2020).

*Protoparmelia oleagina* (Harm.) Coppins – 21: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris* L. В Европейской России вид известен из Мурманской, Ленинградской областей и Республики Коми (Hermansson et al., 2006; Zhdanov, 2011; Kuznetsova et al., 2012). Также вид известен на Северном Кавказе из республик Адыгея и Кабардино-Балкария (Urbanavichus et al., 2020, 2021).

\**Stigmidium cerinae* Cl. Roux et Triebel – 24: на апотечиях *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr. на *Populus tremula* L. В Европейской России вид известен из Мурманской области и Республики Коми (Hermansson et al., 2006; Zhurbenko, 2009). Также вид известен на Северном Кавказе из Краснодарского края (Urbanavichus, Urbanavichene, 2015).

#### Новые виды для Нижегородской области

+*Agyrium rufum* (Pers.) Fr. – 21, 24: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*.

*Agonimia allobata* (Stizenb.) P. James – 8, 12, 13: на *Quercus robur* L., *Tilia cordata*, *Populus tremula*, валеже.

*Allocaticium adaequatum* (Nyl.) M. Prieto et Wedin – 4: на *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woł.) Klásk.

*Arthonia mediella* Nyl. – 16: на *Quercus robur*, *Acer platanoides* L.

*A. patellulata* Nyl. – 24: на *Populus tremula*.

*A. vinosa* Leight. – 17: на коре и древесине *Pinus sylvestris*.

*Bacidina pycnidata* (Czarnota et Coppins) Czarnota et Guz.-Krzem. – 12: на *Ulmus* spp., *Quercus robur*.

*Bryoria glabra* (Motyka) Brodo et D. Hawksw. – 7: на ветвях *Picea abies*.

*Buellia arborea* Coppins et Tønsberg – 19: на *Pinus sylvestris*.

*Caloplaca ahtii* Söchting – 24: на коре *Populus tremula*.

*Carbonicola anthracophila* (Nyl.) Bendiksby et Timdal – 21: на древесине сухостоя.

*Catinaria atropurpurea* (Schaer.) Vězda et Poelt – 19, 25: на *Salix* spp., древесине сухостоя.

+*Chaenothecopsis nana* Tibell – 19: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*.

+*C. vainioana* (Nádv.) Tibell – 9: на древесине сухостоя *Quercus robur*.

*Cladonia bacilliformis* (Nyl.) Sarnth. – 21: на древесине *Pinus sylvestris*.

*C. norvegica* Tønsberg et Holien – 17: на *Betula* spp., древесине пня.

*Cryptodiscus foveolaris* (Rehm) Rehm – 19: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*.

*C. tabularum* Kirschst. – 17: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*.

*Eopyrenula leucoplaca* (Wallr.) R.C. Harris – 22: на *Populus tremula*.

*Fuscidea pusilla* Tønsberg – 1: на *Alnus glutinosa*. Содержит дивариковую кислоту (НРТЛС).

*Gyalecta carneola* (Ach.) Hellb. – 13: на *Padus avium* Mill.

*G. ophiospora* (Lettau) Baloch et Lücking – 11: на *Quercus robur*.

*Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb. – 19: на *Alnus glutinosa*.

*L. hypoptella* (Nyl.) Grumann – 13: на *Populus tremula*.

*L. phaestigma* (Körb.) Almb. – 1, 5: на *Betula* spp., *Alnus glutinosa*, *Pinus sylvestris*.

*L. subcarpineae* Szatala – 1: на *Populus tremula*.

\**Lichenocodium lichenicola* (P. Karst.) Petr. et Syd. – 1: на талломе *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. на стволе *Populus tremula*.

\**L. usneae* (Anzi) D. Hawksw. – 1: на талломе и апотечиях *Melanohalea olivacea* (L.) O. Blanco et al. на *Pinus sylvestris*.

\**Lichenodiplis lecanorae* (Vouaux) Dyko et D. Hawksw. — **1**: на апотециях *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén et Søchting на *Populus tremula*.

*Micarea botryoides* (Nyl.) Coppins — **17**: на древесине *Picea abies*.

*M. laeta* Launis et Myllys — **1, 5**: на коре *Alnus glutinosa*.

*M. nigella* Coppins — **5**: на древесине старого пня.

*M. pusilla* Launis, Malíček et Myllys — **5**: на древесине валежа *Alnus glutinosa*.

*Myriolecis dispersa* (Pers.) Šliwa, X. Zhao et Lumbsch — **15**: на бетонных столбиках.

*Naevia punctiformis* (Ach.) A. Massal. — **1, 4, 13**: на коре *Quercus robur*, *Alnus glutinosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*.

*Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arnold — **1, 5, 14**: на *Alnus glutinosa*. Содержит гирофоровую, леканоровую кислоты и несколько жирных кислот (HPTLC).

*O. bahusiensis* H. Magn. — **14**: на *Tilia cordata*. Содержит гирофоровую кислоту и жирные кислоты муролового комплекса (HPTLC).

*O. microstictoides* Räsänen — **14**: на *Quercus robur*. Содержит вариолярную и лихестериновую кислоты (HPTLC).

*Opographa niveoatra* (Borrer) J.R. Laundon — **17**: на коре *Picea abies*.

*Phaeophyscia pusilloides* (Zahlbr.) Essl. — **1**: на *Populus tremula*.

*Physcia tribacia* (Ach.) Nyl. — **13, 16**: на *Quercus robur*.

*Placynthiella hyporhoda* (Th. Fr.) Coppins et P. James — **1, 3**: на почве.

*Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr. — **17**: на тонкой веточке *Picea abies*.

\**Pronectria erythrinella* (Nyl.) Lowen — **3**: на талломе *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb. на почве.

*Rinodina efflorescens* Malme — **5**: на *Alnus glutinosa*.

*R. griseosoralifera* Coppins — **12, 13, 14, 16**: на *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*, *Padus avium*.

*R. laevigata* (Ach.) Malme — **3, 12, 16, 17**: на *Betula* spp., *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia* L.

+*Sarea resiniae* (Fr.) Kuntze — **7, 17**: на старой смоле на коре *Pinus sylvestris* и *Picea abies*.

+*Sclerococcum microsporum* (Etayo) Ertz et Diederich — **23**: на *Alnus glutinosa*.

*Sclerophora coniophaea* (Norman) Mattsson et Middelb. — **17**: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*.

*Scoliciosporum sarothamni* (Vain.) Vězda — **4, 13, 17**: на веточках раkitника, *Sorbus aucuparia*.

*Steinia geophana* (Nyl.) Stein — **6**: на кирпичач.

\**Taeniolella phaeophysciae* D. Hawksw. — **16**: на талломе *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg на *Populus tremula*.

*Thelidium minutulum* Körb. — **16**: на кирпичач.

*Thelocarpon lichenicola* (Fuckel) Poelt et Hafellner — **10**: на древесине валежа.

\**Tremella phaeophysciae* Diederich et M.S. Christ. — **16**: на талломе *Phaeophyscia ciliata* на *Populus tremula*.

*Thrombium epigaeum* (Pers.) Wallr. — **4**: на почве.

*Toensbergia leucococca* (R. Sant.) Bendiksby et Timdal — **25**: на *Alnus glutinosa*.

*Trapelia placodioides* Coppins et P. James — **6**: на кирпичач.

*Usnea fragilesceus* Nav. ex Lynge — **18**: на ветвях *Picea abies*.

**Виды, ранее известные в Нижегородской области** (Presnyakova, 2001; Sharapova, 2001), **впервые найденные на территории Керженского заповедника:**

*Biatora beckhausii* (Körb.) Tuck. — **21**: на сосне.

*Chaenotheca brachypoda* (Ach.) Tibell — **8**: на старом валеже *Populus tremula*.

\**Chaenothecopsis epithallina* Tibell — **23**: на талломе *Chaenotheca* sp. на древесине сухостоя *Alnus glutinosa*.

*Lecanora albella* (Pers.) Ach. — **11**: на *Quercus robur*.

*Cladonia parasitica* (Hoffm.) Hoffm. — **17**: на древесине валежа *Pinus sylvestris*.

*C. squamosa* Hoffm. — **3**: на почве.

*C. symphyrcarpa* (Flörke) Fr. — **2**: на почве.

*Ochrolechia arborea* (Kreyer) Almb. — **5**: на *Alnus glutinosa*.

*Micarea elachista* (Körb.) Coppins et R. Sant. — **1, 11**: на древесине сухостоя *Pinus sylvestris*, *Betula* spp.

*Scutula circumspecta* (Vain.) Kistenich, Timdal, Bendiksby et S. Ekman — **11, 12, 16**: на коре *Ulmus* spp., *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Padus avium*.

*Scytinium subtile* (Schrud.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin — **20**: на *Salix* spp.

*S. teretiunculum* (Wallr.) Otálora, P.M. Jørg. et Wedin — **8**: на валеже *Populus tremula*.

*Usnea wasmuthii* Räsänen — **1, 12**: на *Betula* spp., *Alnus glutinosa*.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных нами исследований лихенофлора Керженского заповедника пополнена 78 новыми видами, при этом общее разнообразие выявленной лихенофлоры заповедника до-

стигло 371 вида. Для лишенофлоры Нижегородской области впервые выявлено 65 видов и 4 рода (*Agyrium* Fr., *Allocladium* M. Prieto et Wedin, *Protoparmelia* M. Choisy, *Toensbergia* Bendiksby et Tindal) и на настоящий момент насчитывает 542 вида. Впервые для России приводится *Lecanora densa*, известный из Северной Америки и Испании; для средней полосы европейской части России: *Micarea microareolata*, *Protoparmelia oleagina*, *Stigmidium cerinae*, *Gyalecta nigricans* — все эти виды имеют единичные указания для европейской части России и России в целом.

Характерной особенностью лишенофлоры Керженского заповедника является преобладание видового разнообразия представителей эпифитной и эпиксильной эколого-субстратных групп, поскольку основная часть заповедной территории представлена лесными сообществами травянистых типов. Значительное проективное покрытие травянистых растений, а также зелёных мхов в напочвенном покрове заповедника, кроме сосняков-беломошников, ограничивают возможности для распространения напочвенных видов лишайников и их высокого видового разнообразия. Представители эпигейной эколого-субстратной группы на изученных в 2020–2021 гг. лесных участках заповедника заселяют преимущественно экотопы с различными нарушениями напочвенного покрова (старые гари и вырубki, обочины лесных дорог и т.д.). Единичные находки эпилитных видов лишайников связаны только с антропогенным субстратом.

В настоящее время на территории Керженского заповедника зарегистрировано примерно 2/3 известного состава лишенофлоры Нижегородской области, что можно расценивать в качестве значительного вклада в сохра

нение разнообразия лишенофлоры региона в целом. Тем не менее, для более полного раскрытия потенциала биоразнообразия региона, очень важно продолжение работ не только по изучению лишенофлоры Керженского заповедника, но и всей Нижегородской области.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю признательность руководству и сотрудникам заповедника за помощь в организации полевых исследований. Работа выполнена в рамках государственного задания Государственного природного заповедника “Керженский” (№ 1-22-45-2). Работа И.Н. Урбанавичене проведена согласно плановой теме БИН РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. — *Lichenologist*. 25(1): 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- [Hermansson et al.] Херманссон Я.-О., Пыстина Т.Н., Ове-Ларссон Б., Журбенко М.П. 2006. Лишайники и лишенофильные грибы Печеро-Ильчского заповедника. — Флора и фауна заповедников. Вып. 109. М. 79 с.
- [Kadetov] Кадетов Н.Г. 2015. К вопросу о ботанико-географическом положении Нижегородского Заволжья и Керженского заповедника. — В кн.: Труды государственного природного биосферного заповедника “Керженский”. Т. 7. Нижний Новгород. С. 76–96.
- [Konoreva et al.] Конорева Л.А., Чесноков С.В., Королев К.С., Гимельбрант Д.Е. 2020. О группе *Micarea prasina* (Pilocarpaceae) в Калининградской области. — *Новости сист. низш. раст.* 54(2): 429–440. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.429>
- Kuznetsova E.S., Motiejūnaitė J., Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Czarnota P. 2012. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia. III. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 49: 31–37. <https://ojs.utlib.ee/index.php/FCE/article/view/13613>
- Martínez I., Aragón G. 2004. The *Lecanora varia* group in Spain: species with amphithecial cortex. — *Bryologist*. 107(2): 222–230. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2004\)107\[0222:TLVGIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2004)107[0222:TLVGIS]2.0.CO;2)
- [Presnyakova] Преснякова М.Г. 2001. Новые виды лишайников Нижегородской области. — *Новости сист. низш. раст.* 35: 200–202.
- Printzen C. 2001. Corticolous and lignicolous species of *Lecanora* (Lecanoraceae, Lecanorales) with usnic or isousnic acid in the Sonoran Desert Region. — *Bryologist*. 104(3): 382–409. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2001\)104\[0382:CALSOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2001)104[0382:CALSOL]2.0.CO;2)
- [Sharapova] Шарапова М.Г. 2001. К лишенофлоре Нижегородского Заволжья. — *Новости сист. низш. раст.* 34: 206–212.
- Śliwa L., Wetmore C.M. 2000. Notes on the *Lecanora varia* group in North America. — *Bryologist*. 103(3): 475–492. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2000\)103\[0475:NOTLVG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2000)103[0475:NOTLVG]2.0.CO;2)
- Stepanchikova I., Himelbrant D., Kuznetsova E., Motiejūnaitė J., Chesnokov S., Konoreva L., Gagarina L. 2020. The lichens of the northern shore of the Gulf of Finland in the limits of St. Petersburg, Russia — diversity on the edge of the megapolis. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 57: 101–132. <https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.11>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2001. Лишайники Керженского заповедника. — В кн.: Труды государственного природного заповедника “Керженский”. Т. 1. Нижний Новгород. С. 149–171.

- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2021. Дополнения к лихенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской области. — *Новости сист. низш. раст.* 55(1): 195–213. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021551.195>
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2015. Материалы к лихенофлоре заповедника “Утриш”. — *Turczaninowia*. 18(2): 86–95. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.2.9>
- [Urbanavichus et al.] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Вондрак Я., Исмаилов А.Б. 2021. Эпифитные лишайники национального парка “Приэльбрусье” (Северный Кавказ, Россия). — *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. — 6(4): 77–94. <https://doi.org/10.24189/ncr.2021.048>
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). — *Herzogia*. 33(1): 90–138. <https://doi.org/10.13158/heia.33.1.2020.90>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- [Zhdanov] Жданов И.С. 2011. Материалы к лихенофлоре Кандалакшского заповедника (Мурманская область). — *Новости сист. низш. раст.* 45: 168–182.
- Zhurbenko M.P. 2009. Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic. — *Opuscula Philolichenum*. 6: 87–120.

## ADDITION TO THE LICHEN FLORA OF THE KERZHENSKIY RESERVE (NIZHNY NOVGOROD REGION)

I. N. Urbanavichene<sup>a,#</sup> and G. P. Urbanavichus<sup>b,##</sup>

<sup>a</sup> Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

<sup>b</sup> Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre RAS

Akademgorodok, 14a, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia

<sup>#</sup>e-mail: urbanavichene@gmail.com

<sup>##</sup>e-mail: g.urban@mail.ru

78 species new to the lichen flora of the Kerzhenskiy Reserve are recorded based on the authors’ field research in 2020–2021. 65 species are new to the Nizhny Novgorod Region. Among them, *Lecanora densa* is reported for the first time for Russia; 4 species, namely *Gyalecta nigricans*, *Micarea microareolata*, *Protoparmelia oleagina*, and *Stigmidium cerinae*, are new to the Central European Russia. The information about the localities, ecology and distribution of mentioned species is provided.

*Keywords:* *Lecanora densa*, lichens, new findings, distribution

### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out within the framework of the state assignments of the Kerzhenskiy State Nature Reserve (no. 1-22-45-2). The work of I.N. Urbanavichene was carried out within the framework of the State Research Program of the Komarov Botanical Institute of RAS no. 121021600184-6 “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world”.

### REFERENCES

- Arup U., Ekman S., Lindblom L., Mattsson J.-E. 1993. High performance thin layer chromatography (HPTLC), an improved technique for screening lichen substances. — *Lichenologist*. 25(1): 61–71. <https://doi.org/10.1006/lich.1993.1018>
- Hermansson J., Pystina T.N., Ove-Larsson B., Zhurbenko M. 2006. Lishayniki i likhenofil’nyye griby Pechero-Ilychskogo zapovednika. [Lichens and lichenicolous fungi of Pechero-Ilychskiy Reserve]. — *Flora i fauna zapovednikov*. Vyp. 109. Moscow. 79 p. (In Russ.).
- Kadetov N.G. 2015. K voprosu o botaniko-geograficheskom polozhenii Nizhegorodskogo Zavolzh’ya i Kerzhenskogo zapovednika [To the question of the botanical and geographical position of the Nizhny Novgorod Zavolzhye and Kerzhenskiy Reserve]. — In: *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika “Kerzhenskiy”*. Vol. 7. Nizhnii Novgorod. P. 76–96 (In Russ.).
- Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Korolev K.S., Himelbrant D.E. 2020. On the *Micarea prasina* group (Pilocarpaceae) in the Kaliningrad Region. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54(2): 429–440. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.429>
- Kuznetsova E.S., Motiejūnaitė J., Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Czarnota P. 2012. New records of lichens and allied fungi from the Leningrad Region, Russia. III. — *Folia Cryptogamica Estonica*. 49: 31–37. <https://ojs.utlib.ee/index.php/FCE/article/view/13613>
- Martínez I., Aragón G. 2004. The *Lecanora varia* group in Spain: species with amphithecial cortex. — *Bryologist*. 107(2): 222–230. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2004\)107\[0222:TLVGIS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2004)107[0222:TLVGIS]2.0.CO;2)

- Presnyakova M.G. 2001. New lichen species of the Nizhnii Novgorod Region. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 35: 200–202 (In Russ.).
- Sharapova M.G. 2001. To lichen flora of the Nizhegorodskoe Zavolzh'e. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 34: 206–212 (In Russ.).
- Printzen C. 2001 Corticolous and lignicolous species of *Lecanora* (Lecanoraceae, Lecanorales) with usnic or isousnic acid in the Sonoran Desert Region. — *Bryologist.* 104(3): 382–409.  
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2001\)104\[0382:CAL SOL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2001)104[0382:CAL SOL]2.0.CO;2)
- Śliwa L., Wetmore C.M. 2000 Notes on the *Lecanora varia* group in North America. — *Bryologist.* 103(3): 475–492.  
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2000\)103\[0475:NOTLVG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2000)103[0475:NOTLVG]2.0.CO;2)
- Stepanchikova I., Himelbrant D., Kuznetsova E., Motiejūnaitė J., Chesnokov S., Konoreva L., Gagarina L. 2020. The lichens of the northern shore of the Gulf of Finland in the limits of St. Petersburg, Russia – diversity on the edge of the megapolis. — *Folia Cryptogamica Estonica.* 57: 101–132.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.11>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2001. Lishayniki Kerzhenskogo zapovednika [Lichens of the Kerzhenskiy Reserve]. — In: *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kerzhenskiy"*. Vol. 1. Nizhnii Novgorod. P. 149–171 (In Russ.).
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kerzhensky Nature Reserve and Nizhny Novgorod Region. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 55(1): 195–213 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021551.195>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2015. A contribution to the lichen flora of Utrish Nature Reserve. — *Turczaninowia.* 18(2): 86–95 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.2.9>
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N., Vondrák J., Ismailov A.B. 2021. Epiphytic lichen biota of Prielbrusie National Park (Northern Caucasus, Russia). — *Nature Conservation Research.* 6(4): 77–94 (In Russ.).  
<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2021.048>
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. 2020. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). — *Herzogia.* 33(1): 90–138.  
<https://doi.org/10.13158/heia.33.1.2020.90>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.
- Zhdanov I.S. 2011. Contributions to the lichen flora of Kandalaksha Nature Reserve (Murmansk Region). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 45: 168–182 (In Russ.).
- Zhurbenko M.P. 2009. Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic. — *Opuscula Philolichenum.* 6: 87–120.

