RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 106

№ 11

MOSCOW
2021

Founders:

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

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief
A. L. Budantsev, **Doctor of Sciences (Biology)**

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue A. L. Budantsev

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

Moscow

2021

© Russian Academy of Sciences, 2021
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2021

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 11, 2021

СООБЩЕНИЯ

К морфологии и таксономии *Meridion circulare* (Bacillariophyta)
С. И. Генкал, С. Ф. Комулайнен 1043

Галофитная растительность южного побережья Печорской Губы
Д. С. Мосеев, Л. А. Сергиенко, Т. А. Паринова, А. Г. Волков 1050

Система скрещивания и семенная репродукция *Geranium asiaticum* (Geraniaceae)
Н. И. Гордеева 1066

Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока
С. Н. Плюснина, В. В. Тужилкина 1072

Влияние тяжелых металлов на метаболом *Pinus sylvestris* (Pinaceae)
К. В. Сазанова, Н. В. Алексеева-Попова, И. В. Дроздова, А. И. Беляева, И. Б. Калимова, Н. И. Павлова, А. Л. Шаварда 1085

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала
Л. В. Снитько, Т. В. Сафронова, И. А. Блинов, В. П. Снитько 1101

Дополнения к лихенофлоре музея-заповедника “Куликово поле” (Тульская область)
Е. Э. Мучник 1113

Новые находки некоторых видов *Alchemilla* L. (Rosaceae) на Южном Урале (Челябинская область)
А. В. Чкалов, Е. В. Письмаркина, А. Г. Быструшкин 1123

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Новый вид рода *Echinops* (Asteraceae) из Среднего Поволжья
В. М. Васюков, В. В. Бондарева 1127

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Наталья Владимировна Трулевич (к 90-летию со дня рождения)
Р. З. Саодатова, Е. В. Ткачева, Н. С. Данилова, С. З. Борисова 1131

ПОТЕРИ НАУКИ

Памяти Николая Сергеевича Ракова
С. А. Сенатор, В. А. Гуркин, Е. Ю. Истомина, С. Н. Опарина 1138

Указатель новых названий растений 1144

Contents

Vol. 106, No. 11, 2021

Communications

To the morphology and taxonomy of *Meridion circulare* (Bacillariophyta)
S. I. Genkal, S. F. Komulaynen 1043

Halophytic vegetation of the southern coast of the Pechora Bay
D. S. Moseev, L. A. Sergiyenko, T. A. Parinova, A. G. Volkov 1050

Mating system and seed reproduction in *Geranium asiaticum* (Geraniaceae)
N. I. Gordeeva 1066

Structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) regrowth in the middle taiga subzone of the European North-East
S. N. Plyusnina, V. V. Tuzhilkina 1072

Effect of heavy metals on metabolome of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)
K. V. Sazanova, N. V. Alekseeva-Popova, I. V. Drosdova, A. I. Belyaeva, I. B. Kalimova, N. I. Pavlova, A. L. Shavarda 1085

Floristic Records

New species of *Synura* section *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) in waterbodies of the South Urals
L. V. Snitko, T. V. Safronova, I. A. Blinov, V. P. Snitko 1101

Additions to the lichen flora of the "Kulikovo Pole" Museum-Reserve (Tula Region)
E. E. Muchnik 1113

New records of *Alchemilla* L. species (Rosaceae) in the Southern Urals (Chelyabinsk Region)
A. V. Chkalov, E. V. Pismarkina, A. G. Bystrushkin 1123

Systematic Reviews and New Taxa

A new species of Echinops (Asteraceae) from the Middle Volga region
V. M. Vasjukov, V. V. Bondareva 1127

Jubilees and Memorial Dates

Natalia Vladimirovna Trulevich (on the 90-years anniversary)
R. Z. Saodatova, E. V. Tkacheva, N. S. Danilova, S. Z. Borisova 1131

Obituaries

In memoriam: Nikolay Sergeyevich Rakov
S. A. Senator, V. A. Gurkin, E. Yu. Istomina, S. N. Oparina 1138

Index to new plant names 1144

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1043–1049

СООБЩЕНИЯ

К МОРФОЛОГИИ И ТАКСОНОМИИ *MERIDION CIRCULARE* (BACILLARIOPHYTA)

© 2021 г. С. И. Генкал[1,*], С. Ф. Комулайнен[2,]**

[1] Институт биологии внутренних вод им. И Д. Папанина РАН
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия
[2] Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия
**e-mail: genkal@ibiw.ru*
***e-mail: komsf@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.
После доработки 13.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Изучение морфологии *Meridion circulare* var. *circulare* и *M. circulare* var. *constrictum* из небольшого озера Ламба (Карелия) с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило значительную изменчивость длины и ширины створки, числа ребер и штрихов в 10 мкм, формы створки и ее концов, разное расположение двугубого выроста и ориентация его щели. Совпадение диапазонов количественных признаков у этих разновидностей, наличие переходных форм, наличие аналогичной изменчивости формы створки в большинстве других родов бесшовных диатомовых водорослей позволили считать *M. circulare* var. *constrictum* конспецифичным *M. circulare* var. *circulare*. Приводится расширенный диагноз *M. circulare*.

Ключевые слова: Bacillariophyta, *Meridion circulare* var. *circulare*, *Meridion circulare* var. *constrictum*, электронная микроскопия, морфология, таксономия

DOI: 10.31857/S000681362111003X

Meridion circulare Ag. относится к широко распространенным видам (Zabelina et al., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017 и др.). У этого вида, кроме типовой, описана еще разновидность – *M. circulare* var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck (Zabelina et al., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Kulikovskiy et al., 2016), которая недавно восстановлена в ранге самостоятельного вида *M. constrictum* Ralfs (Lange-Bertalot et al., 2017; Peeters, Ector, 2017). Согласно опубликованным диагнозам, главное отличие между этими разновидностями заключается в форме головного конца створки. У var. *circulare* он широко закругленный, а у var. *constrictum* – головчатый (Zabelina et al., 1951), клювовидный (Kulikovskiy et al., 2016) или субголовчатый (Lange-Bertalot et al., 2017). Обе разновидности имеют один двугубый вырост на головчатом конце створки (Kulikovskiy et al., 2016).

Цель исследования – изучение морфологической изменчивости *M. circulare* в фитопланктоне мезотрофного озера Ламба (Карелия) с массовым присутствием этого вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужил фитопланктон озера, собранный в августе 2018 г.

Озеро распложено в северо-западной части г. Петрозаводска (61°48.428' с.ш. и 34°14.967' в.д.). Площадь зеркала составляет 1.4 га, средняя глубина 3.4 м. Котловина имеет простое строение. Берега водоема низкие, заболоченные, со сплавинами. Из озера вытекает ручей, являющийся притоком р. Томицы, впадающей в оз. Логмозеро соединенное проливом с Онежским озером (Potakhin, 2011).

По данным микробиологического анализа, воды оз. Ламба соответствует статусу мезотрофного водоема; установлен высокий уровень загрязнения воды органическим веществом (Makarova et al., 2017).

Для оз. Ламба характерна высокая цветность воды (82–176 Pt°), пониженные значения pH (6.9–7.1), средняя минерализация (48–82 мг/л) и низкая прозрачность (≈1.5 м). Концентрации общего фосфора и суммы минерального азота в воде в течение года колебались в пределах 42–180 мкг P/л и 0.5–1.7 мг N/л.

Таблица 1. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков *Meridion circulare* var. *circulare* и *M. circulare* var. *constrictum* соответственно литературным данным
Table 1. Ranges of variation in morphological quantitative characteristics of *Meridion circulare* var. *circulare* and *M. circulare* var. *constrictum* according to published data

Длина створки, мкм Length of valve, μm	Ширина створки, мкм Width of valve, μm	Число ребер в 10 мкм Number of costae in 10 μm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 μm	Источник References
12–80/12–80	4–8/4–8	3–5/3–5	15	Hustedt, 1930
12–80/12–80	4–8/4–8	3–5/3–5	15/15	Zabelina et al., 1951
12–80/12–80	4–8/4–8	3–5/3–5	15–16/15–16	Patrick, Reimer, 1966
10–82/10–82	4–8/4–8	2–5/2–5	12–16/12–16	Krammer, Lange-Bertalot, 1991
29–42/–	5.7–8/–	4–6/–	20/–	Genkal, 1992
8.2–50/–	3.4–7.5/–	4–6/–	20–35**/–	Genkal, Vekhov, 2007
23.6–60/16.3–45.7	4.5–10/4.2–9.8	2–5/3–8	13–21/16–24	Genkal, Trifonova, 2009
10–80/21.4–40	5–9.5/5–8.8	4–6/3–6	14–16/18–25	Kharitonov, Genkal, 2012
13.6–66.6/33–53	5–8.6/7.1–8.4	3–5/3–4	16–18/–	Genkal et al., 2015
10–82/–	4–8/–	–	12–16/–	Kulikovskiy et al., 2016
20.3–36/16.6–55.7	5.4–7.2/5–8	2.3–3.7/3.2–5.6	13.8–18.7/13.3–22.9	Chudaev, Gololobova, 2016
10–82/10–82*	4–8/4–8*	2–5/2–5*	12–16/12–16*	Lange-Bertalot et al., 2017
10–82/10–82*	4–8/4–8*	2–5/2–5*	–	Peeters, Ector, 2017
30–64.6/–	6.7–7.1/–	3–4/–		Genkal, Yarushina, 2018
13–84.4/15–66.7	**6.7–12.2/5.5–11**	**3–5/2.5–4**	**15–20/15–25**	**Наши данные Original data**

Примечание. Слева от черты – значения для *M. circulare* var. *circulare*, справа от черы – для *M. circulare* var. *constrictum*, * – *M. constrictum*, ** – уточненное значение 35, в работе Генкала, Вехова (2007) приводится цифра 40.

Note. On the left of the slash: values for *M. circulare* var. *circulare*, on the right of the slash: values for *M. circulare* var. *constrictum*, * – *M. constrictum*, ** – 35 is a specified value; Genkal and Vekhov (2007) gave the value 40.

Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Balonov, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM–25S.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В фитопланктоне оз. Ламба *M. circulare* относится к массовым видам (0.2–0.4 млн кл/л, 10–12% от суммарной численности). В исследованной популяции у типовой разновидности длина створки варьировала в диапазоне 13–84.4 мкм, ширина – 6.7–12.2 мкм, число ребер – 3–5 в 10 мкм, число штрихов – 15–20 в 10 мкм. У var. *constrictum* длина створки варьировала в диапазоне 15–66.7 мкм, ширина – 5.5–11 мкм, число ребер – 2.5–4 в 10 мкм, число штрихов – 15–25 в 10 мкм. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков у исследованных разновидностей *M. circulare* совпали с литературными данными, за исключением максимального значения длины створки и числа штрихов в 10 мкм и минимального значения ширины створки (табл. 1).

В литературе отсутствуют сведения по числу ареол в 10 мкм штриха и их форме. По нашим данным ареолы округлой или овальной формы, и у *M. circulare* var. *circulare* их число варьировало от 65 до 75, а у *M. circulare* var. *constrictum* – от 65 до 80, что не является значимым отличием.

Форма створки *M. circulare* var. *circulare* в основном соответствует описанию (Zabelina et al., 1951; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Peeters, Ector, 2017), но по форме головного конца встречались переходные формы, которые, по нашему мнению, трудно точно отнести к одной из разновидностей (рис. 1, *5–9*). Такие формы для *M. circulare* var. *circulare* приводят Peeters, Ector (2017, Fig. 5), для *M. circulare* var. *constrictum* приводят Chudaev, Gololobova (2016, Табл. 37: 7, 15), для *M. constrictum* – Peeters, Ector (2017, Fig. 9). На иллюстрациях первоописания *M. circulare* var. *constrictum* створки имеют хорошо выраженные головчатые концы (Ralfs, 1843). В последующих публикациях показана аналогичная и более широкая вариабельность головчатости головного конца *M. circulare* var. *constrictum,* (Zabelina et al., 1951; Krammer,

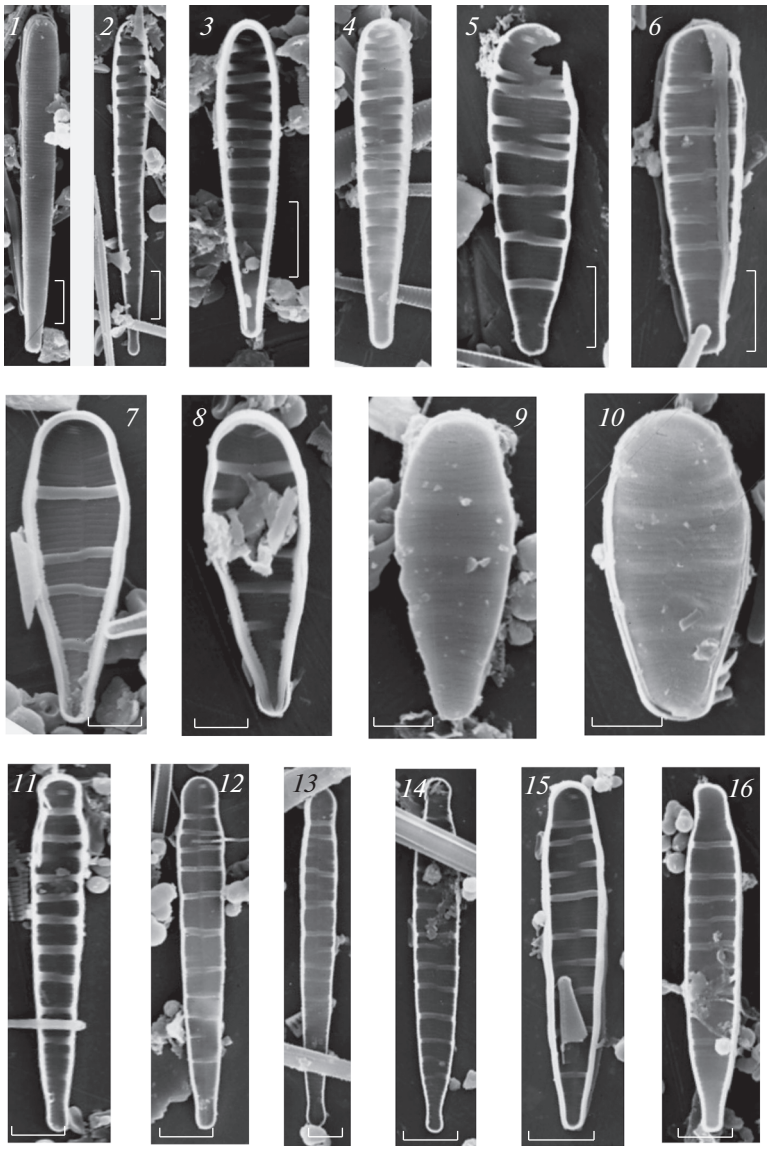


Рис. 1. *1–10 – Meridion circulare* var. *circulare*; *11–16 – M. circulare* var. *constrictum* (СЭМ). *1*, *9*, *10* – створка с наружной поверхности; *2–8*, *11–16* – створка с внутренней поверхности. Масштаб: *1–6*, *8*, *11–16* – 10 мкм; *7*, *9*, *10* – 5 мкм.

Fig. 1. *1–10 – Meridion circulare* var. *circulare*; *11–16 – M. circulare* var. *constrictum* (SEM). *1*, *9*, *10* – external view of the valve; *2–8*, *11–16* – internal view of the valve. Scale bars: *1–6*, *8*, *11–16* – 10 μm; *7*, *9*, *10* – 5 μm.

Lange-Bertalot, 1991; Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017; Peeters, Ector, 2017), что соответствует нашим данным (рис. 1, *11–16*; 2, *1–6, 8*). Форма базального конца створки у этой разновидности на нашем материале также варьирует от закругленного до хорошо выраженного головчатого (рис. 1, *11–16*; 2, *2, 3, 5, 6*), что соответствует иллюстрациям в работе Krammer, Lange-Bertalot (1991, Taf. 101, figs 8–14). При этом вид клетки этих разновидностей со стороны пояска как в СМ, так и в СЭМ, различить невозможно (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Chudaev, Gololobova, 2016; Peeters, Ector, 2017).

Форма концов створки варьирует и у других представителей бесшовных диатомовых водорослей. Головной конец у створок *Asterionella formosa* Hassal варьирует от слегка расширенного до головчатого (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 103, figs 4–8), также как у *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing (Genkal, Trifonova, 2009, Табл. XXXI, 1–4). У *Diatoma tenue* Ag. концы створки также варьируют от широко закругленных до головчатых, по аналогии со створками у *D. anceps* (Ehr.) Grunow, *Fragilaria incognita* Reichardt (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 102, figs 5–10; Taf. 118, figs 1–7) и *Fragilariforma bicapitata* (A. Mayer) Williams et Round (Lange-Bertalot et al., 2017, Pl. 7,

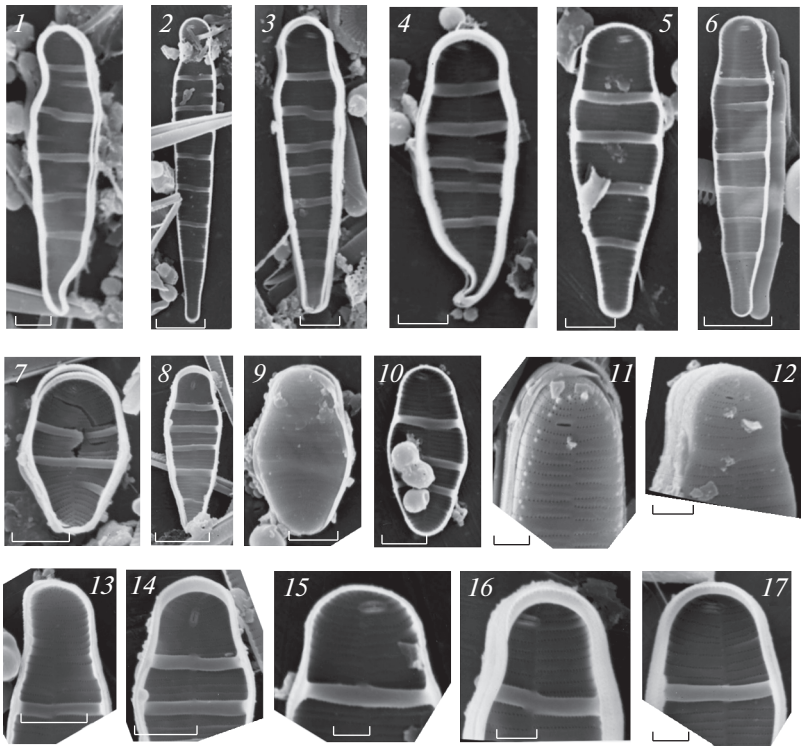


Рис. 2. *1–10*, *12–16* – *Meridion circulare* var. *constrictum*; *11*, *17* – *M. circulare* var. *circulare* (СЭМ). *1–8*, *10*, *13–17* – створка с внутренней поверхности; *9*, *11*, *12* – створка с наружной внутренней поверхности. Масштаб: *1, 3–5, 7, 9, 10, 13, 14* – 5 мкм; *2, 6, 8* – 10 мкм; *11, 12, 15–17* – 2 мкм.

Fig. 2. *1–10*, *12–16* – *Meridion circulare* var. *constrictum*; *11*, *17* – *M. circulare* var. *circulare* (SEM). *1–8, 10, 13–17*– internal view of the valve; *9, 11, 12* – external view of the valve. Scale bars: *1, 3–5, 7, 9, 10, 13, 14* – 5 μm; *2, 6, 8* – 10 μm; *11, 12, 15–17* – 2 μm.

Figs 11–15). В культуре *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. наблюдались створки булавовидной формы с широкими концами (Skabichevskiy, 1959), сходные с таковыми *M. circulare* var. *circulare* и *M. circulare* var. *constrictum* (Skabichevskiy, 1960, Рис. 77, n-q). В исследованном материале также встречались створки тератологической формы (Табл. II, 1, 4), и сходные с таковыми у *Diatoma tenue* (Genkal, 2004; Genkal, Trifonova, 2009). Нами встречены створки (рис. 1, *10*), сходные по количественным признакам и форме с *Diatoma anceps* (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 102, figs 5–10). Некоторые почти овальные створки (рис. 2, *9, 10*) очень сходны с *Diatoma. mesodon* (Ehr.) Kützing (Krammer, Lange-Bertalot, 1991, Taf. 99, figs 4–12). Такие створки зафиксированы и в других водных экосистемах, и отнесены к *M. circulare* var. *circulare* (Genkal, Vekhov, 2007, 2007, Табл. 15, 5). Створки аналогичной формы наблюдаются и у представителей бесшовных диатомовых водорослей: *Diatoma vulgaris*, *D. moniliformis*, *D. tenue*. При этом с уменьшением длины створки меняется ее форма от линейной до овальной (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Genkal, 2004; Genkal, Vekhov, 2007).

На створках *M. circulare* var. *circulare* и *M. circulare* var. *constrictum* отмечен один двугубый вырост (Kulikovskiy et al., 2016), что нами также подтверждено (рис. 1, *3–5, 7, 8, 11–13, 15*; рис. 2, *1–8, 10–12, 14–15*), но иногда он отсутствовал (рис. 2, *13*). По литературным данным двугубый вырост располагается эксцентрично у края створки на головном конце, и щель выроста ориентирована параллельно краю створки (Round et al., 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Trifonova, 2009; Peeter, Ector, 2017; Genkal, Yarushina, 2018). На нашем материале вырост также наблюдался преимущественно в этой части створки с такой же ориентацией (рис. 1, *3–5, 7, 8, 11–13, 15*; рис. 2, *1–7, 10–12, 15–17*), иногда в центре головного конца (рис. 1, *3–5, 7, 11*; рис. 2, *6, 14, 17*). На отдельных створках щель была ориентирована перпендикулярно краю створки (рис. 2, *8, 14*).

На некоторых створках на границе с загибом створки имеются небольшие шипики (рис. 2, *11*), или они отсутствовали (рис. 1, *9, 10*; рис. 2, *9, 12*), что согласуется с литературными данными (Round et al., 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2011, 2015;

Kharitonov, Genkal, 2012; Chudaev, Gololobova, 2016; Peeter, Ector, 2017; Genkal, Yarushina, 2018).

Следует отметить, что зафиксированы многочисленные находки *M. circulare* var. *circulare* вместе с *M. circulare* var. *constrictum* (Zabelina et al., Genkal, Trifonova, 2009; Kharitonov, Genkal, 2012; Genkal, 2015; Chudaev, Gololobova, 2016; Lange-Bertalot et al., 2017).

Ниже приведено подробное описание *M. circulare* с учетом наших и литературных данных.

Meridion circulare (Greville) C. Agardh 1831, Conspectus criticus diatomacearum. Part 3: 40, emend. Genkal et Komulaynen (рис. 1, 2).

≡ *Echinella circularis* Greville1823, Scottish Cryptogamic Flora, or coloured figures and descriptions of cryptogamic plants, belonging chiefly to the order Fungi; and intended to serve as a continuation of English botany 6: pl. 35.

≡ *Meridion constrictum* Ralfs 1843, Annals and Magazine of Natural History 12 (sup. 80): 458, pl. 18, fig. 2.

≡ *Meridion circulare* var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck 1880, Synopsis des Diatomées de Belgique Atlas: 51, figs 14, 15.

Клетки образуют веерообразные колонии. Створки линейно-булавовидные, редко почти линейные или овальные. Головной конец широко закругленный, головчатый, субголовчатый, клювовидный. Базальный конец сильно суженный, варьирует от закругленного до головчатого. Длина створки 8.2–84.4 мкм, ширина 3.4-12.2 мкм. Осевое поле узкое, линейное. Ребер 2–8 в 10 мкм, однорядных штрихов 12–35 в 10 мкм, ареолы круглой или овальной формы, 65–80 в 10 мкм. Один двугубый вырост находится у головного конца, и его щель ориентирована параллельно краю конца створки, иногда перпендикулярно. На границе лицевой части створки с ее загибом имеются или отсутствуют небольшие шипики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственных заданий по темам “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4), “Закономерности функционирования и динамики сообществ гидробионтов водных экосистем Европейского Севера” (№ г.р. АААА-А17 11031710040-9).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Balonov] Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. – В кн.: Методика изучения биогеоценозов. М. С. 87–89.

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

[Genkal] Генкал С.И. 1992. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб. 128 с.

Genkal S.I. 2004. Morphological variability and taxonomy of *Diatoma tenue* Ag. (Bacillariophyta). – Intern. J. Algae. 6 (4): 319–330. https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v6.i4.20

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

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

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

[Genkal, Vekhov] Генкал С.И., Вехов Н.В, 2007. Диатомовые водоросли водоемов Русской Арктики. М. 64 с.

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

Hustedt F. 1930. Bacillariophyta (Diatomeae). – Die Susswasser-Flora Mitteleuropas. Jena. Hft 10. 466 S.

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

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

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

Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.

[Makarova et al.] Макарова Е.М., Слуковский З.И., Медведев А.С., Новицкий Д.Г. 2017. Оценка качества воды малых озер г. Петрозаводска по показателям бактериопланктона в подледный период. – Учен. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 6(167): 72–77.

Patrick R., Reimer Ch.W. 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. *Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae*. – Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1 (13): 1–688.

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

[Potakhin] Потахин М.С. 2011. Морфологические особенности водоемов г. Петрозаводска. – В кн.: Матер. IV школы-конференции молодых ученых с международным участием (26–28 августа 2011 г.) “Водная среда и природно-территориальные комплексы: исследование, использование, охрана”.

Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С. 180–183.

Ralfs J. 1843. On the British species of *Meridion* and *Gomphonema*. – Ann. Mag. Nat. Hist. 12 (sup. 80): 457–467, pl. 18.

Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. 1990. Diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge. 747 p.

[Skabichevskiy] Скабичевский А.П. 1959. Изменчивость некоторых видов диатомовых водорослей в чистой культуре. – Бот. мат-лы Отд. спор. раст. БИН АН СССР. 12: 46–57.

[Skabichevskiy] Скабичевский А.П 1960. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. Систематика, экология и распространение. М. 350 с.

[Zabelina et al.] Забелина М.М., Киселев И.А., Прошина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1951. Диатомовые водоросли. М. 619 с.

TO THE MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *MERIDION CIRCULARE* (BACILLARIOPHYTA)

S. I. Genkal[a,#] and S. F. Komulaynen[b,##]

[a] *Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*
Borok, Nekouzskii Distr., Yaroslavl Region, 152742, Russia
[b] *Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS*
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia
[#]*e-mail: genkal@ibiw.ru*
[##]*e-mail: komsf@mail.ru*

The electron microscopy study of the valve morphology of *Meridion circulare* var. *circulare* and *M. circulare* var. *constrictum* from the small lake Lamba (Karelia) has revealed a significant variation in the valve length and width, number of costae and striae in 10 μm. A high variability in the shape of the valve and its ends, different position of the rimoportula and orientation of its fissure have also been shown. Coincidence of the ranges of quantitative characteristics in the varieties under study, the presence of transition forms and a similar variability of the valve shape in the majority of other genera of seamless diatoms implies that *M. circulare* var. *constrictum* is concpecific with *M. circulare* var. *circulare*. Based on the original and published data, an emended description of *M. circulare* is presented.

Keywords: Bacillariophyta, *Meridion circulare* var. *circulare*, *M. circulare* var. *constrictum*, electron microscopy, morphology, taxonomy

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was carried out as part of state assignments "Systematics, diversity and phylogeny of aquatic autotrophic organisms in Russia and other regions of the world" (No. AAAA-A18-118012690095-4), and "Regularities of the functioning and dynamics of aquatic ecosystems communities of the European North" (No. AAAA-A17 11031710040-9).

REFERENCES

Balonov I.M. 1975. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. – In: Metodika izucheniya biogeotsenozov . Moscow. P. 87–89 (In Russ.).

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

Genkal S.I. 1992. Atlas diatomovykh vodorosley planktona reki Volgi [The Atlas of Diatom Algae of the Volga River Plankton]. St. Petersburg. 128 p. (In Russ.).

Genkal S.I. 2004. Morphological variability and taxonomy of *Diatoma tenue* Ag. (Bacillariophyta). – Intern. J. Algae. 6 (4): 319–330. 1https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v6.i4.20

Genkal S.I., Bondarenko N.A., Shchur L.A. 2011. Diatomovye vodorosli ozer yuga i severa Vostochnoiy Sibiri [Diatoms of lakes in the south and north of Eastern Siberia]. Moscow. 202 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Chekryzheva T.A, Komulaynen S.F. 2015. Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia. Moscow. 202 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Trifonova I.S. 2009. Diatom algae of the plankton of Lake Ladoga and water-bodies of its basin. Rybinsk. 72 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Vekhov N.V. 2007. Diatomovye vodorosli vodoemov Russkoy Arktiki: arkhipelag Novaya Zemlya i ostrov Vaygach [Diatom algae of water bodies in the Russian Arctic: Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach island]. Moscow. 64 p. (In Russ.).

Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018. Diatom algae of poorly studied aquatic ecosystem in the Far North of Western Siberia. Moscow. 212 p. (In Russ.).

Hustedt F. 1930. Bacillariophyta (Diatomeae). – Die Susswasser-Flora Mitteleuropas. Jena. Heft 10. 466 s.

Kharitonov V.G., Genkal S.I. 2012. Diatoms of the Elgygytgyn Lake and its vicinities (Chukotka). Magadan. 402 p. (In Russ.).

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

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

Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.

Makarova E.M., Slukovsky Z.I., Medvedev A.S., Novitsky D.G., 2017. Otsenka kachestva vody malykh ozer g. Petrozavodska po pokazatelyam bakterioplanktona v podlednyy period. [Water quality assessment of small lakes in Petrozavodsk by bacterioplankton indicators in the ice period]. – Uchenyye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta. 6 (167): 72–77 (In Russ.).

Patrick R., Reimer Ch.W. 1966. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1 (13): 1–688.

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

Potakhin M.S. 2011. Morfologicheskiye osobennosti vodoyemov g. Petrozavodska [Morphological features of the reservoirs of Petrozavodsk]. – In: Materialy IV Shkoly-konferentsii molodykh uchenykh s mezhdunarodnym uchastiyem (26–28 avgusta 2011 g.) "Vodnaya sreda i prirodno-territorial'nyye kompleksy: issledovaniye, ispol'zovaniye, okhrana". Petrozavodsk. P. 180–183 (In Russ.).

Ralfs J. 1843. On the British species of *Meridion* and *Gomphonema*. – Ann. Mag. Nat. Hist. 12 (sup.80): 457–467, pl. 18.

Round F.E., Crawford R.M, Mann D.G. 1990. Diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge. 747 p.

Skabichevskiy A.P. 1959. Izmenchivost nekotorykh vidov diatomovykh vodorosley v chistoy kulture [Variability of some species of diatom algae in pure culture]. – Bot. Mat. Otd. Spor. Rast. AN SSSR. 12: 46–57 (In Russ.).

Skabichevskiy A.P. 1960. Planktonnye diatomovye vodorosli presnykh vod SSSR. Sistematika, ekologiya i rasprostranenie [Planktonic Diatom Algae of the USSR Freshwaters. Systematics, Ecology and Distribution]. Moscow. 350 p. (In Russ.).

Zabelina M.M., Kiselev I.A., Proshkina-Lavrenko A.I., Sheshukova V.S. 1951. Diatomovye vodorosli [Diatoms]. Moscow. 619 p. (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1050–1065

СООБЩЕНИЯ

ГАЛОФИТНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЮЖНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ПЕЧОРСКОЙ ГУБЫ

© 2021 г. Д. С. Мосеев[1,*], Л. А. Сергиенко[2,], Т. А. Паринова[3,***], А. Г. Волков[3]**

[1] Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Нахимовский пр., 36, Москва, 117997, Россия

[2] Петрозаводский государственный университет, Институт биологии, экологии и агротехнологий
ул. Ленина, 33, Петрозаводск, 185910, Россия

[3] Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова
наб. Северной Двины, 17, Архангельск, 163002, Россия

**e-mail:viking029@yandex.ru*

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

****e-mail: t.parinova@narfu.ru*

Поступила в редакцию 15.04.2020 г.
После доработки 19.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Приведена классификация приморской галофитной растительности южного побережья Печорской губы Баренцева моря, выполненная в рамках эколого-фитоценотического подхода, представленная 11 растительными ассоциациями (включая 2 субассоциации), принадлежащих к 10 формациям. Синтаксоны выделены на основе 94 геоботанических описаний. Классификация ограничена двумя ведущими синтаксономическими единицами: 1) “формация” – выделялась по виду-эдификатору фитоценозов, 2) “ассоциация” – выделялась по доминирующим видам верхнего и нижнего ярусов, которые определялись как категория “диагностические”. Растительный покров отличается по составу и структуре в местообитаниях с различными экологическими условиями, которыми являются пляжи и авандюны, соленые и солоноватые марши, солоноватые водоемы на маршах, экотонные зоны между маршами и кустарничковой тундрой. На песках пляжей выделены сообщества двух ассоциаций – Leymetum arenarii honckenyosum diffusae и Leymetum arenarii latirosum japonici. Соленые марши покрыты галофитной растительностью ассоциаций – Caricetum subspathaceae potentillosum egedii, Caricetum glareosae potentillosum egedii, Festucetum rubrae potentillosum egedii, Caricetum mackenziei. К солоноватым маршам приурочены сообщества ассоциаций – Rumexetum aquaticus, Glycerietum fluitantis subpurum, Arctophiletum fulvae. Небольшие солоноватые озера заняты сообществами Hippuridetum tetraphyllae. В экотонных зонах между маршами и кустарничковой тундрой описаны сообщества acc. Salicetum reptantis parnassiosum palustris. Синтаксоны, описанные на маршах в рамках эколого-фитоценотического подхода, сравнивали с данными ранее опубликованных синтаксонов маршей Большеземельской тундры, выделенных с использованием эколого-флористического подхода. Предложена классификация растительности маршей и пляжей в устье реки Дресвянка. Приводятся новые сведения о составе и структуре ассоциации Glycerietum fluitantis subpurum, сообщества которой впервые описаны за пределами северной границы ареала ценозообразующего вида *Glyceria fluitans*.

Ключевые слова: галофитная растительность, классификация, местообитание, приливное устье, Печорская губа

DOI: 10.31857/S0006813621110053

Впервые подробные геоботанические исследования приморских лугов Малоземельской тундры были проведены А.И. Лесковым, который составил описания растительности с использованием эколого-фитоценотического подхода (Leskov, 1936). Спустя 80 лет растительность маршей Малоземельской тундры была классифицирована в рамках эколого-флористического подхода (Matveeva, Lavrinenko, 2011; Lavrinenko et al., 2012). Опубликованы результаты флористической классификации галофитной растительности маршей Большеземельской тундры (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018), а также флористический состав и пространственная структура растительности побережья Печорской губы (Lavrineno et al., 2016; Moseev, 2015; Neshatayev, 2017).

Несмотря на накопленный материал, знания о растительности устьевых зон малых рек, впадающих в акваторию Печорской губы, до сих пор недостаточны. Таково устье р. Дресвянка, впадающей в южную часть залива. Цель настощей рабо-

ты – разработка классификации и анализ галофитной растительности Печорской губы на основе эколого-фитоценотического подхода.

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Печорская губа – крупный залив на юго-востоке Баренцева моря, который представляет собой эстуарий реки Печора, впадающей в его южную часть, длина залива около 100 км, ширина – 40–120 км. С акватории Баренцева моря в мелководную и слабосоленую Печорскую губу распространяется приливная волна, благодаря чему получают развитие приливо-отливные процессы. Средняя величина прилива – 1 м. Ввиду изменений стока р. Печора в губе происходит сезонное изменение величины солености. В период весеннего паводка на р. Печора, в южной части залива формируется область пресных вод. Как показывают авторские наблюдения в районе р. Дресвянка, величина общей минерализации в заливе в июле 2019 г., составляла 0.17–0.30 г/л, в то же время, в устье р. Хыльчую (Болванская губа) фиксировались пресные воды с минерализацией 0.2 г/л (Miskevich et al., 2015). В начале зимней межени, при спаде уровня воды, происходит осолонение со стороны акватории Баренцева моря, тогда обычно по всей южной части залива усиливается солоноватоводный режим. Так, в октябре-ноябре 1996 г. в устье р. Дресвянки отмечена соленость 8–14‰ (Miskevich, 1998).

Южное побережье Печорской губы расположено в подзоне южных гипоарктических тундр (Safronova, Yurkovskaya, 2015). Район характеризуется морским арктическим климатом: средняя температура самого холодного месяца в году – января, по данным ближайшей действующей метеостанции п. Варандей – –17.8°С, самого теплого, июля – +8.9°С. За год выпадает 403 мм осадков, самые влажные месяцы: август – 51 мм и сентябрь – 61 мм. Летом преобладают ветры северного и северо-восточного румбов, зимой – южного и юго-западного румбов (Nauchno-prikladnoy..., 1989).

На юго-востоке Печорской губы Баренцева моря значительное развитие получают абразионно-аккумулятивные и аккумулятивные берега. Абразионно-аккумулятивные системы представлены термоабразионными формами с глинисто-торфянистыми склонами и узкой полосой галечных пляжей (Ogorodov, 2003). Для аккумулятивных форм берегового рельефа по всей протяженности побережья характерны песчаные, галечно-песчаные пляжи и авандюны[1].

В устьях небольших рек – Хыльчую, Дресвянка и Двойник (Большая Двойничная) Печорской губы – амплитуда приливов преобладает над волноприбойным воздействием, что способствует развитию другой аккумулятивной формы – маршей[2].

Кроме приливов, значительную роль в образовании маршей Печорской губы выполняют штормовые нагоны, достигающие – 2.5–3.0 м (Ogorodov, 2003), которые повторяются с разной периодичностью, в основном осенью.

По степени засоления субстрата, а также составу и структуре растительности различают соленые и солоноватые марши. В растительных сообществах соленых маршей доминируют облигатные галофиты, приспособленные к высокой степени засоления грунтов и воды. Для сообществ солоноватых маршей характерно доминирование факультативных галофитов и видов растений гликофитов толерантных к засолению грунтов и воды.

Для аккумулятивных берегов Печорской губы, по меняющейся береговой линии, характерна смена пляжей и авандюн на приливные маршевые осушки в устьях рек (Moseev, 2017). На маршах часто выделяются приливные желоба – узкие эрозионные образования, в виде ручьев или проток, возникшие в результате размывания приливом пониженных участков берегов, а также небольшие мелководные водоемы – соленые озерки и соляные ванны, образовавшиеся в микродепрессиях, заполненных водами приливов, которые разбавлются выпадающими атмосферными осадками.

Согласно океанографической классификации пляжи, в основном, занимают зону волноприбойного воздействия и импульверизации – супралиторали (Кафанов и др., 2004). Маршевые берега приурочены к разным уровням литоральной зоны и части супралиторали (Rieley, Page, 1990).

По степени влияния прилива А.И. Лесков (Leskov, 1936) выделяет приморские луга низкого уровня, которые соотвествуют маршам низкого уровня – занимают среднюю литораль, нижняя граница распространения которой – уровень квадратурного отлива, верхняя граница – уровень квадратурного прилива. Приморские луга среднего уровня или марши среднего уровня занимают верхнюю литораль. Нижняя граница распространения верхней литорали – уровень квадратурного прилива, верхняя граница – уровень

[1] Авандюна – это валообразное эоловое накопление песчаных наносов, вытянутое вдоль берега и представляющее собой результат погребения штормового берегового бара под эоловым материалом (Kaplin et al, 1991).

[2] Марш – низкий аккумулятивный берег, формирующийся под влиянием морских приливов путем выноса илистых и песчаных наносов в осушную зону, покрытый субаэральной галофитной растительностью (Leont'ev, 1975). Марш также рассматривают как самостоятельную экосистему, с характерными билогическими видами и средой обитания в буферной зоне между сушей и морем (Bakker, 2014; Adam, 1993).

сизигийного прилива. Марши высокого уровня приурочены к побережью, где регулярное влияние приливов отсутствует, но находящемуся под влиянием нагонов.

Влияние различных экологических факторов обусловливает разницу в видовом составе и структуре растительных сообществ маршей и пляжей. На пляжах формируются ксерофильные сообщества из трав, относящихся к группе псаммогалофитов. Соленые марши заняты сообществами, состоящими преимущественно из галофитов. Солоноватые марши заняты сообществами с доминированием видов гликофитов, устойчивых к слабому засолению грунтов и воды. В переходной полосе (экотонах) между маршами и тундрами развиты сообщества, состоящие преимущественно из тундровых ив и травянистых растений, переносящих слабое засоление субстратов.

Растительность в устье р. Дресвянка подвержена антропогенному воздействию со стороны п. Вангурей и прилегающего к нему порта, построенного для обустройства Южно-Хыльчеюгского нефтегазового месторождения. Сообщества на застроенной территории существенно отличаются от естественных сообществ маршей, тундр и пляжей (Moseev, 2019). Так, на скатах береговых валов пляжей р. Дресвянка большие площади заняты сообществами с доминированием *Deschampsia cespitosa* s. l. В тундровой зоне этот вид обычен в антропогенно измененных местообитаниях (Rebristaya, 2013).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования растительности побережий проведены в июле 2015 г. в ходе экспедиции, организованной Архангельским региональным отделением Всероссийской общественной организации “Русское географическое общество”, в черте эстуариев рек Дресвянка (с.ш. 68°28'42.20" в.д. 55°14'12.36"), Двойник (Большая Двойничная) (с.ш. 68°26'10.70" в.д. 55°04'32.88"), Хыльчую (с.ш. 68°18'15.99" в.д. 54°55'01.73"), в районе нежилого п. Фариха (с.ш. 68°20'27.69" в.д. 54°55'23.20") в Большеземельской тундре на южном побережье Печорской губы (рис. 1).

Геоботанические описания (всего 94, автор – Д.С. Мосеев) выполнялись на пробных площадках, привязанных к географической сетке координат с помощью GPS-навигатора *Garmin*. Площадки размером 3 × 3 м закладывали по направлению от береговой линии моря к вершинам эстуариев в сообществах, однородных по составу и структуре. На всех пробных площадках выявляли видовой состав и проективное покрытие (в %) всех видов сосудистых растений, их принадлежность к тому или иному ярусу. Определяли механический состав почвогрунтов (Shishov, Sokolov, 1989), для чего делали почвенные прикопки до 10 см глубиной. Для измерения общей минерализации поверхностных вод использовали портативный кондуктометр IDS Meter фирмы HACH.

Классификация растительности приморской полосы проведена в соответствии с эколого-фитоценотическим подходом (Neshatayev, 1991). Нами используются 2 синтаксономических ранга: “формация” по виду-эдификатору фитоценозов и “ассоциация” – по доминирующим видам верхнего и нижнего ярусов, которые определялись как категория “диагностические”. В монодоминантных сообществах название ассоциации приводили по диагностическому виду. Для разграничения растительных сообществ разных биотопов в классификации использованы следующие типы местообитаний: пляжи, соленые и солоноватые марши, солоноватые водоемы (соленые озерки) на маршах, экотонные зоны между маршами и кустарничковой тундрой.

Для ассоциаций, выделенных с позиции эколого-фитоценотического подхода, приводится сравнение с результатами геоботанической обработки синтаксонов маршей Большеземельской тундры из работы О.В. Лавриненко, И.А. Лавриненко (2018), выделенных с позиций эколого-флористического подхода на юго-восточном побережье Баренцева моря (Lavrinrenko, Lavrininenko, 2018). В основу сравнения ассоциаций разных классификаций легли показатели видового состава и обилия видов.

Видовые названия таксонов для сосудистых растений даны по сводкам The Plant List: http://www.theplantlist.org/ (дата обращения 9.04.2020), Tzvelev, Probatova, 2019 и INPI (дата обращения 27.04.2021).

Для анализа сходства видового состава рассчитывали матрицу различий с использованием расстояния Эвклида. Для каждой площадки определяли экологические условия по шкалам Эленберга (Ellenberg et al., 1992), расчет которых выполняли в программе Ecoscale 5.0 (Grokhlina, Khanina, 2015).

Для ординации геоботанических описаний применяли неметрическое многомерное шкалирование с отображением векторов экологических факторов. Дендрограмму использовали для визуализации результатов иерархической кластеризации методом Варда с алгоритмом полной связи.

Расчеты проводили с помощью языка r (R Core Team, 2019) визуализацию данных с помощью пакета ggplot2 (Wickham, 2016).



Рис. 1. Карта-схема района исследований.
Fig. 1. Map of the research area.
Печорская губа – Pechora Bay
Дресвянка – Dresvyanka
Двойник – Dvoynik
п. Фариха – Farikha village
Хыльчую – Khylchuyu
р. Печора – Pechora River

РЕЗУЛЬТАТЫ

Растительность пляжей и авандюн

Формация Leymeta arenarii.

Включает наиболее характерные ассоциации песчаных и песчано-галечных пляжей побережий Белого и юго-востока Баренцева морей. Европейский арктобореальный *Leymus arenarius*, обильный и константстный во всех сообществах, образует верхний ярус. Как ценозообразователь он обычен на побережьях Балтийского, Баренцева, Белого морей, где образует сообщества с различными видами псаммофитона – *Honckenya peploides, Lathyrus japonicus, Sonchus humilis, Tripleurospermum maritimum* (Golub, 2003; Koroleva et al, 2011; Moseev, Sergienko, 2016).

Acc. Leymetum arenarii honckenyosum peploidis (табл. 1, оп. 1–17).

Ассоциация объединяет олигодоминантные сообщества, которые включают 2–5 видов. В верхнем ярусе доминирует факультативный галофит – *Leymus arenarius* (п.п. 5–30%), который хорошо выделяется на общем фоне растительности пляжей по характерному сизому аспекту. Диагностический вид нижнего яруса – облигатный галофит *Honckenya peploides* (incl. subsp. *diffusa*) (п.п. 10–35%), образует стелющиеся побеги на песке в зарослях *Leymus arenarius* или развивающиеся обособлено. Встречаются *Lathyrus japonicus* Willd. (incl. subsp. *pubescens*), *Armeria scabra, Rumex acetosa*.

С постоянством III в состав сообществ входит *Tripleurospermum maritimum* (п.п. 1–10%). Встречаются *Festuca richardsonii*, *Allium schoenoprasum, Tanacetum bipinnatum, Achillea millefolium*.

Сообщества ассоциации распространены на южном побережье Печорской губы Баренцева

моря в пределах зоны супралиторали, где занимают выровненные участки пляжей, микродюны, невысокие песчаные гряды и береговые валы. Развиваются вдоль волноприбойной полосы, на пляжах ближе всего к береговой линии моря, где подвергаются импульверизации морскими брызгами и активному ветровому воздействию. При штормовых нагонах, возможно затопление сообществ солоноватыми водами.

На западном и юго-восточном побережье Белого моря описаны близкие по составу и структуре сообщества acc. Tripleurospermo–Leymetum arenarii (Golub, 2003). На северном побережье Белого моря выделена сходная по составу acc. Honckenyo diffusae–Leymetum arenarii Regel, 1928 (Koroleva et al, 2011), они также известны на юго-востоке Двинского залива (Moseev, Sergienko, 2016).

В отличие от сообществ побережья Белого моря и западного побережья Баренцева моря, схожих экологически и структурно, здесь отсутствует *Sonchus humilis,* ареал которого на востоке ограничивается побережьем Чёшской губы. Нет в сообществах с побережья Печорской губы обычных для берегов Белого моря *Ligusticum scoticum, Lactuca tatarica*.

Acc. Leymetum arenarii latirosum japonici (табл. 1, оп. 18–27).

Syn.: субасс. Tripleurospermo-Leymetum arenarii latiretosum Golub, Sokoloff, Sorokin 2003.

Олигодоминантные сообщества, которые включают 3–6 видов приморского псаммофитона. Диагностический и доминирующий вид верхнего яруса – *Leymus arenarius* (п.п. 20–40%). В нижнем ярусе доминирует *Lathyrus japonicus* (incl. subsp. *pubescens*) (п.п. 15–40%). С высоким постоянством в состав нижнего яруса сообществ входят *Honckenya peploides* (incl. subsp. *diffusa*) (п.п. 1–20%) и *Tripleurospermum maritimum* (п.п. до 5%). Обычны *Rumex graminifolius*, *Juncus arcticus* (п.п. 1–10%). Редки *Achillea millefolium, Armeria scabra, Tanacetum bipinnatum*.

Местообитания сообществ сходны с предыдущей ассоциацией, но в экологическом ряду, сменяя acc. Leymetum arenarii honckenyosum peploidis, расположены на большем удалении от береговой линии моря, где занимают авандюны и небольшие повышения (микродюны) песчаных пляжей в устьях рек Дресвянка и Двойник. На авандюнах сообщества способствуют закреплению песков.

Близкие по составу сообщества широко распространены на пляжах по побережью Белого моря (Miskevich et al., 2014; Moseev, Sergienko, 2016), северном побережье Белого моря (Koroleva et al., 2011), вероятно получают широкое распространение на юго-востоке Баренцева моря, в пределах подзоны гипоарктических тундр.

На западном и юго-восточном побережье Белого моря описана субасс. Tripleurospermo–Leymetum arenarii latiretosum (Golub, 2003; Sorokin, Golub, 2007), видовой состав и структура которой мало отличаются от описанной нами acc. Leymetum arenarii latirosum japonici, что позволяет принять синтаксоны как синонимы.

Растительность соленых маршей

Формация Caricetum subspathacea.

Формация образована *Carex subspathacea* – приморским галофитом с арктическим циркумполярным ареалом, которая образует сообщества от Шпицбергена на севере до Белого моря на юге (Babina, 2002) и широко распространена в арктических районах Канады (Thannheiser, 1975). Часто выступает ценозообразователем на низких маршах в полосе берега с ежедневным влиянием прилива, где имеет почти сплошное покрытие. С ним обычно содонимируют галофиты *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare*, *Potentilla egedei, Triglochin maritima, Stellaria humifusa*, но может образовывать и почти чистые ценозы (Korchagin, 1935).

Acc. Caricetem subspathaceae potentillosum egedae (табл. 2).

Syn.: субасс. Caricetem subspathaceae arctantemosum hultenii Matveeva et Lavrinenko, 2011.

Ассоциация объединяет олигодоминантные сообщества с числом видов от 4–8. Диагностический вид *Carex subspathacea* доминирует с покрытием 40–70%. Содоминирует *Potentilla egedei* (п.п. 5–30%). В составе ценозов постоянны: *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare* (п.п. 5–20%) и *Stellaria humifusa* (п.п. 3–15%).

С небольшим обилием на повышениях микрорельефа встречаются *Calamagrostis deschampsioides* и *Carex glareosa*. В состав сообществ входят *Agrostis straminea, Dupontia psilosantha, Plantago schrenkii, Puccinellia phryganodes, Triglochin maritima*.

Сообщества ассоциации занимают обширные площади на илистых и илисто-глинистых соленых маршах низкого и среднего уровней в эстуариях рек Дресвянка и Двойник, часто встречаются вдоль берегов приливных желобов.

Сообщества ассоциации известны на маршах Малоземельской тундры (Leskov, 1936; Matveeva, Lavrinenko, 2011) и Большеземельской тундры юго-восточного побережья Баренцева моря (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018), на побережье Берингова моря Чукотского п-ова (Sergienko, 2008) и залива Корфа (Neshataeva et al., 2014). Описаны на маршах полуострова Канин (Korchagin, 1935; Miskevich et al., 2014), в западной части Канадского арктического архипелага (Thannheiser, 1975).

Мы объединяем описанные нами сообщества в acc. Caricetum subspathaceae potentillosum egedae**,** которые отличаются по видовому составу от сообществ сравниваемой субасс. Caricetem sub-

spathaceae arctantemosum hultenii лишь отсутствием некоторых мхов и злака *Festuca richardsonii*, что позволяет принять синтаксоны как синонимы.

Для субасс. Caricetem subspathaceae arctantemosum hultenii кроме *Carex subspathacea* и *Potentilla egedei*, в качестве диагностических видов приводятся *Agrostis straminea*, *Plantago schrenkii* и *Arctantemum arcticum* subsp. *polare* (Matveeva, Lavrinenko, 2011). В наших фитоценозах первый вид отмечен в одном описании, второй – в двух (табл. 2). Подвид *Arctantemum arcticum* subsp. *polare* обычен для сообществ ассоциации, описанной нами, но менее обилен, чем *Potentilla egedei*.

Формация Cariceta mackenziei.

Формация образована сообществами галофильной арктической циркумполярной *Carex mackenziei* преимущественно на берегах морей Северного Ледовитого океана в Европе и Северной Америке (Babina, 2002; Thannheiser, 1991; Lavrinenko et al., 2016). Вид выступает ценозообразователем на увлажненных слабозадернованных участках соленых маршей низкого и среднего уровня.

Acc. Caricetum mackenziei (табл. 3, оп. 18–20).

Syn.: Caricetum mackenziei Nordh. 1954 var. Warnstorfia fluitans.

В составе сообществ, занимающих небольшую площадь в устье р. Дресвянка, отмечено всего 2 вида: в верхнем ярусе доминирует *Carex mackenziei* (п.п. 80–90%); содоминант нижнего яруса – гигрофильный мох *Warnstorfia fluitans* (п.п. 10%).

Ассоциация выделена на марше низкого уровня, с илисто-песчаным субстратом, в эстуарии реки Дресвянка, который ежедневно заливается в прилив.

Близкие по составу и структуре сообщества выделены в Малоземельской тундре на побережье Баренцева моря (Leskov, 1936; Matveeva, Lavrinenko, 2011), в Большеземельской тундре (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018), на западном побережье Белого моря (Babina, 2002), арктическом и атлантическом побережье Канады, северной и средней Скандинавии (Thannheiser, 1991), побережье Мезенской губы (Korchagin, 1935).

Формация Cariceta glareosae.

Формацию образуют сообщества галофильной осоки *Carex glareosa*, обычной на берегах морей Северного Ледовитого океана, где выступает одной из частых ценозообразователей глинистых осушек соленых маршей преимущественно на уровне влияния сизигийных приливов (Thannheiser, Hellfritz, 1989; Babina, 2002; Sergienko, 2008; Matveeva, Lavrinenko, 2011; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018; Moseev, Sergienko, 2020).

Acc. Caricetum glareosae potentillosum egedae (табл. 3, оп. 1–5).

Syn.: Caricetum glareosae vic. Calamagrostis deschampsioides subass. typicum Molenaar 1974.

Ассоциация объединяет олигодоминантные сообщества с бедным видовым составом, включая всего 1–7 видов. Доминирует *Carex glareosa*, образующая густые заросли с покрытием 50–100%. Другой диагностический вид и содоминант сообществ – *Potentilla egedei* (п.п. 10–30%).

В состав сообществ с небольшим покрытием входят *Carex subspathacea, Festuca richardsonii* Hook., *Stellaria humifusa, Plantago schrenkii, Puccinellia phryganodes, Triglochin maritima*.

Сообщества ассоциации занимают марши среднего уровня в эстуарии р. Дресвянка, где развиваются в зоне влияния сизигийных приливов и нагонов, на почвах с суглинистым механическим составом. В эколого-динамическом ряду они сменяют сообщества acc. Caricetum subspathacea potentillosum egedae при удалении от береговой линии эстуария.

С позиции эколого-флористического подхода acc. Caricetum glareosae описана на юго-востоке Гренландии (Molenaar, 1974). Сообщества широко распространены на юго-восточном побережье Баренцева моря (Marveeva, Lavrinenko, 2011; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018). Сходные по составу и структуре сообщества в рамках acc. Festuco–Caricetum glareosae выделены на западном побережье Белого моря (Babina, 2002), в канадском секторе Арктики (Thannheiser, Hellfritz, 1989). Эти сообщества описаны для полуострова Канин (Miskevich et al., 2014), известны на Чукотке (Sergienko, 2008).

Субассоциация Caricetum glareosae typicum очень близка по видовому составу и структуре к сообществам, выделенным нами. Выраженное доминирование диагностических видов обоих ассоциаций – *Carex glareosa* и *Potentilla egedei* – позволяет относить их к синонимам.

Формация Festuceta richardsonii.

Формация выделена по доминированию *Festuca richardsonii* (*Festuca rubra* subsp. *richardsoni, Festuca rubra* subsp. *arctica*) (Lavrinenko et al., 2016), образующему верхний ярус в сообществах маршей на уровне влияния штормовых нагонов и в меньшей степени сизигийных приливов.

На юго-восточном побережье Баренцева моря *Festuca richardsonii* является одним из диагностических видов субасс. *Caricetum glareosae festucetosum rubrae* (Matveeva, Lavrinenko, 2011). На п-ове Канин известны сообщества, где диагностическим видом многих ассоциаций выступает *Festuca rubra* с содоминированием *Carex glareosa* и *Potentilla egedei* (Moseev, Sergienko, 2020).

Acc. Festucetum richardsonii potentillosum egedae (табл. 3, оп. 7–16).

Syn.: Caricetum glareosae vic. Calamagrostis deschampsioides subass. festucetosum rubrae Molenaar 1974.

Ассоциация объединяет полидоминантные сообщества, близкие по флористическому составу и структуре к предыдущей ассоциации, но отличающиеся большим богатством видов – 8–12. Доминирующий вид – *Potentilla egedii* – преобладая в нижнем ярусе (п.п. 25–80%), образует основной фон ассоциации. Доминант верхнего яруса – толерантный к засолению субстрата *Festuca richardsonii* (п.п. 25–80%).

С постоянством III в состав сообществ входят злаки – *Agrostis straminea* (п.п. 1–10%), *Calamagrostis deschampsioides* (п.п. 1–10%), *Puccinellia pulvinata* (Fr.) Krecz. (п.п. до 5%), а также *Arctantemum arcticum* subsp. *polare* (п.п. 1–15%). На увлажненных участках встречаются *Carex subspathacea*, *Dupontia psilosantha, Triglochin palustris* L.*, Parnassia palustris* L., *Triglochin maritima* и мхи *Bryum pseudotriquetrum, Sanionia uncinata*. На сухих участках микроповышений отмечены *Salix reptans* Rupr., *Rhodiola rosea* L.*, Plantago schrenkii, Poa alpina* L.

Сообщества ассоциации занимают марши высокого уровня в эстуарии реки Дресвянка, включая берега лагунных озер, расположенных ближе к морскому берегу, где формируются на супесях и легких суглинках.

В сообществах синтаксонов эколого-фитоценотической и эколого-флористической классификаций высоконстантны *Carex glareosa* (постоянство IV)*, Festuca richardsonii* (V)*, Potentilla egedei* (V). Обычны *Arctanthemum arcticum* subsp. *polare, Calamagrostis deschampsioides, Stellaria humifusa, Parnassia palustris*. Встречаются *Dupontia psilosantha, Plantago schrenkii, Rhodiola rosea, Salix reptans.*

Растительность солоноватых маршей

Формация Rumexeta aquaticus.

Формация выделена по выраженному доминированию *Rumex aquaticus* subsp. *protractus* в пионерных сообществах илисто-песчаных берегов рек тундровой зоны, который также обычен на илистых осушках в вершинах эстуариев рек п-ова Канин (Miskevich et al., 2014).

Acc. Rumexetum aquaticus (табл. 4; оп. 1–8).

Сообщества занимают обширные площади в устье р. Хыльчую с 2–4 видами.

Разреженный верхний ярус образован доминирующим видом – *Rumex aquaticus* subsp. *protractus* (п.п. 5–15%). С постоянством III в сообщества входят *Agrostis straminea, Puccinellia phryganodes.* С постоянством II отмечены *Glyceria fluitans* (L.) R. Br.*, Juncus filiformis* L.*, Plantago schrenkii.*

Сообщества являются пионерной стадией зарастания осушек с влажным песчаным субстратом, характерным для устья р. Хыльчую, где ежедневно заливаются приливом. Присутствие галофитов *Puccinellia phryganodes, Agrostis straminea, Plantago schrenkii* указывает на засоление грунтов.

Формация Glicerieta fluitantis.

Формация образована сообществами вида *Glyceria fluitans*, имеющего бореальное евразиатское распространение. Вид *Glyceria fluitans* является новым для побережья Печорской губы, где произрастает за пределами северной границы ареала обитания, что требует его охраны, как и охраны образуемых им сообществ на территории Ненецкого автономного округа. Наиболее северные точки ареала *Glyceria fluitans* в России отмечены на Кольском полуострове. В Республике Коми вид отмечен в локальной флоре Троицко-Печорска (верховья р. Печоры) (Martynenko et al., 2009). Сообщества *Glyceria fluitans* обычны для берегов рек и озер в умеренных широтах (Dubana, Dzuba, 2009).

Acc. Glycerietum fluitantis (табл. 4, оп. 9–11).

Ассоциация объединяет монодоминантные сообщества с ярко выраженным преобладанием гигрофильного злака *Glyceria fluitans*. В трех описаниях отмечено 3–6 видов, но остальные виды, кроме *G. fluitans*, не обильны. Встречаются *Arctophila fulva* (Trin.) Andersson*, Hippuris tetraphylla* L.f., *Juncus filiformis, Pedicularis palustris* L., *Rumex aquaticus* subsp. *protractus*. Ближе к коренному берегу в сообществе повышается обилие *Carex aquatilis* Wahlenb. (incl. subsp. *stans*) (оп. 11, табл. 5), сообщества которого преобладают на отмелях, сменяя acc. Glycerietum fluitantis subpurum.

Ценозы занимают выровненные песчано-илистые осушки солоноватых маршей в устье р. Хыльчую, где 2 раза в сутки подвержены заливанию приливами. На тех же осушках они соседствуют с сообществами acc. Rumexetum aquaticus.

С позиции эколого-флористического подхода сообщества ассоциации выделены на берегах устья р. Днепр (Dubana, Dzuba, 2009).

Сообщества с доминированием *Glyceria fluitans*, согласно устному сообщению Л.А. Сергиенко, известны на соседнем юго-западном побережье Печорской губы, где выявлены в 2012 г. на солоноватых маршах р. Хабуйка, но отличаются содоминированием *Hippuris tetraphylla*.

Формация Arctophileta fulvae.

Формация сформирована сообществами гигрофильного вида *Arctophila fulva* с арктическим амфиатлантическим распространением. Он образует преимущественно монодоминантные ценозы на мелководьях озер, рек и переувлажненных местообитаний в гипоарктических и арктических тундрах, а также переходных к тундрам местообитаниях морских побережий (Matveeva, 1998; Rebristaya, 2013).

Acc. Arctophiletum fulvae (табл. 5, оп. 21–22).

Syn.: Arctophiletum fulvae Sambuk 1930 nom. mut.

Ассоциация включает сообщества, где единственным диагностическим видом-ценозообразователем выступает *Arctophila fulva* (п.п. 25–50%), очень малообилен *Puccinellia phryganodes*.

Ценозы занимают небольшие мелководные заливы с илистыми грунтами, обсыхаемые в отлив, в устье р. Хыльчую. На побережье Печорской губы они ранее описаны в вершине Болванской губы, близ устья р. Хыльчую (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018). Сходные по составу и структуре сообщества известны для эстуариев рек Чижа и Чёша на полуострове Канин (Miskevich et al., 2014), на побережьях Берингова и Чукотского морей (Sergienko, 2008), Петуховском архипелаге, южной оконечности Новой Земли (Miskevich et al., 2011).

Гидрофильная растительность солоноватых водоемов (соленных озерков) на маршах

Формация Hippurideta tetraphyllae.

Формация образована сообществами гипоарктического циркумполярного вида *Hippuris tetraphylla* L. f., часто выступающего ценозообразователем на побережьях морей Северного Ледовитого океана в Евразии и Северной Америке (Nordhagen, 1954; Sekretareva, 2004; Sergienko, 2008; Neshataeva et al., 2014).

Acc. Hippuridetum tetraphyllae (табл. 5).

Syn.: acc. Scipreto-Hippuridetum tetraphyllae Nordh. 1954.

В составе ассоциации мы выделяем 2 синтаксона, близких по видовому составу, но отличающихся по экологии: субасс. Hippuridetum tetraphyllae typicum, субасс. Hippuridetum tetraphyllae ranunculosum hyperboreus.

Субасс. Hippuridetum tetraphyllae typicum (табл. 5, оп. 3–16).

Ассоциация объединяет монодоминантные сообщества, видовой состав включает 1–3 вида. Основной ценозообразователь и единственный диагностический вид – *Hippuris tetraphylla* (п.п. 25–70%). На краевых участках прибрежий небольших водоемов в состав сообществ с небольшим обилием входят *Carex subspathacea, Puccinellia phryganodes, Potentilla egedei, Ranunculus hyperboreus* Rottb.

Сообщества ассоциации широко распространены в эстуариях рек Дресвянка и Двойник, где они занимают илистые и илисто-песчаные осушки маршей низкого уровня и мелководные (глубиной до 10–20 см) водоемы (озерки) микродепрессий маршей, с солоноватой водой (соленость 2–5‰).

Близкие по составу сообщества известны на западном побережье Белого моря (Babina, 2011), северном берегу Белого моря (Koroleva et al., 2011), в северной Норвегии (Nordhagen, 1954), широко распространены на юго-восточном побережье Баренцева моря (Matveeva, Lavrinenko, 2011; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018). Также они описаны для маршей п-ова Канин (Korchagin, 1935; Moseev, Sergienko, 2020), для побережий морей, омывающих Чукотский п-ов (Sergienko, 2008), на побережье залива Корфа Берингова моря (Neshataeva et al., 2014).

Субасс. Hippuridetum tetraphyllae ranunculosum hyperboreus (табл. 5, оп. 1–2).

Видовой состав включает 3–4 вида. Доминирующий вид – *Hippuris tetraphylla* – образует почти сплошные заросли. В составе сообществ отмечены *Ranunculus hyperboreus*, *Myriophyllum sibiricum* и гидрофильный мох *Warnstorfia exannulata*, произрастающие на дне водоемов в зарослях *H. tetraphylla*.

Сообщества занимают небольшие озерки с соленостью воды (0.5–2.3‰), глубиной до 0.8 м, расположенные в экотонной (переходной к тундре) зоне солоноватых маршей устья реки Хыльчую. Сходная по составу асс. Hippuris tetraphilla – Drepanocladus exannulatus описана А.И. Лесковым для побережья Малоземельской тундры (Leskov, 1936).

Растительность экотонных зон между маршами и береговой кустарничковой тундрой

Формация Saliceta reptans.

Ценозообразотелем выступает арктический циркумплолярный *Salix reptans*. Сообщества формации отличаются большим видовым богатством по сравнению с формациями маршей и пляжей, так как занимают переходные участки берегового рельефа между маршами и кустарничковой тундрой.

Acc. Salicetum reptantis parnassiosum palustris (табл. 6).

Ассоциация объединяет полидоминантные сообщества с разнообразым флористическим составом, который включает 11–16 видов и в основном состоит из растений, приспособленных к слабому засолению грунтов. Видовой состав сообществ изменяется при повышении увлажнения и увеличении степени засоления субстрата.

Доминирует стелющийся кустарничек *Salix reptans* (п.п. 25–40%). Содоминант – *Parnassia palustris* (п.п. 10–25%). С большим постоянством в состав сообществ входят кустарнички *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (п.п. 10–25%), *Vaccinium vitis-idaea* (п.п. до 10%) и ряд травянистых растений *Festuca richardsonii* (п.п. 10–20%), *Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* (п.п. 10–25%), *Hierochloë odorata* (п.п. 10–15%), *Rhodiola rosea* (п.п. 1–5%), *Allium schoenoprasum* (п.п. 5–10%), *Agrostis straminea* (до 5%), *Astragalus frigidus* (п.п. 10–15%), *Pedicularis palustris* L. (п.п. 5–10%).

Вдоль берегов солоноватых озерков, встречаются галофиты *Calamagrostis deschampsioides, Dupontia psilosantha, Triglochin maritima, T. palustris, Juncus gerardii, Arctantemum maritimum* subsp. *polare, Stellaria humifusa*. На увлажненных участках произрастают мхи: *Sphagnum* sp., *Drepanocladus aduncus, Polytrichum juniperinum, Dicranum* sp., *Sanionia uncinata* и некоторые сосудистые растения: *Carex rariflora, Chamaepericlymenum suecicum, Comarum palustre, Ligularia sibirica* subsp. *arctica*.

Сообщества ассоциации приурочены к экотонам маршей высокого уровня, переходящим в кустарничковые тундры, в устье реки Хыльчую, где развиваются на суглинистых грунтах. Сочетание тундровых видов, толерантных к слабому засолению субстратов, гигрофитов речных пойм и участие некоторых галофитов в образовании сообществ указывает на переходную стадию сукцессии от растительности маршей к тундрам.

Сходные по составу и структуре сообщества описаны в рамках асс. Parnassio palustris–Salicetum reptantis для юго-восточного побережья Баренцева моря в Малоземельской тундре (Matveeva, Lavrinenko, 2011), позднее выделены для Большеземельской тундры в том числе и полосы маршей в устье р. Хыльчую (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018).

Сообщества асс. Parnassio palustris–Salicetum reptantis отличаются большим видовым богатством, по сравнению с ассоциацией описанной нами. В ассоциации Parnassio palustris–Salicetum reptantis выделено несколько субассоциаций, которые различаются по флористическому составу дифференцирующих и прочих видов (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018). Из них сообщества ассоциации, описанной нами, флористически ближе к субасс. Parnassio palustris–Salicetum reptantis typicum, отличающейся меньшим видовым богатством, при выраженном доминировании *Salix reptans, Festuca rubra* и *Parnassia palustris*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ дендрограммы сходства видового состава растительности в массиве описаний (рис. 2) показал, что на аккумулятивных берегах Печорской губы четко выделяются пять кластеров соответствующие фитотопической приуроченности: пляжи, соленые марши, соленые озерки, солоноватые марши, экотонная зона между маршами и пляжами.

На пляжах широко представлены сообщества формации Leymeta arenarii включающие 2 ассоциации Leymetum arenarii honckenyosum diffusae и Leymetum arenarii lathyrosum japonici.

Соленые марши в устьях рек Дресвянка и Двойник заняты сообществами асс. Caricetum subspathaceae potentillosum egedae, Caricetum glareosae potentillosum egedae, Festucetum rubrae potentillosum egedae, Caricetum mackenziei, Hippuridetum tetraphyllae, которые хорошо дифференцированы в экотопах по степени заливания приливом. Марши низкого уровня заняты растительностью из асс. Caricetum subspathaceae potentillosum egedii и Hippuridetum tetraphyllae**.** Сообщества последней ассоциации также обычны для солоноватых озерков, расположенных на некотором удалении от береговой линии эстуариев.

Марши среднего уровня заняты сообществами асс. Caricetum glareosae potentillosum egedae и сообществами асс. Caricetum subspathaceae potentillosum egedae**,** удаленными от береговой линии эстуария. На маршах высокого уровня, в полосе влияния нагонов большие площади занимают сообщества асс. Festucetum rubrae potentillosum egedae.

На песчано-илистых осушках солоноватых маршей низкого уровня в устье реки Хыльчую развиты сообщества, характерные для прибрежно-водной растительности, относящиеся к ассоциациям Rumexetum aquaticus, Glycerietum fluitantis, Arctophiletum fulvae. Среди них особый интерес для района исследований представляют впервые описанные для побережья Печорской губы сообщества асс. Glycerietum fluitantis. Эта ассоциация, представлена совокупностью моноценозов, занимающих илисто-песчаные осушки в устье р. Хыльчую.

Результаты неметрического многомерного шкалирования геоботанических описаний отображены на рис. 3. Ординация позволила визуально выявить кластеры в двумерном пространстве признаков, в которых геоботанические описания определенно группируются в соответствии с их экотопической приуроченностью.