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ALCHEMILLA* (ROSACEAE)  
ДЛЯ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ© 2022 г. А. В. Чкалов<sup>1,\*</sup>, Е. В. Письмаркина<sup>2,\*\*</sup>, А. Г. Быструшкин<sup>3,\*\*\*</sup><sup>1</sup> Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского  
пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950, Россия<sup>2</sup> Ботанический сад УрО РАН  
ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия<sup>3</sup> Курганский государственный университет  
ул. Советская, 63, стр. 4, Курган, 640020, Россия

\*e-mail: biofor@yandex.ru

\*\*e-mail: elena\_pismar79@mail.ru

\*\*\*e-mail: manripuner@rambler.ru

Поступила в редакцию 15.03.2022 г.

После доработки 10.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Статья содержит сведения о находках в Челябинской области 6 новых для флоры региона видов рода *Alchemilla*: *A. auriculata*, *A. filicaulis*, *A. nemoralis*, *A. oxyodonta*, *A. schmakovii*, *A. stellaris*. Из них *A. nemoralis* указывалась прежде на основе ошибочно определенных образцов.

**Ключевые слова:** апомиктические виды, манжетка, национальный парк “Таганай”, флористические находки, *Alchemilla* L.

DOI: 10.31857/S000681362207002X

Одним из многовидовых родов цветковых растений во флоре России является род *Alchemilla* L. (Rosaceae). Инвентаризация видов этого рода в региональных флорах всегда вызывает трудности. Это и распознавание видов “в поле”, и подготовка пригодного для определения гербария, и собственно идентификация образцов.

В новейшей флористической сводке по Челябинской области содержится информация о нахождении в регионе 43 видов рода *Alchemilla* L. (манжетка) (Kulikov, 2010). К настоящему времени, с учетом наших ранее опубликованных данных (Chkalov et al., 2019b, 2021), род *Alchemilla* в Челябинской области насчитывает 51 вид. Данное сообщение посвящено новым находкам видов этого рода в национальном парке “Таганай”, сделанным в 2019 г. и, частично, в 2017–2018 гг.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Национальный парк “Таганай” занимает территорию к северу от зоны застройки города Златоуст и небольшую часть Кусинского района Челябинской области. Общая площадь составляет 56,4 тыс. га. Образован в 1991 г. Рельеф национального парка представляет собой систему меридионально расположенных хребтов. Наивыс-

шая точка (1178 м над у. м.) находится на г. Круглица. Основная территория национального парка “Таганай” располагается в поясе темнохвойных лесов и гольцовом поясе гор Южного Урала. В юго-восточной части парка господствуют сосновые, лиственнично-сосновые, липово-сосновые, сосново-березовые леса (Kolesnikov, 1961, 1964).

Полевые исследования проводились традиционным маршрутным методом с гербаризацией растений (Shcherbakov, Mayorov, 2006). Все сборы сделаны Е.В. Письмаркиной и А.Г. Быструшкиным, определены А.В. Чкаловым. Гербарные образцы переданы в Гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Гербарные коллекции, упомянутые в статье, обозначены их акронимами: MW – Гербарий им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова; NNSU – Гербарий Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского; PERM – Гербарий Пермского государственного университета; SVER – Гербарий Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург); UFA – Гербарий Института биологии Уфимского научного центра РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Alchemilla auriculata* Juz.: 1) “поляна в хвойно-мелколиственном лесу на берегу р. Большая Тесьма, недалеко от “Нижней тропы”. 55°14'10.450" с.ш., 59°45'40.165" в.д. 1 VII 2019”; 2) “туристический приют “Таганай”, открытый участок между домиками. 55°18'7.081" с.ш., 59°51'29.261" в.д. 20 VI 2018”; 3) “западный склон хребта Средний Таганай, на высоте около 700 м н. у. м., верхняя граница таежного пояса, по краю курумника. 55°15'37.822" с.ш., 59°49'11.219" в.д. 4 VI 2019”. — Вид описан как эндемик Северного Урала (Республика Коми) (Tikhomirov, 2001). К настоящему времени он обнаружен в качестве заносного в Финляндии и Карелии (Piirainen, Piirainen, 2017) и характерен для всех более южных макрорегионов Урала, преимущественно для высокогорных поясов: отмечен как редкий в Свердловской области (Chkalov et al., 2019c; Knyazev et al., 2019) и Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019), а также — на западном Алтае (Chkalov, Pakina, 2019). В SVER хранятся сборы этого вида из Челябинской области: “г. Малый Ирмель. 5 VII 1984. В.П. Коробейникова”, SVER598284-598285; “оз. Зюраткуль. 31 V 1997. П.В. Куликов” SVER532718. Но они выявлены нами после проведенной ревизии.

*Alchemilla filicaulis* Buser (*A. fokinii* Juz.): 1) “окрестности пос. Магнитка Кусинского р-на, разреженный березово-сосновый лес на левом берегу р. Куся. 55°21'25.834" с.ш., 59°42'58.244" в.д. 4 VII 2019”; 2) “окрестности г. Златоуст, луг на склоне правого берега р. Малая Тесьма около Тесьминского водохранилища, около уреза воды. 55°11'16.094" с.ш., 59°45'0.853" в.д. 1 VII 2019”. — Европейский вид с основной частью ареала в Атлантической, Центральной, в меньшей степени — в Северной Европе. Как заносный известен в северо-восточной Америке (Atlas..., 2007). В Восточной Европе обнаруживался лишь спорадически, длительное время — только в западных и центральных регионах Европейской России (Tikhomirov, 2001). К настоящему времени выявлены единичные местонахождения в Нижегородской обл. и Республике Марий Эл (Chkalov et al., 2019a), в Удмуртии (Baranova, Glazunova, 2006), материалы из Кировской обл. послужили когда-то для описания *A. fokinii* (Tikhomirov, 2001). Пока нет достоверных данных об обнаружении этого вида в Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019). Равно как и местонахождения в Свердловской области (Chkalov et al., 2019c; Knyazev et al., 2019), мы склонны считать указанные находки заносными по происхождению.

*Alchemilla nemoralis* Alechin: “3 км к северо-востоку от пос. Магнитка Кусинского района, в направлении с. Александровка, сырой березово-пихтовый лес в правобережной пойме р. Куся. 55°24'32.094" с.ш., 59°45'29.513" в.д. 2 VII 2019”. —

Восточноевропейский вид, тяготеющий к зоне лесостепи, где произрастает чаще всего по переувлажненным местообитаниям (сырые днища балок, выходы ключей, ольшаники, влажные нитрофильные опушки). Указывался из трёх местонахождений: около оз. Зюраткуль, в окрестностях пос. Александровка по р. Юрюзань и в Ильменском заповеднике (Kulikov, 2010), однако соответствующие гербарные образцы были нами перепределены (как *A. sarmatica* Juz., *A. auriculata* Juz., *A. atrifolia* Zämelis и др.). В связи с этим цитированное местонахождение является первым документально подтвержденным указанием вида для области и восточного макросклона Урала в целом. Очень редкий вид на Урале, находящийся на восточной границе ареала, прежде обнаруженный только близ ж.-д. ст. Алебастрово в Пермском крае (PERM; Chkalov, Pakina, 2019). Близкий вид — *A. rigescens* Juz. — отличается голыми на верхних междоузлиях стеблями, коническими гипантиями с заостренным основанием, опушенными чашелистиками, и прикорневыми листьями, которые часто оголяются на нижней поверхности, в то время как *A. nemoralis* имеет опушенные доверху стебли, колокольчатые гипантии, голые чашелистики и равномерно густо опушенные листья.

*Alchemilla oxyodonta* (Buser) C.G. Westerl.: 1) “окрестности пос. Александровка Кусинского района, западный склон хребта Юрма (координаты вершины 55°28'51.254" с.ш., 59°59'20.191" в.д.), между высотами 500 и 700 м н. у. м., в хвойно-широколиственном лесу. 3 VII 2019”; 2) “3 км к северо-востоку от пос. Магнитка Кусинского района, в направлении с. Александровка, сырой березово-пихтовый лес в правобережной пойме р. Куся. 55°24'32.094" с.ш., 59°45'29.513" в.д. 2 VII 2019”; 3) “окрестности г. Златоуст, луг на склоне правого берега р. Малая Тесьма около Тесьминского водохранилища. 55°11'16.094" с.ш., 59°45'0.853" в.д. 1 VII 2019”. — Вид, известный прежде только как североευропейский, описанный из Швеции (Juzepczuk, 1959; Tikhomirov, 2001; Atlas..., 2007). Имея в распоряжении многочисленные образцы этого вида с территории Урала (из Республики Башкортостан — UFA, Свердловской области — Висимский заповедник [NNSU]), мы можем заключить, что по аналогии с близкородственными видами (*A. murbeckiana* Buser, *A. samuelssonii* Rothm. ex S.E. Fröhner, *A. glomerulans* Buser), распространенными, наряду с Северной Европой и севером европейской части России, в высокогорьях Урала и даже Алтая, мы можем охарактеризовать данный вид как гипоаркто-альпийский восточноевропейско-уральский. Известны сборы этого вида из Чувашии (заносное местонахождение в полосе отчуждения автомобильной трассы) (Chkalov, Gafurova, 2021) и Владимирской области: MW0560477, MW0560478 (в том числе, в по-

лосе отчуждения железной дороги) (Seregin, 2021). От наиболее близкого вида — *A. baltica* Sam. ex Juz., — отличается короткими лопастями, дуго-видными у нижних и средних листьев, полукруглыми или почти трапециевидными у верхних (с закругленной верхушкой); крупными длинными листочками подчасия, порою сходными с каше-листиками; листьями, неравномерно распределенными по стеблю, более тесно собранными в его верхней половине.

*Alchemilla schmakovii* Czkalov: “3 км к северо-востоку от пос. Магнитка Кусинского района, в направлении с. Александровка, сырой березово-пихтовый лес в правобережной пойме р. Куса. 55°24'32.094" с.ш., 59°45'29.513" в.д. 2 VII 2019”. — Восточноевропейско-уральский вид, тяготеющий на равнине к подзоне смешанных лесов, первоначально описанный из Среднего Поволжья (Chkalov, 2015), в скором времени, однако, зарегистрированный на Урале: в Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019), Свердловской области (Chkalov et al., 2019с; Кныазев et al., 2019) и в Республике Башкортостан (Pakina, Chkalov, 2017).

*Alchemilla stellaris* Juz.: 1) “окрестности г. Златоуст, луг на склоне правого берега р. Малая Тесьма около Тесьминского водохранилища. 55°11'16.094" с.ш., 59°45'0.853" в.д. 1 VII 2019”; 2) “окрестности пос. Магнитка, железная дорога, полотно. 55°21'30.038" с.ш., 59°42'46.332" в.д. 4 VIII 2019”. — Восточно-европейский бореальный вид, ранее известный преимущественно с северо-запада Европейской России. К настоящему времени стало понятно, что ареал вида охватывает среднюю полосу европейской части России (Mayevskiy, 2014), а также Средний и Южный Урал: Пермский край (Chkalov, Pakina, 2019), Свердловская область (Chkalov et al., 2019с; Кныазев et al., 2019) и Республику Башкортостан (Pakina, Chkalov, 2017; Chkalov, Pakina, 2018).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенной нами инвентаризации в настоящее время в национальном парке “Таганай” известно 43 вида рода *Alchemilla* L., в том числе 14 видов, не указанных ранее для Челябинской области (Chkalov et al., 2019b, 2021). Таким образом, по данным наших полевых исследований, род *Alchemilla* в Челябинской области насчитывает не менее 57 видов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН “Ботанический сад УрО РАН” и при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00183. Благодарим руководство и сотрудников национального парка “Таганай”, в особенности Э.Г. Новоселову и М.С. Середу, а также

П.А. Слепухина (Институт органического синтеза им. И.Я. Постовского УрО РАН) за помощь в организации полевых исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Atlas Florae Europaeae. 2007. Vol. 14. Helsinki. 200 p.
- [Baranova, Glazunova] Баранова О.Г., Глазунова К.П. 2006. Новые и редкие виды рода манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) флоры Удмуртии. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 111(3): 65–67.
- Chkalov A.V. 2015. *Alchemilla schmakovii* sp. nov. from eastern Europe. — Nordic Journal of Botany. 33(5): 518–521. <https://doi.org/10.1111/njb.00804>
- [Chkalov et al.] Чкалов А.В., Аверкиев Д.Д., Воротников В.П. 2019а. Род манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) во флорах Нижегородской области и Республики Марий Эл. — Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 3: 264–279. <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-3-264-279>
- [Chkalov et al.] Чкалов А.В., Письмаркина Е.В., Быструшкин А.Г. 2019b. Находки новых и редких видов *Alchemilla* L. (Rosaceae) на Южном Урале (Челябинская область). — Бот. журн. 104(9): 1483–1488. <https://doi.org/10.1134/S0006813619090059>
- [Chkalov et al.] Чкалов А.В., Письмаркина Е.В., Быструшкин А.Г. 2021. Новые находки некоторых видов *Alchemilla* L. (Rosaceae) на Южном Урале (Челябинская область). — Бот. журн. 106(11): 1123–1126. <https://doi.org/10.31857/S0006813621110028>
- [Chkalov et al.] Чкалов А.В., Третьякова А.С., Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пакина Д.В. 2019с. Род *Alchemilla* L. во флоре Свердловской области. — Turczaninowia. 22(4): 172–209. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17>
- [Chkalov, Gafurova] Чкалов А.В., Гафурова М.М. 2021. Род манжетка (*Alchemilla* L., Rosaceae) во флоре Чувашии. — Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 21(4): 421–433. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-4-421-433>
- [Chkalov, Pakina] Чкалов А.В., Пакина Д.В. 2018. Находки новых и редких видов рода *Alchemilla* L. (Rosaceae) в Республике Башкортостан. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 123(3): 80–82.
- [Chkalov, Pakina] Чкалов А.В., Пакина Д.В. 2019. Род *Alchemilla* L. (Rosaceae) во флоре Пермского края. — Turczaninowia. 22(1): 77–110. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.9>
- [Juzepczuk] Юзепчук С.В. 1959. Манжетка — *Alchemilla* L. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. IV. М.; Л. С. 92–111.
- [Кныазев et al.] Князев М.С., Чкалов А.В., Третьякова А.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пакина Д.В., Куликов П.В. 2019. Конспект флоры Свердловской области. Часть V: Двудольные растения (Rosaceae). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 13(4): 305–352. <https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10056>

- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1961. Лесорастительные условия и лесохозяйственное районирование Челябинской области. — В кн.: Тр. Ин-та биологии УФАИ СССР. 1961. Вып. 26. С. 3–44.
- [Kolesnikov] Колесников Б.П. 1964. Растительность. — В кн.: Природа Челябинской области. Челябинск. С. 135–158.
- [Kulikov] Куликов П.В. 2010. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург. 969 с.
- [Maevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 635 с.
- [Pakina, Chkalov] Пакина Д.В., Чкалов А.В. 2017. Встречаемость и инвазионная активность видов рода *Alchemilla* L. Южно-Уральского заповедника (Республика Башкортостан). — В кн.: Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. Тверь. С. 296–298.
- Piirainen M., Piirainen P. 2017. Korvakepoimulehti: vanhoja tietoja ja uusi löytö. — *Lutukka*. 33(3): 85–88.
- [Seregin] Серегин А.П. (ред.). 2021. Депозитарий живых систем “Ноев Ковчег” (направление “Растения”). <https://plant.depo.msu.ru/>
- [Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 2001. Манжетка — *Alchemilla* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 470–531.
- [Schcherbakov, Mayorov] Щербаков А.В., Майоров С.Р. 2006. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела: Методические рекомендации. М. 50 с.

## SPECIES OF THE GENUS *ALCHEMILLA* (ROSACEAE) NEW FOR CHELYABINSK REGION

A. V. Chkalov<sup>a,#</sup>, E. V. Pismarkina<sup>b,##</sup>, and A. G. Bystrushkin<sup>c,###</sup>

<sup>a</sup> *Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod*  
Gagarina Ave., 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia

<sup>b</sup> *Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden*  
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144, Russia

<sup>c</sup> *Kurgan State University*  
Sovetskaya Str., 63, Bld. 4, Kurgan, 640020, Russia

<sup>#</sup> *e-mail: biofor@yandex.ru*

<sup>##</sup> *e-mail: elena\_pismar79@mail.ru*

<sup>###</sup> *e-mail: manpupuner@rambler.ru*

The data on the new records of six *Alchemilla* species new for the Chelyabinsk Region are presented. *Alchemilla auriculata*, *A. filicaulis*, *A. nemoralis*, *A. oxyodonta*, *A. schmakovii*, *A. stellaris* were revealed in the region for the first time. One of them, *A. nemoralis*, was earlier noted for the region based on erroneously identified specimens.

*Keywords:* apomictic species, floristic records, lady's mantle, “Taganay” National Park

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Federal State Budgetary Institution “Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences”, with the support from the Russian Foundation for Basic Research, grant No. 20-04-00183. We thank the staff of the “Taganay” National Park, especially E.G. Novosyolova and M.S. Sereda, and also P.A. Slepukhin (I.Ya. Postovsky Institute of Organic Synthesis of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) for help in arrangement of field research.