Такие факторы как увлажнение почвы, обеспеченность минеральным азотом (вектор N), кислотность почвы (вектор R), освещенность (вектор L), температура (вектор T), статистически значимо оказывают влияние на флористический состав сообществ. Обычно на видовой состав и структуру сообществ галофитной растительности наиболее существенное влияние оказывает соленость воды и почвы, но ввиду затянувшегося паводка в июле 2019 г. на р. Печоре и малых реках Печорской губы, влияние этого фактора оказалось не существенно. Полученные значения геоботанических описаний показали, что наибольшее влияние на растительность оказал фактор континентальности (вектор K). Графическая интерпретация в целом отражает общую закономерность изменений экологических характеристик местообитаний при продвижении от моря вглубь материка. При этом наблюдается закономерная смена сообществ солоноватых и со-

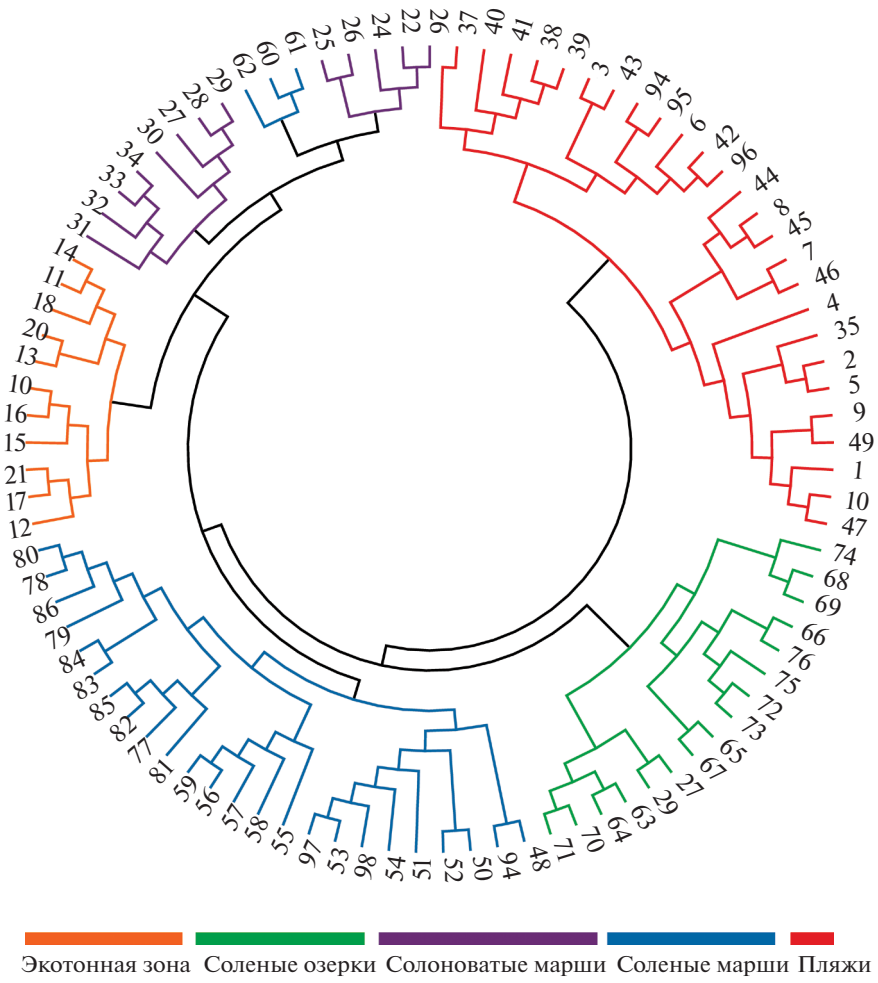


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава растительности на аккумулятивных берегах Печорской губы.
Fig. 2. Dendrogram of similarity of the species composition of vegetation on the accumulative shores of the Pechora Bay.
Экотонная зона – Ecotone zone
Соленые озерки – Small brackish lakes
Солоноватые марши – Brackish marshes
Соленые марши – Saline marshes
Пляжи – Beaches

леных маршей, ежедневно, либо периодически заливаемых водами приливов, на сообщества экотонных зон вышедших из-под влияния приливов. Несмотря на небольшую минерализацию воды, показано, что ее значения в паводок, выше в эстуарии р. Дресвянка, в полосе берегов с солеными маршами, где достигают 500 мг/дм^3.

Фактор увлажнения (вектор F), оказывает существенное влияние на сообщества местообитаний маршей, при этом по степени увлажнения выделяются местообитания соленых озер маршей со специфичными для них гидрофитными сообществами формации Hippurideta tetraphyllae.

Большинство выделенных ассоциаций являются субарктическими (Bliss, Svoboda, 1984; Species..., 2009), что характерно для района исследований, и широко представлены не только на юго-восточном побережье Баренцева моря (Leskov, 1936; Matveeva, Lavrinenko, 2011; Lavrinenko, Lavrinenko, 2018), маршах и пляжах полуострова Канин (Korchagin, 1935; Moseev, 2016; Moseev, Sergienko, 2020), но и по всему побережью морей Северного Ледовитого океана. Так, например, сообщества ассоциаций Caricetum subspathaceae potentillosum egedae и Caricetum glareosae potentillosum egedae известны и на Чукотском п-ове (Sergienko, 2008).

Наиболее богатым видовым составом отличаются сообщества экотонной зоны между маршами и кустарниковой тундрой, объединенные в acc. Salicetum reptantis parnassiosum palustris – 34 вида и acc. Festucetum richardsonii potentillosum

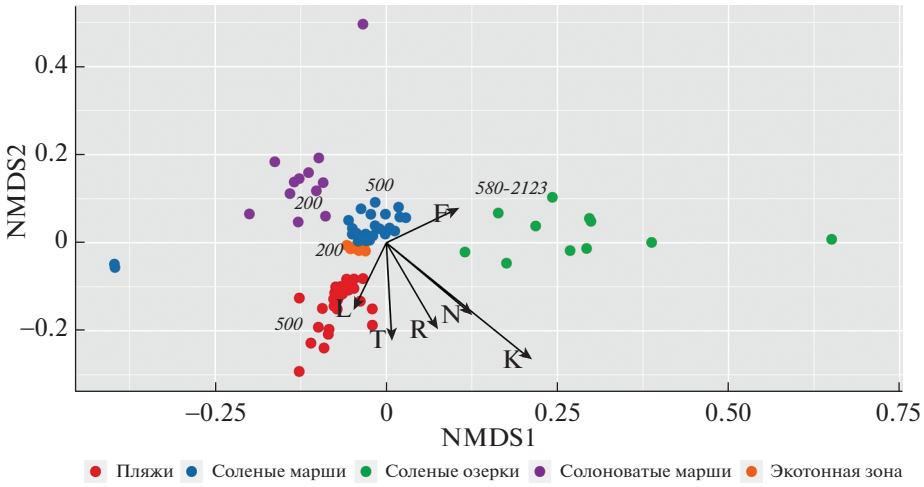


Рис. 3. Графическая интерпретация результатов упорядочивания геоботанических описаний неметрическим многомерным шкалированием.
Примечание: обозначение векторов экологических факторов по шкалам Элленберга: F – увлажнение почвы, N – обеспеченность минеральным азотом, R – кислотность почв, L – освещенность/затенение, T – теплолюбивость, K – континентальность климата. Цифрами указана соленость в мг/дм^3.

Fig. 3. The figure is a graphic interpretation of the results of geobotanical descriptions' ordering with the usage of non-metric multidimensional scaling.
Note: designation of vectors of environmental factors according to Ellenberg indicator: F – soil moisture, N – mineral nitrogen supply, R – soil acidity, L – illumination intensity/shading, T – thermophilicity, K – climate continentality. The numbers indicate the salinity (mg/dm^3).

egedae – 19 видов, сообщества первой занимают экотонные зоны, второй – марши высокого уровня (табл. 7). Наиболее бедны по видовому составу сообщества acc. Caricetum mackenziei и Arctophilletum fulvae, по 2 вида, сообщества первой занимают переувлажненные участки соленых маршей, второй – небольшие участки илистых осушек солоноватых маршей.

Общее количество выделенных синтаксонов приморской растительности Печорской губы значительно уступает их многообразию на западном побережье Белого моря (Babina, 2002), юго-восточном побережье Белого моря (Moseev, Sergienko, 2016), полуострове Канин (Moseev, Sergienko, 2020) ввиду отсутствия многих бореальных видов галофитов. Однако выделенные нами ассоциации с использованием эколого-фитоценотического подхода сравнимы с синтаксонами эколого-флористической классификации маршей юго-восточного побережья Баренцева моря (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фитоценотическое разнообразие растительности южного побережья Печорской губы представлено 11 ассоциациями (включающих 2 субассоциации) из 10 формаций.

Растительный покров аккумулятивных берегов южного побережья Печорской губы является важной составной частью ее экосистемы. Выделенные ассоциации Leymetum arenarii honckenyosum diffusae, Leymetum arenarii latyrosum japonici характерны для пляжей юго-востока Баренцева моря и Белого моря.

Сообщества соленых маршей из эстуария р. Дресвняка обычны для устьев малых рек и солоноватоводных лагун западного сектора Российской Арктики. К ним относятся ассоциации, формирование которых обусловлено высокой степенью засоления грунтов, периодическим заливанием приливами благодаря близости к морю, что подверждается рядом исследований (Lavrinenko, Lavrinenko, 2018; Moseev, Sergienko, 2020): Caricetum subspathaceae potentillosum egedae, Caricetum glareosae potentillosum egedae, Festucetum richardsonii potentillosum egedae, Caricetum mackenziei, Hippuridetum tetraphyllae. В состав приморской растительности солоноватых маршей устья р. Хыльчую, входят сообщества ассоциаций характерные для берегов рек и озер тундровой зоны Rumexetum aquaticus, Arctophiletum fulvae. На их формирование значительное влияние оказывает опреснение местоообитаний стоком вод из устья р. Хыльчую и соседней большой р. Печоры, обводненность местообитаний с повышенным увлажнением.

Проведенные исследования могут иметь природоохранное значение, в том числе и для проведения мониторинга приморской растительности, поскольку часть исследованного района (устья рек Хыльчую, Двойник, некоторые участки пляжей) находится на территории государственного заказника "Паханченский". Здесь и в целом для

Печорской губы за пределами северной границы ареала описаны редкие сообщества acc. Glycerietum fluitantis subpurum, которые рекомендуются к охране на территории заказника "Паханченский", одновременно мы также рекомендуем к охране их ценозообразующий вид *Glyceria fluitans* как новый для флоры Ненецкого автономного округа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи выражают благодарности коллективу Архангельского регионального отделения (Архангельский центр) Всероссийской общественной организации "Русское географическое общество" за материальную помощь в организации экспедиции на Печорскую губу. Приносим особенную благодарность д.г.н Игорю Владимировичу Мискевичу за помощь в проведении полевых исследований. Выражаем глубокую благодарность рецензентам за проделанную работу над статьей.

Работа выполнена по грант-проекту "Арктический плавучий университет – 2015" "Постигая Русскую Арктику", в рамках темы государственного задания № 0128-2021-0006 "Современные и древние донные осадки и взвесь Мирового океана – геологическая летопись изменений среды и климата: рассеянное осадочное вещество и донные осадки морей России, Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов – литологические, геохимические и микропалеонтологические исследования; изучение загрязнений, палеообстановок и процессов в маргинальных фильтрах рек" Института океанологии РАН; при финансовой поддержке проектов РФФИ: "Экологический мониторинг прибрежных экосистем Арктики: тестирование чувствительности к загрязнению нефтепродуктами" (18-54-20001 Норв_т) и "К устойчивости болотных экосистем Арктики путем интегрального управления и восстановления" (20-54-71002 Арктика_т).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Adam P. 1993. Saltmarsh Ecology. Cambridge. 476 p. [Babina] Бабина Н.В. 2002. Галофитная растительность западного побережья Белого моря. – Растительность России. 3: 3–12. https://doi.org/10.31111/ vegrus/2002.03.3

Bakker J.P. 2014. Ecology of salt marsches. 40 years of research in the Wadden Sea. Leeuwarden the Netherlands. 53 p.

Bliss L.C., Svoboda J. 1984. Plant Communities and Plant Production in the Western Queen Elizabeth Islands. – Holarctic Ecol. 7 (3): 325–344. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01137.x

[Dubyna, Dzyuba] Дубына Д.В., Дзюба Т.П. 2009. Синтаксономическое разнообразие растительности устьевой области Днепра. III. Класс Phragmito-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941. Порядки Magnocaricetalia Pignatti 1953 и Nasturtio-Glyceretalia Pignatti 1953. – Растительность России. 13: 15–36. https://doi.org/10.31111/vegrus/2009.14.15

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. – Scripta Geobot. 18: 1–258.

[Golub et al.] Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Сорокин А.Н. 2003. Приморские растительные сообществ Кандалакшского заповедника и прилегающих территорий. – Заповедное дело. 11: 68–86.

[Grokhlina, Khanina] Грохлина Т.И., Ханина Л.Г. 2015. О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам. – Математическое моделирование в экологии: Матер. IV национальн. науч. конф. с Международным участием. Пущино. С. 63–64.

International Plant Names Index. Available at: http://www.ipni.org/index.hpml/ (accessed 27.04.2021).

[Kafanov et al.] Кафанов А.И., Иванова М.Б., Колтыпин М.В. 2004. Состояние изученности литорали российских дальневосточных морей. – Биология моря. 30(4): 320–330.

[Kaplin et al.] Каплин П.Л., Леонтьев О.К., Лукьянова С.А., Никифоров Л.Г. 1991. Берега. М. 479 с.

[Koroleva et al.] Королева Н.Е., Чиненко С.В., Сортланд Э.Б. 2011. Сообщества маршей, пляжей и приморского пойменного эфемеретума Мурманского, Терского и востока Кандалакшского берега (Мурманская область). – Фиторазнообразие Восточной Европы. 9: 26–62.

[Korchagin] Корчагин А.А. 1937. Растительность морских аллювиев Мезенского залива и Чешской губы (луга и луговые болота). – Тр. Ботанического ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Т. 2. С. 223–333.

[Lavrinenko, Lavrinenko] Лавриненко О.В., Лавриненко И.А. 2018. Классификация растительности соленых и солоноватых маршей Большеземельской тундры (побережье Баренцева моря). – Фиторазнообразие восточной Европы. 12(3): 82–143. https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10028

[Lavrinenko et al.] Лавриненко О.В., Петровский В.В., Лавриненко И.А. 2016. Локальные флоры островов и юго-восточного побережья Баренцева моря. – Бот. журн. 101 (10): 1144–1190. https://doi.org/10.1134/S0006813616100033

[Leont'yev et al] Леонтьев О.К., Никифоров Л.Г., Сафьянов Г.А. 1975. Геоморфология морских берегов. М. 336 с.

[Leskov] Лесков А.И. 1936. Геоботанический очерк приморских лугов Малоземельского побережья Баренцева моря. – Бот. журн. 21 (1): 96–116.

[Martynenko et al.] Мартыненко В.А., Груздев Б.И., Канев В.А. 2008. Локальные флоры таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар. 76 с.

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

[Matveeva, Lavrinenko] Матвеева Н.В., Лавриненко О.В. 2011. Растительность маршей северо-востока Малоземельской тундры. – Растительность России. 17–18: 45–69. https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.45

[Miskevich] Мискевич И.В. 1998. Гидролого-гидрохимическая характеристика устья реки Дресвянки (Печорская губа Баренцева моря). – В сб.: Европейский Север России: прошлое, настоящее, будущее. Архангельск. С. 110–115.

[Miskevich et al.] Мискевич И.В., Мосеев Д.С., Брызгалов В.В. 2014. Исследование экосистем эстуариев рек Чижа и Чеша на полуострове Канин. Архангельск. 108 с.

[Miskevich et al.] Мискевич И.В., Мосеев Д.С., Самохина Л.А. 2011. Комплексная экспедиция “По следам Поморов”. Архангельск. 100 с.

Molenaar J.G. 1974. Vegetation of the Angmagssalic district Southeast Greenland. I. Litoral vegetation. – Meddel. Gronland. 187 (1). 79 p.

[Moseev] Мосеев Д.С. 2015. Растительные сообщества побережья Печорской губы Баренцева моря между устьями рек Хыльчую и Дресвянка. – Тр. Архангельского центра РГО. Архангельск. 3: 266–276.

[Moseev] Мосеев Д.С. 2016. Сукцессии приморских растительных сообществ аккумулятивных берегов Чёшской губы Баренцева моря (на примере эстуария реки Чёша). – В сб.: “Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа”. Ростов-на-Дону. С. 284–290.

[Moseev] Мосеев Д.С. 2017. Некоторые особенности развития маршевых берегов Белого и Баренцева морей. – В сб.: Морская (Школа) геология. М. С. 245–249.

[Moseev] Мосеев Д.С. 2019. Растительность антропогенных местообитаний в черте устья р. Дресвянка (Печорская губа). В сб.: Экологические проблемы промышленных городов. Саратов. С. 305–309.

[Moseev, Sergiyenko] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А. 2016. Растительный покров солоноватых приливных устьев малых рек юго-востока Двинского залива Белого моря. – Ученые записки Петр ГУ. 2 (155): 25–37.

[Moseev, Sergienko] Мосеев Д.С., Сергиенко Л.А. 2020. Приморская растительность эстуариев рек на полуострове Канин – Растительность России. 39: 47–34.
https://doi.org/10.31111/vegrus2020.39.47

[Nauchno-prikladnoy...] 1989. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Архангельская и Вологодская области, Коми АССР. Книга 1. Многолетние данные. Серия 3. Части 1–6. Вып. 1. Л. 484 с.

[Neshatayev] Нешатаев В.В. 2001. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры. – Растительность России. 1: 62–70.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62

[Neshatayeva et al.] Нешатаева В.Ю., Нешатаев В.Ю., Кораблев А.П., Кузьмина Е.Ю. 2014. Растительность приморских маршей побережья залива Корфа (Олюторский район Камчатского края). – Бот. журн. 99 (8): 868–894.
https://doi.org/10.1134/ S1234567814080023

Nordhagen R. 1954. Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmarc (Norway). – Vegetatio. 5: 381–394.
https://doi.org/10.1007/BF00299592

[Ogorodov] Огородов С.А. 2003. Берега. – В кн.: Печорское море системные исследования (гидрофизика, гидрология, оптика, биология, химия, геология, экология, социоэкономические проблемы). М. 502 с.

Oksanen J., Blanchet F., Friendly M. et al. 2017. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4–4.

[Rebristaya] Ребристая О.В. 2013. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб. 312 с.

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical.

Rieley J., Page S. 1990. Salt marshes and sand dunes. Ecology of plant communities. A phitosiciological account of the British vegetation. New York. 178 p.

[Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте – Бот. журн. 100 (11): 1121–1141.
https://doi.org/10.1134/S0006813615110010

[Sekretareva] Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 129 с.

[Sergienko] Сергиенко Л.А. 2008. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск. 225 с.

[Shyshov, Sokolov] Шишов Л.Л., Соколов И.А. 1989. Генетическая классификация почв СССР. – Почвоведение. 4: 112–120.

[Sorokin, Golub] Сорокин А.Н., Голуб В.Б. 2007. Растительные сообщества союза Matricarion maritimi all. nov. на берегах северных морей Европейской России. – Фиторазнообразие Восточной Европы. 2: 3–16.

Thannheiser D. 1975. Biobachtungen zur Kustlenvegetation auf der westlichen kanadischen Arctis-Archipel. – Polarforsch. 45 (1): 1–16.

Thannheiser D., Hellfritz K.-P. 1989. Die Vegatation der Salzwiesen auf den Quenn Charlotte Islands (Westkanada) – Essener. Geogr. Arbeiten. Paderborn. 17: 153–175.

Thannheiser D. 1991. Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 3: 21–42.

The Plant List. Available at: http://www.theplantlist.org/ (accessed 09.04.2020).

[Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М. 646 с.

[Species...] Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75-летию академика Юрия Ивановича Чернова. 2009. Москва; София. 494 с.

Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9

HALOPHYTIC VEGETATION OF THE SOUTHERN COAST OF THE PECHORA BAY

D. S. Moseev[a,#], L. A. Sergiyenko[b,##] , T. A. Parinova[c,###], and A. G. Volkov[c]

[a] *Shirshov Institute of Oceanology RAS*
Nachimovsky Ave., 36, Moscow, 117997, Russia
[b] *Petrozavodsk State University, Institute of Biology, Ecology of Agricultural Technologies*
Lenin Str., 33, Petrozavodsk, 185910, Russia
[c] *Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov*
Severnaya Dvina Emb. 17, Arkhangelsk, 163002, Russia
[#]*e-mail: viking029@yandex.ru*
[##]*e-mail: saltmarsh@mail.ru*
[###]*e-mail: t.parinova@narfu.ru*

The article presents the results of geobotanical studies of coastal halophytic vegetation found on the southern coast of the Pechora Bay of the Barents Sea. The classification is identified in the framework of the ecological-phytocenotic (dominant) approach, and represented by 11 plant associations, including 2 subassociations, belonging to 10 formations. The syntaxa are identified on the basis of 94 original geobotanical relevés; the plot sites were laid out in the communities homogeneous in composition and structure. In the article, the classification is limited to two leading syntaxonomic units: 1. "formation" – distinguished by edificator plant; 2. "association" – distinguished by the dominant species of the upper and lower storey, which were defined as the "diagnostic" category. To distinguish between communities of different biotopes, the following vegetation categories were used in the classification: beaches, saline and brackish marshes, brackish waterbodies in marshes, ecotone zones between marsh and dwarf-shrub tundra. On sandy beaches, plant communities of two associations were identified: Leymetum arenarii honckenyosum diffusae and Leymetum arenarii lathyretosum japonicii. Saline marshes are covered with halophytic vegetation of the next associations: Caricetum subspathaceae potentillosum egedae, Caricetum glareosae potentillosum egedae, Festucetum rubrae potentillosum egedae, Caricetum mackenziei. The communities of associations Rumexeta aquaticus, Glycerietum fluitantis, Arctophiletum fulvae are typical of brackish marshes. Small brackish lakes are occupied by Hippuridetum tetraphyllae communities. In the ecotone zones between marsh and dwarf-shrub tundra, Salicetum reptantis parnassiosum palustris communities are found. The syntaxa described for marshes within the dominant approach were compared with the data on previously published syntaxa of the marshes of the Bolshezemelskaya tundra,identified within the floristic approach. The communities of Glyceridetum fluitantis association were described for the first time for the Pechora Bay, namely at the mouth of the Khylchuyu River. Since these communities are rare in the tundra zone of the Nenets Autonomous Okrug, we recommend to put them under protection within the territory of the Pakhanchensky Nature Reserve. Classification of the vegetation of marshes and beaches at the mouth of the Dresvyanka River is given for the first time. The article expands information on the composition and structure, ecology and distribution of communities of beaches of the Leymeta arenarii formation, of march communities of thr Caricetum subspathaceae, Caricetum glareosae, Festucetum rubrae potentillosum egedii, and Hippuridetum tetraphyllae associations.

Keywords: halophytic coastal vegetation, classification, habitat, tidal estuary, Pechora Bay

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their gratitude to the staff of Arkhangelsk Regional Branch of the All-Russian Public Organization "Russian Geographical Society" for financial support in organizing an expedition to the Pechora Bay. We are especially grateful to Igor Miskevich, Dr. of Geographical Sciences, for help in conducting field research. The authors also thank the reviewers for their work on the article.

This work was carried out under the "Arctic Floating University – 2015. Comprehending the Russian Arctic" grant project and within the framework of the state assignment "Modern and ancient bottom sediments and suspension of the oceans – the geological record of changes in the environment and climate: dispersed sediment and bottom sediments of the seas of Russia, the Atlantic, Pacific and Arctic oceans – lithological, geochemical and micropaleontological studies; study of pollution, paleo-environments and processes in marginal river filters" (No. 0128-2021-0006); with the support of the RFBR, the projects "Environmental monitoring of Arctic coastal ecosystems: testing sensitivity to oil contamination (Arctic EcoSens)" (grant 18-54-2001) and "Towards the sustainability of Arctic Swamp Ecosystems through integrated management and restoration" (grant 20-54-71002 Arctica_t).

REFERENCES

Adam P. 1993. Saltmarsh Ecology. Cambridge. 476 p.

Babina N.V. 2002. Vegetation the halophytes of the western coast of the White Sea. – Vegatation of Russia. 3: 3–21 (In Russ.).
https://doi.org/10.31111/vegrus/2002.03.3.

Bakker J.P. 2014. Ecology of salt marsches. 40 years of research in the Wadden Sea. Leeuwarden the Netherlands. 53 p.

Bliss L.C., Svoboda J. 1984. Plant Communities and Plant Production in the Western Queen Elizabeth Islands. – Holarctic Ecol. 7 (3): 325–344. https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1984.tb01137.x

Dubyna D.V., Dzyuba T.P. 2009. Syntaxonomic diversity of vegetation of the Dnieper mouth region III Class Phragmito-Magnocaricetea Klika Klika et Novak 1941. Orders Magnocaricetalia Pignatti 1953 and Nasturtio-Glycerietalia Pignatti 1953. – Vegatation of Russia. 13: 15–36 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2009.14.15

Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. Scripta Geobot. 18. P. 1–258.

Golub V.B., Sokolov D.D., Sorokin A.N. 2003. Primoskie rastitel'nye soobshchestva Kandalakshskogo zapovednika i prilegayutshchikh territoriy [Coastal plant communities of Kandalaksha reserve and adjacent territories] – Zapovednoye delo. 11: 68–86. (In Russ.).

Grokhlina T.I., Khanina L.G. 2015. O komp'yuternoy obrabotke geobotanicheskikh opisaniy po ekologicheskim shkalam [On computer processing of geobotanical descriptions on ecological scales]. – In: Matematicheskoye modelirovaniye v ekologii: Materialy 4-y natsional'noy nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiyem. Pushchino. P. 63–64 (In Russ.).

International Plant Names Index. Available at: http://www.ipni.org/index.hpml/ (accessed 27.04.2021).

Kafanov A.I., Ivanova M.B., Koltypin M.V. 2004. Sostoyanie uzuchennosti litorali rossiiskikh dal'nevostochnykh morey [The state of knowledge of the intertidal of the Russian Far Eastern seas]. – Biologia morya. 30 (4): 320–330 (In Russ.).

Kaplin P.L., Leont'ev, O.K., Lukianova S.A., Nikiforov L.G. 1991. Berega [Coasts]. Moscow. 479 p. (In Russ.).

Korolyova N.E., Chinenko S.V., and Sortland E.B. 2011. Community marches, beaches and the coastal floodplain ephemeretum Murmansk, Terskiy and kandalakshskiy East coast (Murmansk oblast'). – Phytodiversity of Eastern Europe. 9: 26–62 (In Russ.).

Korchagin A.A. 1935. Rastitel'nost' morskikh allyuviyev Mezenskogo zaliva i Cheshskoy guby (luga i lugovyye bolota) [Vegetation of marine alluvium of the Mezen Bay and of the Cheshskii Bay (meadows and meadows marshes]. – Tr. Botanicheskogo in-ta AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika. T. 2. P. 223–333 (In Russ.).

Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A. 2018. Classification of salt and brakish marshes vegetation of the Bolshezemel'skaya tundra (Barents Sea coastal). – Phytodiversity of Eastern Europe. 12 (3): 82–143 (In Russ.). https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10028

Lavrinenko O.V., Petrovskii V.V., Lavrinenko I.A. 2016. Local flora of the Islands and the South-Eastern coast of the Barents Sea. – Bot. Zhurn. 101 (10): 1144–1190 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813616100033

Leont'yev O.K., Nikiforov L.G., Saf'yanov G.A. 1975. Geomorfologiya morskikh beregov [Geomorphology of sea coast]. Moscow. 336 p. (In Russ.).

Leskov A.I. 1936. Geobotanical sketch of coastal meadows Malozemelsky coast of the Barents Sea. – Bot. Zhurn. 88 (2): 96–116 (In Russ.).

Martynenko V.A., Gruzdev B.I., Kanev V.A. 2008. Lokal'nye flory tayozhnoy zony Respubliki Komi [Local flora of the taiga zone of the Komi Republic]. Syktyvkar. 76 p. (In Russ.).

Matveeva N.V. 1998. Zoning in the vegetation cover of the Arctic. St. Petersburg. 220 p.

Matveeva N.V., Lavrinenko O.V. 2011. Vegetation marshes North-East of the Malozemelskaya tundra. – Vegetation of Russia. 17–18: 45–69 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.45

Miskevich I.V. 1998. Gidrologo-gidrokhimicheskaya kharakteristika ust'ya reki Dresvyanki (Pechorskaya guba Barentseva morya) [Hydrological-hydrochemical characteristics of the mouth of the river Dresvyanka (Pechorskaya Guba, Barents sea). – In: Evropeiyskiy Sever Rossii: proshloye, nastoyashchee, budushchee. Arkhangelsk. P. 110–115 (In Russ.).

Miskevich I.V., Moseev D.S., Bryzgalov V.V. 2014. Issledovaniya ecosystem estuariev rek Chizha i Chyosha na poluostrove Kanin [A study of the ecosystems of the estuaries of the rivers Chizha and Chyosha on the Kanin Peninsula]. Arkhangelsk. 108 p. (In Russ.).

Miskevich I.V., Moseev D.S., Samokhina L.A. 2011. Kompleksnaya ekspeditsia "Po sledam Pomorov" [Complex expedition "In the footsteps of the Pomors"]. Arkhangelsk. 100 p. (In Russ.).

Molenaar J.G. 1974. Vegetation of the Angmagssalic district Southeast Greenland. I. Litoral vegetation – Meddel. Gronland. 187 (1). 79 p.

Moseev D.S. 2015. Rastitel'nye soobtshestva poberezhiya Pechorskoy guby Baretseva morya mezhdu ust'yami rek Khylchuyu i Dresvyanka [Vegetation communities of the Pechora Bay coast of the Barents Sea between the mouths of the Khylchuyu and Dresvyanka rivers]. – Trudy Arkhangelskogo tsentra Russogo geograficheskogo obthshestva. Arkhangelsk. 3: 266–276 (In Russ.).

Moseev D.S. 2016. Sukcessii primorskikh rastitel'nykh soobshchestv akkumulyativnykh beregov Cheshskoy guby Barentseva morya (na peimere estuaria reki Chyosha) [Succession of coastal plant communities of accumulative shores of the Czeshskii Bay the Barents Sea lip (by the example of the Chyosha river estuary]. – In: Kompleksnye issledovaniya prirody Shpicbergena i prilegayushchego shelfa. Murmansk. P. 284–290 (In Russ.).

Moseev D.S. 2017. Nekotorye osobennosti razvitiya marshevykh beregov Belogo i Barentseva morey [Some peculiarities of the development of the main shores of the White Sea and the Barents Sea]. – In: Morskaya (Shkola) geologiya. Moscow. P. 245–249 (In Russ.).

Moseev D.S., Sergiyenko L.A. 2016. Vegetation cover of brackish tidal mouths of small rivers of the South-East of the Dvin Bay of the White Sea. – Uchenye zapiski PetrGU. 2 (155): 25–37 (In Russ.).

Moseev D.S. 2019. Rastitel'nost' antropogennykh mestoobitaniy v cherte ust'ya reki Dresvyanka (Pechorskaya

guba) [Vegetation of anthropogenic habitats within the mouth of the dresvyanka river (Pechora Bay)]. – In: Ecologicheskie problemy promyshlennykh gorodov. Saratov. P. 305–309 (In Russ.).

Moseev D.S., Sergienko L.A. 2020. Coastal vegetation of the river estuaries of the Kanin peninsula. – Vegetation of Russia. 39: 47–74 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.47

Nauchno-prikladnoy spravochnik po klimaty SSSR. Mnogoletnie dannye. Arkhangelsk and Vologda regions, Komi ASSR. Kniga 1. Mnogoletniye dannye [Scientific and applied guide to the climate of the USSR. Arkhangelsk and Vologda regions, Komi ASSR. Book 1. Multiyear data]. 1989. Ser. 3. Parts 1–6. Vol. 1. Leningrad. 484 p. (In Russ.).

Neshatayev V.Yu. 2001. Proekt of the All-Russian code of phytosociological nomenclature. – Vegetation of Russia. 1: 62–70 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.62

Neshataeva V.Yu., Neshataev V.Yu., Korablev A.P., Kuz'mina E.Yu. 2014. Vegetation of coastal salt marshes ofthe gulf of Korf (Olutorsky district, Kamchatka territory). – Bot. Zhurn. 99(8): 868–894 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/ S1234567814080023

Nordhagen R. 1954. Studies on the vegetation of salt and brackish marshes in Finmarc (Norway). – Vegetatio. 5: 381–394. https://doi.org/10.1007/BF00299592

Ogorodov S.A. 2003. Berega [Coasts]. – In: Pechorskoe more sistemnye issledovaniya: gydrofizika, gidrologia, optika, biologia, khimia, geologiya, ecologiya, sotsioekonomocheskie problemy. Moscow. 502 p. (In Russ.).

Oksanen J., Blanchet F., Friendly M. et al. 2017. Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.4–4.

Rebristaya O.V. 2013. Flora poluostrova Yamal. Sovremennoye sostoyanie i istoria formirovania [Flora of the Yamal Peninsula. Modern state and history of the formation]. St. Petersburg. 312 p. (In Russ.).

R Core Team (2019). R: A language and environment forstatistical computing. R Foundation for Statistical.

Rieley J., Page S. 1990. Salt marshes and sand dunes. Ecology of plant communities. A phitosiciological account of the British vegetation. New York. 178 p.

Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. 2015. Zonal regularities of vegetation cover on plains of European Russia and their cartographic representation. – Bot. Zhurn. 100 (11): 1121–1141 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813615110010

Sekretareva N.A. 2004. Sosudistye rastenya Rossiiskoy Arktiki i sopredelnykh terrytoriy [Vascular plant of the Russian sector of the Arctic and adjacent territories]. Moscow. 131 p. (In Russ.).

Sergienko L.A. 2008. Flora i rastitel'nost' poberezhiy Rossiyskoy Arktiki i sopredel'nykh territoriy [Flora and vegetation of the coasts of the Russian Arctic and adjacent territories]. Petrozavodsk. 225 p. (In Russ.).

Shishov L.L., Sokolov I.A. 1989. Genetic classification of the USSR soils. – Pochvovedenie. 4: 112–120 (In Russ.).

Sorokin A.N., Golub V.B. 2007. Plant communities of the Union Matricarion maritimi all. nov. on the shores of the Northern seas of European Russia. – Phytodiversity of Eastern Europe. 2: 3–16 (In Russ.).

Thannheiser D. 1975. Biobachtungen zur Kustlenvegetation auf der westlichen kanadischen Arctis-Archipel. – Polarforsch. 45(1): 116.

Thannheiser D., Hellfritz K.-P. 1989. Die Vegatation der Salzwiesen auf den Quenn Charlotte Islands (Westkanada). – Essener. Geogr. Arbeiten. Paderborn. 17: 153–175.

Thannheiser D. 1991. Die Küstenvegetation der arktischen und borealen Zone. – Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 3: 21–42.

The Plant List. Available at: http://www.theplantlist.org/ (accessed 09.04.2020).

Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Grasses of Russia. Moscow. 646 p. (In Russ.). Species and communities in extreme environments. Festschrift towards the 75th Anniversary and a Laudatio in Hnor of Academician Yuri Ivanovich Chernov. 2009. Moscow; Sofia. 494 p. (In Russ.).

Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4_9

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1066–1071

СООБЩЕНИЯ

СИСТЕМА СКРЕЩИВАНИЯ И СЕМЕННАЯ РЕПРОДУКЦИЯ *GERANIUM ASIATICUM* (GERANIACEAE)

© 2021 г. Н. И. Гордеева

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Поступила в редакцию 12.03.2021 г.
После доработки 13.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Исследованы особенности системы скрещивания и семенной репродукции гинодиэцичного вида *Geranium asiaticum* Serg. в 4 ценопопуляциях Западной Сибири (Новосибирская обл.). Обоеполый цветок гермафродитных особей *G. asiaticum* отличается более продолжительным цветением (2.5–3.5 суток), чем пестичный цветок женских особей (2–2.5 суток), что связано с прохождением мужской (тычиночной) фазы в начале морфогенеза обоеполого цветка; для *G. asiaticum* характерна строго выраженная протандрия. Установлено, что скрещивание особей *G. asiaticum* происходит по типу ксеногамии, а автогамия полностью исключена. В эксперименте по изоляции отдельных цветков в соцветии 100% изолированных пестичных и обоеполых цветков засыхали без оплодотворения. В эксперименте по искусственному опылению цветков, 85% пестичных цветков сформировали плоды (17 из 20 цветков), среди обоеполых цветков плоды завязали только 10% (3 из 30 цветков). Не обнаружено достоверных различий по показателю числа цветков на генеративном побеге у женских и гермафродитных особей *G. asiaticum*. Установлены достоверные различия между разнополыми особями по показателям числа плодов и числа семян на генеративный побег: женские особи образуют в 16.1–22.1 раза больше плодов и в 13.8–28.3 больше семян, чем гермафродиты. Пестичные цветки формируют в среднем 1.85 ± 0.08 семян, а обоеполые 0.07 ± 0.02 семян на один цветок; в среднем, женские растения образуют в 26.4 раза больше семян, чем гермафродиты. Исследование систем скрещивания и размножения *G. asiaticum* показало, что плоды и семена образуют в основном женские особи, однако гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу. Разная степень половой дифференциации *G. asiaticum* и *Geranium sylvaticum* L. из одной секции свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования, направленные на формирование диэции.

Ключевые слова: Geranium asiaticum Serg., гинодиэция, система скрещивания, семенная репродукция, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813621110041

Системы скрещивания и размножения определяют генетическое разнообразие и эволюционные процессы у растений. Скрещивание растений обеспечивается разными способами опыления: перекрестным опылением (ксеногамия), самоопылением (автогамия) и их сочетанием у одного вида. Особый интерес представляет исследование скрещивания и размножения у сексуально полиморфных растений. В литературе имеются сведения, что при изучении систем размножения растений в роде *Silene* L. (Caryophyllaceae) были выделены виды, различающиеся по типу полового полиморфизма: гермафродитные, гинодиэцичные и диэцичные (Desfeux et al., 1996). Проведенный филогенетический анализ видов этого рода позволил авторам предположить, что диэция (двудомность) у растений могла развиваться из ядерно-цитоплазматической гинодиэции (Desfeux et al., 1996; Charlesworth, 2006; Bernasconi et al., 2009). Многие виды рода *Geranium* L. характеризуются гинодиэцией – типом полового полиморфизма, при котором в популяции совместно произрастают гермафродитные и женские особи (Knuth, 1898; Dem'yanova, 1985). Известно, что виды этого рода отличаются по ряду признаков половой дифференциации: семенной продуктивности половых фенотипов, а также по соотношению половых фенотипов в структуре ценопопуляций (Asikainen, Mutikainen, 2003; Abdusalam et al., 2017; Gordeeva, 2020). Детальные исследования систем размножения гинодиэцичных растений позволяют выявить особенности полового полиморфизма отдельных видов и могут быть полезны при рассмотрении гинодиэции как одного из механизмов эволюционных процессов.

Цель работы – исследование особенности системы скрещивания и семенной репродукции гинодиэцичного *G. asiaticum* Serg. (*G. bifolium* Patrin ex DC).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Geranium asiaticum относится к короткокорневищным травянистым поликарпикам. Встречается на суходольных и лесных лугах, в березовых, сосновых, осиновых и смешанных лесах. Распространен в Западной, Средней и Восточной Сибири (Peshkova, 1996). В ценопопуляциях *G. asiaticum* совместно произрастают 2 половые формы растений: гермафродитные особи с обоеполыми цветками и женские особи с пестичными цветками. Генеративная сфера растений представлена синфлоресценцией, образованной закрытыми тирсами из монохазиев; паракладии немногочисленны (Gordeeva, 2020).

Исследования систем размножения *G. asiaticum* проводили в мае–июне 2019–2020 гг. в 4 ценопопуляциях в фитоценозах Новосибирской области: ЦП1 (54°49'35.37"с.ш.; 83°06'37.74"в.д.) – разнотравно-злаковый луг на опушке сосново-березового леса, общее проективное покрытие (ОПП) травостоя – 90%, проективное покрытие (ПП) *G. asiaticum* – 2%; ЦП2 (54°49'25.09"с.ш.; 83°05'33.07"в.д.) – злаково-разнотравный сосновый лес с примесью березы, ОПП – 90%, ПП *G. asiaticum* – 2%; ЦП3 (54°49'22.64"с.ш.; 83°06'27.85"в.д.) – лесной злаково-разнотравный луг на вырубке березово-соснового леса, ОПП – 100%, ПП *G. asiaticum* – 1%; ЦП4 (54°52'31.78"с.ш.; 83°04'40.83"в.д.) – лесной разнотравно-злаковый луг на вырубке соснового леса, ОПП – 90%, ПП *G. asiaticum* – 2%. Растения *G. asiaticum* цветут в мае–июне.

Изучение системы скрещивания *G. asiaticum* проводили в ЦП3 с использованием общепринятых методик (Ponomarev, 1960; Dem'yanova, 2010). В период массового цветения растений на генеративных побегах отмечали по 1 цветку в фазе бутонизации у 5 женских и 5 гермафродитных особей. Продолжительность наблюдений за морфогенезом отдельных цветков составляла 8–10 дней. Для определения способов опыления *G. asiaticum* проведены эксперименты с двумя вариантами опыления обоеполых и пестичных цветков на разнополых особях: 1) изоляция обоеполых и пестичных цветков; 2) искусственное опыление обоеполых и пестичных цветков с помощью пыльцы цветков других гермафродитов. Выборка составляла от 20 до 30 цветков на генеративных побегах 20 гермафродитных и 15 женских особей. Для изоляции цветков использовали полиэтиленовые изоляторы, которые надевали на бутоны цветков. Дальнейшие наблюдения за морфогенезом отмеченных цветков проводили до засыхания или плодоношения всех цветков в соцветиях растений в течение 28–30 дней.

С целью определения семенной репродукции *G. asiaticum* подсчитывали общее число цветков, плодов и семян на генеративных побегах разнополых растений. Выборка составляла по 15–25 гермафродитных и женских особей в каждой ценопопуляции. Генеративные побеги разнополых особей отмечали в фазе массового цветения, затем срезали на стадии плодоношения. Все данные статистически обработаны, сравнение средних арифметических проводили с помощью *t*-критерия Стьюдента (Zaitsev, 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование морфогенеза цветков разнополых особей *G. asiaticum* показало, что обоеполый цветок проходит две фазы развития: мужскую (тычиночную) и женскую (пестичную); пестичный цветок вследствие редукции тычинок проходит только одну женскую фазу. Мужская фаза обоеполого цветка начинается с развития тычинок и пыльников и заканчивается засыханием пыльников; в эту фазу пестик имеет минимальный размер и сомкнутое (игольчатое) рыльце. Продолжительность мужской фазы составляет около 1–1.5 суток. На вторые сутки развития обоеполого цветка наступает женская фаза, происходит удлинение столбика до максимального размера и раскрытие 5-лопастного рыльца пестика; только в этой фазе возможен процесс опыления и оплодотворения. Длительность женской фазы около 1–1.5 суток. Через 2.5–3.5 суток после начала распускания обоеполого цветка лепестки осыпаются; тычинки с пыльниками и раскрытое рыльце постепенно засыхают. При успешном опылении происходит оплодотворение и образование плода, однако, по нашим наблюдениям, в природных популяциях обоеполые цветки чаще всего засыхают без оплодотворения. Морфогенез пестичного цветка сокращен до женской фазы и связан с удлинением столбика пестика и раскрытия рыльца. От начала распускания пестичного цветка продолжительность его развития составляет около 2 суток, опыление происходит при раскрытых лопастях рыльца. Затем, через 2–2.5 суток лепестки осыпаются, раскрытое рыльце засыхает, начинается постепенное формирование плода или засыхание цветка без оплодотворения. Таким образом, обоеполый цветок *G. asiaticum* отличается более продолжительным цветением (2.5–3.5 суток), чем пестичный цветок (2–2.5 суток), что связано с прохождением мужской (тычиночной) фазы в начале морфогенеза обоеполого цветка, т.е. вид характеризуется строго выраженной протандрией. Протандрия обоеполых цветков является одним из основных факторов, препятствующих автогамии.

При исследовании способов опыления *G. asiaticum* обнаружено, что в эксперименте по изоляции цветков разнополых особей все изолированные пестичные и обоеполые цветки засыхали без образования плодов (табл. 1). Это свидетельству-

Таблица 1. Формирование плодов у обоеполых и пестичных цветков *Geranium asiaticum* в разных вариантах опыления
Table 1. Fruit formation by bisexual and pistillate flowers of *Geranium asiaticum* in different pollination variants

Вариант опыления Pollination variant	Половой тип цветка Sexual type	Число цветков, шт. Number of flowers	Число плодов, шт. Number of fruits
Изоляция цветков	1	20	0 (0%)
Isolation of flowers	2	20	0 (0%)
Искусственное опыление пыльцой других растений	1	30	3 (10%)
Artificial pollination with pollen from other plants	2	20	17 (85%)

Примечание. Половой тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. В скобках – % цветков, сформировавших плод.
Note. Sexual type of the flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. In parentheses – % flowers which formed a fruit.

ет о том, что у *G. asiaticum* полностью исключена автогамия. В эксперименте по искусственному опылению разнополых цветков обнаружено, что 85% пестичных цветков успешно формировали плоды (17 из 20 пестичных цветков). Среди обоеполых цветков доля цветков, завязавших плод, составляла только 10% (3 из 30 обоеполых цветков). Таким образом, скрещивание растений *G. asiaticum* происходит преимущественно по типу ксеногамии. Следует отметить, что вследствие разновременного цветения обоеполых цветков гермафродитной особи нельзя полностью исключать возможности скрещивания по типу гейтоногамии (опыление цветков в пределах синфлоресценции). Однако, вероятность гейтоногамии очень незначительна, так как, большинство гермафродитных особей в ценопопуляциях не образует плодов.

Наши исследования показали, что размножение растений *G. asiaticum* и самоподдержание ценопопуляций вида происходит только семенным путем. При изучении семенной репродукции разнополых особей выявлено, что гермафродитные и женские особи в ценопопуляциях достоверно не различаются по показателю числа цветков на генеративном побеге: у гермафродитов число цветков составляло, в среднем 17.8–31.0 шт., а у женских растений, в среднем 20.9–28.9 шт. (табл. 2). Однако по показателям числа плодов и числа семян на генеративном побеге установлены достоверные различия между разнополыми особями: женские растения формировали в 16.1–22.1 раза больше плодов и в 13.8–28.3 больше семян, чем гермафродиты (табл. 2). Во всех ценопопуляциях среди отмеченных растений все женские особи формировали плоды, в то время как большинство гермафродитных особей отцветали без плодоношения. Сравнение семенной репродукции разнополых особей в расчете на один цветок показало, что пестичные цветки формируют в среднем 1.85 ± 0.08 семян, а обоеполые 0.07 ± ± 0.02 семян, т.е. женские растения образуют в 26.4 раза больше семян, чем гермафродиты (рис. 1). Таким образом, плоды и семена образуют в основном женские особи *G. asiaticum*, в то время как гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу.

Ранее были описаны результаты наблюдений гинодиэцичных видов *Gypsophila altissima* L., *Arenaria longifolia* L., в популяциях которых доля мелкоцветковых женских особей составляла 40–60% (Dem'yanova, Ponomarev, 1979). В то же время их крупноцветковые гермафродитные особи образовывали незначительное число семян, то есть цветки гермафродитов, будучи морфологически обоеполыми, являются функционально мужскими. Так как количественное соотношение поло-

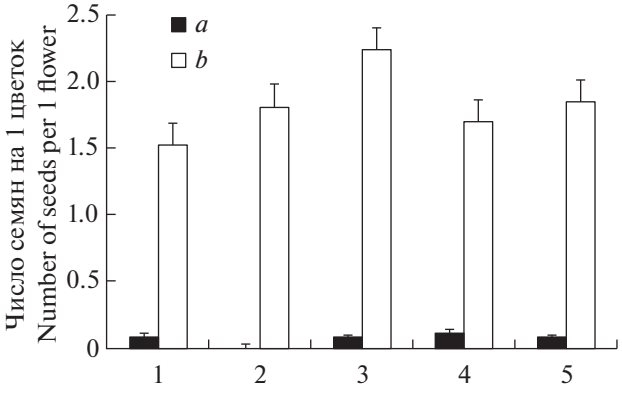


Рис. 1. Семенная репродукция гермафродитных и женских особей *Geranium asiaticum*
a – обоеполый цветок гермафродитной особи, *b* – пестичный цветок женской особи.
Горизонтальная ось: 1 – ценопопуляция ЦП1, 2 – ЦП2, 3 – ЦП3, 4 – ЦП4, 5 – среднее значение.
Fig. 1. Seed reproduction of hermaphrodites and females of *Geranium asiaticum*
a – bisexual flower of hermaphrodite plant, *b* – pistillate flower of female plant.
Horizontal axis: 1 – coenopopulation CP1, 2 – CP2, 3 – CP3, 4 – CP4, 5 – average value.

Таблица 2. Число цветков, плодов и семян гермафродитных и женских особей *Geranium asiaticum* в ценопопуляциях
Table 2. Number of flowers, fruits and seeds of hermaphrodite and female plants of *Geranium asiaticum* in coenopopulations

Показатели[1] Features[1]	Пол Sexual type	Min–Max	M ± m	C_v, %	td
Число цветков					
Number of flowers					
ЦП1	1	11–39	25.7 ± 1.64	31.3	2.25
СР1	2	8–36	20.9 ± 1.41	33.8	
ЦП2	1	15–59	28.4 ± 3.25	49.9	1.98
СР2	2	15–34	21.5 ± 1.30	28.3	
ЦП3	1	16–62	31.0 ± 2.46	40.6	0.61
СР3	2	16–54	28.9 ± 2.42	37.5	
ЦП4	1	11–34	17.8 ± 1.63	36.6	2.34
СР4	2	12–55	24.8 ± 2.52	41.9	
Число плодов					
Number of fruits					
ЦП1	1	0–3	0.7 ± 0.24	127.9	11.69
СР1	2	5–29	13.0 ± 1.85	51.2	
ЦП2	1	0	0	0	12.94
СР2	2	6–23	11.8 ± 0.91	36.1	
ЦП3	1	0–4	0.8 ± 0.25	156.7	7.14
СР3	2	6–44	17.7 ± 2.35	59.5	
ЦП4	1	0–6	0.8 ± 0.44	216.6	8.90
СР4	2	6–28	12.9 ± 1.29	41.0	
Число семян					
Number of seeds					
ЦП1	1	0–6	1.6 ± 0.58	138.3	10.49
СР1	2	10–96	30.8 ± 6.26	73.1	
ЦП2	1	0	0	0	10.35
СР2	2	18–96	39.7 ± 3.84	45.4	
ЦП3	1	0–12	2.4 ± 0.77	161.8	6.73
СР3	2	22–163	67.9 ± 9.70	63.9	
ЦП4	1	0–20	2.9 ± 1.52	211.3	8.41
СР4	2	18–88	40.1 ± 4.15	42.8	

Примечание. [1] – показатели даны в шт. на 1 побег. ЦП – ценопопуляция. Пол: 1 – гермафродитный, 2 – женский. Min–Max – минимальное и максимальное число. M ± m – среднее значение и ошибка среднего. C_v – коэффициент вариации. td – критерий достоверности различий; если td ≥ 3.57, различия достоверны.

Note. [1] – values are in pieces per shoot. CP – coenopopulation. Sexual type: 1 – hermaphrodite, 2 – female. Min–Max – minimum and maximum numbers. M ± m – mean and error of mean. C_v – coefficient of variation. td – Student's *t*-test, the differences are significant at td ≥ 3.57.

вых форм у этих видов сходно с соотношением полов у диэцичных (двудомных) растений, то авторы предположили, что данные гинодиэцичные виды можно рассматривать, как близкие к истинно двудомным (диэцичным) растениям (Dem'yanova, Ponomarev, 1979). Наши исследования репродукции *G. asiaticum* показали, что семена образуют преимущественно женские особи, в то время как обоеполые цветки гермафродитов выполняют в основном функцию производства

пыльцы, т.е. являются функционально мужскими. При изучении половой структуры исследуемых ценопопуляций *G. asiaticum* было обнаружено, что встречаемость женских особей составляет в среднем 53.6% от общего числа генеративных особей. Таким образом, высокая степень половой дифференциации растений *G. asiaticum* и близкая к 50% встречаемость женских особей в ценопопуляциях позволяют предположить, что *G. asiaticum* можно рассматривать как довольно близкий к диэцичным растениям вид.

В системе рода *Geranium* гинодиэцичные виды *G. asiaticum* и *Geranium sylvaticum* L. входят в состав типовой секции *Geranium* (Peshkova, Ovchinnikova, 2012; Troshkina, 2019). *G. sylvaticum* характеризуется довольно низкой степенью половой дифференциации: незначительным репродуктивным преимуществом женских особей по сравнению с гермафродитами и невысокой частотой встречаемости женских особей среди генеративных растений от 0.4 до 27.2% (Asikainen, Mutikainen, 2003). По нашим данным, вид *G. asiaticum* по сравнению с *G. sylvaticum* отличается высокой степенью половой дифференциацией по ряду основных признаков: репродукции и частоте встречаемости женских особей. В секции *Geranium* гинодиэция отмечается еще у ряда видов: *G. albiflorum* Ledeb., *G. krylovii* Tzvelev., *G. pseudosibiricum* J. Mayer (Dem'yanova, 1985; Peshkova, 1996). Разная степень половой дифференциации *G. asiaticum* и *G. sylvaticum*, свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования в направлении формирования диэции. Для выяснения роли гинодиэции в роде *Geranium* необходимы дальнейшие исследования полового полиморфизма других представителей рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование систем скрещивания и размножения *G. asiaticum* показало, что вид характеризуется строго выраженной протандрией и высокой степенью ксеногамии, автогамия полностью исключена. Все изолированные обоеполые и пестичные цветки засыхали без образования плодов. При искусственном опылении двух типов цветков, пестичные цветки формировали в 8.5 раза больше плодов, чем обоеполые. В исследованных ценопопуляциях женские особи формировали в 26.4 раза больше семян, чем гермафродиты. Таким образом, плоды и семена образуют в основном женские особи *G. asiaticum*, в то время как гермафродитные особи производят необходимую для оплодотворения пыльцу. Разная степень полового полиморфизма видов *G. asiaticum* и *G. sylvaticum* свидетельствует о том, что в роде *Geranium* наблюдаются преобразования, связанные с формированием диэции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А21-121011290026-9 Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. – Am. J. Bot. 104 (12): 1920–1929. https://doi.org/10.3732/ajb.1700258

Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). – Am. J. Bot. 90 (2): 226–234. https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226

Bernasconi G., Antonovics J., Biere A., Charlesworth D., Delph L.F., Filatov D., Giraud T., Hood M.E., Marais GAB, McCauley D., Pannell J.R., Shykoff J.A., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A. 2009. *Silene* as a model system in ecology and evolution. – Heredity. 103 (1): 5–14.

Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. – Current Biol. 16 (17): R726–R735. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068

[Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. – Бот. журн. 70 (10): 1289–1301.

[Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2010. Антэкология: учеб. пособие по спецкурсу. Пермь. 116 с.

[Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. – Бот. журн. 64 (7): 1017–1024.

Desfeux C., Maurice S., Henry J.P., Lejeune B., Gouyon P.H. 1996. Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. – Proc. Royal Soc. London. Ser. B: Biol. Sci. 263 (1369): 409–414.

[Gordeeva] Гордеева Н.И. 2020. Гинодиэция *Geranium bifolium* (Geraniaceae). – Бот. журн. 105 (3): 86–92. https://doi.org/10.31857/S0006813620030035

Knuth P. 1898. Handbuch der Blutenbiologie. Leipzig: Bd. II. T. I. S. 228–238.

[Peshkova] Пешкова Г.А. 1996. Семейство Geraniaceae. – В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 8–22.

[Peshkova, Ovchinnikova] Пешкова Г.А., Овчинникова С.В. 2012. Семейство Geraniaceae Juss. – В кн.: Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. С. 264–267.

[Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. – В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л. С. 9–19.

[Troshkina] Трошкина В.И. 2019. Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны. – Растительный мир Азиатской России. 3 (35): 13–28. https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28)

[Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.

MATING SYSTEM AND SEED REPRODUCTION IN *GERANIUM ASIATICUM* (GERANIACEAE)

N. I. Gordeeva

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* Serg. (*G. bifolium* Patrin) in 4 coenopopulations of Western Siberia (Novosibirsk Region) were studied. The bisexual flower of hermaphrodite plants of *G. asiaticum* is characterized by a longer flowering (2.5–3.5 days) than the pistillate flower of female plants (2–2.5 days), due to the passage of the male (staminate) phase at the beginning of morphogenesis; *G. asiaticum* is characterized by strict protandry. Mating of *G. asiaticum* plants follows the xenogamic type, the autogamy is completely excluded. In an experiment to isolate individual flowers, 100% of the isolated pistillate and bisexual flowers dried up without fertilization. In an experiment on artificial pollination of flowers, 85% (17 out of 20 flowers) of pistillate flowers developed fruits, only 10% (3 out of 30 flowers) of bisexual flowers developed fruits. There were significant differences in the number of flowers on the generative shoot in female and hermaphrodite plants. Significant differences were found between heterosexual plants in terms of the number of fruits and the number of seeds per generative shoot: female plants form 16.1–22.1 times more fruits and 13.8–28.3 times more seeds than hermaphrodites. Pistillate flowers form an average of 1.85 ± 0.08 seeds per flower, and bisexual flowers 0.07 ± 0.02 seeds per flower, i. e., on average, female plants form 26.4 times more seeds than hermaphrodites. It was found that the fruits and seeds are developed mainly by female plants, but hermaphrodites produce pollen which is necessary for fertilization. The different degree of sexual differentiation of *G. asiaticum* and *G. sylvaticum* L. suggests that in the genus *Geranium* there are transformations directed at the formation of dioecy.

Keywords: Geranium asiaticum, gynodioecy, mating systems, seed reproduction, coenopopulation

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, No AAAA-A21-121011290026-9.

REFERENCES

Abdusalam A., Tan D., Chang S.M. 2017. Sexual expression and reproductive output in the ephemeral *Geranium transversale* are correlated with environmental conditions. – Am. J. Bot. 104 (12): 1920–1929. https://doi.org/10.3732/ajb.1700258

Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). – Am. J. Bot. 90 (2): 226–234. https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226

Bernasconi G., Antonovics J., Biere, A., Charlesworth D., Delph L.F., Filatov D., Giraud T., Hood M.E., Marais GAB, McCauley D., Pannell J.R., Shykoff J.A., Vyskot B., Wolfe L.M., Widmer A. 2009. *Silene* as a model system in ecology and evolution. – Heredity. 103 (1): 5–14.

Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. – Current Biol. 16 (17): R726–R735. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068

Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. – Bot. Zhurn. 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).

Dem'yanova E.I. 2010. Antekologiya: ucheb. posobie po spetskursu [Anthecology: textbook for the course]. Perm. 116 p. (In Russ.).

Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. 1079. The sex structure of natural populations gynodioecious and dioecious plants of forest-steppe of Zauralye. – Bot. Zhurn. 64 (7): 1017–1024 (In Russ.).

Desfeux C., Maurice S., Henry J.P., Lejeune B., Gouyon P.H. 1996. Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. – Proc. Royal Soc. London. Ser. B: Biol. Sci. 263 (1369): 409–414.

Gordeeva N.I. 2020. Gynodioecy of the *Geranium bifolium* (Geraniaceae). – Bot. Zhurn. 105 (3): 86–92 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813620030035

Knuth P. 1898. Handbuch der Blutenbiologie. Leipzig: Bd. II. T. I. S. 228–238.

Peshkova G.A. 1996. Family Geraniaceae. – In: Flora Siberiae. Vol. 10. Novosibirsk. P. 8–22 (In Russ.).

Peshkova G.A., Ovchinnikova S.V. 2012. Family Geraniaceae Juss. – In: Conspectus florae Rossiae Asiaticae: Plantae vasculares. Novosibirsk. P. 264–267 (In Russ.).

Ponomarev A.N. 1960. Izuchenie tsveteniya i opyleniya rasteniy [Study of flowering and pollination of plants]. – In: Polevaya geobotanika. Vol. 2. Moscow; Leningrad. P. 9–19 (In Russ.).

Troshkina V.I. 2019. The synopsys of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai mountain country. – Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii. 3 (35): 13–28 (In Russ.). https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28)

Zaitsev G.N. 1991 Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1072–1084

СООБЩЕНИЯ

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПОДРОСТА *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

© 2021 г. С. Н. Плюснина[1,*], В. В. Тужилкина[1,]**

[1] Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982, Россия

**e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru*

***e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru*

Поступила в редакцию 30.08.2020 г.
После доработки 17.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Представлены результаты комплексных структурно-физиологических исследований фотосинтетического аппарата сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) у подроста, произрастающего на вырубке после сплошнолесосечной рубки хвойного фитоценоза в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. Выявлены закономерности изменения ультраструктуры клеток мезофилла, содержания и соотношения пигментов в однолетней хвое в течение вегетационного периода. Максимальное число органелл на срезе клеток мезофилла отмечено в третьей декаде мая. В середине периода вегетации хлоропласты характеризовались наибольшим числом гран и тилакоидов в них. Подготовка однолетней хвои к зимнему периоду сопровождалась снижением крахмала и суммарного числа тилакоидов гран в хлоропластах ассимиляционной паренхимы, смещением пластид вглубь цитоплазмы и накоплением в ней липидных глобул. Показано, что изменения пигментного комплекса *P. sylvestris* соответствуют ультраструктурным перестройкам хлоропластов в течение вегетации. Установлена тесная корреляция между развитием тилакоидной системы и содержанием хлорофиллов ($r = 0.99$). Наибольшее количество хлорофиллов, как и максимальное развитие системы фотосинтетических мембран в пластидах хвои, отмечалось в июле.

Ключевые слова: Pinus sylvestris, хвоя, мезофилл, ультраструктура, пигменты, фотосинтез, дыхание, подрост, вырубка

DOI: 10.31857/S0006813621110077

Pinus sylvestris L. (Pinaceae) – вид, который имеет обширный ареал на Евроазиатском материке и является одним из лесообразующих на европейском Северо-Востоке (Lesa, 1999). На таежных территориях Европейского Севера России повышение эффективности естественного лесовозобновления и реализации лесными экосистемами способности к самовозобновлению после рубок – задачи, которые стоят на первом месте среди проблем воспроизводства лесных ресурсов (Tsvetkov, 2010). Для познания биопродукционного процесса при возобновлении сосны необходимы морфофизиологические исследования хвои – основного ассимилирующего органа. При этом важное значение имеет характер взаимосвязи между структурными и физиологическими показателями клеток мезофилла на протяжении всего периода вегетации – периода роста и накопления биомассы. В течение года посредством биохимического и генетического регулирования изменяются концентрация и активность функциональных веществ (ферментов, пигментов и т.д.) в клетках (Bäck et al., 2013; Wisniewski, 2018), результат этих процессов отражается в особенностях их структуры.

За последние полвека немало исследований было посвящено сезонным изменениям в структуре ассимиляционного аппарата как сеянцев хвойных растений (Walles, Hudak, 1975; Kivimäenpää et all., 2014), так и деревьев разного возраста (Soikkeli, 1980; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a; Kivimäenpää, Sutinen, 2007; Ovsyannikov, Koteyeva, 2020), а также их пигментного фонда (Tuzhilkina, 2012; Sofronova et al., 2016). В комплексных работах рассматриваются структурные и функциональные изменения в фотоассимилирующей паренхиме (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Zagirova, 1999, 2001, 2003b; Wyka et al., 2016; Bender, 2019;

Bag et al., 2020). Как показывают выше приведенные работы, на начальном этапе периода вегетации в перезимовавшей хвое еще наблюдаются изменения, связанные с переходом растения из зимнего состояния в летнее, а на конечном этапе – с подготовкой растения к периоду с низкими температурами. Молодые, активно растущие деревья отличаются от стареющих (зрелых) особей по структурным показателям хвои (Apple et al., 2002), а, следовательно, могут иметь особенности при прохождении этих этапов. В литературе имеются публикации по изучению физиологических процессов у подроста древесных растений, произрастающих под пологом лиственных и хвойных лесов (Katrushenko, 1967; Malkina et al., 1970; Zav'yalova, 1976; Zarubina, Konovalov, 2018). На сплошных вырубках (в условиях высокой инсоляции) этот вопрос рассматривается в единичных исследованиях (Leina, 1967; Wyka et al., 2016). Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста сосны необходима для выявления механизмов, ответственных за его успешное возобновление на вырубках в условиях сурового климата и при его изменении на Севере.

Цель данной работы – дать структурно-функциональную характеристику фотосинтетического аппарата подроста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), возобновившейся после проведения сплошной рубки древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в течение вегетации 2018 г. (29 мая, 18 июля, 11 октября) в подзоне средней тайги Республики Коми. Климат в районе исследований умеренно-континентальный, безморозный период по среднемноголетним данным длится 180–190 дней, из них 140–150 дней характеризуются средней суточной температурой воздуха выше 5°С (период вегетации), переход температуры воздуха через 5°С весной отмечается в первой декаде мая, осенью – после 21 сентября (Atlas, 1997). В год исследований весна была затяжная, а лето – позднее, с жаркой погодой в третьей декаде июня и июле, умеренно-теплой в августе. Поздние весенние заморозки были отмечены 2 июня (–0.5°С), ранние осенние – 21 сентября (–0.5°С).

Объектами были 10–12-летние деревья *Pinus sylvestris* L. высотой 110–130 см, произрастающие на 10-летней вырубке сосняка черничного влажного после сплошнолесосечной рубки древостоя (61°35' с.ш., 51°02' в.д.) (Osipov, 2019). Для изучения морфологических параметров хвои в июле 2018 г. также срезали побеги с 75–95-летних деревьев *P. sylvestris*, произрастающих в сосняке черничном влажном (62°16' с.ш., 50°41' в.д.) на территории Ляльского лесобиологического стационара. Для исследований ультраструктуры клеток мезофилла отбирали образцы однолетней хвои с пяти, а для изучения динамики пигментов – с десяти растущих на вырубке деревьев сосны в течение вегетации. Такая биологическая повторность считается достаточной для достоверной характеристики биохимического состава хвои (Helmisaari, 1992). Побеги срезали с середины кроны с южной стороны дерева. Для электронно-микроскопических исследований фрагменты из средней трети хвои фиксировали в течение 4.5 ч в 2.5%-ном глутаральдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с pH 7.4. Постфиксацию проводили в 1%-ном водном растворе OsO_4 в течение 4 ч. После дегидратации в сериях растворов этилового спирта и ацетона образцы заключали в смолу Эпон-812 (FLUKA). Ультратонкие срезы были получены на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США). Наблюдения и съемку проводили на трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS 500 (Tesla, Чехословакия). Временные препараты продольных и поперечных срезов хвои для анатомических исследований просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Фотосъемку объектов выполняли цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия), морфометрические измерения – при помощи программы ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия).

Количественный анализ фотосинтетических пигментов проводили спектрофотометрически на приборе UV-1800 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения (Maslova et al., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) оценивали по соотношению хлорофиллов *a* и *b* (Lichtethaler, 1987).

Измерения CO_2-газообмена хвои проводили на интактных побегах сосны в июле. Фотосинтетическую способность оценивали по поглощению CO_2, измеренной инфракрасным (ИК) газоанализатором Li COR-6400 (Li COR, США) при максимальной интенсивности радиации 1800 мкмоль/м^2 с ФАР, температуре 20°С и влажности 70%. Темновое дыхание измеряли по выделению CO_2 ИК-газоанализатором в темноте при 20°С, влажности воздуха 70%, естественной концентрации CO_2 в воздухе. Объект экспонировали в контролируемой камере 6400–22L (Li COR, США) до установления постоянной скорости CO_2-газообмена. Продолжительность экспозиции объекта составляла 10–15 мин. При расчете интенсивности газообмена на единицу площади хвои использовали метод, предложенный Ю.Л. Цельникер (Tselniker, 1982).

Статистическую обработку полученных данных проводили на персональном компьютере с использованием программ “Excel” и “Statistica”. Значимость отличий исследуемых показателей проверяли с помощью критерия Стьюдента. В таблицах даны среднеарифметические значения и их стандартные ошибки. Для структурных параметров клеток и органелл $n \geq 25$, для физиолого-биохимических $n = 3–6$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология и анатомия хвои. В год исследований длина однолетней хвои молодых сосен, произрастающих на вырубке сосняка черничного влажного, в среднем составляла 42.2 ± 1.9 мм, а площадь поперечного сечения – 0.85 ± 0.01 мм^2. В литературе имеются сведения (Apple et al., 2002), что морфологические и анатомические признаки хвои молодых деревьев могут отличаться от старовозрастных. Так показано, что в условиях гор (368–500 м над у.м.) хвоя 450-летних деревьев *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco была несколько короче, но с большей площадью поперечного сечения, чем хвоя с молодых 10–40-летних деревьев, посаженных на месте рубок. В хвое с возрастом дерева увеличивался парциальный объем нефотосинтетических (центральный цилиндр, эпидерма+гиподерма, астросклереиды) и уменьшался парциальный объем ассимилирующих тканей (мезофилл) и объем смоляных ходов (Apple et al., 2002). Согласно нашим данным в год исследований длина однолетней хвои сосны на вырубке на 15% (p <0.05) уступала по своей длине хвое с 75–95-летних деревьев, произрастающих в сосняке черничном влажном. Площадь поперечного сечения хвои и доля фотосинтезирующих клеток на срезе не отличались от зрелых деревьев в древостое. В листовом аппарате молодых деревьев закладывается 3–8 смоляных ходов со средним диаметром 74 ± 3 мкм, а у 75–95-летних деревьев – 8–14 со средним диаметром 60 ± 2 мкм. Смоляные ходы, окруженные клетками обкладки, в хвое зрелых деревьев занимали на 30% больше объема, чем у молодых.

В поперечном сечении хвоя *P. sylvestris* – полукруг или полуовал (рис. 1, *1*). В однолетней хвое 10–12-летних деревьев парциальный объем эпидермы и гиподермы в сумме составляет около 16%, мезофилла и эндодермы – чуть более 50%, смоляных ходов с клетками обкладки – 7.6%, центрального цилиндра (в том числе два проводящих пучка, межпучковая склеренхима и трансфузионная ткань) – 24%. На поперечном срезе мезофилл складчатый, межклетники слабо выражены (рис. 1, *2*). На продольном срезе клетки между гиподермой и эндодермой расположены “цепочками” (рис. 1, *3, 4*), межклеточное пространство занимает в ассимилирующей паренхиме около 20%.

Ультраструктура клеток мезофилла. Тонкая структура клеток мезофилла однолетней хвои в третьей декаде мая свидетельствовала о ее высокой функциональной активности. В эти сроки было отмечено максимальное за весь период наблюдения число органелл на продольных срезах клеток мезофилла (табл. 1). Хлоропласты располагались преимущественно вдоль клеточной стенки (рис. 1, *3,* рис. 2, *1*). Содержание крахмала в хлоропластах было максимальным за весь период наблюдений (табл. 1), поэтому большинство пластид было неправильной формы (рис. 2, *2*). В хлоропластах также просматривались крупные и мелкие пластоглобулы средней электронной плотности (рис. 2, *3*). Система фотосинтетических мембран была хорошо развита, однако еще встречались сдвоенные тилакоиды (16% от общего количества гран), наличие которых в сформированной хвое характерно, в том числе, для зимней организации ассимиляционного аппарата (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a). Профили митохондрий в этот период были от округлых до сильно вытянутых, заполнены кристами. На срезах ассимилирующих клеток было отмечено до 6 профилей аппарата Гольджи. В цитоплазме клеток мезофилла хвойных встречаются липидные глобулы, число и размер которых варьируют, в том числе, в зависимости от сезона (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Koteyeva, 2002; Zagirova, 2003a; Kivimäenpää et al., 2014). В начале периода вегетации в клетках мезофилла подроста сосны липидсодержащие включения выявлялись не в каждой клетке (табл. 1): электронно-плотные липидные глобулы небольших размеров до 0.7 мкм^2 – очень редко, вдоль клеточной стенки; менее электронно-плотные запасающие глобулы со средней площадью 10.7 ± 1.3 мкм^2 – чаще, в толще цитоплазмы. Как центральные, так и мелкие вакуоли были заполнены осмиофильным материалом (рис. 1, *3,* рис. 2, *1*), в мезофилле хвойных определяемым как танинсодержащее вещество (Atlas, 1972; Soikkeli, 1980; Kivimäenpää et all., 2014). В целом, площадь сечения хлоропласта без крахмала, количественные характеристики тилакоидной системы и число пластоглобул в них были близки к показателям, приведенным для пластид мезофилла хвои первого года жизни генеративных деревьев сосны в зимний период (Zagirova, 1999). Отличия заключались в большем, по сравнению с зимним периодом, числе хлоропластов и наличии в них крупных зерен крахмала. То есть после зимнего покоя в однолетней хвое молодых деревьев сначала увеличивается число пластид, а потом начинает нарастать система фотосинтетических мембран.