### REFERENCES

- Atlas Florae Europaeae. 2007. Vol. 14. Helsinki. 200 p.
- Baranova O.G., Glazunova K.P. 2006. New and rare species of the genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) for Udmurtia. — *Byull. Mosk. obshch. isp. prir. otd. biol.* 111(3): 65–67 (In Russ.).
- Chkalov A.V. 2015. *Alchemilla schmakovii* sp. nov. from eastern Europe. — *Nordic Journal of Botany*. 33(5): 518–521. <https://doi.org/10.1111/njb.00804>
- Chkalov A.V., Averkiev D.D., Vorotnikov V.P. 2019a. Genus *Alchemilla* L., Rosaceae in the floras of Nizhny Novgorod Region and Republic of Mari El. — *Bulletin of Perm University. Biology*. 3: 264–279 (In Russ.). <http://doi.org/10.17072/1994-9952-2019-3-264-279>
- Chkalov A.V., Pismarkina E.V., Bystrushkin A.G. 2019b. Records of new and rare species of *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Southern Urals (Chelyabinsk region). — *Bot. Zhurn.* 104(9): 1483–1488 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619090059>
- Chkalov A.V., Pismarkina E.V., Bystrushkin A.G. 2021. New records of *Alchemilla* L. species (Rosaceae) in the Southern Urals (Chelyabinsk region). — *Bot. Zhurn.* 106(11): 1123–1126 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621110028>
- Chkalov A.V., Tretyakova A.S., Knyazev M.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Pakina D.V. 2019c. The genus *Alchemilla* L. in the flora of Sverdlovsk Re-

- gion. — Turczaninowia. 22(4): 172–209 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17>
- Chkalov A.V., Gafurova M.M. 2021. The Genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Flora of Chuvashia. — *Izvestiya of Saratov University. Chemistry. Biology. Ecology*. 21(4): 421–433 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-4-421-433>
- Chkalov A.V., Pakina D.V. 2018. Records of new and rare species of *Alchemilla* L. (Rosaceae) in Republic of Bashkortostan. — *Byull. Mosk. obshch. isp. priir. otd. biol.* 123(3): 80–82 (In Russ.).
- Chkalov A.V., Pakina D.V. 2019. The genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Perm Territory flora. — *Turczaninowia*. 22(1): 77–110 (In Russ.).  
<http://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.9>
- Juzepczuk S.V. 1959. Manzhетка [Lady's mantle] — *Alchemilla* L. — In: *Flora Murmanskoy oblasti* [Flora of Murmansk Region]. Iss. IV. Moscow; Leningrad. P. 92–111 (In Russ.).
- Knyazev M.S., Chkalov A.V., Tretyakova A.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Pakina D.V., Kulikov P.V. 2019a. Annotated checklist of the flora of Sverdlovsk Region. Part V: Dicotyledonous plants (Rosaceae). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 13(4): 305–352 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.24411/2072-8816-2019-10056>
- Kolesnikov B.P. 1961. Oчерk rastitelnosti Chelyabinskoy oblasti v svyazi s ee geobotanicheskim rayonirovaniyem [Survey of the vegetation of Chelyabinsk Region in connection with its geobotanical zoning]. — In: *Flora i lesnaya rastitel'nost' Il'menskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika im. V.I. Lenina: trudy Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika*. Vyp. 8. Sverdlovsk. P. 105–129 (In Russ.).
- Kolesnikov B.P. 1964. Rastitelnost' Chelyabinskoy oblasti [Vegetation of the Chelyabinsk Region]. — In: *Priroda Chelyabinskoy oblasti*. Chelyabinsk. P. 135–158 (In Russ.).
- Kulikov P.V. 2010. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti [Key to vascular plants of the Chelyabinsk Region]. Yekaterinburg. 969 p. (In Russ.).
- Mayevskiy P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii [Flora of the middle part of the European Russia]. 11th ed. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Pakina D.V., Chkalov A.V. 2017. Vstrechayemost' i invazionnaya aktivnost' vidov roda *Alchemilla* L. Yuzhno-Ural'skogo zapovednika (Respublika Bashkortostan) [An occurrence and invasive activity of *Alchemilla*-species in the Yuzhno-Uralski Reserve (Bashkortostan)]. — In: *Bioraznoobraziye: podkhody k izucheniyu i sokhraneniyu*. Tver. P. 296–298 (In Russ.).
- Piirainen M., Piirainen P. 2017. Korvakepoimulehti: vanhoja tietoja ja uusi löytö. — *Lutukka*. 33(3): 85–88.
- Seregin A.P. (ed.) 2021. Depository Life Systems.  
<https://plant.depo.msu.ru/>
- Shcherbakov A.V., Mayorov, S.R. 2006. Inventarizatsiya flory i osnovy gerbarnogo dela. Metodicheskie rekomendatsii [Inventarisation of a flora and basis of herbarium: methodical recommendations]. Moscow. 50 p. (In Russ.).
- Tikhomirov V.N. 2001. *Alchemilla* L. — In: *Flora Vostochnoy Evropy* [Flora of the Eastern Europe]. Vol. 10. St. Petersburg. P. 470–531 (In Russ.).

## *CORYDALIS CAVA* (FUMARIACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Е. А. Шуйская<sup>1,\*</sup>, Г. Ю. Конечная<sup>2,\*\*</sup>, А. П. Кораблёв<sup>2</sup>, В. П. Волков<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник  
пос. Заповедный, Нелидовский городской округ, Тверская обл., 172521, Россия

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

\*e-mail: phenologyarussia@gmail.com

\*\*e-mail: GKonechnaya@binran.ru

Поступила в редакцию 12.04.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

В статье приведена информация о находках хохлатки полой *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Körte в Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике и в его охранной зоне. Этот вид является новым для флоры всей Тверской области. Дублиеты гербарных образцов переданы в Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (LE).

**Ключевые слова:** *Corydalis cava*, новый вид, Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская область

**DOI:** 10.31857/S0006813622070092

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (далее заповедник) расположен в Тверской области (56°26'–56°31' с.ш.; 32°29'–33°29' в.д.). Общая площадь заповедника составляет 185776 гектаров. Флора заповедника изучалась многими исследователями (Flerov, 1935; Trofimov, 1940, 1950; Minyaev, Konechnaya, 1976; Kuraeva, Minaeva, 1998; Konechnaya, 2012; Pukinskaya, 2009, 2017). В настоящее время на территории заповедника известно 592 вида сосудистых растений, 247 видов мохообразных, 401 вид лишайников, 115 видов водорослей, 925 видов грибов.

В 2019 г. при инвентаризации гербарных сборов в фонде заповедника было обнаружено три листа *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Körte, собранных А.Н. Наумовым в 1980 г. в ельнике неморальном на границе 90–91 кварталов (просека 1–2 кварталов Нелидовского леспромхоза) (рис. 1). Согласно последнему лесоустройству территории в 2005 г. — это просека 104–105 кварталов заповедника. В списке видов Центрально-Лесного заповедника, изданном в 2012 г., *C. cava* отсутствовал (Konechnaya, 2012). Не указан он и во флоре средней полосы европейской части России (Mayevskiy, 2014). *Corydalis cava* — новый вид не только для заповедника, но и для флоры Тверской области.

По всему заповеднику, в том числе и его охранной зоне, по обочинам дорог, в кустарниках, вдоль ручьев и рек обычно встречается *Corydalis solida* (L.) DC. Морфологические различия двух видов *Corydalis* четко выражены: *C. cava* более крупное растение, чем *C. solida*, имеет цельные сизые или бледно-фиолетовые прицветники яйцевидной формы, цветки могут быть розовыми, лиловыми и нередко белыми, в то время, как у *C. solida* прицветники обратнойяйцевидные и надрезаны на верхушке, цветки лиловые или розовые.

По нашей просьбе в мае 2020 г. госинспектор С.Н. Степанов при осмотре территории собрал образцы *Corydalis* в указанном месте, среди которых оказался *C. cava* в генеративном состоянии (массовое цветение, 8 V 2020). Венчик цветков был лилового цвета. Таким образом, местонахождение подтверждено свежими гербарными сборами:

1. Центрально-Лесной заповедник, южное участковое лесничество, просека 104–105 кв., елово-широколиственный лес, на склоне, 56°44'62" с.ш., 32°89'77" в.д. 8 V 2020, № 498, С.Н. Степанов (LE, Гербарий заповедника).  
2. Там же, 56°44'58" с.ш., 32°89'76" в.д., № 499 (LE, Гербарий заповедника).

В конце мая 2020 г. в месте, где произрастает *C. cava*, были выполнены геоботанические описа-

С.Ш

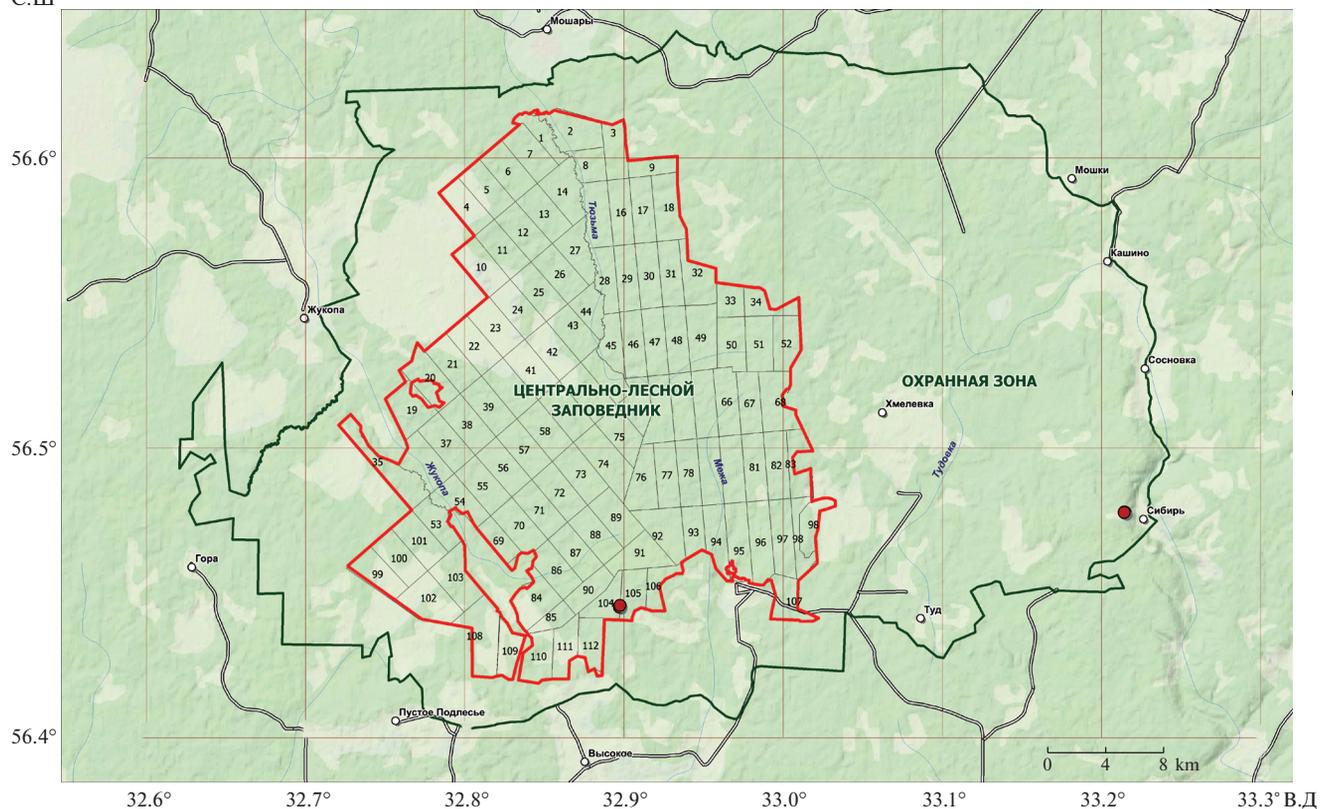


Рис. 1. Карта местонахождений (красные кружки) *Corydalis cava*.

Красная линия – границы Центрально-Лесного заповедника, зеленая линия – границы охранный зоны.

Fig. 1. Map of *Corydalis cava* localities (red circles).

Red line – borders of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve, green line – border of conservation zone.

ния лесных сообществ по стандартной методике (Polevaya geobotanica, 1964; Ipatov, Mirin, 2008) на двух пробных площадях  $400 \text{ m}^2$  ( $20 \times 20 \text{ m}$ ). Приводятся следующие характеристики: географические координаты местоположения пробных площадей, положение участка в рельефе, глазомерная оценка сквозистости и сомкнутости древесного полога, сплошной пересчет деревьев всех ярусов и таксационная характеристика древостоя (высота и диаметр стволов каждого вида), оценка сомкнутости по видам подлеска в целом для пробной площади, описание травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на 20 учетных метровых площадках, заложенных регулярно по всей пробной площади. Для определения возраста деревьев произведено выборочное бурение разных видов деревьев хорошей жизнеспособности на уровне груди (1.30 м).

Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии с международной таксономической базой данных Plants of the World Online (POWO) (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>). Названия мхов – по GBIF Backbone Taxonomy (GBIF, 2019).

В елово-широколиственном лесу на участке с координатами  $56^{\circ}44'62''$  с.ш.,  $32^{\circ}89'77''$  в.д. у поваленных деревьев *Ulmus glabra* Huds. и *Acer platanoides* L. на площади  $1 \times 2 \text{ m}$  произрастают 19 особей *Corydalis cava*: 10 – в вегетативном состоянии, 9 в генеративном – цветущие и плодоносящие растения. На расстоянии 18 метров от этой группы растений ( $56^{\circ}44'60''$  с.ш.,  $32^{\circ}89'77''$  в.д.) рядом с растущим деревом *Acer platanoides* (диаметр 56 см, высота 26 м, возраст 90 лет) на площади  $1 \times 1.5 \text{ m}$  произрастает вторая группа растений *C. cava*, состоящая из 16 особей, из них 12 генеративных и 4 вегетативных.

Рассматриваемый участок леса расположен на пологом склоне южной экспозиции. В древесном ярусе два подъяруса, сквозистость 40%. Несомкнутый первый подъярус (высота 24–30 м) сложен деревьями *Picea abies* (L.) H. Karst. и *Acer platanoides*, единичными деревьями *Tilia cordata* Mill. и *Betula pubescens* Ehrh. Возраст деревьев *Picea abies* – 80–90 лет, *Acer platanoides* – 80 лет, *Tilia cordata* – 48 лет. Диаметр *Picea abies* 39–54 см, *Acer platanoides* 32–56 см, *Tilia cordata* 18–22 см. Второй подъярус (6–10 м) сложен *Ulmus glabra* и

*Sorbus aucuparia* L. В подросте присутствуют *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*. В хорошо развитом подлеске доминирует *Corylus avellana* L., также присутствуют *Prunus padus* L., *Lonicera xylosteum* L., *Rubus idaeus* L.

Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 97%. Видовая насыщенность на пробную площадь 34 вида. Доминируют неморальные виды (*Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Galium odoratum* (L.) Scop.) и виды высокотравья (*Aconitum septentrionale* Koelle, *Urtica dioica* L., *Dryopteris expansa* (C.Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth). Мохово-лишайниковый покров не развит, единично присутствуют *Cirriphyllum piliferum* Grout и *Brachythecium rutabulum* W.P. Schimper, на валеже встречен *Dicranum scoparium* Hedwig. На некоторых деревьях *Acer platanoides* (старше 70 лет) развит мох *Neckera pennata* Hedw., единично на дереве *Ulmus glabra* встречен редкий вид лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., занесенный в Красную книгу РФ (Красная..., 2008). В сообществе хорошо выражен микрорельеф ветровального происхождения (упавшие деревья *Ulmus glabra*).

Во втором местонахождении в заповеднике (56°44'58" с.ш., 32°89'76" в.д.) в 100 метрах от описанного выше, на площади 8 × 5 м произрастают 167 особей *C. cava*, 78 из которых находятся в вегетативном, 89 – в генеративном состоянии. Древоустой двухъярусный, сквозистость 30%. Первый подъярус (15–30 м) образован *Tilia cordata* с *Picea abies* и единичными *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth, *Ulmus glabra*. В состав второго подъяруса (8–14 м) входят *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*. Возраст *Picea abies* верхнего яруса 89 лет. В подросте доминируют *Ulmus glabra* и *Acer platanoides*, единично представлены *Tilia cordata*, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia* и *Fraxinus excelsior* L. Подлесок из *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus*, *Prunus padus* развит слабо. Для сообщества характерны окна с валежом деревьев *Tilia cordata*. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 80%, видовая насыщенность 36 видов. Ярус образован неморальными травами (*Anemonoides nemorosa*, *A. ranunculoides* (L.) Holub, *Pulmonaria obscura*, *Lamium galeobdolon*, *Galium odoratum*, *Hepatica nobilis* Schreb., *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea* L.) и высокотравьем *Aconitum septentrionale*. Моховой покров не развит, присутствуют *Plagiomnium cuspidatum* T. Koronen, *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen, *Cirriphyllum piliferum*.

В 2021 году было найдено новое местонахождение *Corydalis cava* в охранной зоне заповедника. 3 V 2021 г. в урочище Сибирь (288 квартал Дмитровского участкового лесничества Осташковского

лесничества Нелидовского района) в 150 метрах от кордона Сибирь (56°47'812" с.ш., 33°21'471" в.д.) А.П. Кораблёвым была обнаружена многочисленная популяция этого вида в состоянии массового цветения, 499В (LE, Гербарий заповедника). Отмечено около 1200 особей на площади 800 м<sup>2</sup>. Общая плотность *C. cava* в данном месте 1.5 особи на 1 м<sup>2</sup>. 17 мая было сделано описание растительности, хохлатка уже не цвела, находилась в стадии развития плодов. У единичных особей наблюдался конец цветения. Надо отметить, что венчики цветков большинства растений были белого цвета, у меньшего числа – лиловыми.

Местонахождение хохлатки расположено на крутом пологом облесённом склоне юго-восточной экспозиции, спускающемся к реке Тудовка. По окраинам склона произрастают деревья *Picea abies* (80 лет, высота 30 м, диаметр 28–36 см, максимальный – 103 см). Единичны особи *Acer platanoides* (60 лет, высота 25 м, диаметр 30 см), многочисленны деревья *Alnus incana* (L.) Moench. (высота 12 м, диаметр 20 см). Отмечен единичный подрост *Ulmus glabra*. В подлеске встречены *Prunus padus*, *Corylus avellana*, *Rubus idaeus*, *Sambucus racemosa* L., *Viburnum opulus* L. Травяно-кустарничковый ярус хорошо развит, общее проективное покрытие 90%, на пробной площади отмечен 41 вид. Доминируют неморальные виды: *Stellaria nemorum* L., *Anemonoides ranunculoides*, *Chrysosplenium alternifolium* L., *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*. Мохово-лишайниковый покров не развит, единично присутствуют *Plagiomnium cuspidatum*, *P. medium* T. Koronen, *Sciuro-hypnum oedipodium*, *Cirriphyllum piliferum*. В сообществе хорошо выражен микрорельеф ветровального происхождения (15 стволов упавших деревьев *Alnus incana*).

Таким образом, флора Центрально-Лесного заповедника пополнилась еще одним видом (общее число видов сосудистых растений 593). Местонахождения *Corydalis cava* в Центрально-Лесном заповеднике и его охранной зоне являются пока единственными в Тверской области. Возможно, вид попал на данную территорию из Смоленской области (Mayevskiy, 2014).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках тем государственного задания БИН РАН № АААА-А19-119031290052-1 “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы” и Центрально-Лесного государственного заповедника № 1-22-87-1 “Динамика явлений и процессов в южнотаежном комплексе Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Flerov] Флеров А.В. 1935. Некоторые сведения о новых и редких видах растений для бывшей Тверской губернии по материалам заповедника. – В кн.: Флора и фауна: Труды Центрального Лесного государственного заповедника. 1. Смоленск. С. 73–75.
- GBIF. 2019. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available from <https://doi.org/10.15468/39omei> (accessed via GBIF.org on 2022-03-22).
- [Ipatov, Mirin] Ипатов В.С., Мирин Д.М. 2008. Описание фитоценоза: Методические рекомендации. Учебно-методическое пособие. СПб. 71 с.
- [Konechnaya] Конечная Г.Ю. 2012. Сосудистые растения Центрально-Лесного заповедника (Аннотированный список видов). Флора и фауна заповедников. Вып. 118. М. 75 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Kuraeva, Minaeva] Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю. 1998. Некоторые флористические находки на западе Тверской области. – Бот. журн. 83(6): 134–137.
- [Mauevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 635 с.
- [Minaev, Konechnaya] Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. 1976. Флора Центрально-Лесного государственного природного заповедника. Л. 104 с.
- [Polevaya geobotanica] Полевая геоботаника. 1964. Т. III. М.-Л. 530 с.
- POWO. 2020. Plants of the World Online. <http://powo.science.kew.org/> (accessed 22.03.2022).
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2009. Атлас растений Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. М. 276 с.
- [Pukinskaya] Пукинская М.Ю. 2017. Атлас растений Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Издание второе, дополненное. Тверь. 306 с.
- [Trofimov] Трофимов Т.Т. 1940. Материалы к флоре района Центрального Лесного государственного заповедника. Папоротникообразные и цветковые растения. Рукопись. – Архив Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. 182 с.
- [Trofimov] Трофимов Т.Т. 1950. Редкие и интересные растения в районе верховьев Волги и Западной Двины. – Охрана природы. 12: 144–159.