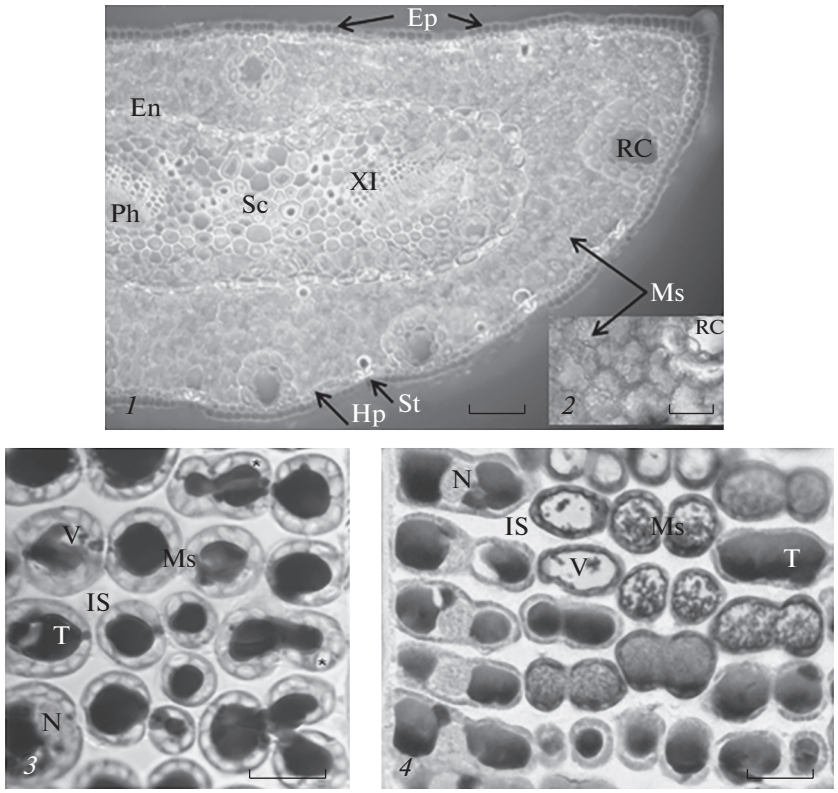


Рис. 1. Однолетняя хвоя подроста *Pinus sylvestris* на поперечном (*1, 2*) и продольном (*3* – май; *4* – июль) срезах. En – эндодерма, Ep – эпидерма, Hp – гиподерма, IS – межклетник, Ms – мезофилл, N – ядро, Ph – флоэма, RC – смоляной ход, Sc – склеренхима, St – устьице, T – танин, Xl – ксилема, * – хлоропласт с крахмалом. Масштабные линейки, мкм: *1* – 100; *2* – 50; *3* – 20; *4* – 20.

Fig. 1. One-year-old needles of young *Pinus sylvestris* on transverse (*1*, *2*) and longitudinal (*3* – May; *4* – July) sections. En – endoderm, Ep – epidermis, Hp – hypodermis, IS – intercellular space, Ms – mesophyll, N – nucleus, Ph – phloem, RC – resin canal, Sc – sclerenchyma, St – stoma, T – tannin, Xl – xylem, * – chloroplast with starch. Scale bars, μm: *1* – 100; *2* – 50; *3* – 20; *4* – 20.

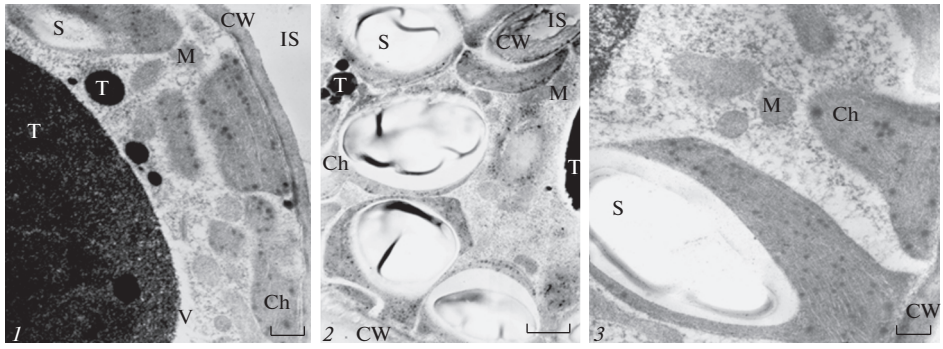


Рис. 2. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста *Pinus sylvestris* в мае. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, M – митохондрия, S – крахмал, T – танин, V – вакуоль. Масштабные линейки, мкм: *1* – 1.0; *2* – 2.0; *3* – 0.5.

Fig. 2. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in May. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, S – starch, T – tannin, V – vacuole. Scale bars, μm: *1* – 1.0; *2* – 2.0; *3* – 0.5.

Во второй декаде июля в клетках мезофилла однолетней хвои содержалось среднее число органелл за период наблюдений. Содержание крахмала в пластидах снижалось (табл. 1). Встречались сдвоенные по длинной оси хлоропласты (рис. 3, *1, 2*). Комплекс фотосинтетических мембран продолжал развиваться, в этот срок суммарное число гранальных тилакоидов на единицу площади сечения хлоропласта без крахмала (насыщенность хлоропласта фотосинтетическими

Таблица 1. Характеристика органелл в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста *Pinus sylvestris* в течение периода вегетации

Table 1. Characteristics of organelles in mesophyll cells on longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* during vegetation season

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Площадь сечения клетки, мкм^2 Sectional area of cell, μm^2	630.8 ± 21.2	679.2 ± 35.9	689.3 ± 16.1
Число хлоропластов на срез клетки Number of chloroplasts per cell section	21.7 ± 1.3^{ab}	15.3 ± 0.7^{ac}	9.2 ± 0.8^{bc}
Доля хлоропластов с крахмалом, % Парциальный объем крахмала в хлоропласте, % Share of chloroplasts with starch, % Partial volume of grain starch in the chloroplast, %	69.2 ± 2.1^{a} 58.0 ± 0.7^{a}	53.7 ± 3.3^{ac} 21.9 ± 1.5^{bc}	22.9 ± 3.7^{bc} 12.9 ± 0.8^{bc}
Число митохондрий на срез клетки Number of mitochondria per cell section	36.4 ± 2.6^{b}	22.8 ± 1.5^{ac}	12.8 ± 0.8^{bc}
Площадь сечения митохондрий, мкм^2 Короткая ось митохондрий, мкм Sectional area of mitochondria, μm^2 Short axis of mitochondria, μm	0.47 ± 0.02 0.66 ± 0.02	0.40 ± 0.03 0.59 ± 0.03	0.50 ± 0.04 0.69 ± 0.03
Число запасающих глобул на срез клетки Площадь сечения запасающей глобулы min...max, мкм^2 Number of stored globules per cell section Area of stored globule section min...max, μm^2	1.8 ± 0.2 1.2...31.4	1.0 ± 0.2 1.2...88.7	< 1 5.0...24.3
Число липидных глобул на срез клетки Площадь сечения липидной глобулы, мкм^2 Number of lipid globules per cell section Area of lipid globule section, μm^2	< 1 0.41 ± 0.05	–*	44.4 ± 4.3 0.47 ± 0.05
Толщина клеточной оболочки, мкм Cell wall thickness, μm	0.44 ± 0.02^{b}	0.46 ± 0.01	0.50 ± 0.02^{b}

Примечание: В таблицах 1–3 различия статистически значимы при $p < 0.05$ между вариантами: ^{a} – 29 мая и 18 июля; ^{b} – 29 мая и 11 октября; ^{c} – 18 июля и 11 октября.

* – липидные глобулы практически не встречаются.

Note: In Tables 1–3, the differences are significant at $p < 0.05$: ^{a} – May 29 and July 18; ^{b} – May 29 and October 11; ^{c} – July 18 and October 11.

* – lipid globules were observed very rarely.

мембранами) было максимальным и составляло 39.8 против 18.7 весной и 20.0 осенью. Пластоглобулы были преимущественно крупные, в том же количестве, что и весной (табл. 1). Снижалось число и среднее значение площади сечения митохондрий в клетках (табл. 1). В центральных вакуолях по-прежнему накапливались танинсодержащие включения, но в меньшем количестве (рис. 1, *4,* рис. 3, *1*). Также в цитоплазме встречались (до 6 на срез клетки) небольшие (1.1 ± 0.4 мкм^2) вакуоли с электронно-плотными глобулами внутри (рис. 3, *3*, *4*). Липидсодержащие запасающие глобулы со средней электронной плотностью часто сливались по несколько в одну очень крупную (табл. 1), а мелкие электронно-плотные практически не встречались. Аппарат Гольджи на срезах клеток мезофилла отмечался реже, чем весной. В этот период число пластид на срезе клетки и сум-

Таблица 2. Характеристика хлоропластов в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста *Pinus sylvestris* в течение периода вегетации
Table 2. Characteristics of chloroplasts in mesophyll cells on longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* needle during vegetation season

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Площадь сечения хлоропласта без крахмала, мкм^2 Sectional area of the chloroplast without starch, μm^2	5.9 ± 0.4^{b}	5.0 ± 0.4	4.7 ± 0.2^{b}
Длинная ось/короткая ось Long axis/short axis	3.5 ± 0.3^{b}	3.6 ± 0.3	5.2 ± 0.5^{b}
Площадь сечения хлоропласта с крахмалом, мкм^2 Sectional area of the chloroplast with starch, μm^2	13.3 ± 0.4^{ab}	6.5 ± 0.3^{ac}	4.6 ± 0.3^{bc}
Число гран на срез хлоропласта Number of grains per chloroplast section	29.1 ± 2.1^{a}	34.9 ± 1.3^{ac}	28.5 ± 2.9^{c}
Число тилакоидов в гране Number of thylakoids per grain	3.5 ± 0.1^{a}	5.7 ± 0.3^{ac}	3.5 ± 0.1^{c}
Число пластоглобул на срез хлоропласта Number of plastoglobules per chloroplast section	27.0 ± 1.7	27.6 ± 1.6	31.9 ± 1.9

марное число тилакоидов в хлоропласте были не ниже, чем в августе в клетках мезофилла хвои 80–100-летних деревьев сосны (Zagirova, 2001).

Одним из важнейших эндогенных факторов, влияющих на структурно-функциональные параметры однолетней хвои, является рост побегов текущего года (Zagirova, 2003). Выявлено, что начало роста *P. sylvestris* весной обусловлено суммой среднесуточных температур выше +5°C, а прекращение роста – совместным действием фотопериода и температуры (Andersson Gull et al., 2018). На 2.5-летних саженцах *P. sylvestris* было показано (Lippu, 1998), что накопленные в конце предыдущего периода вегетации фотоассимиляты использовались во время роста молодых побегов лишь незначительно. Проведенные на 20-летних деревьях сосны эксперименты показали (Ericsson, 1978), что во время роста в побеги текущего года поступают ассимиляты, синтезируемые одно- и двухлетней хвоей. Отмечается (Malkina, 1984), что их потребление в растущей хвое сохраняется, пока она не достигнет 50% от окончательных размеров. Экспортировать продукты фотосинтеза хвоя сосны текущего года начинает в середине июля (Ericsson, 1978), когда скорость фотосинтеза в ней сопоставима с таковой у хвои старшего возраста. Это происходит примерно через 4 недели после того, как впервые в молодой хвое измеряется положительный нетто-фотосинтез. Чем лучше питание и водный режим, тем быстрее это происходит (Ericsson, 1978). Активный отток ассимилятов в растущие органы из однолетней хвои и, соответственно, повышенная потребность в функциональных единицах в клетках-донорах не могут не отразиться на их структуре. Согласно нашим наблюдениям 29 мая вегетативные побеги текущего года еще находились на стадии внутрипочечного роста. Именно в этот период в однолетней хвое наблюдалось максимальное количество органелл в клетке и крахмала в хлоропластах. Повышенной численностью пластид компенсировалась не до конца перестроившаяся после зимнего периода система фотосинтетических мембран. 18 июля хвоя на побегах текущего года уже достигла 70% от конечной длины и 100% по площади сечения. В этот период, число митохондрий и хлоропластов было еще достаточно высоко, а насыщенность последних фотосинтетическими мембранами максимально (табл. 2) в изученные нами сроки. По мере роста молодой хвои снижалось содержание крахмала в хлоропластах. На 80–100-летних деревьях пихты *Abies sibirica* Ledeb. было показано (Zagirova, 2003а), что ростовые процессы молодых побегов не отражались на динамике гранальной структуры хлоропластов и их числа в мезофилле хвои старшего возраста, однако вызывали снижение содержания крахмала в них.

В середине октября были отмечены изменения в структуре клетки, свидетельствующие об актив-

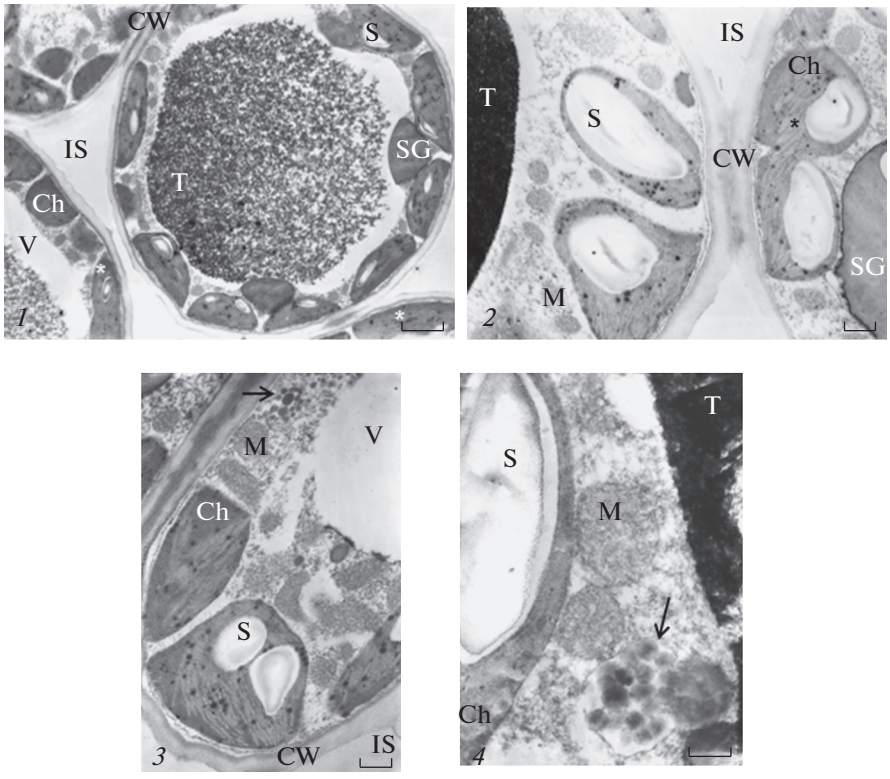


Рис. 3. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста *Pinus sylvestris* в июле. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, M – митохондрия, S – крахмал, SG – запасающая глобула, T – танин, V – вакуоль, * – сдвоенные хлоропласты. Стрелки указывают на вакуоли с электронно-плотными глобулами. Масштабные линейки, мкм: *1* – 2.0; *2* – 1.0; *3* – 1.0; *4* – 0.4.

Fig. 3. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in July. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, S – starch, SG – storage globule, T – tannin, V – vacuole, * – doubled chloroplasts. Arrows indicate vacuoles with electron-dense globules. Scale bars, μm: *1* – 2.0; *2* – 1.0; *3* – 1.0; *4* – 0.4.

ной подготовке молодых деревьев к сезону с отрицательными температурами. Число пластид в клетках мезофилла статистически значимо ($p < 0.001$) сокращалось в сравнении с началом и серединой вегетационного периода (табл. 1). Уменьшение ($p < 0.001$) числа хлоропластов в однолетней хвое подроста с приближением осени было подтверждено и на поперечных срезах хвои. Так, 29 мая их число на срезе клетки мезофилла в среднем составляло 31.1 ± 0.9, 18 июля – 25.2 ± ± 1.0, 11 октября – 15.6 ± 0.9 при средней площади сечения клеток 2744 ± 74.3 мкм^2, 2536 ± 173.9 мкм^2, 2425 ± 94.6 мкм^2 соответственно. В хвое с разных деревьев изменения проходили несинхронно (рис. 4). В ассимилирующих клетках можно было наблюдать разные стадии изменения структуры при подготовке к периоду с отрицательными температурами. Встречалось несколько групп структурных признаков клеток и промежуточные между ними варианты. К первой группе относилась структура мезофилла, схожая с июльской: достаточное количество крахмала и хорошо развитая гранальная система (до 4-х тилакоидов в гране) в хлоропластах, расположенных вдоль клеточной стенки (рис. 4, *1*). В таких клетках еще встречались сдвоенные пластиды и характерные для июля вакуоли с электронно-плотными глобулами внутри (рис. 4, *2*), а электронно-плотные липидные глобулы в цитоплазме выявлялись редко. Ко второй группе относились клетки с хлоропластами обычной формы, чаще без крахмала, с пластоглобулами и большим количеством гран по 2–3 тилакоида. В клетках появлялись небольшие липидные глобулы (рис. 4, *3*). К третьей группе относились клетки, в которых пластиды зачастую располагались почти перпендикулярно относительно клеточной оболочки, т.е. было отмечено начало их сезонного перемещения. У некоторых хлоропластов соотношение длинной и короткой осей достигало 14 (рис. 4, *4*). Еще встречались мелкие зерна крахмала в отдельных хлоропластах, однако около 80% пластид не содержали крахмала совсем. В цитоплазме отмечено накопление большого количества мелких липидных глобул (рис. 4, *5*; табл. 1). В таблицах приведены средние значения для описываемого срока, и в целом они демонстрируют, что система фотосинтетических мембран при переходе к периоду физиологиче-

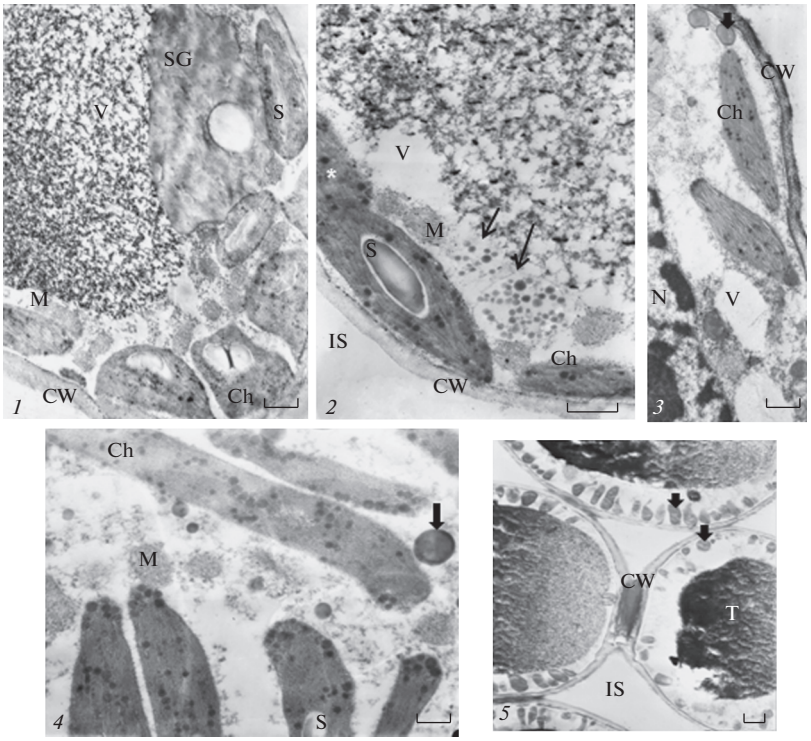


Рис. 4. Клетки мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста *Pinus sylvestris* в октябре. Ch – хлоропласт, CW – клеточная оболочка, IS – межклетник, M – митохондрия, N – ядро, S – крахмал, SG –запасающая глобула, T – танин, V – вакуоль, * – сдвоенные хлоропласты. Тонкие стрелки указывают на вакуоли с электронно-плотными глобулами, толстые стрелки – на липидные глобулы. Масштабные линейки, мкм: *1* – 1.0; *2* – 1.0; *3* – 1.0; *4* – 0.5; *5* – 2.0.

Fig. 4. Mesophyll cells on the longitudinal section of one-year-old needle of young *Pinus sylvestris* in October. Ch – chloroplast, CW – cell wall, IS – intercellular space, M – mitochondrion, N – nucleus, S – starch, SG – storage globule, T – tannin, V – vacuole, * – doubled chloroplasts. Thin arrows indicate vacuoles with electron-dense globules and thick arrows show lipid globules. Scale bars, μm: *1* – 1.0; *2* – 1.0; *3* – 1.0; *4* – 0.5; *5* – 2.0.

ского покоя отчасти деградирует, число гран уменьшается на 20% по сравнению с летним периодом, а 24% из оставшихся содержат по 2 тилакоида. Сокращение числа хлоропластов сопровождается накоплением в цитоплазме ассимиляционной паренхимы значительного (до 100 на срез клетки) числа небольших липидных глобул, преимущественно вдоль клеточных стенок. Несинхронные изменения, наблюдаемые в ультраструктуре клеток мезофилла, помимо индивидуальной изменчивости, вероятнее всего связаны с разными микроклиматическими условиями места произрастания отдельных деревьев, сложившихся в фитоценозе после рубки древостоя.

Согласно (Ladanova, Tuzhilkina, 1992) подготовка к зиме в клетках мезофилла хвои текущего года *Picea obovata* Ledeb. начинается еще в период активной вегетации (конец июля–август). Как и у подроста сосны, это связано с постепенным снижением в хлоропластах числа гран и тилакоидов в гране, уменьшением объемов крахмала в хлоропластах. В сентябре в хвое ели крахмал практически исчезает, пластиды сильно вытянуты, начинается их перемещение к центральной части клетки (Ladanova, Tuzhilkina, 1992). Перемещение хлоропластов из летнего положения, когда они распределены вдоль клеточной стенки, в зимнее, когда они локализованы в одной из частей клетки, связывают не только с формированием морозоустойчивости, но и с фотозащитной реакцией, и наблюдают в период холодовой акклиматизации хвойных в умеренном поясе (Ovsyannikov, Koteyeva, 2020). Согласно (Koteyeva, 2002) в клетках мезофилла *P. sylvestris* в условиях Ленинградской области (зона умеренного климата, переходного от океанического к континентальному) структурные перестройки начинаются в октябре и сопровождаются группированием хлоропластов и других органелл в складках, образованных выростами клеточной оболочки. Также есть мнение, что сезонное перемещение хлоропластов (агглютинация) в клетках мезофилла происходит от клеточной периферии к ядерной оболочке и связано с коллапсом эндоплазматической сети при снижении экспорта фотосинтатов и прекращении фотосинтеза зимой, а концентрирование пластид вокруг ядра – универсальное следствие отсутствия фотосинтеза, независимое

Таблица 3. Динамика содержания пигментов в однолетней хвое подроста *Pinus sylvestris*
Table 3. Dynamics of the pigment content in the one-year-old needles of young *Pinus sylvestris*

Параметры Characteristics	29 мая May 29	18 июля July 18	11 октября October 11
Хлорофилл *a* + *b*, мг/г сухой массы Chlorophyll *a* + *b*, mg/g dry weight	1.58 ± 0.05^{a}	1.80 ± 0.01^{ac}	1.55 ± 0.06^{c}
Хлорофилл *a*/хлорофилл *b* Chlorophyll *a*/chlorophyll *b*	4.1 ± 0.3	3.6 ± 0.1	2.8 ± 0.1
Доля хлорофилла в ССК, % Share of chlorophyll in LHC,%	44	48	58
Каротиноиды, мг/г сухой массы Carotenoids, mg/g dry weight	0.48 ± 0.02^{a}	0.38 ± 0.01^{ac}	0.49 ± 0.01^{c}
Хлорофиллы/каротиноиды Chlorophylls/carotenoids	3.3 ± 0.01	4.7 ± 0.03	3.2 ± 0.10

от таксономической специфики объекта (Gamaley, 2015).

Увеличение парциального объема осмиофильных глобул в цитоплазме мезофилла ели отмечено (Ladanova, Tuzhilkina, 1992) уже во второй декаде августа, и оно продолжается до ноября месяца. Увеличение накопления липидов в цитоплазме клеток мезофилла показано также для хвои текущего года трехлетних сеянцев ели в процессе их адаптации к холоду (Kivimäenpää et all., 2014) и зрелых деревьев сосны (Soikkeli, 1980) и пихты (Zagirova, 2003a). Таким образом, накопление липидсодержащих глобул в конце периода вегетации (август–ноябрь) и присутствие их в зимний период – общее явление для хвои разных пород деревьев на разных этапах развития в условиях таежной зоны. Оно отмечено как минимум для хвои первого и второго года жизни. В мае липидные глобулы в однолетней хвое подроста сосны, как было показано выше (табл. 1), встречались крайне редко. Исчезновение липидных глобул с началом активного роста молодых побегов отмечено в перезимовавшей хвое пихты (Zagirova, 2003a). Автор предполагает, что сезонная динамика числа и размеров липидных глобул может быть связана с изменением дыхательных путей в клетках мезофилла хвои.

Пигменты, фотосинтез, дыхание. Исследования пигментной системы у подроста *Pinus sylvestris* на вырубке показали, что общий фонд фотосинтетических пигментов изменяется в течение вегетации. Однако в отличие от 90-летней сосны, произрастающей в черничных фитоценозах, у 10-летнего подроста на вырубке сезонный ритм накопления хлорофилла несколько иной и характерен для взрослых деревьев заболоченных сосновых сообществ (Tuzhilkina, 2012). Весной при переувлажнении почвы в условиях вырубки сосняка черничного влажного хвоя содержала наименьшее количество зеленых пигментов (табл. 3). В летний период при наиболее благоприятной влажности почвы в хвое накапливалось наибольшее количество пигментов, которое сопровождалось развитием тилакоидной системы хлоропластов. Максимальное количество хлорофиллов в хвое ели и сосны в середине периода вегетации отмечалось ранее для взрослых деревьев как нами (Ladanova, Tuzhilkina, 1992; Tuzhilkina, 2012), так и другими исследователями (Ottander et al, 1995; Sofronova et al., 2016). Поздней осенью с наступлением холодной и дождливой погоды и перестройкой пластидного аппарата концентрация хлорофилла в хвое у подроста сосны снижалась на 14% по сравнению с летом. Уменьшение фонда пигментов обусловлено как неблагоприятными погодными условиями, так и, очевидно, уменьшением прочности связи пигментов с белковым комплексом в хлоропластах, которое ранее наблюдалось нами в хвое 90-летних деревьев, произрастающих в сосновых фитоценозах (Tuzhilkina, 1985). Величина соотношения хлорофиллов *a* и *b* снизилась с 4.1 до 2.8, что обусловлено торможением биосинтеза хлорофилла *a*, связанного с двумя фотосистемами. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе фотосистем, составляла менее 50% от общего фонда зеленых пигментов, увеличиваясь к осени до 58%. Для однолетней хвои подроста прослеживается устойчивая положительная связь количества зеленых пигментов в течение вегетации с изменениями суммарного числа фотосинтетических мембран в гранах на срез хлоропласта ($r = 0.99$). Содержание желтых пигментов также подвержено колебаниям в сезонном цикле. В отличие от

хлорофиллов, летом отмечается наименьшее их количество. Весной и осенью содержание каротиноидов выше на 22%. Величина соотношения хлорофиллов к каротиноидам в эти периоды в 1.5 раза ниже по сравнению с летом, что свидетельствует об увеличении в пигментном аппарате сосны относительного содержания желтых пигментов, играющих протекторную роль ассимиляционного аппарата от фотодинамического разрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции (Ottander et al, 1995; Yatsko et al., 2009).

Одной из важнейших характеристик фотосинтетического аппарата являются ассимиляционные числа (АЧ). Расчет АЧ показал, что фотосинтетическая активность единицы хлорофилла однолетней хвои у подроста сосны на вырубке составляет 5.40 мг CO_2/мг хлорофилла в час, что почти вдвое выше работоспособности хлорофилла, полученной нами для 90-летней сосны в древостое.

Измерения углекислотного газообмена *P. sylvestris* показали, что летом хвоя способна поглощать CO_2 с высокой интенсивностью до 5.73 ± ± 0.50 мкмоль $CO_2/м^2$ с. Дыхательная способность ее при 20°С составляет 0.37 ± 0.01 мкмоль $CO_2/м^2$ с. Ассимиляционный аппарат сосны в оптимальных для роста условиях характеризуется низким соотношением фотосинтеза и дыхания, которое составило лишь 7.0% от максимальной скорости поглощения CO_2, что свидетельствует о незначительных энергетических затратах, необходимых для роста хвои.

Таким образом, установлено, что фотосинтетический аппарат *P. sylvestris*, возобновившейся после рубки древостоя, имеет развитый пластидный аппарат и структуры, обеспечивающие активный газообмен. Хвоя характеризуется содержанием достаточного фонда пигментов (хлорофиллов 1.55–1.80, каротиноидов – 0.38–0.49 мг/г сухой массы) в течение вегетации, что дает возможность древесному растению поглощать CO_2 с весны до осени. Адаптация пигментной системы к факторам среды в этот период сопровождается изменениями соотношений ее компонентов. Величина ассимиляционного числа у подроста сосны указывает на высокую фотосинтетическую активность единицы хлорофилла. Установлена положительная корреляция между количеством зеленых пигментов и числом фотосинтетических мембран на срез хлоропласта (r = 0.99), которые имеют хорошо выраженную сезонную динамику: нарастание с весны до середины лета и уменьшение к концу вегетации. Адаптация хвои к низким температурам сопровождается снижением содержания крахмала в пластидах, смещением пластид от клеточной стенки вглубь цитоплазмы, в которой накапливается значительное количество липидных глобул. В целом, в ультраструктуре однолетней хвои на протяжении периода вегетации отмечены характерные для хвойных бореальной зоны изменения. Особенностью однолетней хвои молодого, активно растущего дерева *P. sylvestris* на вырубке является значительное увеличение числа пластид в период роста побегов текущего года, являющихся мощными акцепторами питательных веществ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми Н Ц УрО РАН по теме “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России”, номер государственной регистрации АААА-А17-117122090014-8.

Авторы благодарны А.И. Патову и С.П. Швецову за помощь при работе с электронным микроскопом, С.Н. Кузину при работе с газоанализатором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. 2018. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. – Silva Fennica. 52 (5). 12 p. https://doi.org/10.14214/sf.10040

Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young Ja., Soeldner A., Phillips D., Tingey D., Bond B.J. 2002. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. – Tree Physiology. 22: 129–136.

[Atlas] Атлас по климату и гидрологии Республики Коми. 1997. Москва. 116 с.

[Atlas] Атлас ультраструктуры растительных клеток. 1972. Петрозаводск. 296 с.

Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A.G., Shutova T., Croce R., Holzwarth A.R., Jansson S. 2020. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine. – Nature Communications. 11: 6388. www.nature.com/naturecommunications https://doi.org/10.1038/s41467-020-20137-9

Bäck J., Nikinmaa E., Kulmala L., Simojoki A., Kalliokoski T., Hari P. et al. 2013. Processes in Living Structures. – In: Physical and Physiological Forest Ecology Springer, Dordrecht. P. 43–223. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5603-8

[Bender] Бендер О.Г. 2019. Структурные и функциональные особенности хвои кедра сибирского и кедрового стланика в условиях юга западной Сибири. – Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 18: 467–471. https://doi.org/10.14258/pbssm.2019097

Ericsson A. 1978. Seasonal changes in translocation of C^{14} from different age-classes of needles on 20-year-old Scots Pine Trees (*Pinus sylvestris*). – Plant Physiol. 43: 351–358.

[Gamaley] Гамалей Ю.В. 2015. Агглютинация пластид мезофилла и облитерация ситовидных трубок флоэмы – общее следствие сезонных пауз экспорта фотосинтантов. – Цитология. 57 (6): 415–421.

Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. – Silva Fennica. 26 (3): 145–153.

[Katrushenko] Катрушенко И.В. 1967. Фотосинтез подроста ели во вторичных сообществах южной тайги. – В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. С. 237–241.

Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. 2014. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation. – Tree Physiology. 34 (4): 389–403. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu023

Kivimäenpää M., Sutinen S. 2007. Microscopic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.)) needles during ageing and autumnal senescence. – Trees. 21: 645–659. https://doi.org/10.1007/s00468-007-0157-8

[Koteyeva] Котеева Н.К. 2002. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae). – Бот. журн. 87 (11): 50–60.

[Ladanova, Tuzhilkina] Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. 1992. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар. 100 с.

[Leina] Леина Г.Д. 1967. Фотосинтез елового подроста под пологом и на вырубках ельника черничника свежего в связи с давностью рубки. – В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М. С. 232–236.

[Lesa] Леса Республики Коми. 1999. М. 332 с.

Lichtethaler N.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. – Methods in Enzymology. 148: 350–382.

Lippu J. 1998. Redistribution of 14C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. – Silva Fennica. 32 (1): 3–10.

[Malkina] Малкина И.С. 1984. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной. – Лесоведение. 6: 29–33.

[Malkina, Tselniker, Yakshcina] Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М. 1970. Фотосинтез и дыхание подроста. М. 184 с.

[Maslova, Popova, Popova] Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. 1986. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения пигментов. – Физиология растений. 39 (6): 615–619.

[Osipov] Осипов А.Ф. 2019. Эмиссия CO_2 с поверхности отдельных технологических элементов вырубок среднетаежных сосняков черничных. – В кн.: Сохранение лесных экосистем: материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Киров. С. 138–141.

Ottander C., Campbell D., Őquist G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. – Planta. 197 (1): 176–183.

Ovsyannikov A.Yu., Koteyeva N.K. 2020. Seasonal movement of chloroplasts in mesophyll cells of two *Picea* species. – Protoplasma. 257: 183–195. https://doi.org/10.1007/s00709-019-01427-6

Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V. A., Petrov K.A. 2016. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. – Russian Journal of Plant Physiology. 63 (4): 433–442. https://doi.org/10.1134/S1021443716040142

Soikkeli S. 1980. Ultrustructure of the Mesophyll in Scots Pine and Norway Spruce: Seasonal Variation and Molarity of the Fixative Buffer. – Protoplasma. 103: 241–252.

[Tuzhilkina] Тужилкина В.В. 2012. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского Северо-Востока. – Лесоведение. 4: 16–23.

[Tuzhilkina] Тужилкина В.В. 1985. Состояние хлорофилл-белково-липоидного комплекса хвои сосны обыкновенной и ели сибирской. – В кн.: Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. (Труды АН СССР. Коми филиал. 44). Сыктывкар. С. 26–34.

[Tselniker] Цельникер Ю.Л. 1982. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели. – Лесоведение. 4: 85–88.

[Tsvetkov] Цветков В.Ф. 2010. Потенциал лесовозобновления на вырубках европейского Севера России. – Лесоведение. 3: 3–14.

Walles B., Hudak J. 1975. A comparative study of chloroplast morphogenesis in seedlings of some conifers *(Larix decidua, Pinus sylvestris* and *Picea abies)*. – Studia Forestalia Suecica. 127. 22 p.

Wisniewski M., Nassuth A., Arora R. 2018. Cold Hardiness in Trees: A Mini-Review. – Frontiers in Plant Science. 9: 1–9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01394

Wyka T.P., Zytkowiak R., Oleksyn J. 2016. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles: a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis? – European Journal of Forest Research. 135: 483–493. https://doi.org/10.1007/s10342-016-0947-x

[Yatsko et al.] Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головко Т.К. 2009. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. – Бот. журн. 94 (12): 1812–1820.

[Zav'yalova] Завьялова Н.С. 1976. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста сосны, ели, пихты и кедра в сосняке травяном в подзоне южной тайги Зауралья. – В кн.: Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Свердловск. С. 3–13.

[Zagirova] Загирова С.В. 1999. Структура ассимиляционного аппарата и CO_2-газообмен у хвойных. Екатеринбург. 108 с.

Zagirova S.V. 2001. Structure and CO_2 Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica*. – Russian Journal of Plant Physiology. 48 (1): 23–28.

[Zagirova] Загирова С.В. 2003a. Рост побегов и динамика структуры клеток мезофилла в двухлетней хвое *Abies sibirica* Ledeb. – Физиология растений. 50 (1): 43–47.

Zagirova S.V. 2003b. CO_2 Exchange and Mesophyll Structure in Second-Year Needles of *Abies sibirica* Ledeb. – Russian Journal of Plant Physiology. 50 (1): 41–43.