## CORYDALIS CAVA (FUMARIACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF TVER REGION

E. A. Shuyskaya<sup>a,\*</sup>, G. Yu. Konechnaya<sup>b,##</sup>, A. P. Korablev<sup>b</sup>, and V. P. Volkov<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Central Forest State Natural Biosphere Reserve  
Zapovedny village, Nelidovsky district, Tver Region, 172521, Russia

<sup>b</sup> Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popova Str. 2, St. Petersburg, 197376, Russia

<sup>\*</sup>e-mail: [phenologyarussia@gmail.com](mailto:phenologyarussia@gmail.com)

<sup>##</sup>e-mail: [GKonechnaya@binran.ru](mailto:GKonechnaya@binran.ru)

The article describes the findings of *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Körte in the Central Forest State Natural Biosphere Reserve and in its conservation zone. This species is new for the flora of the Tver Region. Duplicate herbarium specimens were transferred to the Komarov Botanical Institute RAS (LE).

*Keywords:* *Corydalis cava*, new species, Central Forest State Natural Biosphere Reserve, Tver Region

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out according to the state project of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of sciences No. AAAA-A19-119031290052-1 “Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, plant resources” and the state project of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve No. 1-22-87-1 “Dynamics of patterns and processes in the southern taiga complex of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve”.

## REFERENCES

- Flerov A.V. 1935. Nekotorye svedeniya o novykh i redki-kh vidakh rasteniy dlya byvshey Tverskoy gubernii po materialam zapovednika [Some information about new and rare plant species for the former Tver province on the materials from the reserve]. – In: Flora and fauna: Proceedings of the Central Forest State Reserve. 1. Smolensk. P. 73–75 (In Russ.).
- GBIF. 2019. GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. Available from <https://doi.org/10.15468/39omei> (accessed via GBIF.org on 2022-03-22).
- Ipatov V.C., Mirin D.M. 2008. Opisaniiye fitotsenoza: Metodicheskiye rekomendatsii. Uchebno-metodicheskoye posobiye [Description of phytocenosis: Methodological recommendations]. Saint Petersburg. 71 p. (In Russ.).
- Konechnaya G.Yu. 2012. Sosudistye rasteniya Tsentralno-Lesnogo zapovednika (Annotirovannyi spisok vidov) [Vascular Plants of the Central Forest Reserve (Annotated List of species)]. Vol. 118. Moscow. 75 p. (In Russ.).

- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Kuraeva E.N., Minaeva T.Yu. 1998. Nekotorye floristicheskiye nakhodki na zapade Tverskoy oblasti [Some floristic records in the west of Tver region]. — Bot. Zhurn. 83(6): 134–137 (In Russ.).
- Mayevskiy P.F. 2014. Flora sredney polosy Evropeyskoy chasti Rossii. [Flora of the middle part of European Russia]. 11th ed. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Minyaev N.A., Konechnaya G.Yu. 1976. Flora Tsentralno-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Flora of the Central Forest State Natural Reserve]. Leningrad. 104 p. (In Russ.).
- Polevaya geobotanica. 1964. [Field geobotany]. Vol. III. Moscow-Leningrad. 530 p. (In Russ.).
- POWO. 2020. Plants of the World Online. <http://powo.science.kew.org/> (accessed: 22 Mart 2022).
- Pukinskaya M.Yu. 2009. Atlas rasteniy Tsentralno-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Atlas of plants of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve]. Moscow. 276 p. (In Russ.).
- Pukinskaya M.Yu. 2017. Atlas rasteniy Tsentralno-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Atlas of plants of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve]. 2th ed. Tver. 306 p. (In Russ.).
- Trofimov T.T. 1940. Materialy k flore rayona Tsentralnogo Lesnogo gosudarstvennogo zapovednika. Paporotnikoobraznye i tsvetkovye rasteniya [Materials for the flora of the Central Forest State Reserve. Fern-like and flowering plants]. Manuscript. — In: Archive of the Central Forest State Natural Biosphere Reserve. 182 p. (In Russ.).
- Trofimov T.T. 1950. Redkiye i interesnye rasteniya v rayone verkhov'ev Volgi i Zapadnoy Dviny [Rare and interest plants in region riverhead Volga and Zapadnaya Dvina]. — Nature protection. 12: 144–159 (In Russ.).

## НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РЕДКИХ ВИДАХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

© 2022 г. З. В. Кожевникова<sup>1,\*</sup>, Л. М. Пшенникова<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН  
пр. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия

<sup>2</sup>Ботанический сад-институт ДВО РАН  
ул. Маковского, 142, Владивосток, 690024, Россия

\*e-mail: kozhevnikova@biosoil.ru

\*\*e-mail: pshennikova1@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.12.2021 г.

После доработки 10.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

В ходе проведения полевых исследований и изучения материалов, хранящихся в гербариях ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (VLA) и Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI), уточнены данные о распространении и биотопической приуроченности 12 редких для природной флоры региона видов сосудистых растений, в том числе отмечены новые местонахождения для 11 видов, занесенных в Красные книги Приморского края, Сахалинской области и Российской Федерации (Krasnaya..., 2008; Krasnaya..., 2013; Red data book..., 2008). Один вид рекомендован для занесения в следующее издание Красной книги Приморского края, 4 вида — для занесения в Красную книгу РФ.

*Ключевые слова:* природная флора, сосудистые растения, редкие таксоны, новые местонахождения, Приморский край

DOI: 10.31857/S0006813622070079

В решении проблемы охраны редких видов природной флоры страны и отдельных ее регионов важное место занимает издание Красных книг, являющихся государственными документами с соответствующим юридическим статусом. Занесенные в Красные книги виды становятся объектами правовой охраны вне зависимости от того, произрастают они в границах особо охраняемых природных территорий или нет. Очередные издания должны учитывать новые данные, полученные за время, прошедшее после предшествующего издания. Источником таких данных служит мониторинг состояния и численности известных популяций редких видов и регистрация новых местонаждений и новых для административных территорий видов.

Данная работа — итог мониторинга состояния и численности популяций редких видов природной флоры Приморского края, проводимого нами на протяжении последних 12 лет. В статье приведены сведения, касающиеся распространения редких видов, известных ранее из единственного

или немногих местонаждений, а также из мест, где виды считались исчезнувшими.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Сведения о новых местонахождениях редких и охраняемых видов получены в ходе экспедиционных поездок по Приморскому краю в 2008–2019 гг. В представленном аннотированном списке виды приведены в алфавитном порядке. Названия таксонов даны в соответствии с Международным указателем научных названий растений “World Flora Online” (URL: [www.worldfloraonline.org](http://www.worldfloraonline.org)).

Цитируемые образцы хранятся в Гербариях ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (VLA) и Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI). В конце текста каждой этикетки в скобках дан номер штрих-кода, под которым образец хранится в фондах.

Все снимки оригинальны и сделаны З.В. Кожевниковой в местах сбора приводимых в статье видов.

*Cypripedium shanxiense* S. C. Chen. — Приморский край, окр. г. Находка, 42°49'30" с.ш., 132°59'56" в.д., гора Сестра, юго-восточный склон, выс. около 100 м над ур. м., дубово-березовый лес с *Lespedeza bicolor* Turcz., единично, 13 VI 2016, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002107); там же, гора Племянник, 42°50'03.10" с.ш., 133°00'34.25" в.д., разреженный дубняк в нижней части склона, 03 VI 2019, З.В. Кожевникова (VLA00002110); Шкотовский р-н, окр. пос. Штыково, 43°26'14.00" с.ш., 132°24'22.82" в.д., разреженный дубняк по склону сопки близ горы Голубиной, единично, 05 VI 2019, З.В. Кожевникова (VLA00002111); г. Владивосток, лесной массив в районе трассы Де-Фриз — Патрокл — Русский, ул. Нейбута, 43°11'05.10" с.ш., 131°90'04.25" в.д., дубняк, 12 VI 2019, З.В. Кожевникова (VLA00002112).

Восточноазиатский вид, распространенный в Северо-Восточном и Центральном Китае, Северной Корее, Японии (о. Хоккайдо). Для территории России был приведен относительно недавно Л.В. Аверьяновым и отмечен им для юго-востока Читинской области, юго-запада Амурской области, юга и востока Хабаровского края, Приморья и южного Сахалина. (Perner, Aveyanov, 1995; Aveyanov, 1999).

По данным Л.В. Аверьянова (Aveyanov, 1999), *C. shanxiense* легко гибридизирует в местах контакта с близким и более обычным *C. calceolus* L. Однако предотвращению полного поглощения вида способствует его способность к самоопылению.

Перечисленные сборы вида уточняют современное произрастание вида в Приморье, в том числе, наряду с *C. calceolus*, в непосредственной близости и даже в черте крупных городов — Находка и Владивосток. Последний факт увеличивает степень его уязвимости вследствие рекреационной нагрузки. Во всех приведенных местонахождениях *C. shanxiense* был обнаружен нами в составе сообществ с участием *C. calceolus*. В Шкотовском районе помимо *C. calceolus* в непосредственной близости присутствовали также *C. macranthon* Sw. и *C. × ventricosum* Sw., в окрестностях г. Находка — *C. macranthon*, *C. guttatum* Sw., *C. × ventricosum*. Во всех случаях находки *C. shanxiense* были представлены одиночными растениями или небольшими куртинами (рис. 1а).

*C. shanxiense* занесен в Красную книгу Сахалинской области (Krasnaya..., 2019) как редкий вид 3(в), имеющий узкую экологическую приуроченность, связанную со специфическими условиями произрастания.

Вид не был занесен в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2008), однако присутствует в Приложении к ней в Перечне таксонов, нуждающихся в особом внимании к их состоянию в природной среде и мониторинге.

Рекомендуется для занесения в следующие издания Красной книги Приморского края (КК ПК) и Российской Федерации (КК РФ).

*Dimeria neglecta* Tzvelev — Приморский край, Надеждинский р-н, около 2 км к югу от пос. Оленевод, 43°33'52" с.ш., 131°50'49" в.д., выс. ок. 40 м над ур. м., сырой злаково-разнотравный луг, 28 VIII 2014, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002121, VLA00002122, VLA00002123).

Эндемик Южного Приморья, описанный в 1957 г. Н.Н. Цвелевым (Tzvelev, 1957) с о. Русский (г. Владивосток). Более полувека вид был известен только из *locus classicus*. В 1985—2001 гг. разными авторами были обнаружены еще 6 местонахождений данного вида на островах в Японском море и в прибрежных районах континентальной части Приморского края (Borzova et al., 1985; Taran, 1987; Verkholat et al., 1993; Prokopenko, 2000; Semkin et al., 2001). Находится на северной границе ареала рода.

Нами впервые было обнаружено местонахождение этого редкого вида в континентальной части Приморского края на удалении более 35 км от морского побережья (рис. 1б).

Вид занесен в КК РФ (Krasnaya..., 2008) как находящийся под угрозой исчезновения и КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (EN) — угрожаемый.

*Geum japonicum* Thunb. — Приморский край, Ольгинский р-н, окрестности пос. Милоградово, 43°17'36.11" с.ш., 131°37'33.64" в.д., в пойменном лесу долины р. Милоградовка, по опушке и обочине дороги, у брода в сторону морского берега, единично, 31 V 2017, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002590, VLA00002591); Хасанский р-н, окр. пос. Барабаш, 43°11'16.66" с.ш., 131°30'05.39" в.д., в прибрежном чозеннике на периодически затапливаемом галечнике поймы р. Барабашевка, единично, 27 VII 2016, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002592).

Восточно-азиатский (японо-китайский) вид. Для российского Дальнего Востока впервые приведен В.В. Якубовым (Yakubov, 2014) для южного Приморья (без указания конкретных местонахождений). Ранее во флору Приморья в качестве заносного был включен близкородственный вид — *G. urbanum* L. (Yakubov et al., 1996; Kozhevnikov et al., 2019). В Гербарии VLA хранятся 4 образца



**Рис. 1.** Редкие виды сосудистых растений Приморского края в природных ценозах.

а – *Cypripedium shanxiense* S. C. Chen – Венерин башмачок шанксийский. Шкотовский р-н, окр. пос. Штыково, 5 июня 2019 г.; б – *Dimeria neglecta* Tzvel. – Димерия незамеченная. Надеждинский р-н, около 2 км к югу от пос. Оленевод, 28 августа 2014 г.; в – *Hypericum laxum* (Blume) Koidzumi – Зверобой рыхлый. Хасанский р-н, заболоченная равнина между озерами Птичьё и Лотос, 6 августа 2014 г.; г – *Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax. – Звездчаточка разнолиственная. Хасанский р-н, западный отрог горы Приозерная, 18 мая 2013 г.; д – *Trapa japonica* Fler – Рогульник японский. Хасанский р-н, оз. Родниковое, 15 августа 2019 г.; е – *Trapa manshurica* var. *rubra* Pshenn. et Z.V. Kozhevnikova – Рогульник маньчжурский вариация красная. Хасанский р-н, оз. Родниковое, 15 августа 2019 г.

**Fig. 1.** Rare species of vascular plants of Primorsky Krai in natural cenoses.

а – *Cypripedium shanxiense* S. C. Chen.; б – *Dimeria neglecta* Tzvel.; в – *Hypericum laxum* (Blume) Koidzumi; г – *Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax.; д – *Trapa japonica* Fler; е – *Trapa manshurica* var. *rubra* Pshenn. et Z.V. Kozhevnikova.

одного сбора этого вида из нижнего течения р. Таудеми (Литовка) Партизанского района, датированного 09. VII. 1964 г. В.В. Якубовым *G. urbanum* отмечен для окрестностей пос. Овчинниково Хасанского района (Yakubov et al., 1996).

Основным отличием *G. urbanum* от *G. japonicum*, по мнению В.В. Якубова, является экологическая приуроченность последнего к переувлажненным местообитаниям в пойменных лесах. Экологическая приуроченность растений всех процитированных выше образцов к пойменным лесам и галечникам позволяет предположить, что сборы, определяемые ранее как заносный *G. urbanum*, в действительности относятся к *G. japonicum*, а местонахождение в Ольгинском районе значительно расширяет границы ареала данного вида в Приморье.

*Hypericum laxum* (Blume) Koidz. — Хасанский р-н, около 3 км к северо-востоку от пос. Хасан, 42°28'03" с.ш., 130°39'46" в.д., заболоченная равнина между озерами Птичьё (Тальми) и Лотос (Дорицине), 5–6 VIII 2014, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002115).

Западнопацифический вид, распространенный в Северо-Восточном Китае, на п-ове Корея и в Японии. Для флоры России впервые приведен в 2001 г. (Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2001, 2006). Был известен из единственного местонахождения с морского побережья близ горы Голубиный Утес на крайнем юге Приморского края, на северной границе ареала. Обнаруженное нами местонахождение вида — самое северное из известных на данный момент (рис. 1в).

Вид занесен в КК ПК (Red data book..., 2008) со статусом (EN) — угрожаемый; вид на границе ареала. Заслуживает занесения в очередное издание КК РФ.

*Iris ventricosa* Pall. — Приморский край, Ханкайский р-н, около 4 км к юго-востоку от пос. Комиссарово, близ автодороги Ильинка—Комиссарово, 44°58'12" с.ш., 131°46'49" в.д., долина р. Комиссаровка, низкотравный луг с *Pulsatilla cernua* (Thunb.) Bercht et Presl, ок. 90 м над ур. м., 07 V 2015, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002113, VLA00002114).

Восточноазиатский дауро-маньчжурский вид. Произрастает в Восточной Сибири (Забайкальский край) и на юге Приморского края.

Приведенное местонахождение, впервые обнаруженное Г.Э. Куренцовой в 1947 г., считалось утраченным (Pavlova, 2008a). Наши сборы подтверждают современное произрастание этого редкого вида в ранее известном местонахождении.

Занесен в КК РФ (Krasnaya..., 2008) со статусом 3(г) — редкий вид, находящийся в пределах России на границе распространения, и КК ПК (Red..., 2008) со статусом (CR) — на грани исчезновения; на границе ареала.

*Pogostemon yatabeanus* (Makino) Press — Хасанский р-н: около 3 км к северо-востоку от пос. Хасан, 42°27'54" с.ш., 130°38'52" в.д., северо-восточный берег оз. Лотос (Дорицине), 5–20 м над ур. м., 30 VIII 2008, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002128), там же, 6 IX 2008, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002129), там же, 20 V 2009, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002130); оз. Лотос, западная часть, 42°28'29.20" с.ш., 130°38'29.20" в.д., на сплавиных заболоченного берега, 14 VIII 2019, Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185778).

Восточноазиатский (японо-китайский) вид. В России произрастает только на юге Дальнего Востока — в Приморском крае и на юге Амурской области.

Н.С. Пробатовой отмечается, что все документированные местонахождения этого вида в Приморском крае, приводимого под названием *Dysophylla jatabeana* Makino, относятся к раннему периоду ботанического изучения края и датируются началом XX века (Probatova, 1995, 2008). Известно 5 местонахождений, четыре из которых находятся в районе оз. Ханка. На оз. Лотос (Дорицине) вид был зарегистрирован в 1913 г. (Seledets, 1993). До 2008 г. сборов с этого места больше не было. Наши сборы документально подтверждают современное произрастание вида в этом месте на протяжении около 100 лет. Электронный ресурс iNaturalist содержит информацию о находке данного вида также на озере Лотос (<https://www.inaturalist.org/taxa/973483-Pogostemon-yatabeanus>).

Занесен в КК Приморского края (как *Dysophylla jatabeana* Makino) (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый; вид на границе ареала. Вид рекомендуется для занесения в КК РФ.

*Pseudostellaria heterophylla* (Miq.) Pax. — Хасанский р-н, западный отрог горы Приозерная (близ 205 км автотрассы Владивосток—Хасан), 42°30'49" с.ш., 130°39'57" в.д., 30 м над ур. м., дубняк (с *Quercus dentata* Thunb.) по южному склону, в распадке, 17–18 V 2013, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002116) (рис. 1г).

Восточно- и южно-азиатский вид, известный из Северо-Восточного Китая, п-ова Корея и Японии. В России произрастает только в Приморском крае на северо-восточной границе ареала.

В Приморском крае ранее было известно всего 3 местонахождения данного вида. Данное местонахождение — четвертое и самое южное.

Занесен в КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый; вид на границе ареала. Вид заслуживает занесения в КК РФ.

*Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi — Приморский край, Хасанский р-н: около 2 км к северо-востоку от пос. Хасан, край лесистых холмов между озерами Птичьё (Тальми) и Лотос (Дорищине), 42°27'13" с.ш., 130°40'10" в.д., 5–20 м над ур. м., 29 VIII 2008, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова, там же, 08 X 2008, 24 VII 2010, 06 VIII 2014, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002104, VLA00002105, VLA00002102, VLA00002106); Хасанский р-н, оз. Родниковое, на северном крутом склоне берега озера, 42°29'59.58" с.ш., 130°47'49.77" в.д., 15 VIII 2019, Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185779, VBGI185780; VLA00001810).

Восточноазиатский вид, известный в России только с юга Приморского края. Согласно литературным данным (Pavlova, 1989, 2008b), все известные местонахождения вида расположены в Хасанском р-не, вдоль побережья Японского моря от горы Голубиный Утес до мыса Мраморный.

Найденные местонахождения *P. lobata* расширяют представление о распространении вида на территории Хасанского р-на и его биотопической приуроченности — вид встречается не только по морским побережьям, но и в удаленных от берега экотопах.

Занесен в КК РФ (Krasnaya..., 2008) со статусом 3(г) — редкий вид на границе распространения со значительным отрывом от основного ареала, и КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый; вид на границе ареала.

*Trapa japonica* Flerow — Приморский край, Хасанский р-н, оз. Родниковое, 42°30'14.60" с.ш., 130°47'53.42" в.д., в северной и восточной частях озера, 15 VIII 2019, Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185786; VBGI185787).

Восточноазиатский (японо-китайский) вид, произрастающий в России только на юге Дальнего Востока в бассейне р. Амур и Приморском крае. С оз. Родниковое приводится впервые (рис. 1д).

Вид занесен в КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый.

*Trapa manshurica* Flerow — Хасанский р-н, оз. Родниковое, 42°30'14.60" с.ш., 130°47'53.42" в.д., в северной и восточной частях озера, 15 VIII 2019,

Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185751; VBGI185749; VBGI185781).

Восточноазиатский вид, в России произрастающий только в Приморском крае и известный всего из десятка местонахождений. Гербарные сборы с оз. Родниковое приводятся впервые.

Занесен в КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый; вид на границе ареала.

*Trapa manshurica* var. *rubra* Pshenn. et Kozhevnikova — Хасанский р-н, оз. Родниковое, 42°30'14.60" с.ш., 130°47'53.42" в.д., в северной и восточной частях озера, 15 VIII 2019, Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185750) (рис. 1е).

Описанная недавно с территории Хасанского р-на Приморского края разновидность ореха маньчжурского (Pshennikova, Kozhevnikova, 2019). Данное местонахождение является третьим в Приморье.

*Trapa maximowiczii* Korsh. — Хасанский р-н, оз. Родниковое, в северной и восточной частях озера, 42°30'14.60" с.ш., 130°47'53.42" в.д., 15 VIII 2019, Л.М. Пшенникова, Л.Н. Миронова, Р.В. Дудкин, З.В. Кожевникова (VBGI185782).

Восточноазиатский вид, известный в России только из южных районов Дальнего Востока. С оз. Родниковое сборы приводятся впервые.

Вид занесен в КК Приморского края (Red..., 2008) со статусом (VU) — уязвимый.

*Veronicastrum cerasifolium* (Monjuschko) T. Yamaz. — Приморский край, Шкотовский р-н, окр. пос. Штыково, 43°23'6.73" с.ш., 131°20'3.52" в.д., по опушке леса близ трассы в сторону г. Артем, единично, 3 VIII 2016, А.Е. Кожевников, З.В. Кожевникова (VLA00002108).

Эндемичный южноприморский вид (Ivanina, 1991). Данный сбор — третье местонахождение вида в Приморье. Вид заслуживает дальнейшего изучения и поиска новых местонахождений с целью уточнения границ его распространения, в том числе, на сопредельных территориях.

Занесен в Красную книгу Приморского края (Red..., 2008) со статусом (EN) — угрожаемый.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований уточнены данные по распространению и биотопической приуроченности, а также отмечены новые местонахождения для 12 редких для природной флоры региона видов сосудистых растений, в том числе отмечены новые местонахождения для 11 видов, занесенных в Красные книги Приморского края (Red..., 2008), Сахалинской области

(Krasnaya..., 2019) и Российской Федерации (Krasnaya..., 2008). Один вид рекомендован к занесению в Красную книгу Приморского края и 4 вида – в Красную книгу РФ.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность ст.н.с. ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, к.б.н. В.В. Якубову за консультации при подготовке данной статьи.

Работа выполнена в ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9) и Ботаническом саду-институте ДВО РАН в рамках темы “Введение в культуру, изучение и сохранение генетических ресурсов хозяйственно ценных растений Восточной Азии” (регистрационный номер: 1021060207393-6-1.6.11).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Averyanov] Аверьянов Л.В. 1999. Род Башмачок – *Cypripedium* (Orchidaceae) на территории России. – *Turczaninowia*. 2(2): 5–40.
- [Borzova et al.] Борзова Л.М., Клычкова Т.В., Пробатова Н.С., Семкин Б.И., Харкевич С.С. 1985. Повторное открытие редчайшего вида *Dimeria neglecta* (Poaceae) в Приморском крае. – *Бот. журн.* 70(9): 1261–1265.
- iNat, 2022. iNaturalist/ <https://www.inaturalist.org/taxa/973483-Pogostemon-yatabeanus> (Accessed 29 March 2022).
- [Ivanina] Иванина Л.И. 1991. Сем. Норичниковые – Scrophulariaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. С. 287–371.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Сахалинской области: Растения и Грибы. 2019. Кемерово. 351 с.
- [Kozhevnikov, Kozhevnikova] Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2001. *Hypericum laxum* (Hypericaceae) – новый вид для флоры России (Приморский край). – *Бот. журн.* 86(4): 160–163.
- [Kozhevnikov, Kozhevnikova] Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2006. Сем. Зверобоевые – Hypericaceae Juss. – В кн.: Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”. Т. 1–8. 1996. Владивосток. С. 93–95.
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Myoung-hai Kwak, Byoung Yoon Lee. 2019. Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian Far East). National Institute of Biological Resources, Incheon. 1125 p.
- [Pavlova] Павлова Н.С. 1989. Сем. Бобовые – Fabaceae Lindl. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 4. Л. С. 191–339.
- [Pavlova] Павлова Н.С. 2008а. Касатик вздутый – *Iris ventricosa* Pall. – В кн.: Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток. С. 276–278.
- [Pavlova] Павлова Н.С. 2008b. Пуерария лопастная – *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi Makino. – В кн.: Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток. С. 139–141.
- Perner H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium shanxiense* Chenim Fernen Osten Russlands. – *Die Orchidee*. Hamburg. Bd. 46. P. 196–197.
- [Probatova] Пробатова Н.С. 1995. Сем. Яснотковые или Губоцветные – Lamiales Lindl. (Labiatae Juss.). – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 294–379.
- [Probatova] Пробатова Н.С. 2008. Дизофилла Ятабе – *Dysophylla yatabeana* Makino. – В кн.: Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток. С. 151–152.
- [Prokopenko] Прокопенко С.В. 2000. О новых находках *Dimeria neglecta* Tzvel. в Приморском крае. – В кн.: Тезисы докл. 2-й Междунар. конф. “Растения в муссонном климате”. Владивосток. С. 169.
- [Pshennikova, Kozhevnikova] Пшенникова Л.М., Кожевникова З.В. 2019. *Trapa manshurica* var. *rubra* (Trapaceae) – новая разновидность из Приморского края. – *Turczaninowia*. 22(2): 199–204. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.2.16>
- [Red data book...] Красная книга Приморского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2008. Владивосток. 688 с.
- [Seledets] Селедец В.П. 1993. Охраняемые природные территории Приморского края. Владивосток. 168 с.
- [Semkin et al.] Семкин Б.И., Пшеничникова Н.Ф., Борзова Л.М. 2001. О местообитаниях *Dimeria neglecta* (Poaceae) на островах залива Петра Великого (Японское море). – *Бот. журн.* 86(10): 70–74.
- [Taran] Таран А.А. 1987. Новые виды сосудистых растений для флоры Лазовского государственного заповедника (Приморский край). – *Бот. журн.* 72(12): 1673–1678.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1957. Новый вид рода *Dimeria* R. Br. В СССР. – *Бот. мат-лы Гербария Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР*. Т. 18. Л. С. 30–33.
- [Verkholat et al.] Верхолат В.П., Крестов П.В., Осипов С.В. 1993. Новое местонахождение *Dimeria neglecta* (Poaceae). – *Бот. журн.* 78(8): 90–91.
- WFO, 2022. World Flora Online/ <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 23 March 2022)
- [Yakubov et al.] Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. 1996. Сем. Розовые – Rosaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 125–246.
- [Yakubov] Якубов В.В. 2014. Роды *Pentactina* и *Geum* (Rosaceae) на российском Дальнем Востоке. – *Комаровские чтения*. Владивосток. Вып. 62. С. 229–240.

## NEW DATA ON RARE VASCULAR PLANT SPECIES IN THE SOUTH OF PRIMORYE TERRITORY

Z.V. Kozhevnikova<sup>a,#</sup> and L. M. Pshennikova<sup>b,##</sup>

<sup>a</sup> Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS  
100-letiya Vladivostok Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

<sup>b</sup> Botanical Garden-Institute FEB RAS  
Makovskogo Str., 142, Vladivostok, 690024, Russia

<sup>#</sup>e-mail: kozhevnikova@biosoil.ru

<sup>##</sup>e-mail: pshennikova1@yandex.ru

The data on new localities, distribution and ecology of 12 vascular plant species, including 11 species listed in the Red Data Books of Primorye Territory (2008) and the Sakhalin Region (2019), as well as the Red Data Book of the Russian Federation are presented. One species is recommended to include in the next edition of the Red Data Book of Primorye Territory, and 4 species deserve to be included in the Red Book of the Russian Federation.

*Keywords:* natural flora, vascular plants, rare species, new localities, Primorsky Krai

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Senior Researcher of the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Ph.D. V.V. Yakubov for consultations during the preparation of this article.

The research was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (No. 121031000117-9) and Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences within the framework of the project "Introduction to the culture, study and conservation of genetic resources of economically valuable plants of East Asia" (No. 1021060207393-6-1.6.11).

### REFERENCES

- Averyanov L.V. 1999. Genus *Cypripedium* (Orchidaceae) in the Russia. — Turczaninowia. 2(2): 5–40 (In Russ.).
- Borzova L.M., Klychkova T.V., Probatova N.S., Semkin B.I., Kharkevich S.S. 1985. Povtornoye otkrytiye redchayshogo vida *Dimeria neglecta* (Poaceae) v Primorskom kraie. [Rediscovery of the rarest species *Dimeria neglecta* (Poaceae) in Primorsky Krai]. — Bot. Zhurn. 70(9): 1261–1265 (In Russ.).
- iNat, 2022. iNaturalist/ <https://www.inaturalist.org/taxa/973483-Pogostemon-yatabeanus> (Accessed 29 March 2022).
- Ivanina L.I. 1991. Fam. Scrophulariaceae Juss. — In: Vascular Plants of the Soviet Far East. Vol. 5. St.-Petersburg. P. 287–371 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) 2008. [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Sakhalinskoy oblasti: Rasteniya i Griby. [Red Data Book of the Sakhalin Region: Plants and Mushrooms] 2019. Kemerovo. 351 p. (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V. 2001. *Hypericum laxum* (Hypericaceae) — a new species for the flora of Russia (Primorsky Territory). — Bot. Zhurn. 86(4): 160–163 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V. Fam. Hypericaceae Juss. — In: Flora of the Russian Far East: Additions and changes to the publication "Vascular Plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1996). Vladivostok. P. 93–95 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Myounghai Kwak, Byoung Yoon Lee. 2019. Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian Far East). National Institute of Biological Resources, Incheon. 1125 p.
- Pavlova N.S. 1989. Fam. Fabaceae Lindl. — In: Vascular Plants of the Soviet Far East. Vol. 4. Leningrad. P. 191–339 (In Russ.).
- Pavlova N.S. 2008a. Kasatik vzduyuy — *Iris ventricosa* Pall. — In: Red Data Book of Primorsky Krai [Plant and endangered species of plants and fungi] Vladivostok. P. 276–278 (In Russ.).
- Pavlova N.S. 2008b. Pueraria lopastnaya — *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi In: Red Data Book of Primorsky Krai: Plant and endangered species of plants and fungi. Vladivostok. P. 139–141.
- Perner H., Averyanov L. 1995. *Cypripedium shanxiense* Chenim. Fernen Osten Russlands. — Die Orchidee. Hamburg. Bd. 46. P. 196–197.
- Probatova N.S. 1995. Fam. Lamiaceae Lindl (Labiatae Juss.). — In: Vascular Plants of the Soviet Far East. Vol. 7. St.-Petersburg. P. 294–379 (In Russ.).
- Probatova N.S. 2008. Dizophylla Yatabe — *Dysophylla yatabeana* Makino. — In: Red Data Book of Primorsky Krai: Plant and endangered species of plants and fungi. Vladivostok. P. 151–152 (In Russ.).
- Prokopenko S.V. 2000. O novykh nakhodkakh *Dimeria neglecta* Tzvel. v Primorskom kraie [About new finds of *Dimeria neglecta* Tzvel. In the Primorsky Territory]. — In: Tezisy dokl. 2 Mezhd. konf. "Rasteniya v mussonnom klimate" [Abstracts of reports 2-nd Int. conf. "Plants in a monsoon climate"]. Vladivostok. P. 169 (In Russ.).

- Pshennikova L.M., Kozhevnikova Z.V. 2019. *Trapa manshurica* var. *rubra*, a new variety from Primorye Territory. — *Turczaninowia*. 22(2): 199–204 (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.2.16>
- Red Data Book Primorsky Krai. Plants. Rare and Endangered Species of Plants and Fungi]. 2008a. Vladivostok. 688 p. (In Russ.).
- Seledets V.P. 1993. Okhranyayemye prirodnyye territorii Primorskogo kraja. [Protected natural areas of Primorsky Krai] Vladivostok. 168 p. (In Russ.).
- Semkin B.I., Pshenichnikova N.F., Borzova L.M. 2001. On the habitats of *Dimeria neglecta* (Poaceae) on the islands of the Peter the Great Gulf (sea of Japan). — *Bot. Zhurn.* 86(10): 70–74 (In Russ.).
- Taran A.A. 1987. New species of the vascular plants for the flora of the Lazovsky State Reserve (Primorsky Territory). — *Bot. Zhurn.* 72(12): 1673–1678 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1957. Novyy vid roda *Dimeria* R. Br. v SSSR [A new species of the genus *Dimeria* R. Br. In the USSR]. — *Bot. materials of the Herbarium of the Botanical Institute named after V.L. Komarov USSR Academy of Sciences. Leningrad.* Vol. 18. P. 30–33 (In Russ.).
- Verkholat V.P., Krestov P.V., Osipov S.V. 1993. Novoye mestonakhozhdeniye *Dimeria neglecta* (Poaceae). [New locality of *Dimeria neglecta* (Poaceae)]. — *Bot. Zhurn.* 78 (8): 90–91 (In Russ.).
- WFO, 2022. World Flora Online/ <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 23 March 2022)
- Yakubov V.V., Nedoluzhko V.A., Shancer I.A., Tikhomirov V.N., Rummyantseva S.D. 1996. Fam. Rosaceae Juss. — In: *Vascular plants of the soviet Far East.* Vol. 8. St.-Petersburg. P. 125–246 (In Russ.).
- Yakubov V.V. 2014. Rody *Pentactina* i *Geum* na Rossiyskom Dal'nem Vostoke [Genera *Pentactina* and *Geum* (Rosaceae) in the Russian Far East]. — In: *Komarovskiye Chteniya* [Komarov's Lectures.]. Vladivostok. Iss. 62. P. 229–240 (In Russ.).

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

## ИВАН ИВАНОВИЧ ШАМРОВ (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2022 г. Е. А. Рущина

*Российский Государственный педагогический университет имени А. И. Герцена кафедра ботаники и экологии  
Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия*

e-mail: [elenarozha74@yandex.ru](mailto:elenarozha74@yandex.ru)

Поступила в редакцию 24.02.2022 г.

После доработки 10.03.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622070080



Иван Иванович Шамров  
Ivan Ivanovich Shamrov

В июне 2022 года отметил свой семидесятилетний юбилей профессор, доктор биологических наук, член Русского ботанического общества и Международной Ассоциации по половому воспроизведению растений (International Association of Sexual Plant Reproduction – IASPR) Иван Иванович Шамров.

Иван Иванович родился 27 июня 1952 года в д. Покровские Выселки Торбеевского района Мордовской АССР. Семья была большая – 8 детей (Иван был 4 ребенком). Его отец – Иван Иванович, работал бухгалтером в колхозе “Победа”, а

мать – Зоя Павловна, занималась в основном домашним хозяйством. Все дети получили прекрасное образование. Среди них есть педагоги, врачи, юристы. Родители Ивана Ивановича были люди добрые, скромные, трудолюбивые. Любовь и уважение к труду и людям они привили своим ребятам с детства. Ивану очень нравилось выращивать плодовые деревья и кустарники, а также комнатные растения. Он интересовался явлениями в окружающей природе, наблюдал за животными и растениями, пытался понять и найти ответы на вопросы мироздания. Эти черты характера у Ивана Ивановича сохранились до сих пор. В 1959 году он пошел в 1-й класс. Школа в деревне была небольшой и малокомплектной – в классах ученики сидели за партами так, что рядом находились первоклассники и третьеклассники либо второклассники и четвероклассники. Затем была Красаевская 8-летняя школа, а после нее – Старо-Пичурская средняя школа. Учился на протяжении всех лет Иван Иванович с интересом, особенно любил математику, химию и биологию.

После окончания школы Иван Иванович поступал в Актюбинский медицинский институт. Попытка эта оказалась неудачной, и он вернулся в родной колхоз. Однако это не поколебало желание Ивана Ивановича получить высшее образование. На следующий год (1970) он поступил в Мордовский государственный педагогический институт им. М.Е. Евсевьева на биолого-химический факультет. Мир растений всегда был ближе душе Ивана Ивановича, поэтому уже с первого курса он пришел на кафедру ботаники и стал заниматься научной работой по анатомии и морфологии листьев древесных растений. Иван Иванович упорно и скрупулезно изучал эту тематику, неоднократно выезжал с докладами на студенческие конференции в Горький, Киров, Казань. Учился по всем предметам на “отлично” и с третьего курса был Ленинским стипендиатом. Сту-

денческая жизнь Ивана Ивановича не была ограничена только блестящими успехами в учебе. Он активно участвовал в студенческой художественной самодеятельности, исполнял в составе мужского квартета факультета народные и эстрадные песни. В 1975 году Иван Иванович окончил институт с красным дипломом по специальности “учитель биологии с дополнительной специальностью химия”. Преподаватели факультета за все годы учебы отмечали его широкую эрудицию, упорство, прилежание и заинтересованность в изучении проблемных вопросов в ботанике. Ему была предложена работа ассистентом кафедры ботаники института, где он проработал в этой должности в течение трех лет. Именно в это время была опубликована первая научная статья Ивана Ивановича, посвященная проводящей системе листьев деревьев и кустарников совместно с его научным руководителем Киндяковой Милитиной Дмитриевной.

В 1978 г. Иван Иванович поступил в аспирантуру Ботанического института АН СССР, где занимался проблемами сравнительной эмбриологии и анатомии семян. В 1982 г. защитил кандидатскую диссертацию на тему “Эмбриология семейства роголистниковых (*Ceratophyllaceae*) в связи с его систематическим положением”. Затем работал младшим научным и старшим научным сотрудником в лаборатории Эмбриологии и репродуктивной биологии. В 1990 году поступил в докторантуру БИН РАН. После ее окончания стал ведущим научным сотрудником лаборатории Эмбриологии и репродуктивной биологии. В 1995 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему “Принципы типизации и организация семязачатки цветковых растений”.