[Zarubina, Konovalov] Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. 2018. Динамика накопления пластидных пигментов у подроста ели при онтогенезе березняка черничного. – Лесной журнал. 3: 54–64. https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) REGROWTH IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE OF THE EUROPEAN NORTH-EAST

S. N. Plyusnina[a,#] and V. V. Tuzhilkina[a,##]

[a] *Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch RAS*
Kommunisticheskaya Str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167000, Russia
[#]*e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru*
[##]*e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru*

The ultrastructure, pigment content during the vegetation season, and photosynthetic activity of one-year-old needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) young trees on cutting place were studied. The needles are characterized by the content of a sufficient pool of pigments (chlorophylls 1.55–1.80, carotenoids – 0.38–0.49 mg/g dry weight) during the vegetation season, which allows the woody plant to absorb CO_2 from spring to autumn. The adaptation of the pigment system to environmental factors during this period is accompanied by changes in the ratio of its components. A positive correlation was shown between the total number of green pigments and photosynthetic membranes per chloroplast section ($r = 0.99$). They have a distinct seasonal dynamics: an increase from spring to mid-summer and a decrease by the end of the vegetation season. The adaptation of needles to low temperatures is accompanied by a decrease of starch in plastids, their displacement from the cell wall into cytoplasm depths, where a significant amount of lipid globules accumulates. Features of one-year-old needles of young trees are a significant increase of plastid number during the growth of current year shoots and a high assimilation number (5.40 mg CO_2 / mg chlorophyll per hour) which indicates a high photosynthetic activity of chlorophyll.

Keywords: Pinus sylvestris, needles, mesophyll, ultrastructure, pigments, photosynthesis, respiration, regrowth, felling

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences on the topic "Spatial-temporal dynamics of the structure and productivity of phytocoenoses of forest and bog ecosystems in the European North-East of Russia", state registration number AAAA-A17-117122090014-8.

REFERENCES

Andersson Gull B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. 2018. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. – Silva Fennica. 52 (5). 12 p. https://doi.org/10.14214/sf.10040

Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young Ja., Soeldner A., Phillips D., Tingey D., Bond B.J. 2002. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. – Tree Physiology. 22: 129–136.

Atlas po klimatu i gidrologii Respubliki Komi [Atlas of Climat and Hydrology of Komi Republic]. 1997. Moscow. 116 p. (In Russ.).

Atlas ul'trastructury rastitel'nykh tkaney [Atlas of the ultrastructure of plant cells]. 1972. Petrozavodsk. 296 p. (In Russ.).

Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A.G., Shutova T., Croce R., Holzwarth A.R., Jansson S. 2020. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine. – Nature Communications. 11: 6388. https://doi.org/10.1038/s41467-020-20137-9 www.nature.com/naturecommunications

Bäck J., Nikinmaa E., Kulmala L., Simojoki A., Kalliokoski T., Hari P. et al. 2013. Processes in Living Structures. – In: Physical and Physiological Forest Ecology Springer, Dordrecht. P. 43–223. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5603-8

Bender O.G. 2019. Structural and functional features of Siberian stone pine and Siberian dwarf pine needle in the south part of western Siberia. – Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. 18: 467–471 (In Russ.). https://doi.org/10.14258/pbssm.2019097

Ericsson A. 1978. Seasonal changes in translocation of C14 from different age-classes of needles on 20-year-old. Scots Pine Trees (*Pinus sylvestris*). – Plant Physiol. 43: 351–358.

Gamaley Yu.V. 2015. Agglyutinatsiya plastid mesofilla i obliteratsia sitovidnykh trubok floemy – obshchee sledstviye sesonnykh paus eksporta fotosyntantov [Agglutination of mesophyll plastids and obliteration of phloem sieve tubes are the total result of seasonal pauses in photosynthate export]. – Tsitologiya. 57 (6): 415–421 (In Russ.).

Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. – Silva Fennica. 26 (3): 145–153.

Katrushenko I.V. 1967. Fotosintez podrosta yeli vo vtorichnykh soobshchestvakh yuzhnoy taigi [Photosynthesis of spruce undergrowth in secondary communities of southern taiga]. – In: Svetovoy rezhim, fotosintez i produktivnost' lesa. Moscow. P. 237–241 (In Russ.).

Kivimäenpää M., Riikonen J., Sutinen S., Holopainen T. 2014. Cell structural changes in the mesophyll of Norway spruce needles by elevated ozone and elevated temperature in open-field exposure during cold acclimation. – Tree Physiology. 34 (4): 389–403. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu023

Kivimäenpää M., Sutinen S. 2007. Microscopic structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* (L.)) needles during ageing

and autumnal senescence. – Trees. 21: 645–659. https://doi.org/10.1007/s00468-007-0157-8

Koteyeva N.K. 2002. Osobennosti sesonnoy ritmiki ul'trastruktury klyetok apikal'noy meristemy pobega i mesofilla khvoi *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Patterns of seasonal rhythmic in ultrastructure of shoot apical meristem and mesophyll cells in *Pinus sylvestris* (Pinaceae)]. – Bot. Zhurn. 87 (11): 50–60 (In Russ.).

Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V. 1992. Structurnaya organizatsiya i fotosinteticheskaya aktivnost′ khvoi eli sibirskoy [Structural organization and photosynthetic activity of Siberian spruce needles]. Syktyvkar. 100 p. (In Russ.).

Leina G.D. 1967. Fotosintez elovogo podrosta pod pologom i na vyrubkakh el′nika chernichnogo svezhego v svyasi s davnost′yu rubki [Photosynthesis of spruce undergrowth under the canopy and on cutting of fresh bilberry spruce forest due to the age of deforestation]. – In: Svetovoy rezhim, fotosintez i productivnost′ lesa. Moscow. P. 232–236 (In Russ.).

Lesa Respubliki Komi [Forests of the Komi Republic]. 1999. Moscow. 332 p. (In Russ.).

Lichtethaler N.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids-pigments of photosynthetic biomembranes. – Methods in Enzymology. 148: 350–382.

Lippu J. 1998. Redistribution of 14C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. – Silva Fennica. 32(1): 3–10.

Malkina I.S. 1984. Gazoobmen i obrasovaniye assimilyatov v raznovozrastnoy khvoye sosny obyknovennoy [Gas exchange and formation of assimilates in uneven-aged needles of Scots pine]. – Lesovedeniye. 6: 29–33 (In Russ.).

Malkina I.S., Tsel′niker Yu.L., Yakshina A.M. 1970. Fotosyntez i dykhaniye podrosta [Photosynthesis and undergrowth respiration]. Moscow. 184 p. (In Russ.).

Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F. 1986. Critical Estimate of the Spectrophotometric Method of Quantitative Determination of the Carotinoids. – Fiziologiya rasteniy. 39 (6): 615–619 (In Russ.).

Osipov A.F. 2019. Emissiya CO_2 s poverkhnosti otdel′nykh tekhnologicheskikh elementov vyrubok srednetayezhnykh sosnyakov chernichnykh [Emission CO_2 from surface of separate technological elements on cutting area of pine forests in middle taiga conditions]. – In: Sokhranenie lesnykh ekosistem: materialy II Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii. Kirov. P. 138–141 (In Russ.).

Ottander C., Campbell D., Őquist G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. – Planta. 197 (1): 176–183.

Ovsyannikov A.Yu., Koteyeva N.K. 2020. Seasonal movement of chloroplasts in mesophyll cells of two *Picea* species. – Protoplasma. 257: 183–195. https://doi.org/10.1007/s00709-019-01427-6

Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V.A., Petrov K.A. 2016. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. – Russian Journal of Plant Physiology. 63 (4): 433–442. https://doi.org/10.1134/S1021443716040142

Soikkeli S. 1980. Ultrustructure of the Mesophyll in Scots Pine and Norway Spruce: Seasonal Variation and Molarity of the Fixative Buffer. – Protoplasma. 103: 241–252.

Tuzhilkina V.V. 2012. Pigment complex of pine in phytocenoses of the european North-East. – Lesovedeniye. 4: 16–23 (In Russ.).

Tuzhilkina V.V. 1985. Sostoyaniye khlorofill-belkovo-lipoidnogo kompleksa khvoi sosny obyknovennoy i eli sibirskoy [The state of the chlorophyll-protein-lipoid complex of the needles of Scots pine and Siberian spruce]. – In: Kompleksnyye biogeotsenologicheskiye issledovaniya khvoynykh lesov evropeyskogo Severo-Vostoka. (Trudy AN SSSR. Komi filial. 44). Syktyvkar. P. 26–34 (In Russ.).

Tselniker Ju.L. 1982. Simplified method of determining the surface of pine and spruce needles. – Lesovedeniye. 4: 85–88 (In Russ.).

Tsvetkov V.F. 2010. Potentsial lesovosobnovleniya na vyrubkakh evropeyskogo Severa Rossii [Potential of Reforestation in Felled Areas of the Russian European North]. – Lesovedeniye. 3: 3–14 (In Russ.).

Walles B., Hudak J. 1975. A comparative study of chloroplast morphogenesis in seedlings of some conifers (*Larix decidua*, *Pinus sylvestris* and *Picea abies*). – Studia Forestalia Suecica. 127. 22 p.

Wisniewski M., Nassuth A., Arora R. 2018. Cold Hardiness in Trees: A Mini-Review. – Frontiers in Plant Science. 9: 1–9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01394

Wyka T.P., Zytkowiak R., Oleksyn J. 2016. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles: a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis? – European Journal of Forest Research. 135: 483–493. https://doi.org/10.1007/s10342-016-0947-x

Yatsko Ya.N., Dymova O.V., Golovko T.K. 2009. Pigment complex of ever- and wintergreen plants in the middle taiga subzone of the European North-East. – Bot. Zhurn. 94(12): 1812–1820 (In Russ.).

Zav'yalova N.S. 1976. Funktcionalnaya kharakteristika fotosynteticheskogo apparata podrosta sosny, yeli, pikhty i kedra v sosnyake travyanom v podzone yuzhnoy taygi Zaural'ya [Functional characteristics of the photosynthetic apparatus of the undergrowth of pine, spruce, fir and Siberian pine in a herbaceous pine forest in the subzone of the southern taiga of the Trans-Urals]. – In: Ekologo-fiziologicheskiye issledovaniya khvoynyh drevesnykh vidov na Urale. Sverdlovsk. P. 3–13. (In Russ.).

Zagirova S.V. 1999. Structura assimilyatsionnogo apparata i CO_2-gasoobmen u khvoynyh [The structure of the assimilation apparatus and CO_2-gas exchange in conifers]. Yekaterinburg. 108 p. (In Russ.).

Zagirova S.V. 2001. Structure and CO_2 Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica*. – Russian Journal of Plant Physiology. 48 (1): 23–28.

Zagirova S.V. 2003a. Rost pobegov i dinamika structury kletok mesofilla v dvukhletney khvoe *Abies sibirica* Ledeb. [Shoot Growth and Changes in Mesophyll Cell Structure in the Biennial Needles of *Abies sibirica* Ledeb.]. – Fiziologiya rasteniy. 50 (1): 43–47.

Zagirova S.V. 2003b. CO_2 Exchange and Mesophyll Structure in Second-Year Needles of *Abies sibirica* Ledeb. – Russian Journal of Plant Physiology. 50 (1): 41–43.

Zarubina L.V., Konovalov V.N. 2018. Accumulation dynamics of plastid pigments in spruce undergrowth in ontogenesis of the bilberry birch forest. – Lesnoy zhurnal. 3: 54–64 (In Russ.). https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1085–1100

СООБЩЕНИЯ

ВЛИЯНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА МЕТАБОЛОМ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE)

© 2021 г. К. В. Сазанова[1,2,*], Н. В. Алексеева-Попова[1], И. В. Дроздова[1], А. И. Беляева[1], И. Б. Калимова[1], Н. И. Павлова[1], А. Л. Шаварда[1,3]

[1] Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
[2] Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
[3] Научный парк Санкт-Петербургского государственного университета
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
**e-mail: Ksazanova@binran.ru*

Поступила в редакцию 31.08.2020 г.
После доработки 03.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

В экспериментальных условиях, с применением метода газовой хроматографии-масс-спектрометрии изучено влияние Cu, Ni и Cd на метаболом *Pinus sylvestris*. Установлено, что изменения в структуре метаболитной сети растений обнаруживаются на 6-е сутки после воздействия металлов, что на 3–6 дней раньше проявления визуальных симптомов токсичности. При этом контрольная группа растений проявляет отличия на уровне метаболома раньше, а специфическое влияние отдельных металлов на метаболом растений заметно только на 9-е сутки. Оба фактора (природа металла и его концентрация) вносят равнозначный вклад в кластеризацию метаболомов растений. Ответные же реакции растений на действие металлов, проявляющиеся в изменении концентраций отдельных метаболитов, существенно отличаются в зависимости от вносимой концентрации металлов (1 или 5 мМ) и от природы металлов: особенности влияния Cd и Cu проявляются в основном сходным образом, а действие Ni часто отличается. Визуализированные динамические изменения метаболитной матрицы растений обусловлены в основном не набором определенных соединений, а являются проявлением изменения ее корреляционной структуры.

Ключевые слова: Pinus sylvestris, тяжелые металлы, метаболом, стресс, токсичность, адаптация

DOI: 10.31857/S0006813621110089

Загрязнение тяжелыми металлами представляет собой значительную угрозу для экосистем. В отличие от органических загрязнителей, эти полютанты не являются биоразлагаемыми и способны перемещаться по пищевой цепи через биоаккумуляцию (Singh et al., 2011). Активное поступление тяжелых металлов в окружающую среду определяет многократное увеличение стрессовых нагрузок на все компоненты экосистем, что может вести к изменению ее структуры в целом ([1]Kurilenko et al., 2004). Тяжелые металлы являются естественными компонентами земной коры. Накопление значительных концентраций некоторых металлов в окружающей среде – воздухе, почве и растениях – может быть результатом естественных процессов, а также следствием деятельности человека. Антропогенными источниками для эмиссии металлов являются объекты добычи ископаемого топлива, сжигания отходов, переработки руды в цветные металлы, транспорт (Pacyna, Pacyna, 2001; Sawidis et al., 2011). Проблема загрязнения тяжелыми металлами особенно актуальна в городской среде (Al-Khlaifat, Al-Khashman, 2007; Sawidis et al., 2011; Chen et al., 2016; Zhao et al., 2016). Изучение механизмов устойчивости растений к токсическому действию тяжелых металлов необходимо для разработки эффективных методов оценки возрастающего антропогенного загрязнения окружающей среды и разработки мер по его снижению.

Cd, Cu и Ni относятся к приоритетным загрязнителям окружающей среды. Кадмий не является необходимым элементом для роста растений, но он легко усваивается корнями и переносится в побеги. Поэтому его присутствие в окружающей среде даже в минимальных количествах представ-

[1] Куриленко В.В., Зайцева О.В., Новикова Е.А., Осмоловская Н.Г., Уфимцева М.Д. 2004. Основы экогеологии, биоиндикации и биотестирования водных экосистем. СПб. 444 с.

ляет серьезную угрозу для растений (Xie et al., 2014). Медь и никель, в отличие от кадмия, необходимы для нормального роста и развития растений. Однако, когда концентрация этих металлов в окружающей среде очень высока, они становятся токсичными (Valko et al. 2006; Bhalerao et al., 2015; Hassan et al., 2019).

Поглощение и накопление избыточных концентраций тяжелых металлов растениями вызывает различные морфологические, физиологические и биохимические реакции, которые проявляются в торможении роста, нарушении фотосинтеза, дыхания, водного обмена и минерального питания растений (Nazar et al., 2012; [2]Titov et al., 2014; Bhalerao et al., 2015). Некоторые ионы металлов вызывают окислительный стресс через образование активных форм кислорода (АФК), которые нарушают метаболизм клеток и приводят к множественным токсическим эффектам, таким как перекисное окисление липидов, расщепление белков или повреждение ДНК (Pongrac et al., 2009; Kandziora-Ciupa et al., 2016). Таким образом, токсическое действие металлов проявляется в нарушении многочисленных метаболических процессов в растении.

В зависимости от таксономической и экологической принадлежности, растения проявляют одну из двух стратегий устойчивости к тяжелым металлам, а именно предотвращения или ограничения поглощения металлов клетками растений или внутриклеточной детоксикации металлов (Titov et al., 2014). Обнаружено, что у растений имеются внутриклеточные системы, которые контролируют АФК с использованием неферментативных антиоксидантов, таких как глутатион, пролин, аскорбиновая кислота, каротиноиды и небелковые соединения, богатые группами S-H, а также ферментативные антиоксидантные системы (Pongrac et al. 2009; Kandziora-Ciupa, et al., 2016). Низкомолекулярные соединения играют важную роль при адаптации растений к тяжелым металлам. Ряд метаболитов, таких как органические кислоты, аминокислоты, сахара и полиолы могут функционировать в качестве антиоксидантов, осмо-протекторов, молекул сигнальной трансдукции, а также являться побочными продуктами биохимических изменений, происходящих при стрессе (Rizhsky et al., 2004; Shulaev et al., 2008; Xie et al., 2014).

В последнее время мощным инструментом для исследования особенностей метаболических процессов у растений является метаболомный профайлинг (Guy et al., 2008; Fiehn, 2002; Kaplan et al., 2004). В отличие от целевого анализа конкретных соединений результаты метаболомного профайлинга позволяют не только получать данные о концентрационных изменениях большого числа малых органических молекул, но также и исследовать эмерджентное поведение такой сложнейшей биологической системы как метаболитная сеть растения при стрессовом воздействии.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одной из основных лесообразующих хвойных пород на Европейском Севере России, она весьма чувствительна к атмосферному загрязнению и другим антропогенным факторам. В многочисленных исследованиях показано, что эта древесная порода широко используется для целей биоиндикации загрязнения среды тяжелыми металлами ([3]Yarmishko 1997; [4]Ivanov et al., 2013; Kandziora-Ciupa et al., 2016; Václavík et al., 2016). Сосновые иголки с толстым эпикутикулярным восковым слоем интересны для биомониторинга загрязнения воздуха из-за возможности как пассивного, так и активного поглощения тканями из атмосферы (Kandziora-Ciupa, et al., 2016).

Цель данного исследования состояла в выявлении общих закономерностей изменения метаболитного профиля *Pinus sylvestris*, а также концентрационных изменений отдельных метаболитов под действием меди, никеля и кадмия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выращивание растений и воздействие тяжелыми металлами

Для проведения эксперимента использовали семена *P. sylvestris* сбора 2011 г., предоставленные Выборгским лесхозом Ленинградской области. Проращивание семян проводили в вегетационных сосудах, содержащих 1 кг песка, который поливали через сутки дистиллированной водой, а после появления всходов – разбавленным 1:2 питательным раствором Арнона. В каждый сосуд высевали по 50 семян, после появления всходов оставляли по 20 растений на сосуд. Растения выращивали в контролируемых условиях со световым периодом 16 ч при температуре 21°C в течение месяца. Затем, в контрольный вариант продолжали вносить питательную смесь в той же концентрации, а в опытных вариантах к ней добавляли сернокислые соли металлов ($CuSO_4 \cdot 5H_2O$, $NiSO_4 \cdot 7H_2O$ и $CdSO_4 \cdot 8H_2O$). Использовали подобранные в предварительной серии опытов (Drozdova et al., 2014) действующие концентрации этих тяжелых металлов: 1 мМ и

[2] Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. 2014. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск. 194 с.

[3] Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб. 1997. 210 с.

[4] Иванов Ю.В., Савочкин Ю.В., Кузнецов В.В. 2011. Сосна обыкновенная как модельный объект для изучения адаптации хвойных к действию тяжелых металлов. Изменение морфометрических и физиологических параметров при развитии сеянцев сосны в условиях хронического действия цинка. – Физиология растений. 58(5): 728–736.

5 мМ. Расчет был выполнен именно на концентрацию металлов, а не их солей. Оценку темпов накопления биомассы надземной части сеянцев проводили гравиметрическим методом. Для определения абсолютно сухой биомассы ее высушивали до постоянного веса. Пробы для анализа метаболитного профиля *P. sylvestris* и содержания в растениях Cu, Ni и Cd отбирали в процессе роста на 3-й, 6-й и 9-й день после внесения металлов до появления визуальных признаков токсичности.

Подготовка проб

Пробоподготовку осуществляли в соответствии с общепринятыми современными методиками (Kim, Verpoorte, 2010). Растения фиксировали в жидком азоте, экстрагировали метанолом и центрифугировали при 4000 g в течение 10 минут. Полученный экстракт выпаривали при 40°C на роторном испарителе IKA, сухой остаток растворяли в пиридине. Далее с использованием N, O-бис-(триметилсилил) трифторацетамида (BSTFA) (Supelco, США) получали ТМС (триметилсилил)-производные. Силилирование выполняли в течение 15 мин при 100°C.

Растительный материал для анализа содержания тяжелых металлов фиксировали при 105°C, затем выдерживали в сушильном шкафу при 70°C до достижения постоянного веса. Сухие образцы (2 г) озоляли в муфельной печи при 450° C в течение 12 ч. Золу растворяли в 6 мл смеси кислот: 1.5 М HCl и 3.71 М HNO_3, затем разбавляли деионизированной водой до 25 мл.

Анализ проб

Анализ содержания метаболитов в растениях *P. sylvestris* проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на приборе Маэстро (Интерлаб, Россия) с масс-селективным детектором 5975C, колонка HP-5MS, 30м × × 0.25мм × 0.25 мкм, Agilent (US). Хроматографирование проводили при линейном программировании температуры от 70°C до 320°C, 6°C/мин в режиме постоянства потока газа-носителя через колонку (1 мл/мин). Газ-носитель – гелий. Сканирование масс-спектров проводилось в диапазоне 50–800 m/z с частотой 2 скана/сек. Хроматограммы образцов регистрировали по полному ионному току. Сбор данных осуществляли с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation.

Концентрации Cu, Ni и Cd определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре Квант-АФА, “Кортек”, Россия.

Обработка данных

Обработку и интерпретацию масс-спектрометрической информации проводили с использованием программы AMDIS (http://www.amdis.net), базы данных NIST 2011 и базы данных масс-спектрометрической информации, созданной в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. Определение индексов удерживания (RI) проводили с методом калибровки по стандартным предельным углеводородам. Полуколичественную (semiquantitation) интерпретацию метаболитного профиля осуществляли по площадям пиков полного ионного тока методом внутреннего стандарта с помощью программы UniChrom (www.unichrom.com). В качестве внутреннего стандарта использовался трикозан, добавляемый в пробу на стадии растворения ее в пиридине. Следует особо отметить, что данные о количественном содержании отдельных соединений являются не более чем оценочной характеристикой содержания метаболитов в экстрактах растений, но могут использоваться для построения метаболитной матрицы, которая и является формальным результатом профайлингового анализа и используется для статистического моделирования изучаемого явления. Статистическая обработка результатов была выполнена методами мультивариантной статистики с использованием программ Microsoft Excel и MetaboAnalist.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Визуальные симптомы токсичности появились на 10–12 день. Они проявлялись в уменьшении прироста, усыхании, хлорозах и некрозах хвои, укорочении главного и боковых корней. Ранее нами были показаны особенности влияния Ni, Cu и Cd в концентрациях 1 и 5 мМ на ростовые и морфологические признаки растений *Pinus sylvestris* ([5]Drozdova et al., 2014). В этих опытах было установлено, что под действием Cd рост стебля и хвои замедлялся на 20% по сравнению с контролем при концентрации металла 1 мМ и на 30% – при концентрации 5 мМ. Медь в низкой концентрации практически не влияла на рост стебля, а в высокой концентрации замедляла его рост на 30–35%. Токсическое влияние Cu в обеих концентрациях в большей степени затрагивало накопление биомассы хвои, которая была на 35–40% меньше, чем в контроле. Никель в низкой концентрации не влиял на прирост стебля и хвои, а в высокой концентрации замедлял прирост стебля на 5–10% и на 20% снижал биомассу хвои. Настоящее исследование в целом подтвердило полученные ра-

[5] Дроздова И.В., Алексеева-Попова Н.В., Беляева А.И., Калимова И.Б. 2014. Влияние меди, никеля и кадмия на рост и некоторые физиологические параметры сеянцев *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (Pinaceae). – Раст. ресурсы. 50 (4): 554–566.

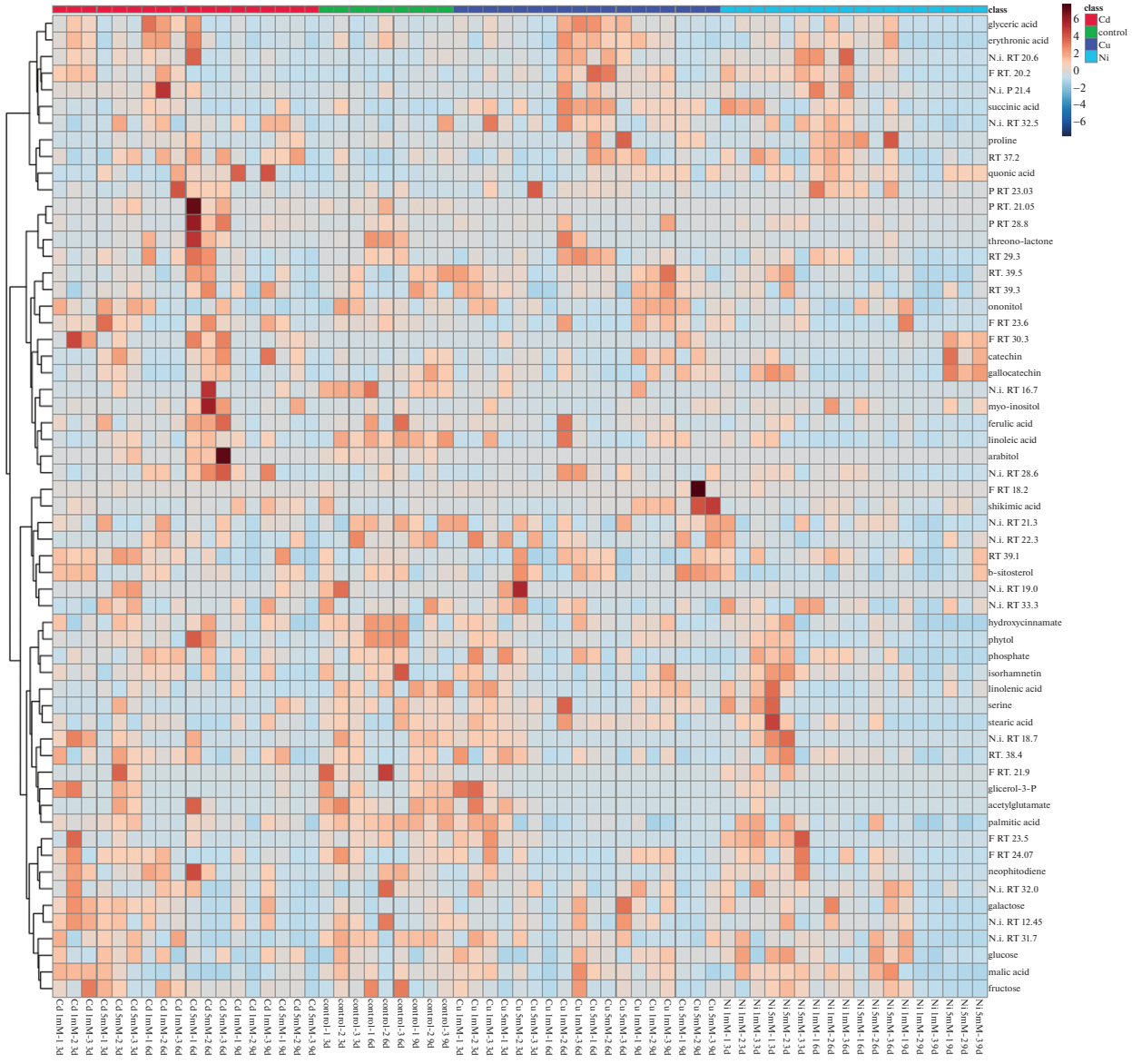


Рис. 1. Тепловая карта метаболитов, обнаруженных в экстрактах растений *Pinus sylvestris* под действием металлов (Ni – неидентифицированные метаболиты, Rt – время удерживания; F – furanose, P – pyranose).

Fig. 1. Heat map of metabolites found in extracts of *Pinus sylvestris* plants under the influence of metals (Ni – unidentified metabolites, Rt – retention time; F – furanose, P – pyranose).

нее данные. На 9-е сутки эксперимента наиболее выраженным – на 30% по сравнению с контролем было снижение сухой биомассы надземной части сеянцев *Pinus sylvestris* при действии Cd в концентрации 5 мМ. Никель в концентрации 1 мМ не вызывал сколько-нибудь значимого снижения биомассы сеянцев, с увеличением концентрации до 5 мМ наблюдалось ее снижение на 25%. Воздействие Cu в концентрациях 1 и 5 мМ приводило к снижению аккумуляции биомассы сеянцев от 20 до 23% от контроля.

Метаболомный профайлинг растений позволил идентифицировать соединения следующих классов: карбоновые кислоты алифатического ряда, в том числе кислоты цикла Кребса, аминокислоты, сахарокислоты, жирные кислоты; сахароспирты, моно- и дисахара, циклические кислоты (шикимовая кислота, хинная кислота, кумаровая кислота, феруловая кислота), флавоноиды (катехины, изорамнетин), терпены (в том числе абиетиновая кислота и фитол), стеролы. Некоторые соединения не были идентифицированы, но учитывались при построении статистических моделей. Результаты метаболомного профайлинга представлены в виде тепловой карты на рис. 1.

На рисунке видно, что добавление металлов в питательный раствор влияет на концентрационные изменения множества метаболитов. Кроме

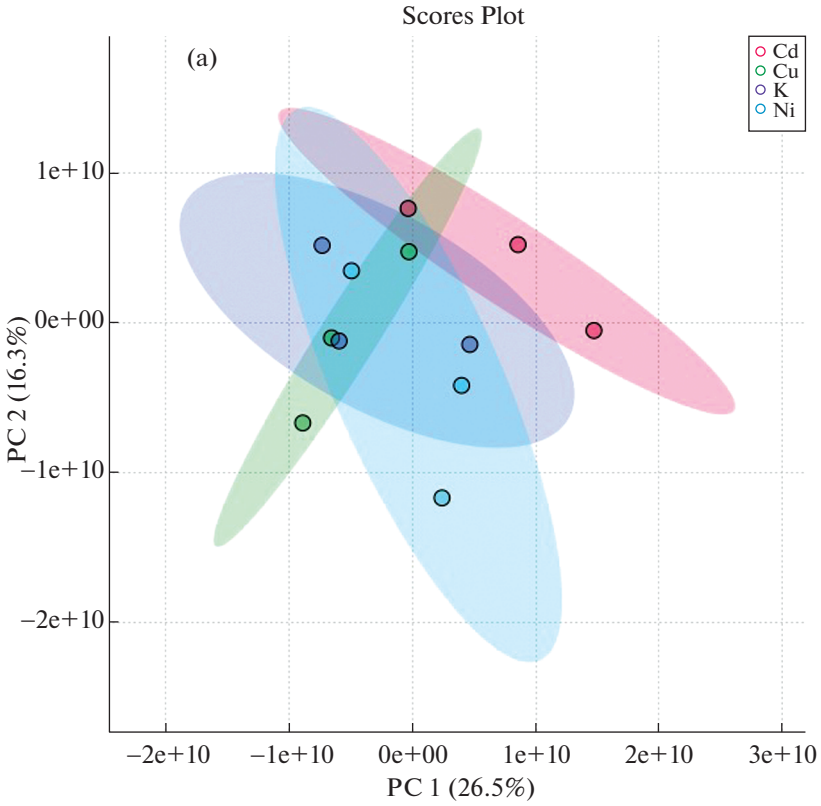


Рис. 2. PCA анализ растений *Pinus sylvestris* после внесения тяжелых металлов Cu, Ni и Cd в концентрации 1 мМ: а – 3-и сутки, полученная модель объясняет 42.8% общей дисперсии (PC1 – 26.5%; PC2 – 16.3%); б – 6-е сутки, полученная модель объясняет 42% общей дисперсии (PC1 – 23.1%; PC2 – 18.9%); в – 9-е сутки, полученная модель объясняет 45.3% общей дисперсии (PC1 – 31.3%; PC2 – 14%).

Fig. 2. PCA analysis of *Pinus sylvestris* plants after the addition of heavy metals Cu, Ni and Cd at a concentration of 1 mM: a – 3rd day, the resulting model explains 42.8% of the total variance (PC1 – 26.5%; PC2 – 16.3%); б – 6th day, the resulting model explains 42% of the total variance (PC1 – 23.1%; PC2 – 18.9%); в – 9th day, the resulting model explains 45.3% of the total variance (PC1 – 31.3%; PC2 – 14%).

того, метаболомный профиль растения претерпевает динамические изменения в процессе роста растений. Сочетание этих изменений приводит к изменению структуры метаболитной сети в целом.

Состояние метаболитной сети растений было смоделировано с использованием метода главных компонент (МГК) в виде точек в фазовом пространстве, которое построено в координатах, выражающих число молекул каждого структурного типа, обнаруженных в данный момент времени в пробе. Согласно результатам МГК-анализа, различия в структуре метаболитной сети контрольных растений и растений, выращенных в присутствии металлов, выражающиеся в кластеризации метаболомов опытных образцов, заметны только на 6-е сутки после воздействия. На 3-и сутки различия не проявляются (рис. 1, 2). На 9-е сутки заметно четкое расхождение в пространстве главных компонент метаболомов растений, выращенных в присутствии того или иного металла, т.е. проявляется специфическое действие металлов. Таким образом, различия между метаболомом контрольных и опытных растений проявляются раньше, чем между растениями, выращенными в присутствии разных металлов. При этом скорость формирования ответной реакции на уровне метаболома не имеет прямой зависимости от концентрации вносимых Cu, Ni и Cd.

Как видно на рис. 1, концентрации многих соединений сильно варьируют даже в пределах одной экспериментальной группы. Такие различия являются проявлением индивидуальных особенностей метаболомного профиля отдельных растений. Эти различия, безусловно, вносят вклад в структуру метаболитной сети растений. Таким образом, визуализированные динамические изменения метаболитной матрицы растений обусловлены в основном не набором определенных соединений, а, скорее всего, являются проявлением изменения ее корреляционной структуры. Тем не менее статистический анализ позволяет выявить нагрузки переменных, т.е. коэффициенты значимости для отдельных метаболитов. Для

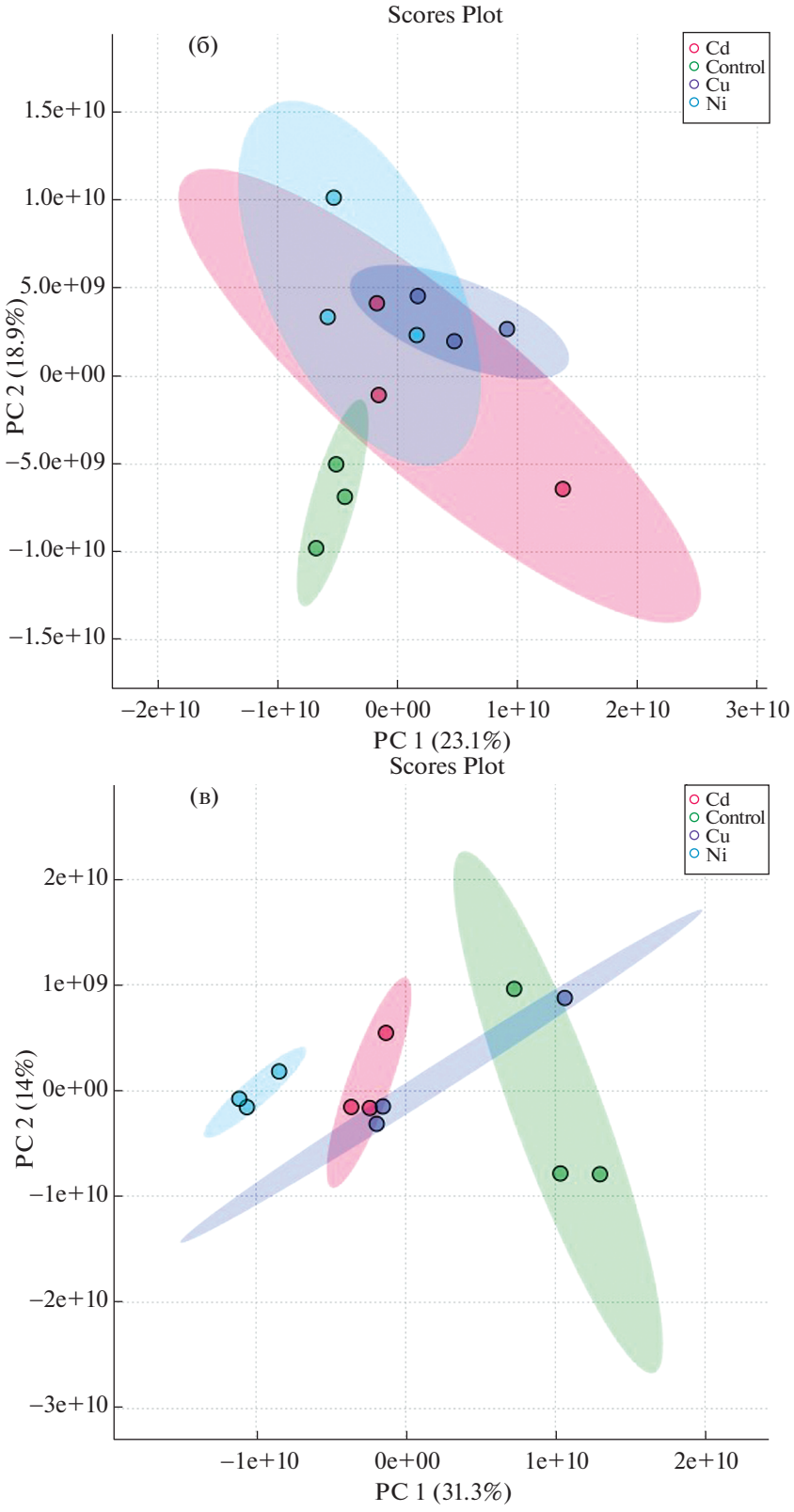


Рис. 2. Окончание.