За время работы в БИН РАН Иваном Ивановичем написано большое количество статей (часть статей была написана совместно с коллегами), о результатах изучения растений на разных уровнях: анатомическом, эмбриональном, экологическом, функциональном. Тематика научных статей свидетельствуют о широте его научных интересов. Иван Иванович является соавтором многотомной сводки “Сравнительная эмбриология цветковых растений” (1981–1990) – им написаны характеристики 17 семейств; соавтором многотомной сводки “Сравнительная анатомия семян” (1985–2013) – написаны характеристики 4 семейств. С 1994 по 2000 гг. Иваном Ивановичем написаны статьи для трехтомного издания “Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции” (1994–2000), которое в дальнейшем было переиздано на английском языке (2002–2009). Многие статьи для этого издания были написаны вместе с научным руководителем кандидатской и докторской диссертаций Батыгиной Татьяной Борисовной. 1-й том: термины – Ар-

хеспорий, Гипостаза, Интегумент, Интегументальный тапетум, Микропиллярный воротничок, Паренхима интегумента, Подиум, Постамент, Примордий семязачатка, Обтуратор, Оперкулум, Фуникулус, Халаза, Эпидермис интегумента; новые классификации – Новый подход к классификации типов формирования стенки микроспорангия, Новый подход к трактовке структур базальной области семязачатки, Транспорт метаболитов в развивающемся семязачатке, *Chrysanthemum*-тип развития зародышевого мешка. 2-й том: термины – Гелобильный тип развития эндосперма, Перисперм, Прозембрио, Целлюлярный тип развития эндосперма, Эмбриогения; новые классификации – Новый подход к типизации эндосперма в связи с проблемой его эволюции, Принципы классификации типов эмбриогенеза. 3-й том: Аберрантные семязачатки и семена: строение и диагностика, Влияние условий загрязнения окружающей среды на репродукцию растений, Репродуктивная стратегия роголистниковых (*Ceratophyllaceae*), Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков при разных системах скрещивания. Все эти годы Иван Иванович являлся секретарем этих изданий.

Самой высокой оценки заслуживает многолетняя и плодотворная работа Ивана Ивановича в составе редколлегии “Ботанического журнала”. Он принимает активное участие в редактировании статей, требователен к их авторам, но вместе с тем корректен и доброжелателен, никогда не отказывает в консультациях. Критический анализ материала, широта эрудиции и равнодушное отношение к работе Ивана Ивановича способствуют сохранению и преумножению научного потенциала журнала. За время работы в Ботаническом институте Иван Иванович стал Лауреатом Государственной премии Российской Федерации в области науки и техники (1993 год) как один из авторов многотомной монографии “Сравнительная эмбриология цветковых растений” и Лауреатом Премии Правительства Российской Федерации за разработку теоретических и прикладных аспектов эмбриологических основ семенного размножения цветковых растений (2002 год).

Иван Иванович регулярно участвовал и продолжает участвовать в работе всесоюзных, всероссийских и международных симпозиумов и конференций, посвященных проблемам анатомии, морфологии, эмбриологии и филогении растений. Его доклады всегда встречают живой отклик среди зарубежных и отечественных коллег.

С 2007 г. Иван Иванович работает в Российском государственном педагогическом университете им. А.И. Герцена сначала как профессор, а затем, с 2009 г., как заведующий кафедрой ботаники (в 2021 г. кафедра была переименована в ка-

федру ботаники и экологии). Под руководством Ивана Ивановича Шамрова защищены три кандидатских и одна докторская диссертации, он является научным консультантом многих аспирантов Лаборатории эмбриологии, работающих над кандидатскими диссертациями. В 2010 г. Иван Иванович получил ученое звание профессор. Одновременно он является ведущим научным сотрудником лаборатории Анатомии и морфологии БИН РАН. Им подготовлены характеристики 5 триб семейства Asteraceae для 8-го тома “Сравнительной анатомии семян”. Современные научные достижения связаны с изучением структурных особенностей гинецея и семязачатка. Всего опубликовано около 300 научных работ, среди них обзоры на русском и английском языках. Особую значимость приобрели написанные им монография (2008) и учебные пособия для студентов (2010, 2015, 2018, 2019).

Иван Иванович Шамров активно проводит учебную работу в вузе, читает лекционные курсы: “Ботаника”, “Эмбриология растений”, “Репродукция и размножение растений” (бакалавриат), “Современная ботаника”, “Сравнительная эмбриология растений и животных” (магистратура). Ему интересно заниматься как серьезными научными исследованиями, так и процессом обучения и воспитания с бакалаврами, магистрами и аспирантами. Он успешно руководит их научной работой, осуществляет руководство научно-исследовательскими практиками магистрантов. Является победителем открытого конкурса на право получения грантов Санкт-Петербурга в сфере научной и научно-технической деятельности (2011). Принимает участие в проекте Программы развития Герценовского университета – в научно-образовательном проекте “Герценовский абонемент” (в 2017–2019 гг. в форме видеоконференции прочитаны лекции для преподавателей и учащихся разных школ).

Высокий уровень профессионализма, восприимчивость к новому, способность генерировать идеи, широта мысли, исследовательский талант характеризует Ивана Ивановича Шамрова как прекрасного педагога и исследователя. Он всегда искренне помогает своим коллегам, равнодушен, переживает одинаково как за работу кафедры и факультета, так и за работу студентов. Старается сохранить ценный опыт кафедры, наработанный и накопленный предшествующими поколениями преподавателей. С его приходом на кафедру стали успешно реализовываться и развиваться новые научные направления – эмбриология и цитология растений, которые ранее на кафедре не проводились. Он постоянно открыт для общения, полон сил и творческих планов. За многолетний добросовестный труд, большой личный вклад в обеспечение учебного процесса награжден Почетными грамотами БИН РАН

(2014) и РГПУ им. А.И. Герцена (2012, 2015), медалью Ивана Ивановича Бецкого (2017).

От всей души желаем Ивану Ивановичу реализовать свои планы и идеи. Здоровья, долгих лет жизни, семейного благополучия, успехов и процветания!

## СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ И.И. ШАМРОВА

1976

Киндякова Н.Д., Шамров И.И. Формирование проводящей системы в листьях некоторых деревьев и кустарников. – В кн.: Морфогенез деревьев и кустарников. Горький: изд-во Горьковского гос. пед. института им. М. Горького. С. 21–35.

1980

Шамров И.И. Некоторые данные по анатомии *Ceratophyllum*. – Бот. журн. 65(5): 703–706.

1981

Шамров И.И. Особенности строения пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (Ceratophyllaceae). – Бот. журн. 66(10): 1464–1473.

1983

Шамров И.И. Анатомическое исследование трех видов *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). – Бот. журн. 68(10): 1357–1366.

Шамров И.И. Строение пыльника и некоторые особенности микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у представителей рода *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). – Бот. журн. 68(12): 1662–1667.

1984

Шамров И.И., Батыгина Т.Б. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства Ceratophyllaceae. – Бот. журн. 69(10): 1328–1335.

1985

Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Сравнительная эмбриология порядков Nymphaeales и Nelumbonales и вопросы их систематики и филогении. – Бот. журн. 70(3): 368–373.

1986

Шамров И.И. Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (Gentianaceae). – Бот. журн. 71(6): 733–739.

1988

Шамров И.И. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства Gentianaceae. — Бот. журн. 73(2): 213–222.

1990

Шамров И.И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (Gentianaceae). — Бот. журн. 75(10): 1363–1379.

1991

Shamrov I.I. The ovule of *Swertia iberica* (Gentianaceae): structural and functional aspects. — Phytomorphology. 41(3–4): 213–229.

Винтер А.Н., Шамров И.И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae). — Бот. журн. 76(3): 378–390.

Винтер А.Н., Шамров И.И. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей рода *Nymphaea* и *Victoria* (Nymphaeaceae). — Бот. журн. 76(12): 75–87.

Шамров И.И., Винтер А.Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (Nymphaeaceae). — Бот. журн. 76(8): 1073–1083.

1992

Шамров И.И., Никитичева З.И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (Orchidaceae): структурное и гистохимическое исследование. — Бот. журн. 77(4): 45–60.

1993

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Морфогенез семяпочки у *Luzula pedemontana* (Juncaceae): структурно-гистохимическое исследование. — Бот. журн. 78(4): 47–59.

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (Juncaceae): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития. — Бот. журн. 78(11): 18–33.

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Бот. журн. 78(12): 24–44.

Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции. — Бот. журн. 78(6): 16–24.

Pretova A., Ostrolucka M.-G., Shamrov I.I., Batygina T.B. Morpho-histological examination of calli, somatic embryos and other structures derived in vitro in *Quercus* sp. — Biologia, Bratislava. 48(4): 451–456.

1994

Шамров И.И., Жинкина Н.А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (Campanulaceae). — Бот. журн. 79(6): 19–34.

1996

Shamrov I.I. Ovule development and significance of its features for Gentianaceae systematics. — Opera Bot. Belg. 7: 113–118.

Sheridan W.F., Avalkina N.A., Shamrov I.I., Batygina T.B., Golubovskaya I.N. The *mac1* gene: controlling the commitment to one meiotic pathway in maize. — Genetics. 142(3): 1009–1020.

1997

Шамров И.И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — Бот. журн. 82(6): 24–46.

Шамров И.И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae). — Бот. журн. 82(10): 1–13.

Shamrov I.I. Nucellus typification and ovule classification. — Bull. Polish Acad. Sci. 45(2–4): 1–10.

Anisimova G.M., Shamrov I.I. Anther and ovule development in *Ungnadia speciosa* Endl. — Bull. Polish Acad. Sci. 45(2–4): 93–100.

Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyle. — Bull. Polish Acad. Sci. 45(2–4): 81–92.

Zhinkina N.A., Shamrov I.I. The embryology of *Azorina vidalii* and *Gadellia lactiflora* (Campanulaceae). — Bull. Polish Acad. Sci. 45(2–4): 119–133.

1998

Шамров И.И. Формирование гипостазы, подиума и постаменты в семязачатке *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) и *Ribes aureum* (Grossulariaceae). — Бот. журн. 83(1): 3–14.

1999

Шамров И.И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков Liliales и Amaryllidales. — Бот. журн. 84(2): 13–33.

Шамров И.И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификация структур. — Бот. журн. 84(10): 3–35.

Batygina T.B., Shamrov I.I. New approach to interpreting the ovular basic structures. — Phytomorphology. 49(3): 223–231.

2000

Шамров И.И. О значении признаков строения и развития семязачатка для систематики. — Бот. журн. 85(7): 101–107.

Anisimova G.M., Shamrov I.I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). — Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 42: 47–54.

Shamrov I.I. Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. — Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 42(1): 61–77.

Shamrov I.I. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends. — Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 42(2): 9–20.

2001

Шамров И.И. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (Orchidaceae). — Бот. журн. 86(1): 3–13.

Шамров И.И., Анисимова Г.М., Батыгина Т.Б., Лакшми Сита Г. Типы и морфологическая эволюция семязачатка в порядке Santalales. — Бот. журн. 86(7): 1–14.

Шамров И.И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) в связи с особым способом формирования эндотелия. — Бот. журн. 87(2): 1–18.

Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции. — Бот. журн. 87(10): 1–30.

Воронова О.Н., Шамров И.И., Батыгина Т.Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* L. (Poaceae). — Бот. журн. 87(9): 10–26.

Shamrov I.I. Ovule and seed in *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae) with peculiar developmental pattern of endothelium formation. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 44: 79–90.

2003

Шамров И.И. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции. — Бот. журн. 88(6): 1–30.

Shamrov I.I., Anisimova G.M. Stages of structural-functional reorganization during ovule and seed development. — Бот. журн. 88(12): 37–61.

Shamrov I.I., Anisimova G.M. Critical stages of ovule and seed development. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 167–172.

Voronova O.N., Shamrov I.I., Batygina T.B. Ovule morphogenesis in normal and mutant *Zea mays*. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 155–160.

2004

Шамров И.И. Структурная дифференциация семязачатка цветковых растений: халаза, фуникулус, обтуратор. — Бот. журн. 89(3): 1–17.

2005

Batygina T.B., Titova G.E., Shamrov I.I. et al. Plant stem cells in terms of embryology. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 47(1): 51–60.

Шамров И.И. Транспорт метаболитов и возможные причины образования aberrантных семязачатков. — Бот. журн. 90(11): 1651–1675.

Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). — Бот. журн. 90(10): 1499–1516.

2006

Шамров И.И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений. — Бот. журн. 91(11): 1601–1636.

2007

Шамров И.И. Морфогенез семязачатка и семени у *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). — Бот. журн. 92(7): 945–964.

Бабро А.А., Анисимова Г.М., Шамров И.И. Репродуктивная биология *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae) при интродукции в ботанические сады г. Санкт-Петербурга. — Раст. ресурсы. 43(4): 1–13.

2008

Шамров И.И., Яндовка Л.Ф. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae). — Бот. журн. 93(6): 78–90.

Шамров И.И., Бабро А.А. Развитие и строение пыльника у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae). — Бот. журн. 93(8): 61–80.

Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.

Шамров И.И. Формирование спорангиев высших растений. — Бот. журн. 93(12): 1817–1845.

2009

Шамров И.И., Бабро А.А. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae). — Бот. журн. 94(1): 58–74.

Шамров И.И. Морфологическая природа гинецея и плода у *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). — Бот. журн. 94(7): 938–961.

2010

Шамров И.И., Геворкян М.М. Структурная организация гинецея в семействе Аросупасеае. — Бот. журн. 95(2): 145–168.

Шамров И.И. Особенности формирования синкарпного гинецея у некоторых однодольных растений. — Бот. журн. 95(8): 1041–1070.

Шамров И.И., Геворкян М.М. Сравнительная характеристика гинецея в семействах Аросупасеае, Asclepiadaceae и Gentianaceae. — Бот. журн. 95(12): 1673–1699.

Шамров И.И. Современные проблемы ботаники. СПб. 123 с.

2011

Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae). — Бот. журн. 96(1): 62–75.

Шамров И.И., Котельникова Н.С. Особенности формирования гинецея у *Coccyganthe flos-cuculi* (Caryophyllaceae). — Бот. журн. 96(7): 826–850.

Кокшеева И.М., Царенко Н.А., Шамров И.И. Особенности строения генеративных почек у представителей рода *Rhododendron* (Ericaceae). — Растит. ресурсы. 47(4): 33–41.

2012

Шамров И.И. Типы гинецея покрытосеменных растений: терминология и проблемы интерпретации. — Бот. журн. 97(4): 417–451.

Торшилова А.А., Рудский И.В., Шамров И.И. К трактовке ранних стадий развития семязачатка *Dioscorea caucasica* (Dioscoreaceae). — Бот. журн. 97(6): 734–743.

Шамров И.И., Винтер А.Н. Типизация эндосперма и особенности его строения и развития в семействах Nymphaeaceae и Barclayaceae. — В кн.: Сборник статей “Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam”. М. С. 177–194.

Шамров И.И., Анисимова Г.М., Котельникова Н.С. Сравнительный анализ морфогенеза гинецея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — Бот. журн. 97(8): 985–1009.

Котельникова Н.С., Шамров И.И. Развитие и типизация гинецея у представителей подсемейства Silenoideae (Caryophyllaceae). — Вестн. СПбГУ. Сер.3. Биология. Вып. 4. С. 50–67.

Shamrov I.I. Spatial-temporal coordination during ovary and ovule development in the lysicarpous gynoecium. — Proceedings of the Symposium “Caryophyllales: New Insights into Phylogeny, Systematics and Morphological Evolution of the Order”, Moscow, M.V. Lomonosov State University, 24–27 September, 2012. Tula. P. 32–36.

2013

Шамров И.И. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. — Бот. журн. 98(5): 568–595.

2014

Шамров И.И. Строение и формирование гинецея у (Nemegocallidaceae). — Бот. журн. 99(2): 159–177.

Шамров И.И. Формирование гинецея у *Buddleja davidii* (Buddlejaceae). — Бот. журн. 99(7): 729–748.

2015

Шамров И.И. Формирование трехгнездной завязи в тетракарпеллятном гинецее *Canarium pimela* (Burseraceae). — Бот. журн. 100(2): 142–151.

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Строение гинецея и происхождение семязачатка у *Polygonum affine* (Polygonaceae). — Бот. журн. 100(6): 521–539.

Шамров И.И. Эмбриология и воспроизведение растений. СПб. 200 с.

2016

Шамров И.И., Царев А.С. Особенности строения гинецея у *Capsella bursa-pastoris* (Brassicaceae). — Бот. журн. 101(2): 121–141.

Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. Особенности строения гинецея и семязачатка у представителей родов *Cerasus*, *Microcerasus* и *Amygdalus* (Rosaceae). — Вестник СПбГУ. Серия 3 Биология. Вып. 4. С. 26–36.

<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.402256>

2017

Шамров И.И. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 102(2): 129–146.

<https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>

2018

Шамров И.И. Особенности морфогенеза, разнообразия и возможные преобразования семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 103(2): 163–186.

<https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>

Шамров И.И. Учебные задания к лабораторным занятиям по дисциплинам “Эмбриология растений”, “Размножение и воспроизведение растений”, “Современная ботаника”. СПб. 95 с.

Анисимова Г.М., Шамров И.И. Морфогенез гинецея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tu-*

*biflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103(6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>

Бабро А.А., Шамров И.И., Анисимова Г.М. Особенности развития микроспор *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae) перед уходом в состояние осенне-зимнего покоя. — Бот. журн. 103(11): 1472–1482.

<https://doi.org/10.7868/S0006813618110078>

Shamrov I.I. Diversity and typification of ovules in flowering plants. — *Wulfenia*. 25: 81–109.

### 2019

Шамров И.И. Формирование гинцея у *Acer ginnala* (Aceraceae). — Бот. журн. 104(3): 442–454. <https://doi.org/10.1134/S0006813619030074>

Шамров И.И., Анисимова Г.М. Микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104(7): 1001–1032.

<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>

Шамров И.И. Современные проблемы ботаники (2-е изд.). СПб. 216 с.

### 2020

Шамров И.И. Типы оплодотворения у цветковых растений. — Бот. журн. 105(3): 3–27.

<https://doi.org/10.31857/S0006813620030096>

Шамров И.И. Факторы снижения семенной продуктивности у цветковых растений. — Раст. ресурсы. 56(1): 1–16.

<https://doi.org/10.31857/S0033994620010057>

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 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>

Шамров И.И., Анисимова Г.М., Торшилова А.А., Левичев И.Г. Строение гинцея и семязачатка у некоторых видов *Crinum* (Amaryllidaceae). — Бот. журн. 105(8): 3–18.

<https://doi.org/10.31857/S0006813620080116>

Shamrov I.I. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — *Wulfenia*. 27: 145–182.

### 2021

Анисимова Г.М., Шамров И.И. Строение гинцея и семязачатка у *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 106(4): 50–68. <https://doi.org/10.31857/S0006813621040025>

Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 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>

Ignatiev S., Folomkin A., Shamrov I., Trubetskaya O., Moroz O. Device availability by students to support blended learning in graphical sciences. — *World Transactions on Engineering and Technology Education*. 19(2): 196–202.

Шамров И.И., Бабро А.А., Анисимова Г.М. Анализ гетероспермии у *Rhododendron luteum* и *Rhododendron schlippenbachii* (Ericaceae). — Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2(159): 48–62. <https://doi.org/10.36305/2712-7788-2021-2-159-48-62>

Shamrov I.I. Endosperm development and typification in angiosperms. — *Wulfenia*. 28: 83–108.

Анисимова Г.М., Шамров И.И. Сравнительный анализ строения гинцея и семязачатка у некоторых видов *Sedum* и *Kalanchoe* (Crassulaceae). — Бюллетень ГБС. 4: 31–39.

<https://doi.org/10.25791/BBGRAN.04.2021.1097>

## IVAN IVANOVICH SHAMROV (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

E. A. Rushchina

*Herzen State Pedagogical University of Russia  
Moyka River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia*

*e-mail: elenarozha74@yandex.ru*

## ИССЛЕДОВАТЕЛИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА ИМ. В.Л. КОМАРОВА (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ ОСНОВАНИЯ)

© 2022 г. Л. А. Федина<sup>1,\*</sup>, С. К. Мальшева<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup> Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН  
пр-т 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия

\*e-mail: triton.54@mail.ru

\*\*e-mail: malyshsveta@rambler.ru

Поступила в редакцию 18.04.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

Уссурийский заповедник им. В.Л. Комарова является одним из старейших природоохранных учреждений Дальнего Востока. В 2022 году исполняется 90 лет со дня его основания. По инициативе и при активной поддержке В.Л. Комарова под охрану государства в южной части Приморского края был выделен участок девственной уссурийской тайги. Интерес к изучению уникальной флоры заповедника В.Л. Комаров передал своим ученикам (Е.Н. Клобуковой-Алисовой, З.И. Лучник и др.) и последователям (Д.П. Воробьев, Г.Э. Куренцова, А.М. Скибинская и др.). В последние годы флористические исследования на территории Уссурийского заповедника были отражены в крупных обобщающих работах С.С. Харкевича, Т.А. Безделевой, Л.А. Фединой. В настоящее время Уссурийский заповедник им. В.Л. Комарова является резерватом ценных растительных сообществ и богатой разнообразной маньчжурской флоры.

*Ключевые слова:* Уссурийский заповедник, В.Л. Комаров, ботанические исследования, исследователи флоры, Приморский край

DOI: 10.31857/S0006813622070031

Основная роль в организации Уссурийского (Супутинского) заповедника принадлежит крупнейшему отечественному ботанику, президенту АН СССР (1936–1945 гг.), академику Владимиру Леонтьевичу Комарову. В 1913 г. комплексная экспедиция под его руководством прошла исследовательским маршрутом из города Никольска-Уссурийского (г. Уссурийск) до с. Шкотово вверх по течению р. Супутинка (ныне р. Комаровка). Уникальная девственная растительность этого района произвела сильное впечатление на членов экспедиции, вследствие чего Владимир Леонтьевич пришел к твердому убеждению о необходимости сохранения данной территории в нетронутом (первозданном) виде.

По инициативе и при поддержке В.Л. Комарова в 1932 г. Дальневосточный научно-исследовательский институт (до 1930 г. – Южно-Уссурийское отделение Русского географического общества) был преобразован в Горнотаежную станцию ДВФ АН СССР. В этом же году для проведения стационарных работ по изучению флоры, фауны

и растительности уссурийской тайги при станции был организован Супутинский заповедник. В 1934 г. Уссурийский (Супутинский) заповедник получил юридический статус природоохранного учреждения. К 70-летнему юбилею В.Л. Комарова в 1940 году заповеднику было присвоено имя его организатора и создателя. В 1972 г. река Супутинка, протекающая через заповедник, была переименована в р. Комаровка; также одно из лесничеств заповедника было названо Комаровским. В 1974 году Супутинский заповедник получил современное название Уссурийский. (Vorob'ev et al., 1936; Kotlyar, Kuprin, 2014; Fisenko, 2017; Bogatov, Urmina, 2020).

Уссурийский заповедник расположен на юге Приморского края в верхней части бассейнов рек Комаровка (Супутинка) – левого притока реки Раздольная и Артёмовка, впадающей в Уссурийский залив Японского моря. Рельеф на заповедной территории низкогорный, сформирован отрогами хребта Пржевальского южного Сихотэ-Алиня. Территория заповедника находится в об-

ласти влияния дальневосточных муссонов. Среднегодовая (1973–2020 гг.) температура воздуха составляет 3,9° С. Продолжительность безморозного периода в настоящее время доходит до 200 дней. Уссурийский заповедник расположен в Уссурийском флористическом районе – в южной подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. В заповеднике четко выделяются два высотных растительных пояса: хвойно-широколиственные леса и пихтово-еловые леса с неморальными элементами. Основу видового состава растительного покрова заповедника составляют элементы маньчжурской флоры (Fedina, 2018a).

Интерес к уникальной флоре Уссурийского заповедника отмечается с первых лет освоения Уссурийского края. Пионером в исследовании флоры будущего заповедника стал В.Л. Комаров. Им было выявлено около 300 видов сосудистых растений в 1913 г. во время работы Ханкайской ботанической экспедиции в южной части края в долинах рек Супутинка (Комаровка) и Майхе (Артёмовка). Первую инвентаризацию флоры заповедника в его первоначальных границах провела в основном А.М. Скибинская (1932–1933 гг.). Итоговая работа представлена в первом томе трудов Горнотаежной станции: Д.П. Воробьев, Г.Э. Куренцова, З.И. Лучник, Т.В. Самойлова, А.М. Скибинская. В сводке приведены 565 видов сосудистых растений (Vogob'ev et al., 1936). Карту заповедной растительности, в первоначальном варианте выполненную А.М. Скибинской в начале тридцатых годов, в 1935–1936 годы дополнил Я.Я. Васильев. Он сделал фитоценотическое описание лесов. Позже Г.Ф. Бромлей и З.И. Гутникова (Bromlej, Gutnikova, 1955) выпустили научно-популярный очерк под названием “Супутинский заповедник”, где приведено 186 видов сосудистых растений наиболее интересных для читателей, по мнению авторов. Существенно дополнила список видов растений О.Д. Форш (Forsh, 1970). Она указала для флоры заповедника 70 новых видов, среди них 46 заносных, из них 25 видов – сорные. Далее видовой состав сосудистых растений Уссурийского заповедника был уточнен С.С. Харкевичем (Bromlej et al., 1977), который приводит 286 видов флоры.

Большую работу по изучению флоры заповедника в его современных границах провели С.С. Харкевич и Т.А. Безделева. Результаты этих работ нашли отражение в вышедшей в 1978 г. монографии “Флора и растительность Уссурийского заповедника”. В ней содержится список из 825 видов высших растений (Flora..., 1978). В 2006 г. была опубликована коллективная монография “Флора, растительность и микобиота заповедника “Уссурийский”, в которой глава сосу-

дистые растения представлена 860 видами (Flora..., 2006). Авторами этого флористического раздела стали Т.А. Безделева и Л.А. Федина. Последние флористические находки дополнили список сосудистых растений заповедника до 890 видов из 435 родов и 109 семейств (Fedina, 2012, 2018b).

Накануне 90-летия со дня основания Уссурийского (Супутинского) заповедника уместно вспомнить первых исследователей флоры Уссурийского заповедника и их последователей.

**Комаров Владимир Леонтьевич** (1869–1945) – академик, выдающийся ученый-ботаник, президент Академии наук СССР (1936–1945 гг.).

Владимир Леонтьевич Комаров родился 1 октября в Петербурге в семье военного. Еще со школьных лет он проявлял интерес к естествознанию, собирал и изучал растения. После обучения в классической гимназии, в 1890 г. поступает на естественно-историческое отделение Императорского Санкт-Петербургского университета, который заканчивает в 1894 г. с дипломом 1-й степени (Vogotov, 2020).

Свои исследования как ботаник Владимир Леонтьевич начинает проводить на территории современного Приморского края с середины 1885 года. Результаты трехлетних (1895–1897) экспедиционных исследований растительности Дальнего Востока, Маньчжурии и Кореи легли в основу фундаментального научного сочинения “Флора Маньчжурии”, первый том которого в 1901 г. был опубликован, а в 1902-м – защищен Комаровым в качестве магистерской диссертации. Владимир Леонтьевич начал ботаническое исследование Южно-Уссурийского края в 1913 г. Монография “Типы растительности Южно-Уссурийского края”, написанный им после Ханкайско-Сучанской экспедиции (1913 г.) и сегодня считается одним из лучших описаний основных типов растительности юга Приморья. Были изданы несколько определителей: в 1925 г. “Малый определитель растений Дальневосточного края” и в 1931–1932 гг. двухтомный “Определитель растений Дальневосточного края” (Urmina, 2020). В первой половине 30-гг. Комаров многократно приезжал на Дальний Восток и работал в разных его районах. Многолетняя деятельность В.Л. Комарова внесла так много нового в изучение Дальнего Востока, что в ботанической литературе появились выражения “докомаровский период” и “комаровский период”. В 1930 г. Комаров организовал Дальневосточный филиал Академии наук СССР, в 1932 г. инициировал создание Горнотаежной станции и Супутинского (Уссурийского) заповедника (Gukov, 2001). Значительные достижения и вклад В.Л. Комарова во флористические,

географические и экологические исследования запечатлены в различных формах: его именем названы институты, географические объекты, премии и т.д. Более 70 растений названы в честь знаменитого ботаника, в том числе, на Дальнем Востоке 23 вида: *Ribes komarovii* Pojark., *Nelumbo komarovii* Grossh., *Thymus komarovii* Serg. и др.

**Евгения Николаевна Клобукова-Алисова** (1889–1962) – известный дальневосточный флорист и геоботаник.

Евгения Николаевна родилась 24 июля в 1889 г. в с. Варзняки Вятской губернии в семье земского врача. Окончила высшие Бестужевские курсы, где под руководством В.Л. Комарова получила специальность ботаника. В 1917 г. Евгения Николаевна в г. Никольск Уссурийский (г. Уссурийск) возглавила недавно организованный Ботанический кабинет Южно-Уссурийского отделения Русского географического общества, сотрудники которого занимались изучением дальневосточной флоры. Евгения Николаевна участвовала в многочисленных экспедициях по территории Приморского края, где производила массовые сборы растений, гербарий которых отправляла в Ленинград на определение В.Л. Комарову. В 1932–1934 гг. Евгения Николаевна, будучи заместителем директора по хозяйственной части, заведовала лабораторными и подсобными помещениями на Горнотаежной станции ДВФ АН СССР и в Спутинском (Уссурийском) заповеднике, а также библиотекой и гербарием. Совместно с В.Л. Комаровым участвовала в изучении флоры заповедника и прилегающих территорий, в составлении и написании определителей дальневосточных растений. Эти определители стали настольными книгами для ученых-исследователей и имели большое значение для дальнейшего изучения флоры и растительности Дальнего Востока. В честь Евгении Николаевны названы *Lycopus alisoviae* Kiss, *Viola alissoviana* Probat., *Alnus alisoviana* Mandl.

**Дмитрий Петрович Воробьев** (1906–1985) – кандидат биологических наук, известный дальневосточный флорист-систематик и дендролог.

Дмитрий Петрович родился 3 ноября 1906 г. в пос. Иман (сейчас Дальнереченск) Приморского края в семье провизора. После окончания средней школы в 1924 г. поступил на лесное отделение агрономического факультета Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток). С 1932 г. и до выхода на пенсию Дмитрий Петрович трудился в дальневосточных научных учреждениях АН СССР. В 1932 г. он приезжает на Горнотаежную станцию ДВФ АН СССР (ГТС ДВФ АН СССР), где проработал более 10 лет, с 1934 г. исполнял обязанности директора, в 1935 г. полу-

чил должность научного сотрудника. Дмитрий Петрович внес большой вклад в установление научных связей ГТС ДВФ АН СССР с Дальневосточным филиалом в г. Владивостоке, участвовал в юридическом оформлении Уссурийского заповедника. В 1945 г. Дмитрий Петрович переезжает во Владивосток, где работает в отделе ботаники и растениеводства ДВ филиала АН СССР, с 1962 г. – во вновь организованном Биолого-почвенном институте ДВФ АН СССР. Материалы экспедиционных исследований нашли отражение в обобщающих работах “Растительный покров южного Сихоте-Алиня и дикорастущие плодово-ягодные растения в нем” (1935), “Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР” (1936), “Обзор дальневосточных видов рода *Actinidia* Lindley” (1939). Память об известном дальневосточном ученом сохранили его коллеги и ученики, назвав его именем несколько новых видов растений бузульник *Ligularia vorobievii* Worosch., овсяница *Festuca vorobievii* Probat., мятлики *Poa vorobievii* Probat., касатик *Iris vorobievii* N.S., осока *Carex vorobievii* A.E. Kozhevnikov.

**Галина Эразмовна Куренцова** (1909–1989) – доктор биологических наук, известный дальневосточный флорист и геоботаник.

Галина Эразмовна родилась 28 мая 1909 г. в семье лесничего в г. Орел. После окончания средней школы в 1926 г. Галина Эразмовна поступила в медицинский техникум. В 1933 г. с мужем А.И. Куренцовым (впоследствии известным энтомологом) переехала на Дальний Восток. Начало научной деятельности совпало с организацией первого учреждения академической науки на Дальнем Востоке – Горнотаежной станции АН СССР, где уже жили и работали начинающие ученые – Д.П. Воробьев, Т.В. и Т.П. Самойловы, З.И. Гутникова и другие. С 1934 по 1936 г. Галина Эразмовна исследовала флору и растительность Уссурийского (бывшего Спутинского) заповедника, было выполнено более 200 геоботанических описаний. Она изучала местные и интродуцированные лекарственные растения, их распространение и запасы. Галине Эразмовне посчастливилось неоднократно встречаться с основателем академической науки на Дальнем Востоке В.Л. Комаровым. С 1947 по 1955 г. Галина Эразмовна работала под руководством Б.П. Колесникова над составлением геоботанической карты Приморского края. В этот же период она проводит геоботаническое обследование Приханкайской равнины и окружающих ее предгорий, а в 1958 г. по этим материалам успешно защищает кандидатскую диссертацию в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР. В 1971 г. Галина Эразмовна защищает докторскую

диссертацию “Смена растительности Приморья в связи с естественной динамикой ландшафтов и деятельностью человека” (Tarankov et al., 1980). Г.Э. Куренцова проработала более пятидесяти лет на Дальнем Востоке России. Опубликовала около сотни научных работ, в том числе несколько книг.

**Таисия Васильевна Самойлова** (1908–1998) – исследователь-дендролог, старший научный сотрудник Горнотаежной станции ДВО РАН.

Родилась Таисия Васильевна в семье ветеринарного фельдшера в городе Никольск-Уссурийский (сейчас г. Уссурийск). В 1926 году поступила практиканткой в Ботанический кабинет Южно-Уссурийского отделения Русского географического общества. В 1927 году была зачислена на должность препаратора. В этом учреждении ее свела судьба с Евгенией Николаевной Клобуковой-Алисовой, ближайшим помощником академика Владимира Леонтьевича Комарова на Дальнем Востоке. Евгения Николаевна руководила приобретением молодой сотрудницей общеобразовательных и специальных ботанических знаний. После короткой стажировки Таисия Васильевна стала ездить в экспедиции по Приморью, собирая ботанический материал для В.Л. Комарова и его сподвижницы Е.Н. Клобуковой-Алисовой. После прохождения курсов повышения квалификации (1936–1939 гг.) в Москве и Ленинграде, ей определили тему исследований “Древесно-кустарниковые породы для озеленительных, агроландшафтных и других народнохозяйственных целей в Приморском крае”. Под руководством дендрологов Я.Я. Васильева и Б.П. Колесникова Таисией Васильевной в 1935 г. был заложен дендрарий интродуцированной и местной флор. В настоящее время здесь произрастает более 800 видов древесных, кустарниковых растений и лиан из различных регионов мира. Труд Т.В. Самойловой отмечен двумя орденами “Знак Почета” и орденом “Дружбы народов”, медалью “За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.”.

**Зинаида Ивановна Лучник** (1909–1994) – доктор сельскохозяйственных наук, геоботаник, дендролог-интродуктор.

Зинаида Ивановна родилась в 1909 году в г. Спасске Приморского края в семье учителя. Когда Зинаиде Ивановне было пять лет, в их доме несколько дней гостила Е.Н. Клобукова-Алисова, маленькую Зину увлекла работа с растениями, и она решила в дальнейшем тоже стать ботаником. Окончив среднюю школу, Зинаида Ивановна в 1927 г. поступила на агрономический факуль-

тет Дальневосточного государственного университета во Владивостоке и в 1930 г. успешно его закончила.

После окончания университета участвовала в землеустроительной экспедиции на Камчатке, затем в течение семи лет работала в качестве ботаника Горнотаежной станции Академии наук в Приморском крае. На Горнотаежной станции Зинаида Ивановна снова встречается с Е.Н. Клобуковой-Алисовой, которая становится наставником молодого ученого. Зинаиде Ивановне поручили изучить систематику двух больших семейств – злаковых и осоковых, а также дать характеристику кормовых ресурсов Приморского края. Основные исследования проводились на территории Супутинского (Уссурийского) заповедника. Собранные гербарные образцы отправляли в Ботанический институт АН СССР, где В.Л. Комаров помогал с определением видов. Зинаида Ивановна часто переписывалась с В.Л. Комаровым, встречалась с ним во время его посещений заповедника и считала себя его ученицей. В 1937 г. она уезжает работать на Алтайскую зональную плодово-ягодную станцию (ныне Научно-исследовательский институт садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко). В 1943 г. Зинаида Ивановна защитила кандидатскую диссертацию на тему “Декоративные растения Горного Алтая”. Ученую степень доктора сельскохозяйственных наук получила по совокупности опубликованных работ по теме “Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае”. С 1973 по 1982 гг. заведовала отделом декоративного садоводства НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко. За трудовые успехи была награждена орденом “Трудового Красного Знамени” и несколькими медалями.

**Зинаида Ивановна Гутникова** (1910–1985) – кандидат биологических наук, ботаник, исследователь лекарственных растений.

Зинаида Ивановна родилась в 1910 г. в Хабаровске в семье рабочего. После окончания средней школы в Никольске (ныне г. Уссурийск) в 17 лет она поступила практиканткой-препаратором в Ботанический кабинет Южно-Уссурийского отдела Государственного Русского географического общества. Здесь тогда работала Е.Н. Клобукова-Алисова, которая обучала Зинаиду Ивановну собирать растения и заниматься их гербарной обработкой. В 1930–1931 гг. в период подготовки второго издания “Определителя растений Дальневосточного края”, двухтомного, с множеством рисунков-таблиц, Зинаида Ивановна принимала активное участие: собирала и гербаризировала растения для художников, оформлявших определитель. В 1932 г. в должности лаборанта Зинаида

Ивановна переходит работать на Горнотаежную станцию ДВФ АН СССР. Здесь она изучает медоносные и лекарственные растения. В военные годы (1941–1945) для нужд фронта Зинаида Ивановна отыскивала заросли лимонника китайского в тайге. Также она изучала биологию этого растения, молодые саженцы пересаживала на свои плантации в Уссурийском заповеднике. Плантацию под пологом леса помогали ей разрабатывать красноармейцы – так командование Уссурийского гарнизона благодарило ботаников за их помощь воинским частям в годы войны. С 1946 г. Зинаида Ивановна трудилась в Биолого-почвенном институте ДВО РАН (БПИ ДВО РАН). Большой вклад она сделала в разработку рекомендаций по агротехнике возделывания “корня жизни” – женьшеня, в изучение биологии и определение естественных запасов элеуторококка колючего. Последние годы работы в БПИ ДВО РАН З.И. Гутникова формировала коллекции семян растений, с помощью которых можно было определять вирусные болезни сельскохозяйственных культур. Зинаида Ивановна награждена медалью “За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.”, орденом “Знак Почета” (1953).

**Анна Михайловна Скибинская** (1906–1989) – кандидат сельскохозяйственных наук, ученый – биолог, выдающийся знаток плодовых растений.