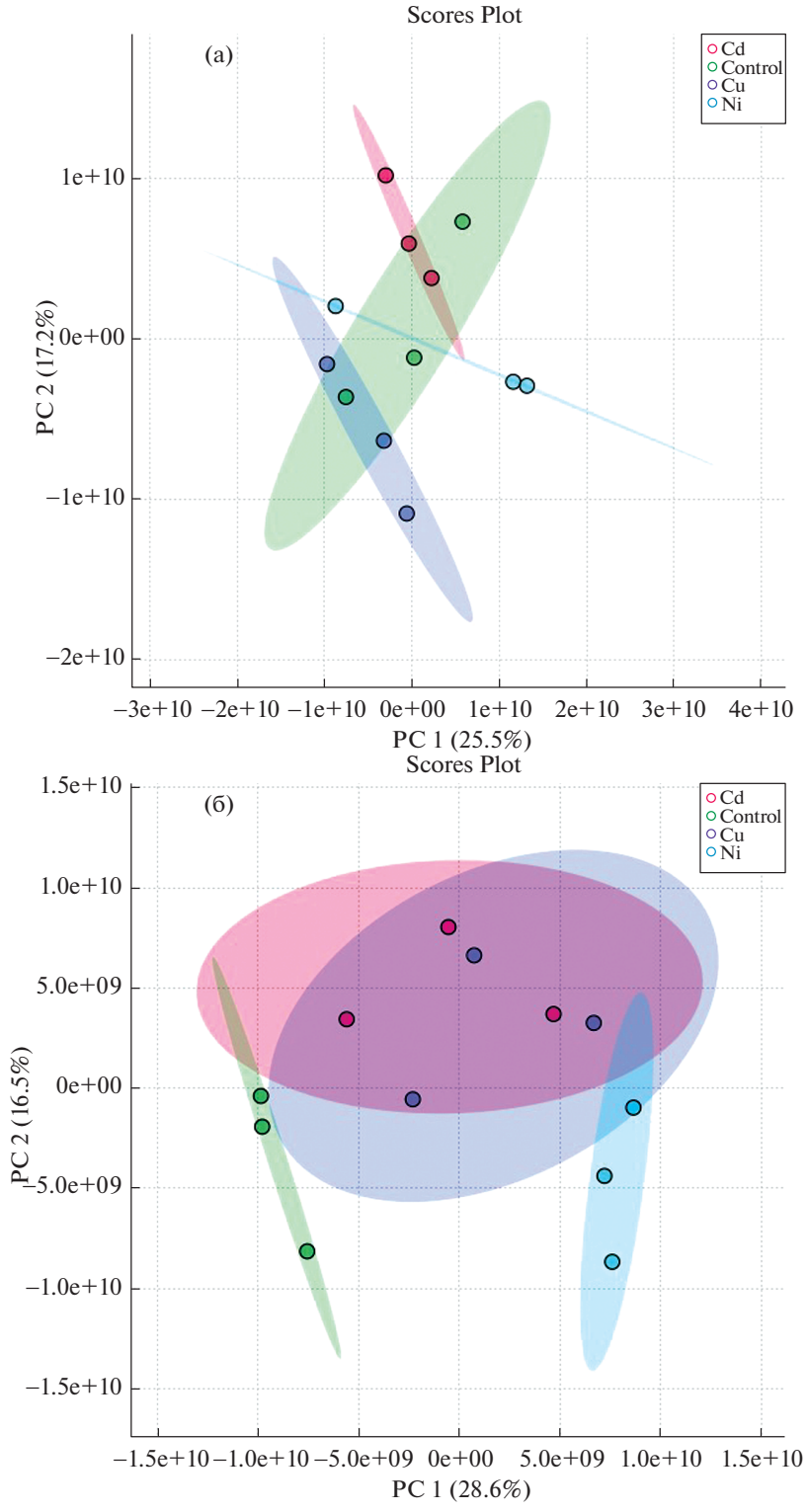


Рис. 3. PCA анализ растений *Pinus sylvestris* после внесения тяжелых металлов Cu, Ni и Cd в концентрации 5 мМ: а – 3-и сутки, полученная модель объясняет 42.7% общей дисперсии (PC1 – 25.5%; PC2 – 17.2%); б – 6-е сутки, полученная модель объясняет 42.1% общей дисперсии (PC1 – 28.6%; PC2 – 16.5%); в – 9-е сутки, полученная модель объясняет 46.5% общей дисперсии (PC1 – 25.6%; PC2 – 20.9%).

Fig. 3. PCA analysis of *Pinus sylvestris* plants after the addition of heavy metals Cu, Ni and Cd at a concentration of 5 mM: a – 3rd day, the resulting model explains 42.7% of the total variance (PC1 – 25.5%; PC2 – 17.2%); б – 6th day, the resulting model explains 42.1% of the total variance (PC1 – 28.6%; PC2 – 16.5%); в – 9th day, the resulting model explains 46.5% of the total variance (PC1 – 25.6%; PC2 – 20.9%).

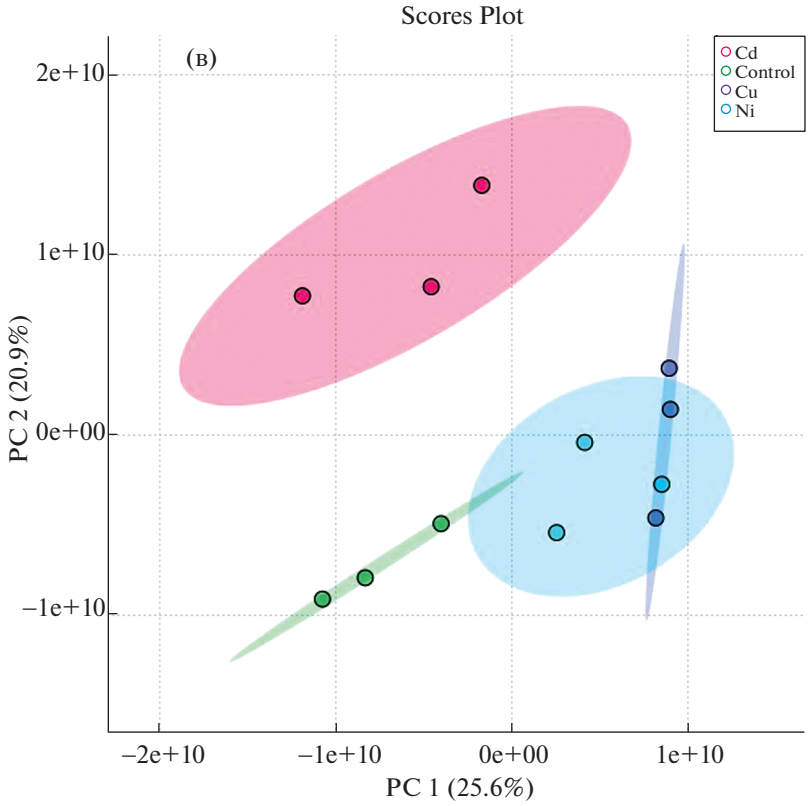


Рис. 3. Окончание.

главных компонент (ГК) 1 и 2 на 6-е сутки роста при обеих концентрациях металлов коэффициенты значимости были наибольшими для шикимовой, хинной и глицериновой кислот. При концентрации металлов 5 мМ, а также при более длительном воздействии металлов большую значимость приобретали жирные кислоты и сукцинат (табл. 1). Под действием металлов в концентрации 5 мМ на 9-е сутки изменения метаболома были также связаны с некоторыми аминокислотами (пролин и серин) и многоатомными спиртами (мио-инозитол и ононитол), фитолом и катехином.

При количественном анализе конкретных соединений также заметно, что особенности влияния Cd и Cu на накопление метаболитов часто сходны, а действие Ni проявляется иначе. Влияние Cu и Cd связано практически с одинаковым набором метаболитов, а именно в первую очередь с хинной и шикимовой кислотами, янтарной кислотой и жирными кислотами. Влияние же Ni в большей степени затрагивает метаболизм амино-

Таблица 1. Наиболее значимые для построения статистической модели метаболомных различий соединения
Table 1. The most significant compounds for constructing a statistical model of metabolomic differences

Сутки/ day	Концентрация металлов/ Concentration of metals	Соединения/Compounds
6	1 mM	Шикимовая кислота, хинная кислота, эритроновая кислота, глицериновая кислота, галактоза/Shikimic acid, quinic acid, erythronic acid, glyceric acid, galactose
	5 mM	Шикимовая кислота, хинная кислота, янтарная кислота, глицериновая кислота, арабитол, катехин, линолевая, линоленовая кислоты/Shikimic acid, quinic acid, succinic acid, glyceric acid, arabitol, catechin, linolic acid, linoleic acid
9	1 mM	Шикимовая кислота, хинная кислота, янтарная кислота, глицериновая кислота, эритроновая кислота, ситостерол, жирные кислоты (линолевая, линоленовая, пальмитиновая)/Shikimic acid, quinic acid, succinic acid, glyceric acid, erythronic acid, sitosterol, fatty acids (linolic acid, linoleic acid, palmitic acid)
	5 mM	Янтарная кислота, глюкоза, серин, пролин, ононитол, катехин, мио-инозитол, фитол, линоленовая кислота/Succinic acid, glucose, serine, proline, ononitol, catechin, myo-inositol, phytol, linoleic acid

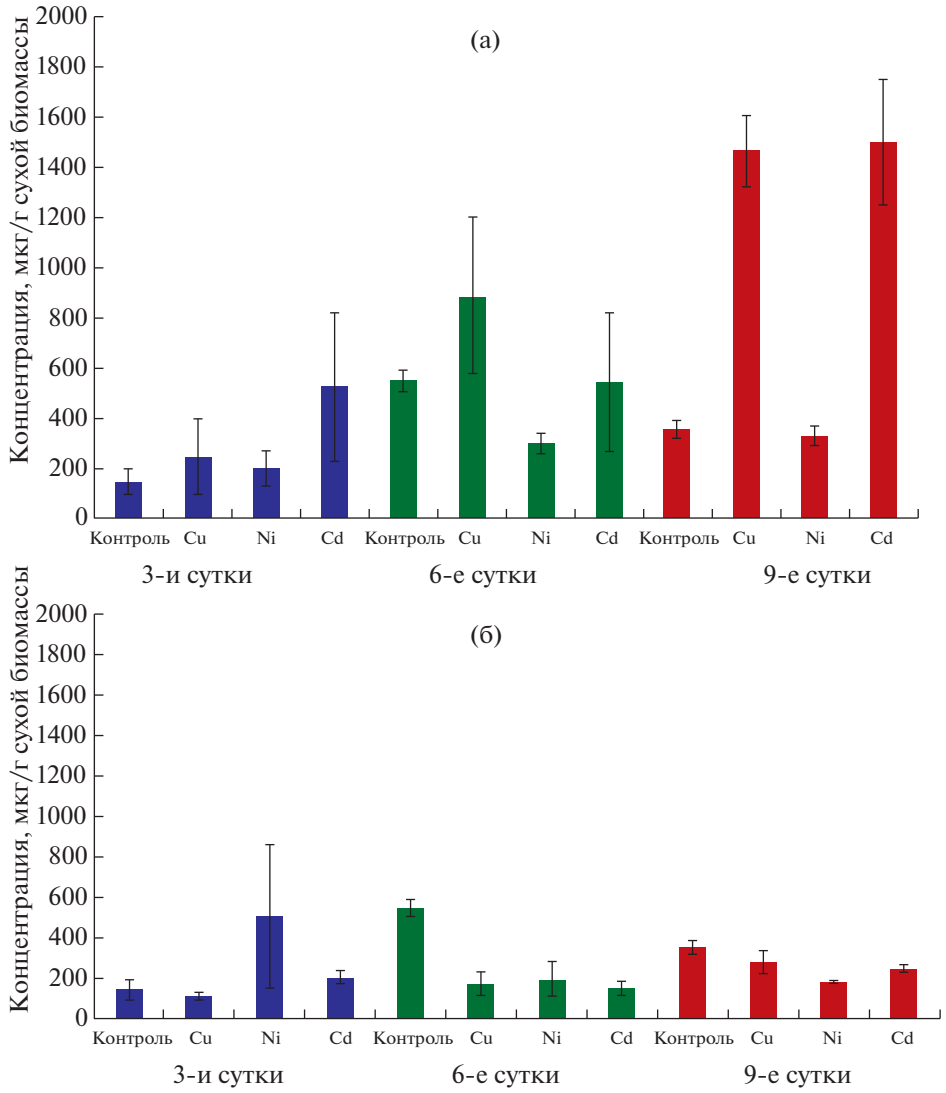


Рис. 4. Изменение содержания шикимовой кислоты в растениях *Pinus sylvestris* под действием металлов: а – 1 мМ; б – 5 мМ.

Fig. 4. Change in the shikimic acid content in *Pinus sylvestris* plants under the influence of metals: а – 1 mM; б – 5 mM.

Key: концентрация, мкг/г сухой биомассы – concentration, μg/g dry biomass; контроль – control; 3-и сутки – 3th day; 6-е сутки – 6th day; 9-е сутки – 9th day.

кислот (пролина и серина), углеводов (глюкоза, галактоза) и в меньшей степени хинной и шикимовой кислот.

Как было отмечено выше, концентрации многих метаболитов часто сильно различаются между образцами даже в пределах одной экспериментальной группы. Однако для некоторых соединений различия средних значений концентраций между опытными группами достоверно на уровне значимости 95% ($p = 0.05$). К таким соединениям относятся хинная, шикимовая, янтарная кислоты и аминокислота пролина, концентрационные изменения которых под действием металлов обсуждаются ниже.

На рисунках 4 и 5 показаны изменения концентраций хинной и шикимовой кислот под действием металлов. На 3-и сутки появляется тенденция к увеличению концентраций в тканях растений этих кислот относительно контроля под действием 1 мМ Cd и Cu и тенденция к уменьшению содержания этих кислот при концентрации металлов 5 мМ. Значимые различия проявляются, начиная с 6-х суток после внесения металлов.

Действие Ni на метаболом сосны в низкой концентрации (1 мМ), в отличие от действия Cd и Cu, практически не связано с увеличением концентрации хинной и шикимовой кислот, а в высокой концентрации Ni стимулирует накопление этих кислот на 3-и сутки, но далее их содержание снижается.

Шикимовая и хинная кислота является промежуточными продуктами шикиматного пути,

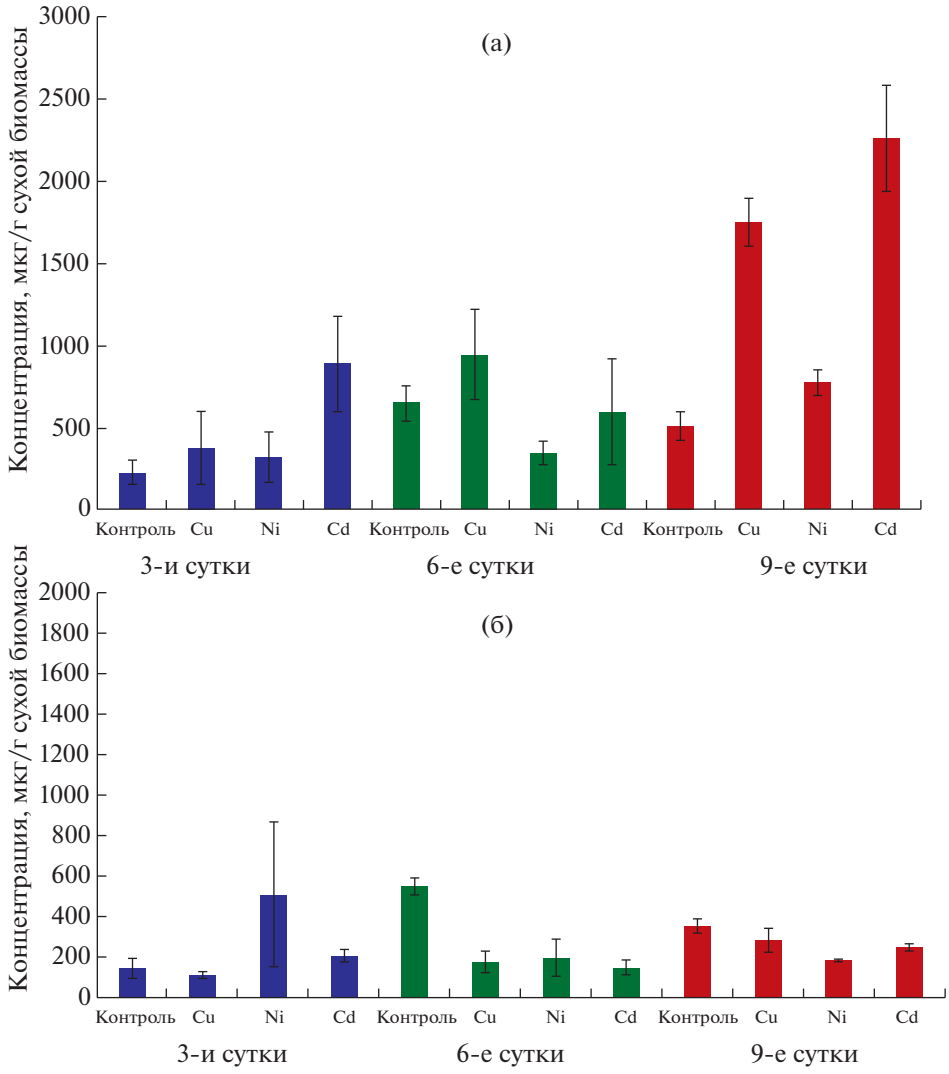


Рис. 5. Изменение содержания хинной кислоты в растениях *Pinus sylvestris* под действием металлов: а – 1 мМ; б – 5 мМ.
Fig. 5. Change in the quinic acid content in *Pinus sylvestris* plants under the influence of metals: a – 1 mM; б – 5 mM.

Key: концентрация, мкг/г сухой биомассы – concentration, μg/g dry biomass; контроль – control; 3-и сутки – 3th day; 6-е сутки – 6th day; 9-е сутки – 9th day.

участвующего в биосинтезе фенольных соединений. По литературным данным, повышенное количество фенольных соединений в тканях растений наблюдали при воздействии различных стрессовых факторов. Это можно рассматривать как общую реакцию адаптации растений к стрессовым условиям и как стратегию запасания углеродных скелетов, в периоды, когда рост растений ограничен. Как именно стресс-индуцированный биосинтез фенольных соединений обуславливает адаптацию к стрессу является дискуссионным вопросом. Предполагается, что количество фенольных соединений возрастает в том случае, если фотосинтез ингибирован в меньшей степени, чем рост (Caretto et al., 2015).

Содержание янтарной кислоты колебалось в зависимости от времени воздействия, вида металла и его концентрации (рис. 6). Под действием Cd и Cu в обеих концентрациях содержание сукцината возрастало относительно контроля. Под действием Cu эти различия проявлялись на 6-е сутки, а под действием Cd – на 9-е сутки после внесения металла. Ni не оказывал достоверно значимого влияния на накопление в растениях сукцината.

Повышенное накопление низкомолекулярных органических кислот под действием тяжелых металлов является широко распространенным явлением, характерным для растений (Xie et al., 2014; Osmolovskaya et al., 2018). Способность кислот, таких как цитрат, малат, оксалат, малонат,

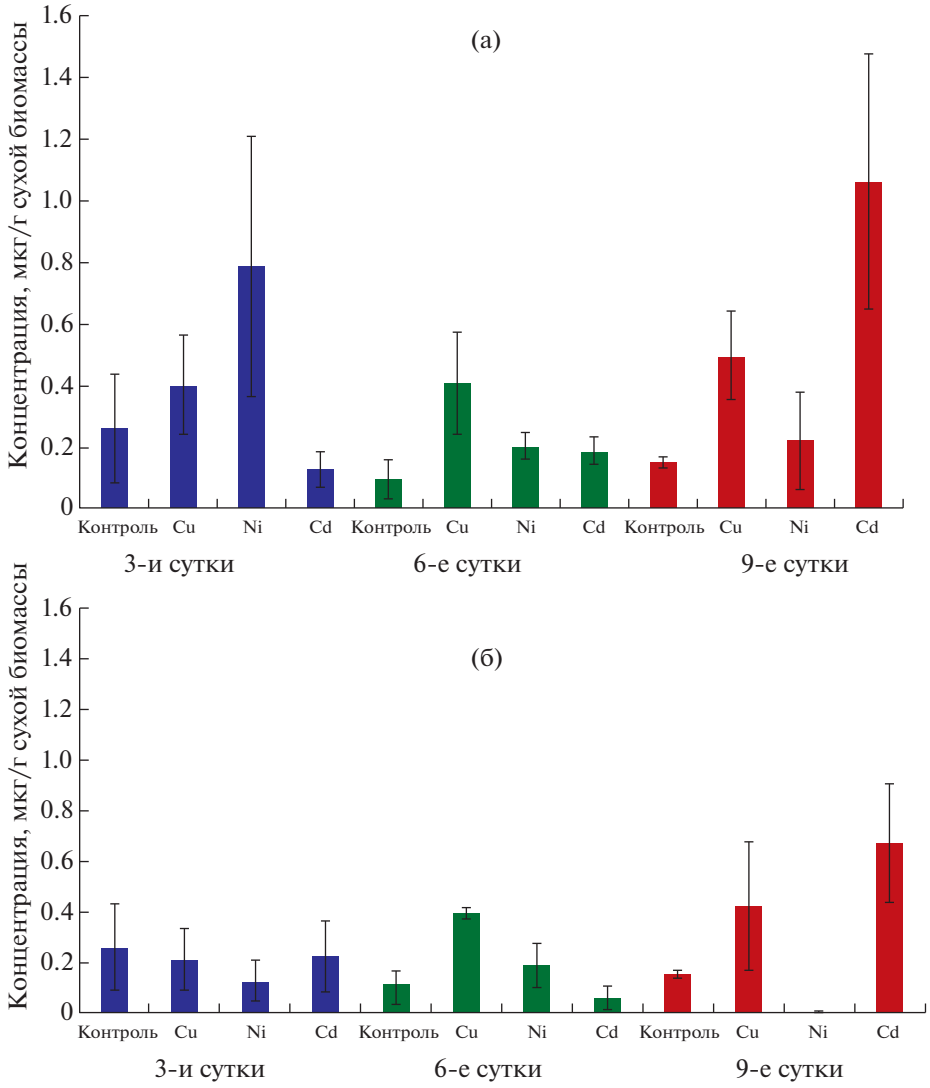


Рис. 6. Изменение содержания янтарной кислоты в растениях *Pinus sylvestris* под действием металлов: а – 1 мМ; б – 5 мМ.

Fig. 6. Change in the succinic acid content in *Pinus sylvestris* plantsunder the influence of metals: a – 1 mM; б – 5 mM.

Key: концентрация, мкг/г сухой биомассы – concentration, μg/g dry biomass; контроль – control; 3-и сутки – 3th day; 6-е сутки – 6th day; 9-е сутки – 9th day.

аконитат и тартарат образовывать прочные связи с ионами тяжелых металлов приводит к их детоксикации (Anjum et al., 2015). В листьях амаранта *Amarantus cruentus* и *A. caudatus* наблюдается индуцируемое кадмием повышение содержания малата, цитрата и оксалата. Содержание сукцината возрастет только у *A. cruentus*, и, напротив, снижается у *A. caudatus* ([6]Osmolovskaya et al., 2019). Результаты нашего эксперимента свидетельствуют об изменении содержания только кислот в свободной форме и не позволяют сделать выводы о роли кислот в детоксикации металлов. Тем не менее, наблюдаемые изменения концентрации сукцината под действием меди и кадмия указывают на специфическое влияние этих металлов на углеродный метаболизм *P. sylvestris*.

Начиная с 6-х суток под действием металлов в растениях происходило накопление аминокислоты пролин. Cd и Cu способствовали увеличению содержания пролина в концентрации 5 мМ, а Ni – в концентрации 1 мМ (рис. 7). Повышение уровня пролина в ответ на воздействие тяжелых металлов описано для многих видов растений (Balestrasse et al., 2005; Sharma, Dietz, 2006; Sun et al.,

[6] Осмоловская Н.Г., Ву В.З., Билова Т.Е., Кучаева Л.Н., Лыкова Т.Ю. 2019. Метаболомный подход в изучении устойчивости двух видов амаранта *Amaranthus caudatus* L. и *Amaranthus cruentus* L. к действию тяжелых металлов. – Тез. доклада на конференции “125 лет прикладной ботаники в России” 25–28 ноября 2019 г. СПб. С. 245–246.

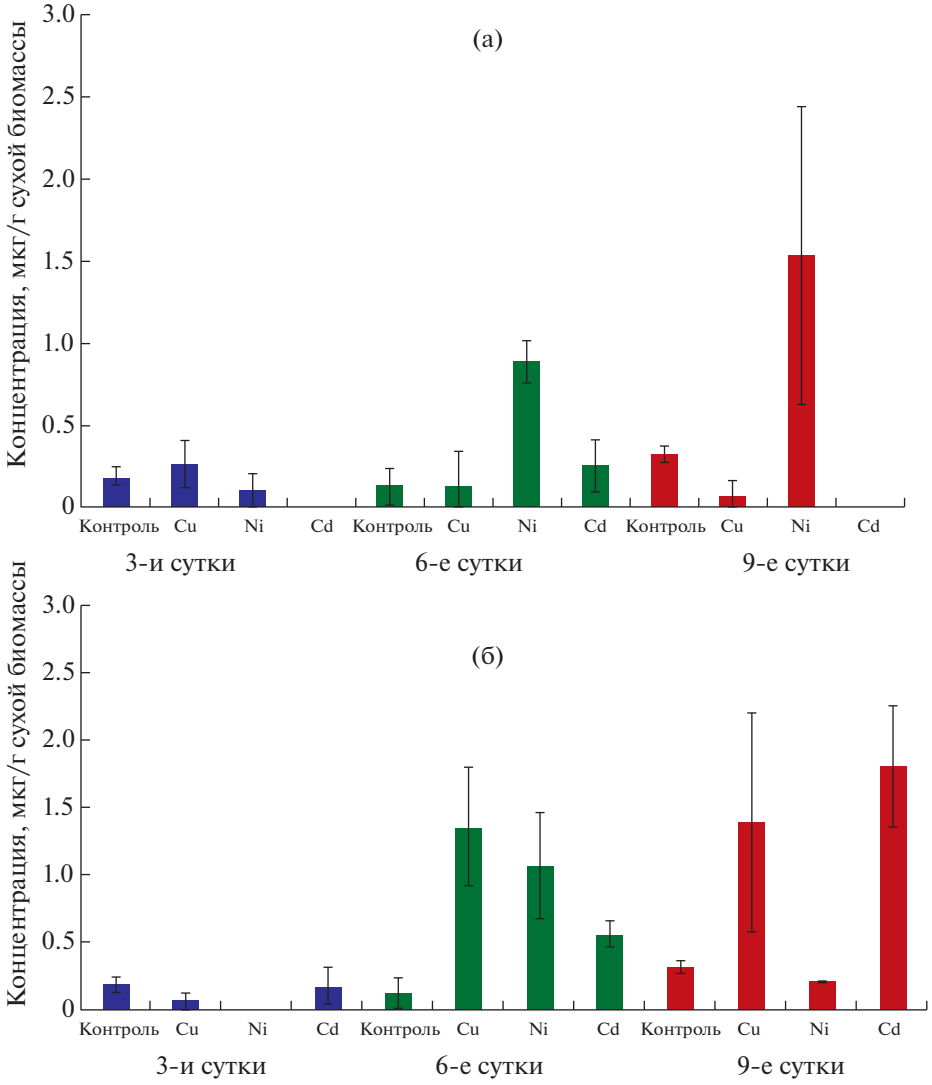


Рис. 7. Изменение содержания пролина в растениях *Pinus sylvestris* под действием металлов: а – 1 мМ; б – 5 мМ.
Fig. 7. Change in the proline content in *Pinus sylvestris* plants under the influence of metals: а – 1 mM; б – 5 mM.
Key:концентрация, мкг/г сухой биомассы – concentration, μg/g dry biomass; контроль – control; 3-и сутки – 3th day; 6-е сутки – 6th day; 9-е сутки – 9th day.

2007; Abdel-Latif, 2008), в том числе для *Pinus sylvestris* (Kandziora-Ciupa et al., 2016). У растений пролин составляет <5% от общего пула свободных аминокислот при нормальных условиях и 80% от общего пула аминокислот при стрессе (Kumar et al., 2010). Пролин играет важную роль в защите клеток от повреждения, вызванного АФК (Kartashov et al., 2008; Ivanov et al., 2013). Было высказано предположение, что эта аминокислота действует как акцептор радикалов или участвует в хелатировании ионов металлов (Andrade et al. 2009).

При анализе закономерностей концентрационных изменений других соединений (рис. 1) на уровне тенденций наши данные позволили выявить уменьшение содержания свободных жирных кислот (пальмитиновой, линолевой, линоленовой, стеариновой) при действии всех металлов в обеих концентрациях. Влияние тяжелых металлов затрагивает метаболизм липидов и жирных кислот (Morsy et al., 2012). Детальный же анализ изменения метаболизма липидов и жирных кислот требует специальных методологических подходов.

Под действием металлов существенно менялось содержание полиолов. Арабитол присутствовал только в контрольных образцах и в некоторых растениях, выращенных при действии Cd в концентрации 5 мМ. Содержание ононитола и мио-инозитола возрастало под действием всех металлов, но только на 9-е сутки воздействия. Увеличение содержание мио-инозитола под дей-

Таблица 2. Содержание тяжелых металлов в сеянцах *Pinus sylvestris*, мг/кг сухой массы
Table 2. Content of heavy metals in *Pinus sylvestris* seedlings, mg/kg dry weight

Вариант опыта/ Experiment variant	День экспозиции / Exposition day		
	3	6	9
	Ni		
Контроль/control	1.95 ± 0.08	3.31 ± 0.16	3.41 ± 0.19
Ni 1 mM	18.5 ± 0.51	72.2 ± 1.8	96.5 ± 2.89
Ni 5 mM	190 ± 5.72	558 ± 13.9	3168 ± 110
	Cu		
Контроль/control	5.26 ± 0.05	4.90 ± 0.09	5.25 ± 1.10
Cu 1 mM	6.26 ± 0.25	12.9 ± 0.51	25.5 ± 0.52
Cu 5 mM	170 ± 0.52	1058 ± 31.1	1879 ± 56.3
	Cd		
Контроль/control	<0.05	<0.05	<0.05
Cd 1 mM	4.32 ± 0.04	30.2 ± 0.60	60.5 ± 12.2
Cd 5 mM	80.4 ± 16.1	1827 ± 54.8	3911 ± 83.4

ствием металлов описано на примере некоторых растений (Osmolovskaya et al., 2019) и, по-видимому, связано с общим нарушением углеродного обмена у растений.

Для многих других соединений, в том числе неидентифицированных, не прослеживалось четких закономерностей концентрационных изменений под действием тяжелых металлов.

Изменения в метаболизме растений непосредственно связаны с поступлением и накоплением металлов в растениях (табл. 2). При концентрации металлов 5 мМ динамика их накопления была различна. Наиболее резкое увеличение концентрации Cd и Cu в вегетативной части растений наблюдается на 6-й день после внесения металлов: количество Cu возрастает более чем в 5 раз, а Cd в 20 раз по сравнению с 3-ми сутками. На 9-е сутки концентрация Cu и Cd возрастает лишь в 1.5–2.5 раза по сравнению с 6-ми сутками. Ni, напротив, накапливался более интенсивно на 9-е сутки, по сравнению с 6-ми. К 9-му дню эксперимента в наименьшей концентрации накапливается Cu, а в наибольшей Cd.

При внесении металлов в концентрации 1 мМ их поступление в ткани растения происходит более равномерно и в значительно меньших количествах. При данной концентрации наиболее интенсивно в вегетативную часть растения поступает Ni, а наименее интенсивно Cu.

Полученные результаты показывают, что ГХ-МС анализ с последующей обработкой метаболитной матрицы методами мультивариантной статистики позволяет выявить значительную часть метаболомных изменений, происходящих под действием тяжелых металлов. Визуализированные динамические изменения метаболома растений обусловлены в основном не изменениями метаболизма отдельных веществ, а являются проявлением изменения корреляционной структуры метаболитной сети. Формирование ответных реакций на уровне метаболома заметно на 6-е сутки после воздействия металлов, как в высокой, так и в низкой концентрации и, по-видимому, не имеет прямой зависимости с количеством поступивших в растение металлов. Визуальные же симптомы токсичности появились на 10–12 день. Таким образом, метаболомный анализ позволяет зафиксировать биохимические изменения, возникающие на 4–6 дней раньше, чем визуальные симптомы токсичности. При этом контрольная группа растений обособляется раньше, а специфическое влияние отдельных металлов на метаболом растений заметно только на 9-е сутки. Первичные изменения метаболома под действием металлов являются скорее общими реакциями на стрессовое воздействие, а далее имеют место адаптивные изменения метаболизма в ответ на конкретные стрессовые факторы.

По-видимому, действие металлов затрагивает сходные пути метаболизма, что проявляется в общих закономерностях изменения концентраций определенных метаболитов. Тем не менее, следует отметить некоторую специфичность метаболомного ответа у растений в условиях токсического влияния отдельных тяжелых металлов. Влияние Cu и Cd проявлялось сходным образом на изменение концентраций хинной кислоты, шикимовой кислоты, янтарной кислоты и пролина, а влияние Ni заметно отличалось. Динамика поступления Ni в ткани растений также имела особенности: при высокой концентрации Ni медленнее поступает в ткани растения, чем Cu и Cd. Содержание Cu и Cd уже на 6-е сутки достигает значительных величин, что оказывает токсическое действие. Ni при дозе 5 мМ достигает таких концентраций только на 9-е сутки.

Сравнительный анализ дозозависимой специфичности влияния металлов показал, что, оба фактора (природа металла и его концентрация) вносят равнозначный вклад в кластеризацию метаболомов растений. Ответные же реакции растений на действие металлов, проявляющиеся в изменении концентраций отдельных метаболитов, существенно отличаются в зависимости от вносимой концентрации металлов (1 или 5 мМ). Выявленные различия могут являться косвенным свидетельством того, что при концентрации 1 мМ происходят адаптационные процессы, а при более высокой концентрации металлов – 5 мМ в растениях проявляются уже токсические реакции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках плановых тем БИН РАН № АААА-А18-118032390136-5 и АААА-А19-119030690058-2. Статистическая модель метаболитной сети разработана при поддержке гранта Президента РФ для молодых ученых МК-799.2021.1.4 "Метаболомика сообществ микроорганизмов литобионтных систем".