Анна Михайловна родилась в Канаде в 1906 г. Высшее образование получила в Киевском институте народного хозяйства в 1930 г. Сначала трудилась ассистентом в АН УССР (1930–1931), затем работала научным сотрудником Горнотаежной станции (1931–1934). Анна Михайловна первой описала флору и растительность заповедной территории Супутинского (Уссурийского) заповедника. Ее флористические сборы и список растений, составленный в 1932 и 1933 годах, легли в основу для составления первоначального видового списка флоры. А.М. Скибинская создала в 1932 г. первые в заповеднике опытные посадки корня жизни – женьшеня настоящего, было высажено около 200 разновозрастных растений. В.Л. Комаров, осмотрев эти посадки летом 1932 г., предложил расширить экспериментальные площади. К 1940 году на плантации произрастало уже до 10 тыс. растений. Эти работы впоследствии послужили основой для создания специализированного совхоза “Женьшень” в Анучинском районе Приморского края. Также ею была составлена схема распределения основных лесных формаций. С 1943 г. – Анна Михайловна работала на Алтае старшим научным сотрудником НИИ садоводства Сибири (г. Барнаул). Занималась разработкой филогенетического метода анализа сортов яблони. Ею составлен определитель по плодам и

вегетативным признакам 69 наиболее распространенных в сибирском садоводстве сортов яблони. Опубликовала 11 научных работ. Анна Михайловна награждена медалью “За трудовую доблесть в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.”.

**Яков Яковлевич Васильев** (1900–1942) – геоботаник, лесовед-дендролог.

Яков Яковлевич родился 1 августа 1900 года в Осинском уезде Пермской губернии в семье лесничего. В 1922–1926 гг. обучался в Ленинградском лесном институте (бывший Санкт-Петербургский лесной институт, нынешний Лесотехнический университет). В 1933–1934 гг. Яков Яковлевич работал в должности геоботаника Дальневосточной (Амурской) комплексной экспедиции АН СССР. С 1934 по 1937 годы работал специалистом-геоботаником Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. Изучение типов леса и их биоценотической структуры продолжало быть главным направлением его исследований. В 1935–1936 годах, заложив постоянные пробные площади, он подробно проанализировал лесные ассоциации Супутинского заповедника (будущего Уссурийского заповедника). Им были выделены, в частности, кедрово-широколиственные, дубово-кедровые и кедрово-еловые леса, главной лесобразующей породой в которых является сосна кедровая корейская; впервые выделена новая лесная формация – чернопихтово-широколиственные леса, образованные пихтой цельнолистной. В 1937 г. Яков Яковлевич возвращается в Ленинград в Ботанический институт АН СССР. В составе группы ботаников и географов он активно включается в работу по составлению “Карты растительности СССР”, а также в 1938–1939 гг. вошел в состав авторского коллектива по подготовке многотомного издания “Деревья и кустарники СССР”. Не прекращалась работа и после начала блокады Ленинграда, но завершить свои труды Яков Яковлевич не успел. Суровая блокадная зима 1941–1942 года оказалась для него последней: 7 февраля 1942 года Яков Яковлевич скончался (Putenihin, 2019). Через несколько лет после войны были опубликованы первый том “Деревьев и кустарников СССР” (1949), а также “Геоботаническое районирование СССР” (1947), в которые были включены материалы Я.Я. Васильева, завершенные в блокадном Ленинграде.

**Ольга Дмитриевна Форш** – дальневосточный геоботаник, флорист-систематик.

Ольга Дмитриевна родилась в 1937 г. в Ленинграде и была внучкой и полной тезкой своей знаменитой бабушки – писательницы О.Д. Форш (двоюродной сестры В.Л. Комарова). После за-

вершения учебы в Ленинградском университете молодой геоботаник-флорист прибывает на работу на Дальний Восток. Вначале она трудится в Судзухинском (Лазовском) заповеднике, а с 1964 по 1972 годы проводит ботанические исследования на территории Уссурийского заповедника. По результатам этих исследований список флоры заповедника был дополнен 70 новыми видами. Из них 25 видов – это сорные растения, появившиеся после расширения центральной усадьбы заповедника.

**Сигизмунд Семенович Харкевич** (1921–1998) – доктор биологических наук, заслуженный деятель науки Российской Федерации.

Сигизмунд Семенович родился 2 мая 1921 г. в с. Катериновка Житомирской области в семье крестьянина. Великая Отечественная война прервала его обучение в Киевском государственном университете. За участие в боевых действиях Сигизмунд Семенович был награжден орденом и медалями. После войны, окончив университет, а затем и аспирантуру С.С. Харкевич работал в Киеве в Центральном республиканском ботаническом саду. В 1977 г. С.С. Харкевич возглавил лабораторию высших растений Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (г. Владивосток). Большая работа была организована и проделана по подготовке и написанию многотомной сводки “Сосудистые растения Дальнего Востока” (Sudistye..., 1985–1996). Ответственным редактором всех выпусков был С.С. Харкевич, под его руководством была проведена критическая обработка гербарного материала, составлены точечные карты распространения видов на территории российского Дальнего Востока. При подготовке монографии “Флора и растительность Уссурийского заповедника” в 1974–1976 гг. был проведен большой объем полевых исследований. С.С. Харкевич руководил рабочей группой авторов и осуществлял общую редакцию книги. Многолетняя научная и общественная деятельность С.С. Харкевича была высоко оценена правительством и научной общественностью. Он был награжден медалью “За трудовую доблесть”, избран профессором Центрально-Европейского университета (университет Джорджа Сороса), почетным членом многих зарубежных научных организаций.

**Тамара Аркадьевна Безделева** (15.12.1941) – кандидат биологических наук, биоморфолог, исследователь дальневосточной флоры.

Тамара Аркадьевна родилась в с. Монастырище Приморского края. После получения полного среднего образования, поступила в Московский государственный педагогический институт им. В.Л. Ленина. Еще будучи студенткой этого учеб-

ного заведения в полевые сезоны 1963–1964 гг. работала в Уссурийском заповеднике. В 1966 г. студенческие годы завершены, но уже в 1968–1971 гг. она продолжила обучение здесь же в аспирантуре под руководством Ивана Григорьевича Серебрякова. Спустя пять лет успешно защитила диссертацию на соискание ученой степени к.б.н. “Морфогенез и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов рода *Corydalis* Vent.”. Стаж непосредственной работы в заповеднике составил более десяти лет. Но и в последующие годы Тамара Аркадьевна продолжала курировать ботанические исследования на заповедной территории. В 2006 г. была опубликована коллективная монография “Флора, растительность и микобиота заповедника “Уссурийский”, в которой глава сосудистые растения представлена 860 видами. Авторами этого флористического раздела стали Т.А. Безделева и Л.А. Федина.

**Любовь Александровна Федина** (21.04.1952) – кандидат биологических наук, ботаник, исследователь флоры Уссурийского заповедника.

Любовь Александровна родилась в г. Артёме Приморского края. После учебы в Приморском Государственном сельскохозяйственном институте (г. Уссурийск) в 1974 г. получила образование – ученый-агроном. Более 40 лет (1980–2021) Любовь Александровна посвятила изучению флоры Уссурийского заповедника. За годы работы на заповедной территории авторские флористические находки составили 71 вид.

Постоянное внимание уделялось редким растениям, находящимся на границе ареала, а также эндемикам Уссурийского заповедника. К их числу можно отнести первую находку *Adoxa orientalis* Ner. не только для заповедной площади, но и для Приморского края (Fedina, 2013). Настоящим открытием стало обнаружение в 2014 г. плодоносящих кустарников *Lonicera monantha* Nakai в Суворовском лесничестве заповедника (Fedina, 2015). Этот вид включен в Красную книгу Приморского края со статусом (EX) – исчезнувший. Наиболее интересными сборами можно считать выявленную в 1985 г. *Oplonanax elatus* (Nakai) Nakai, а также *Aralia continentalis* Kitag., обнаруженную в 1996 г. Эти реликтовые растения, занесены в Красную книгу РФ (Krasnaya..., 2008) и Красную книгу Приморского края (Red data book..., 2008) со статусом VU – уязвимый, вид на границе ареала. В 2004 г. собрана фиалка амурская – *Viola amurica* W. Beck. практически одновременно в двух лесничествах. В Суворовском лесничестве впервые для флоры заповедника выявлен ясень густой – *Fraxinus densata* Nakai, а также новое семейство Cornaceae, представленное двумя видами: *Chamaeperic-*

*lymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn. и *Swida alba* (L.) Oriz. Ценной находкой стало обнаружение в Суворовском лесничестве популяции галлариса круглогубого – *Galearis cyclochila* (Franch. et Savat.) Soo. Ранее этот вид приводился только в первой работе по флоре Комаровского лесничества (Vorob'ev et al., 1936) и с тех пор больше ни разу не отмечался, это единственное местонахождение до настоящего времени.

К сожалению, увеличение видового состава идет не только за счет выявления автохтонных видов, но и адвентивных. В 1988 г. на территории заповедника обнаружена амброзия полыннолистная – *Ambrosia artemisiifolia* L. В 1990 г. возле кордона Аникина падь впервые была найдена конопля посевная – *Cannabis sativa* L. Более того в последнее время выявлен *Tussilago farfara* L. (Asteraceae) – заносный вид в Уссурийском заповеднике (Fedina, 2018b; Fedina et al., 2019).

В настоящее время работа по исследованию флоры и растительности Уссурийского заповедника проводится учеными различных научных учреждений Дальнего Востока и других регионов России (ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Ботанического сада-института ДВО РАН, Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Ботанического институтов РАН), а также ведущих вузов региона (Дальневосточного федерального университета, Приморской государственной сельскохозяйственной академии). В 2021 году как часть государственной системы охраны природных территорий, Уссурийский заповедник им. В.Л. Комарова вошел в состав национального парка “Земля леопарда”. В условиях антропогенного пресса на природные ресурсы Приморского края роль данной заповедной территории в сохранении биоразнообразия продолжает возрастать.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают большую признательность инспектору в области охраны окружающей среды Уссурийского заповедника Николаю Павловичу Паку, неизменному спутнику и проводнику по заповедным местам в течение многих полевых сезонов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bogatov] Богатов В.В. 2020. Семья, детство, начало пути в науку. – Природа. 3 (1255): 47–52. <https://doi.org/10.7868/S0032874X20030060>
- [Bogatov, Urmina] Богатов В.В., Урмина И.А. 2020. Во главе академии наук СССР. – Природа. 3(1255):

66–79. <https://doi.org/10.7868/S0032874X20030084>

- [Bromlej, Gutnikova] Бромлей Г.Ф., Гутникова З.И. 1955. Супутинский заповедник. Владивосток. 70 с.
- [Bromlej et al.] Бромлей Г.Ф., Васильев Н.Г., Харкевич С.С., Нечаев В.А. 1977. Растительный и животный мир Уссурийского заповедника. М. 173 с.
- [Fedina] Федина Л.А. 2012. Флористические находки в заповеднике “Уссурийский” ДВО РАН. – Вестник КрасГАУ. 12: 37–40.
- [Fedina] Федина Л.А. 2013. Первая находка *Adoxa orientalis* Нер. (Adoxaceae) в Уссурийском заповеднике (Приморский край). – Бот. журн. 98(10): 1300–1302.
- [Fedina] Федина Л.А. 2015. Дополнения к флоре сосудистых растений Уссурийского заповедника (Приморский край). – Бот. журн. 100(8): 72–76.
- [Fedina] Федина Л.А. 2018а. Уссурийский заповедник: 85 лет на охране наземной биоты Восточной Азии (краткий очерк). – Биота и среда заповедных территорий. 3: 83–96.
- [Fedina] Федина Л.А. 2018b. Дополнения к флоре Уссурийского заповедника (Приморский край) за десять лет (2007–2016). – В сб.: Комаровские чтения LXV. Владивосток. С. 55–59.
- [Fedina et al.] Федина Л.А., Куприн А.В., Огородников Е.М. 2019. *Tussilago farfara* (Asteraceae) на юге Дальнего Востока России. – Российский журнал биологических инвазий. 12(4): 113–117.
- [Fisenko] Фисенко С.М. 2017. История становления и развития Горнотаежной станции ДВО РАН. Beau Bassin. 113 с.
- [Flora...] Флора и растительность Уссурийского заповедника. 1978. М. 271 с.
- [Flora...] Флора, растительность и микобиота заповедника “Уссурийский”. 2006. Владивосток. 300 с.
- [Forsh] Форш О.Д. 1970. Новые виды для флоры Супутинского заповедника. – Бот. журн. 55(6): 874–876.
- [Gukov] Гуков Г.В. 2001. Чье имя ты носишь растение? Владивосток. 400 с.
- [Kotlyar, Kuprin] Котляр А.К., Куприн А.В. 2014. Заповеднику “Уссурийский” ДВО РАН – 80 лет. – Вестник ДВО РАН. 3(175): 5–11.
- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Putenihin] Путенихин В.П. 2019. Тропами первопроходцев: очерки об исследователях природы Южно-Урала и Башкирии. Уфа. 292 с.
- [Red data book...] Красная книга Приморского края. Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. 2008. Vladivostok. 688 с.
- [Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996. Т. 1–8. СПб.
- [Tarankov et al.] Таранков В.И., Грушвицкий И.В., Шеметова Н.С., Шербова М.А. 1980. Галина Эразмов-

на Куренцова (к 70-летию со дня рождения). — Бот. журн. 65(6): 893–896.  
 [Urmina] Урмина И.А. 2020. Ботаник и путешественник. — Природа. 3(1255): 53–65.  
<https://doi.org/10.7868/S0032874X20030072>

[Vorob'ev et al.] Воробьев Д.П., Куренцова Г.Э., Самойлова Т.В., Лучник З.И., Скибинская А.М. 1936. Материалы к флоре заповедника Горнотаежной станции ДВФ АН СССР. — Труды Горнотаежной станции. 1: 63–92.

## RESEARCHERS OF FLORA AND VEGETATION OF THE V.L. KOMAROV USSURIYSKIY RESERVE (TO THE 90th ANNIVERSARY OF ITS FOUNDATION)

L. A. Fedina<sup>a,#</sup> and S. K. Malysheva<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Federal Scientific Center for Biodiversity of Terrestrial Biota of East Asia, FEB RAS  
100-letiya Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

<sup>#</sup>e-mail: triton.54@mail.ru

<sup>##</sup>e-mail: malyshsveta@rambler.ru

The V.L. Komarov Ussuriyskiy Nature Reserve is one of the oldest nature conservation institutions in the Far East of Russia. The year 2022 marks the 90th anniversary of its foundation. A section of the virgin Ussuri taiga was allocated for state protection in the southern part of Primorye Territory on the initiative and with an active support of V.L. Komarov. V.L. Komarov instilled interest in studying the unique flora of the reserve in his students (E.N. Klobukova-Alisova, Z.I. Luchnik, etc.) and followers (D.P. Vorobyev, G.E. Kurentsova, A.M. Skibinskaya, etc.). In recent years, floristic studies on the territory of the Ussuriyskiy Reserve were reflected in major generalizing works by S.S. Kharkevich, T.A. Bezdeleva, L.A. Fedina. Currently, the V.L. Komarov Ussuriyskiy Nature Reserve is a refuge of valuable plant communities and rich diverse Manchurian flora.

**Keywords:** Ussuriyskiy Nature Reserve, V.L. Komarov, botanical research, flora researchers, Primorsky Krai

### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their deep gratitude to our constant companion and guide through the protected areas for many field seasons, the inspector in the field of environmental protection of the Ussuriyskiy Reserve Nikolay Pavlovich Pak.

### REFERENCES

- Bogatov V.V. 2020. Family, childhood, the beginning of the path to science. — Priroda. 3(1255): 47–52 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0032874X20030060>
- Bogatov V.V., Urmina I.A. 2020. Head of the Academy of Sciences of the USSR. — Priroda. 3(1255): 66–79 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0032874X20030084>
- Bromley G.F., Gutnikova Z.I. 1955. Suputinskij zapovednik [Suputinsky Reserve]. Vladivostok. 70 p. (In Russ.).
- Bromley G.F., Vasiliev N.G., Kharkevich S.S., Nechaev V.A. 1977. Rastitel'nyy i zhivotnyy mir Ussuriyskogo zapovednika [Flora and fauna of the Ussuriyskiy Reserve]. Moscow. 173 p. (In Russ.).
- Fedina L.A. 2012. Floristic findings in the Ussuriyskiy Nature Reserve FEB RAS. — Vestnik KrasGAU. 12: 37–40 (In Russ.).
- Fedina L.A. 2013. First record of *Adoxa orientalis* Nep. (Adoxaceae) in the Ussuriyskiy Reserve (Primorsky Territory). — Bot. Zhurn. 98(10): 1300–1302 (In Russ.).
- Fedina L.A. 2015. Additions to the flora of vascular plants of the Ussuriyskiy Reserve (Primorsky Territory). — Bot. Zhurn. 100(8): 72–76 (In Russ.).
- Fedina L.A. 2018. Additions to the flora of the Ussuriyskiy Reserve (Primorsky Territory) for ten years (2007–2016). — In: Komarovskie chteniya LXV. Vladivostok. P. 55–59 (In Russ.).
- Fedina L.A., Kuprin A.V., Ogorodnikov E.M. 2019. *Tussilago farfara* (Asteraceae) in the south of the Russian Far East. — Russian journal of biological invasions. 12(4): 113–117 (In Russ.).
- Fisenko S.M. 2017. History of the formation and development of the Mountain Taiga Station of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences. Beau Bas-sin. 113 p. (In Russ.).
- Flora i rastitel'nost' Ussurijskogo zapovednika [Flora and vegetation of the Ussuri Reserve]. 1978. Moscow. 271 p. (In Russ.).
- Flora, rastitel'nost' i mikrobiota zapovednika "Ussurijskij" [Flora, vegetation and mycobiota of the Ussuriyskiy Reserve]. 2006. Vladivostok. 300 p. (In Russ.).
- Forsh O.D. 1970. New species for the flora of the Suputinsky Reserve. — Bot. Zhurn. 55(6): 874–876 (In Russ.).
- Gukov G.V. 2001. Ch'yo imya ty nosish' rastenie? [Whose name do you bear the plant?]. Vladivostok. 400 p. (In Russ.).
- Kotlyar A.K., Kuprin A.V. 2014. The Ussuriyskiy Reserve of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences is 80 years old. — Bulletin of the Far Eastern Branch

- of the Russian Academy of Sciences. 3(175): 5–11 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Data Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. 2008. Moscow. 855 p. (In Russ.).
- Red Data Book of Primorsky Krai. Plants. Rare and endangered species of plants and fungi. 2008. Vladivostok. 688 p. (In Russ.).
- Putenihin V.P. 2019. Tropami pervoprohodtsev: ocherki ob issledovatelyakh prirody Yuzhnogo Urala i Bashkirii [The paths of the pioneers: essays about nature researchers of the Southern Urals and Bashkiria]. Ufa. 292 p. (In Russ.).
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. 1985–1996. Vol. 1–8. St. Petersburg. (In Russ.).
- Urmina I.A. 2020. Botanist and Traveler. – Priroda. 3(1255): 53–65 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0032874X20030072>
- Vorob'ev D.P., Kurentsova G.E., SamoiloVA T.V., Luchnik Z.I., Skibinskaya A.M. 1936. Materialy k flore zapovednika Gornotayozhnoy stantsii DVF AN SSSR [Materials for the flora of the reserve Mountain taiga station of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences]. – In.: Trudy Gornotayozhnoy stantsii im. V.L. Komarova. 1: 63–92 (In Russ.).