Список литературы (см. References)

EFFECT OF HEAVY METALS ON METABOLOME OF *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE)

K. V. Sazanova[a,b,#], N. V. Alekseeva-Popova[a], I. V. Drosdova[a], A. I. Belyaeva[a], I. B. Kalimova[a], N. I. Pavlova[a], and A. L. Shavarda[a,c]

[a] Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[b] St. Petersburg State University
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia
[c] St. Petersburg State University Research Park
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia
[#] e-mail: Ksazanova@binran.ru

The effect of Cu, Ni and Cd on the metabolome of *Pinus sylvestris* was studied under experimental conditions, using gas chromatography-mass-spectrometry. Changes in the structure of the metabolic network of plants were detected on the 6th day after exposure to metals, 3–6 days before the manifestation of visual symptoms of toxicity. In this case, the control group of plants showed differences at the level of the metabolome earlier, and the specific effect of individual metals on the plant metabolome was noticeable only on the 9th day. Both factors (the nature of the metal and its concentration) make an equal contribution to the clustering of plant metabolomes. The responses of plants to the action of metals, manifested in changes in the concentrations of individual metabolites, differ significantly depending on the applied concentration of metals (1 or 5 mM) and on the nature of the metals: the features of the influence of Cd and Cu are manifested mainly in a similar way, while the effect of Ni is often different. The visualized dynamic changes in the metabolic matrix of plants are mainly not caused by a set of certain compounds, but are a manifestation of a change in its correlation structure.

Keywords: Pinus sylvestris, heavy metals, metabolome, stress, toxicity, adaptation

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignments Nos. AAAA-A18-118032390136-5 and AAAA-A19-119030690058-2 of the Komarov Botanical Institute RAS. A statistical model of the metabolic network was developed with the support of the grant of the President of the Russian Federation for young scientists MK-799.2021.1.4 "Metabolomics of microorganism communities of lithobiontic systems".

REFERENCES

Abdel-Latif A. 2008. Cadmium induced changes in pigment content, ion uptake, proline content and phosphoenolpyruvate carboxylase activity in *Triticum Aestivum* seedlings. – Aust. J. Basic Appl. Sci. 2 (1): 57–62.

Al-Khlaifat A., Al-Khashman O. 2007. Atmospheric heavy metal pollution in Aqaba city, Jordan, using *Phoenix dactylifera* L. leaves. – Atmos Environ. 41: 8891–8897. https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2007.08.028

Andrade S.A.L., Gratão P.L., Schiavinato M.A., Silveira A.P., Azevedo R.A., Mazzafera P. 2009. Zn uptake, physiological response and stress attenuation in mycorrhizal jack bean growing in soil with increasing Zn concentrations. – Chemosphere. 75: 1363–1370. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2009.02.008

Anjum N.A., Hasanuzzaman M., Hossain M.A., Thangavel P., Roychoudhury A., Gill S.S., Rodrigo M.A.M., Adam V., Fujita M., Kizek R., Duarte A.C., Pereir E., Ahmad I. 2015. Jacks of metal/metalloid chelation trade in plants. An overview. – Frontiers in Plant Science. 6: 192. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00192

Balestrasse K.B., Gallego S.M., Benavides M.P., Tomaro M.L. 2005. Polyamines and proline are affected by cadmium stress in nodules and roots of soybean plants. – Plant Soil. 270: 343–353. https://doi.org/10.1007/s11104-004-1792-0

Bhalerao S.A., Sharma A.S., Poojari A.C. 2015. Toxicity of Nickel in Plants. – Int. J. Pure App. Biosci. 3 (2): 345–355.

Caretto S., Linsalata V., Colella G., Mita G., Lattanzio V. 2015. Carbon Fluxes between Primary Metabolism and Phenolic Pathway in Plant Tissues under Stress. – Int. J. Mol. Sci. 16 (11): 26378–26394. https://doi.org/10.3390/ijms161125967

Chen B., Stein A., Castell N., Gonzalez-Castanedo Y., Sanchez de la Campa A.M., de la Rosa J.D. 2016. Modeling and evaluation of urban pollution events of atmospheric heavy metals from large Cu-smelter. – Sci. Total Environ. 539: 17–25. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.08.117

Drozdova I.V., Alekseeva-Popova N.V., Beljaeva A.I., Kalimova I.B. 2014. Vliyanie medi, nikelya i kadmiya na rost i nekotorye fiziologicheskie parametry seyancev *Pinus sylvestris* i *Picea abies* (Pinaceae) [Effect of copper, nickel and cadmium on growth and some physiological parameters of seedlings Pinus sylvestris and Picea abies (Pinaceae)]. – Rastitel'nye resursy. 50 (4): 554–566 (In Russ.).

Fiehn O. 2002. Metabolomics–the link between genotypes and phenotypes. – Plant molecular biology. 48: 155–171. https://doi.org/10.1023/A:1013713905833

Guy C., Kaplan F., Kopka J., Selbig J., Hincha D.K. 2008. Metabolomics of temperature stress. – Physiologia Plantarum. 132: 220–235. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.00999.x

Hassan M.U., Chattha M.U., Khan I. 2019. Nickel toxicity in plants: reasons, toxic effects, tolerance mechanisms, and remediation possibilities – a review. – Environ. Sci. Pollut. Res. 26: 12673–12688. https://doi.org/10.1007/s11356-019-04892-x

Ivanov Y.V., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. 2011. Sosna obyknovennaya kak model'nyy ob'ekt dlya izucheniya adaptatsii khvoynykh k deystviyu tyazhelykh metallov . Izmenenie morfometricheskikh i fiziologicheskikh parametrov pri razvitii seyantsev sosny v usloviyakh khronicheskogo deystviya tsinka [Scots pine as a model plant for studying the mechanisms of conifers adaptation to heavy metal action: 1. Effects of continuous zinc presence on morphometric and physiological characteristics of developing pine seedlings]. – Fiziologiya rasteniy. 58 (5): 728–736 (In Russ.).

Ivanov Yu.V., Savochkin Yu.V., Kuznetsov A.V. 2013. Development of scots pine seedlings and functioning of antioxidant systems under the chronic action of lead ions. – Biol. Bull. 40 (1): 26–35.

Kandziora-Ciupa M., Ciepał R., Nadgórska-Socha A. 2016. Accumulation of heavy metals and antioxidant responses in *Pinus sylvestris* L. needles in polluted and non-polluted sites. – Ecotoxicology. 25: 970–981. https://doi.org/10.1007/s10646-016-1654-6

Kaplan F., Kopka J., Haskell D.W., Zhao W., Schiller K.C. 2004. Exploring the temperature-stress metabolome of Arabidopsis. – Plant physiology. 136: 4159–4168. https://doi.org/10.1104/pp.104.052142

Kartashov A.V., Radyukina N.L., Ivanov Yu.V., Pashkovskii P.P., Shevyakova N.I., Kuznetsov V.V. 2008. Role of antioxidant systems in wild plant adaptation to salt stress. – Russ. J. Plant. Physiol. 55 (4): 463–468.

Kumar N., Pal M., Singh A., Kumar SaiRam R., Srivastava G.H. 2010. Exogenous proline alleviates oxidative stress vase life in rose (*Rosa hybrida* L. 'Grand Gala'). – Sci. Hortic. 127: 79–85. https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.09.009

Kurilenko V.V., Zaiceva O.V., Novikova E.A., Osmolovskaya N.G., Ufimceva M.D. 2004. Osnovy ekogeologii, bioindikatsii i biotestirovaniya vodnykh ekosistem [Fundamentals of ecogeology, bioindication and biotesting of aquatic ecosystems]. St. Petersburg. 444 p. (In Russ.).

Morsy A.A., Salama K.H.A., Kamel H.A., Mansour M.F. 2012. Effect of heavy metals on plasma membrane lipids and antioxidant enzymes of *Zygophyllum* species. – Eurasian J. Biosci. 6: 1–10. https://doi.org/10.5053/ejobios.2012.6.0.1

Nazar R., Iqbal N., Masood A., Khan M.I.R., Syeed S., Khan N.A. 2012. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation. – American Journal of Plant Sciences. 3: 1476–1489. https://doi.org/10.4236/ajps.2012.310178

Osmolovskaya N., Dung V.V., Kuchaeva L. 2018. The role of organic acids in heavy metal tolerance in plants. – Bio. СомМ. 63 (1): 9–16. https://doi.org/10.21638/spbu03.2018.103

Osmolovskaya N.G., Vu V.D., Bilova T.E., Kuchaeva L.N., Lykova T.Yu. 2019. Metabolomnyy podkhod v izuchenii ustoychivosti dvukh vidov amaranta Amaranthus caudatus L. i *Amaranthus cruentus* L. k deystviyu tyazhelykh metallov [Metabolomic approach to the study of *Amaranthus caudatus* L. and *Amaranthus cruentus* L. tolerance to heavy metals]. – Tezisy doklada na konferentsii "125 let prikladnoj botaniki v Rossii" 25–28 noyabrya 2019 g. St. Petersburg. P. 245–246 (In Russ.).

Pacyna J.M., Pacyna E.G. 2001.An assessment of global and regional emissions of trace metals to the atmosphere from anthropogenic sources worldwide. – Environmental Reviews. 9 (4): 269–298. https://doi.org/10.1139/a01-012

Pongrac P., Zhao F. J., Razinger J., Zrimec A., Regvar M. 2009. Physiological responces to Cd and Zn in two Cd/Zn hyperaccumulating *Thlaspi* species. – Environ. Exp. Bot. 66: 479–486. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.03.010

Rizhsky L., Liang H., Shuman J., Shulaev V., Davletova S. 2004. When defense pathways collide. The response of Arabidopsis to a combination of drought and heat stress. – Plant physiology. 134: 1683–1696. https://doi.org/10.1104/pp.103.033431

Sawidis T., Breuste J., Mitrovic M., Pavlovic P., Tsigaridas K. 2011. Trees as bioindicator of heavy metal pollution in three European cities. – Environ. Pollut. 159 (12): 3560–3570. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.08.008

Sharma S.S., Dietz K.J. 2006. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. – J. Exp. Bot. 57: 711–726. https://doi.org/10.1093/jxb/erj073

Shulaev V., Cortes D., Miller G., Mittler R. 2008. Metabolomics for plant stress response. – Physiologia Plantarum. 132: 199–208. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x

Singh R., Gautam N., Mishra A., Gupta R. 2011. Heavy metals and living systems: An overview. – Indian J. Pharmacol. 43 (3): 246–253. https://doi.org/10.4103/0253-7613.81505

Sun R.L., Zhou Q.Z., Sun F.H., Jin C.X. 2007. Antioxidative defense and proline/phytochelatin accumulationin

a newly discovered Cd-hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. – Environ. Exp. Bot. 60: 468–476. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.01.004

Titov A.F., Kaznina N.M., Talanova V.V. 2014. Tyazhelye metally i rasteniya [Heavy metals and plants]. Petrozavodsk. 194 p. (In Russ.).

Václavík P., Kmeťová M., Janiga M. 2016. Heavy metals and other elements in the Pinus sylvestris needles – Ružomberok. – Oecologia Montana. 25: 33–38.

Valko M., Rhodes C.J., Moncol J., Izakovic M.M., Mazur M. 2006. Free radicals, metals and antioxidants in oxidative stress-induced cancer. – Chemico-biological interactions. 160: 1–40. https://doi.org/10.1016/j.cbi.2005.12.009

Xie Y., Hu L., Du Z., Sun X., Amombo E., Fan J., Fu J. 2014. Effects of cadmium exposure on growth and metabolic profile of Bermudagrass [*Cynodon dactilon* (L.) Pers]. – PLOS ONE. 9 (12): e115279. https://doi.org/10.1371/ jounal.pone.0115279

Yarmishko V.T. 1997. Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropejskom Severe [Scots pine and aerial pollution in the European North]. St. Petersburg. 210 p. (In Russ.).

Zhao H., Shao Y., Yin Ch., Jiang Y., Li X. 2016. An index for estimating the potential metal pollution contribution to atmospheric particulate matter from road dust. – Sci. Total Environ. 550: 167–175. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.01.110

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1101–1112

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SYNURA* СЕКЦИИ *SYNURA* (CHRYSOPHYCEAE, SYNURALES, SYNURACEAE) В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2021 г. Л. В. Снитько[1,*], Т. В. Сафронова[2], И. А. Блинов[1], В. П. Снитько[1]

[1] Южно-Уральский ФНЦ минералогии и геоэкологии УрО РАН
Миасс, Челябинская обл., 456317, Россия

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

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

Поступила в редакцию 31.01.2021 г.
После доработки 13.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Представлены данные о 6 видах типовой секции рода *Synura* (*S. echinulata, S. mammilosa, S. mollispina, S. punctulosa, S. spinosa* и *S. uvella*), впервые обнаруженных в пресноводных местообитаниях горно-лесной зоны восточных предгорий Южного Урала и степного Зауралья в пределах Челябинской области и Оренбуржья. Идентификация видов проведена в результате морфометрического анализа кремнистых чешуек, выполненного с применением сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии. Описания видов дополнены сведениями о местонахождении, распространении и экологии, иллюстрированы электронными микрофотографиями, включающими детали строения кремнистых покровов клеток.

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

DOI: 10.31857/S0006813621110107

Колониальные свободно плавающие золотистые водоросли рода *Synura* Ehrenberg вносят заметный вклад в состав фитопланктона большинства пресноводных водоемов мира (Ballonov, 1976; Kristiansen, Preisig, 2007; Škaloud et al., 2013) и часто доминируют в планктонных сообществах в холодноводный безледный период и подо льдом водоемов Южного Урала (Snit'ko et al., 2016; Snit'ko, Voloshko, 2017). Клетки удлиненно-округлой формы покрыты кремнистыми чешуйками различного морфологического строения. Известно более 40 таксонов рода *Synura* (Ballonov, 1976; Siver, Wujek, 1993, 1999; Siver, Lott, 2004; Němcová et al., 2008; Škaloud et al., 2012, 2014, 2020; Kapustin. Gusev, 2015).

Находки представителей *Synura* секции *Synura* Ballonov, Kuzmin, 1974 (sect. *Spinosae* Petersen et Hansen, 1956) на территории России, основанные на данных электронной микроскопии приведены в работах, посвященных исследованию флоры золотистых водорослей в водоемах Севера России (Voloshko, 2010, 2012, 2017; Safronova, 2012), Восточной Сибири (Firsova et al., 2015; Bessudova, 2018), Верхней и Средней Волги (Gusev et al., 2016, 2017).

В настоящей работе приведены результаты многолетних флористических исследований, в ходе которых выявлено 6 таксонов типовой секции рода *Synura*, приведены их описания и распространение в водоемах Южного Урала в горно-лесной, лесной, лесостепной и степной зонах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Обследованные водоемы расположены близ границ водоразделов трех крупнейших речных бассейнов: Обского или бассейна Северного Ледовитого океана в части Тоболо-Исетского речного бассейна, Волго-Камского и бассейна р. Урал. Обследованные озера и реки находятся на территории центральных водораздельных хребтов Южного Урала и в восточных предгорьях лесной, лесостепной и степной природных зон Южного Урала в пределах Челябинской и Оренбургской областей. Были обследованы реки и небольшие слабопроточные мелководные озера, водохранилища, пруды, расположенные в диапазоне высот 262–469 м над ур. м. Ледостав в обследованных водоемах наступает в конце октября или начале ноября, сход льда отмечен в начале мая. В начале подледного периода и весной лед был слабо покрыт снегом, отмечались многочисленные открытые участки льда, что способствовало хорошей освещенности толщи воды.

Пробы планктона отбирали планктонной сетью с ячеей 14 мкм в диам. в 2015–2020 гг. в небольших озерах, водохранилищах и реках Южного Урала (рис. 1, табл. 1). Пробы отбирали круглогодично, большое внимание уделяли холодноводным периодам: подледному и весеннему, сразу после таяния льда в апреле–мае. Собранные пробы фиксировали формалином (2%), часть проб доставляли в лабораторию живыми. В местах сбора проб измеряли температуру воды, водородный показатель (pH), электропроводность (УЭП), также проводили отбор гидрохимических проб на отдельные показатели. Цветность воды колебалась в различные сезоны от 19° до 87° по Pt–Co шкале, значения pH изменялись в диапазоне 6.1–7.7, обследованные водоемы лесной природно-географической зоны характеризовались более низкими показателями УЭП 21–242 μS cm^{-1}. Водоемы степной зоны имели более высокие значения УЭП 180–490 μS cm^{-1} (табл. 1).

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

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По материалам, собранным в озерах, реках и водохранилищах Южного Урала за период 2015–2020 гг. идентифицировано 6 видов хризофитовых водорослей рода *Synura* секции *Synura*. Виды этой секции представляют собой автотрофные пресноводные колониальные жгутиконосцы. Колонии могут быть круглой формы и состоять как из небольшого количества клеток 8–10 (*S. echinulata, S. mammilosa*), так и из 30–40 клеток. У некоторых видов наблюдали преимущественно вытянутую форму колоний (*S. spinosa*), состоящую из 40–50 клеток. Встречены колонии *S. spinosa* из более 400 клеток (рис. 3e, справа).

Клетки представителей секции *Synura* покрыты кремнистыми чешуйками с дистальным шипом, в отличие от видов секции *Petersenianae*, у которых чешуйки имеют медианный гребень. У каудальных чешуек шип отсутствует. Внутри секции идентификация видов и внутривидовых таксонов основана на размерах и форме чешуек и шипа, на структуре базальной пластинки и на наличии и форме ее перфораций.

Ниже представлен аннотированный список 6 новых для водоемов Южного Урала видов рода *Synura* секции *Synura*.

S. echinulata Korschikov (рис. 2c, d; 4d, слева).

Колонии округлой формы, размером 40–50 мкм в диаметре, состоят из 8–10 клеток. Клетки широко-обратнояйцевидной формы, 20–25 мкм дл., 18–20 мкм шир. Чешуйки середины клетки широкоовальные, 2.5–3.0 мкм дл., 2.0–2.5 мкм шир. Дистальный край чешуйки утолщен, с короткими радиальными ребрами, часть чешуйки за утолщенным краем плотно покрыта лабиринтоподобной структурой из червеобразно изгибающихся ребер (рис. 2c, d). Базальная пластина с крупными перфорациями, проксимальный край загнут в виде ободка, простирающегося на половину периметра чешуйки. Шип толстый, почти цилиндрической формы, 1.0–1.3 мкм дл. с острым концом; в основании шипа расположена крупная округлая пора 0.8–1.3 мкм в диам. Каудальные чешуйки без шипа, с лабиринтоподобной структурой.

Широко распространенный вид, встречается в пресных водоемах разного типа, бета-олигосапробионт (Voloshko, 2017; Kapustin et al., 2020; Škaloud et al., 2020). В России обнаружен в водоемах Северо-Запада, Большеземельской тундры, Полярного Урала, Таймыра, Чукотки, Колымы (Ballonov, 1976; Safronova, 2011, 2014; Safronova, Voloshko, 2013; Voloshko, 2017; Gusev et al., 2016, 2017).

На Южном Урале отмечен только в горнолесной зоне, в водоеме Волго-Камского бассейна в Саткинском и Златоустовском городских прудах, и в малой реке Сыростан Обского речного бас-

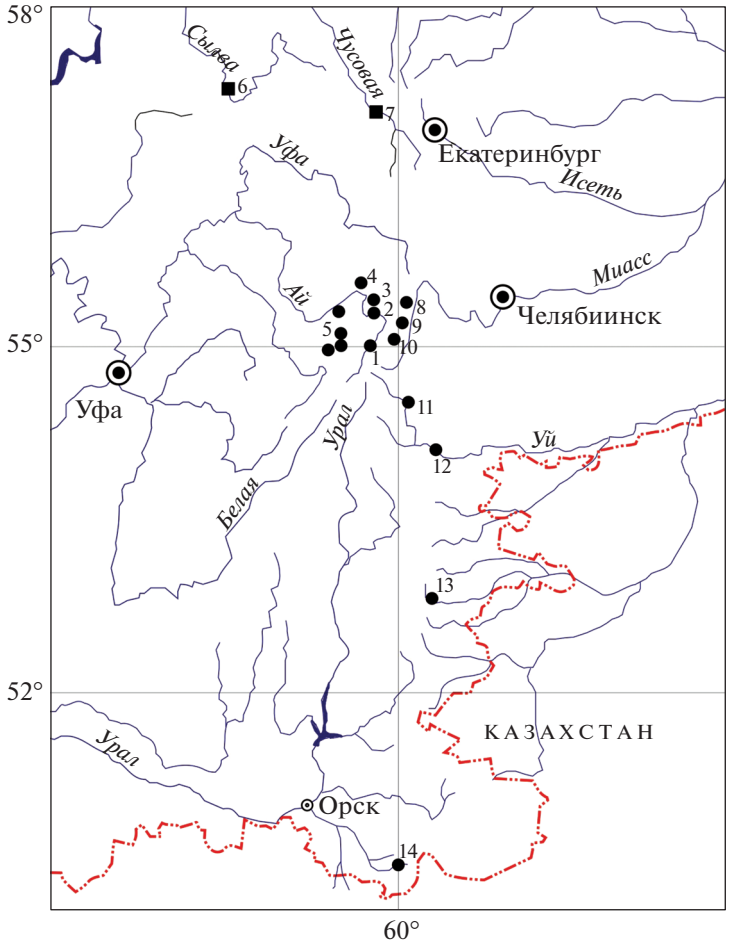


Рис. 1. Карта выявленных местообитаний: • – изученные водоемы; ■ – местообитания по литературным данным (Ballonov, 1976)

Лесные водоемы.

Водоемы горнолесной зоны Волго-Камского речного бассейна: 1 – вдхр. Верхнеайское; 2 – Златоустовский гор. пруд; 3 – Тесьминское вдхр.; 4 – Кусинский гор. пруд; 5 – Саткинское вдхр.; Малосаткинское (Бакальское) вдхр.; Саткинский гор. пруд; 6 – река Сылва; 7 – река Чусовая.

Водоемы восточных предгорий Обского бассейна: 8 – вдхр. Киалимское; пруд Тыелга; 9 – оз. Тургояк; оз. Кошкуль; 10 – р. Сыростан; пруд Хребет.

Водоемы степной и лесостепной зоны Зауралья, бассейнов Обского (Тобольского) и реки Урал (Каспийского): 11 – Уйский пруд; 12 – р. Уй (с. Степное); 13 – пруд р. Синташта (с. Бреды); 14 – вдхр. Ушкотинское.

Fig. 1. Map of identified habitats: • – studied waterbodies; ■ – published data (Ballonov, 1976)

Forest waterbodies.

Waterbodies of the mountain-forest zone of the Volga-Kama basin: 1 – Verkhneayskoye reservoir; 2 – Zlatoust city pond; 3 – Tesminskoye reservoir; 4 – Kusinskiy city pond of the Kusa river; 5 –Satkinskoye reservoir; Bakalskoye reservoir of the Malaya Satka river; Satkinskiy city pond; 6 – Sylva river; 7 – Chusovaya river.

Waterbodies of the eastern foothills of the forest zone of the Ob basin: 8 – Kialimskoye reservoir; Tyelga pond; 9 – Turgoyak lake and derivates of Turgoyak lake; Koshkul lake; 10 – Syrostan river; Khrebet pond.

Waterbodies of the steppe and forest-steppe zone in Transurals, the Ob (Tobol) and the Ural river (Caspian) basins: 11 – Uyskiy pond; 12 – Uy river (Stepnoye village); 13 – pond of Sintashta river (Bredy village); 14 – Ushkotinskoye reservoir.

Key: Уфа – Ufa; Екатеринбург – Ekaterinburg; Челябинск – Chelyabinsk; Орск – Orsk; Казахстан – Kazakhstan; Сылва – Sylva; riverИсеть – Iset river; Миасс – Miass; river Ай – Ay river; Белая – Belaya; river Урал – Ural river; Уй – Uy; river Чусовая – Chusovaya river.

Key: Уфа – Ufa; Екатеринбург – Ekaterinburg; Челябинск – Chelyabinsk; Орск – Orsk; Казахстан – Kazakhstan; Сылва – Sylva river; Исеть – Iset river; Миасс – Miass river; Ай – Ay river; Белая – Belaya river; Урал – Ural river; Уй – Uy river; Чусовая – Chusovaya river.

сейна (рис. 1). Собран в безледный период осенью и весной в мае, при температуре воды 11.6–14.5°C, pH 7.4–7.5, фосфоре минеральном 35–71 мкг $л^{-1}$, УЭП 88.5–242.4 μS cm^{-1}.

S. mammilosa Takahashi (рис. 2a, b; 4d, справа).

Колонии округлой формы, состоят из 8–10 клеток, округло-овальной формы, 10–14 мкм в диам., длина овала 14–18 мкм, клетки соединены

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

№	Озера, водохранилища, пруды и реки Lakes, reservoirs, ponds and rivers	Площадь Area, km^2	Глубина/ Depth middle/ max, m	УЭП/Conductivity, $\mu S\ cm^{-1}$	pH	Фосфор минеральный Mineral phosphorus $mkg\ dm^{-1}$	Координаты Coordinates	
							N	E
Водоемы горно-лесной зоны Волго-Камского бассейна Waterbodies of the mountain-forest zone of the Volga-Kama basin								
1	Верхнеайское вдхр. Verkhneayskoye reservoir of the Ay river	1.33	3/10	195.6	7.4	30	55°04'32.5"	59°40'00.0"
2	Златоустовский городской пруд Zlatoustovsky city pond	4.10	2/9	242.4	7.5–7.7	35	55°10'51.0"	59°41'57.5"
3	Тесьминское вдхр. Tesminskoye reservoir	0.88	5/14	21.0–55.0	6.1–7.5	14	55°12'56.3"	59°45'53.4"
4	Кусинский городской пруд (р. Куса) Kusinskiy city pond of the Kusa river	1.20	3/9	105.0	7.3	–	55°20'13.2"	59°27'10.3"
5	Саткинское вдхр. реки Большая Сатка Satkinskoye reservoir of the Bolshaya Satka river	0.34	4/13	40.0–82.0	7.4	55	55°01'07.2"	59°05'39.0"
	Бакальское вдхр. (Малосаткинское) Bakalskoye reservoir of the Malaya Satka river	2.15	8/19	35.0–130.0	7.1	25	54°59'04.3"	58°57'11.0"
	Саткинский городской пруд Satkinskiy city pond	3.90	5/12	88.5	7.4	55	55°01'59.8"	59°01'32.5"
6	р. Сылва Sylva river	Литературные данные / Published data (Balonov, 1976)						
7	р. Чусовая Tshusovaya river							
Водоемы восточных предгорий лесной зоны Обского речного бассейна Waterbodies of the eastern foothills of the forest zone of the Ob basin								
8	Киалимское вдхр. Kialimskoye reservoir	0.80	8/12	79.3	7.5	42	55°24'28.4"	60°08'02.0"
	Пруд Тыелга Tyelga pond	0.10	3/10	354.3	7.4	75	55°20'10.8"	60°11'40.3"
9	Озеро Тургояк Turgoyak lake	26.4	19/34	80–110.0	7.4–7.5	10–45	55°09'48.5"	60°00'30.0"
	Озеро Кошкуль Koshkul lake	0.30	2/4	190.0	7.2–7.3	10–45	55°01'00.0"	60°02'07.0"
10	Река Сыростан Syrostan river	–	0.3/0.5	185.2	7.4	71	55°07'06.0"	59°50'10.8"
	Пруд Хребет Khrebet pond	0.30	3/10	173.3	7.3	–	55°05'11.1"	59°51'07.1"
Водоемы степной и лесо-степной зоны Зауралья, Обского (Тобольского) речного бассейна и бассейна реки Урал Waterbodies of the steppe and forest-steppe zone in Transurals of the Ob (Tobol) and the Ural (Caspian) river basins								
11	Уйский пруд (с. Уйское) Uyskiy pond (Uyskoye village)	0.2	1/4	220.0–490	7.0–7.2	–	54°22'41.6"	59°59'43.6"
12	Река Уй (с. Степное) Uy river (Stepnoye village)	–	0.7/1.5	214.0	7.2	–	54°03'46.2"	60°26'59.8"
13	Пруд реки Синташта (с. Бреды) pond of the Sintashta river (Bredy village)	0.7	1/2	180.5	7.5	–	52°27'00.1"	60°18'24.0"
14	Ушкотинское вдхр. Ushkotynskoye reservoir	1.9	1.5/2.5	370.5	7.3	–	50°43'44.3"	59°35'26.0"

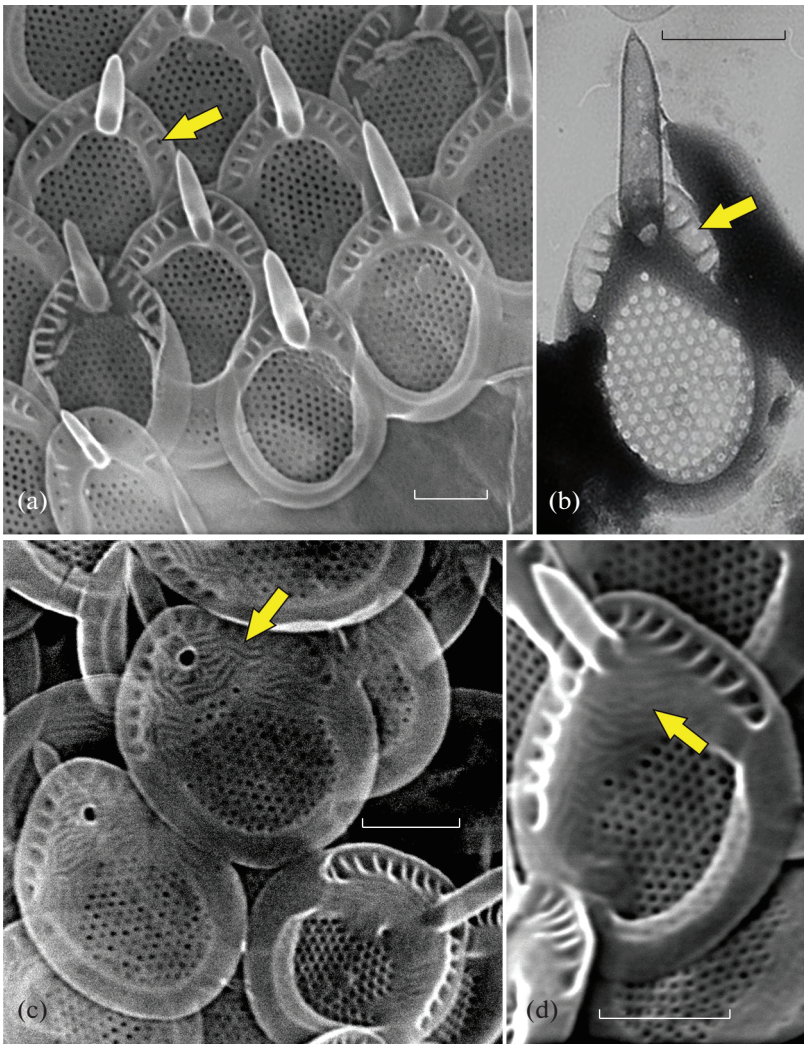


Рис. 2. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Synura*:
a, b – *Synura mammilosa*: a – чешуйки середины клетки, стрелкой указаны крупные поры между ребрами (СЭМ), b – чешуйки середины клетки, стрелкой указаны крупные поры между ребрами (ТЭМ); c, d – *Synura echinulata* (СЭМ): чешуйки середины клетки с лабиринтоподобной структурой (указана стрелкой) ребер. Масштабные линейки: 1 мкм.

Fig. 2. Scale morphology of some *Synura* species of section *Synura*:
a, b – *Synura mammilosa*: a – body scales, the arrows indicate large pores (SEM); b – body scale, the arrows indicate large pores (TEM); c, d – *Synura echinulata* (SEM): body scales with a labyrinthine rib structure (indicated by arrows). Scale bars: 1 μm.

между собой в рыхлые колонии. Чешуйки середины клетки овальной формы, 2.7–3.0 мкм дл., 1.8–2.3 мкм шир. Шип остроконечный толстый, у основания 0.3 мкм в диам., 1.0–1.6 мкм дл.; в основании шипа расположена округлая пора 0.3–0.8 мкм в диам. Дистальный край с короткими радиальными ребрами и крупными порами между ребрами (рис. 2a, b). Базальная пластина с крупными порами 0.08–0.10 мкм в диам. Транзитные чешуйки без шипов.

Широко распространенный по всему миру вид, отмечен в болотах и озерах. В России обнаружен только в Северо-Западном регионе в водоеме Лугового парка г. Петергоф (Voloshko, 2017).

На Южном Урале отмечен только в горнолесной зоне в водоемах Волго-Камского бассейна в Малосаткинском, Верхнеайском и Тесьминском вдхр., образованных на реках Малая Сатка и Тесьма – притоках р. Ай. Собран в безледный период осенью и весной в мае, при температуре воды 10.5–12.5°C, pH 6.5–7.4, фосфоре минеральном 14–30 мкг $л^{-1}$, УЭП 35.0–195.6 μS cm^{-1}.

S. mollispina (Petersen et Hansen) Péterfi et Momeu (рис. 3d, f; рис. 4a, c, e, f).

Клетки округло-овальной формы 15–20 мкм в диам. (рис. 4a, c). Чешуйки середины панциря клетки овальной формы, 4.4–5.0 мкм дл., 3.0–3.3 мкм шир., с длинным и тонким шипом. Длина

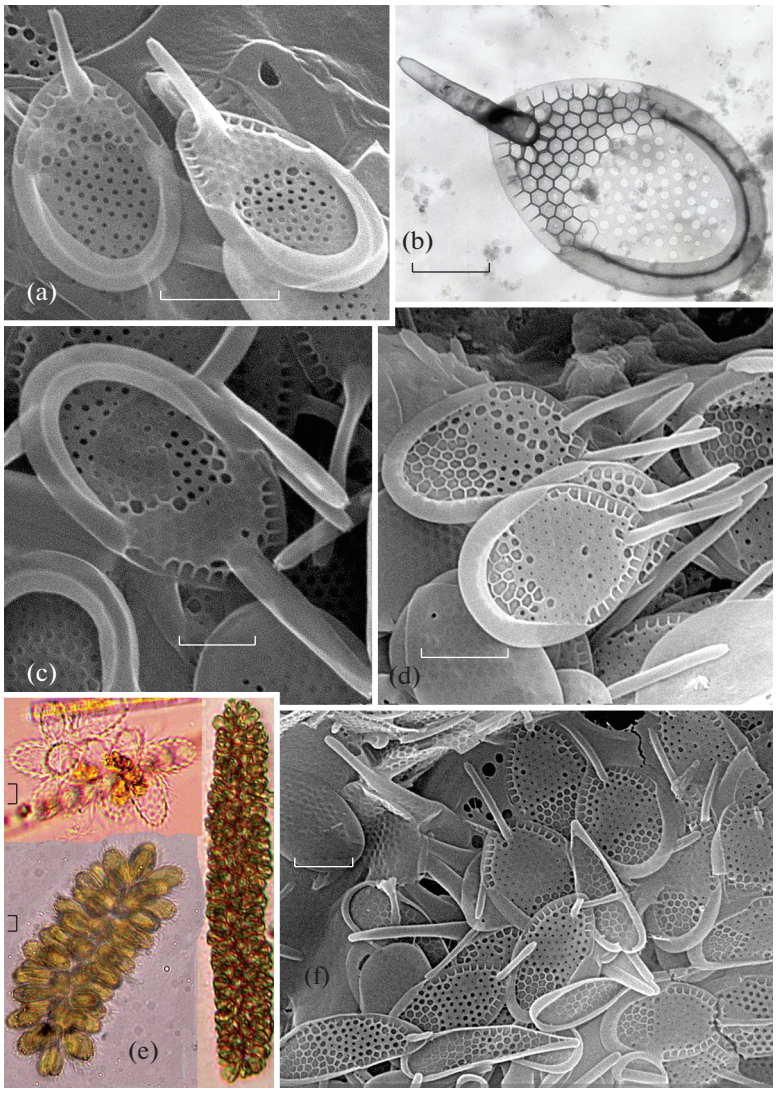


Рис. 3. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции Synura:

a, b, c, e – *Synura spinosa*: a, c – чешуйки середины клетки (СЭМ); b – чешуйка середины клетки (ТЭМ); e – три колонии удлиненной формы с различным количеством клеток в колонии (СМ); d, f – *Synura mollispina* (СЭМ), чешуйки середины клетки (d) и каудальные чешуйки треугольной формы (f). Масштабные линейки: a – 2 мкм; b, c – 1 мкм; d, f – 2 мкм; e – 10 мкм.

Fig. 3. Scale morphology of some *Synura* species of section *Synura*:

a, b, c, e – *Synura spinosa*: a, c – body scales (SEM); b – body scale (TEM); e – three elongated colonies with different numbers of cells in colony (LM); d, f – *Synura mollispina* (SEM), body scales (d) and rear triangular scales (f). Scale bars: a – 2 μm; b, c – 1 μm; d, f – 2 μm; e – 10 μm.

шипа от 1.3 до 3.0 мкм (рис. 4a, c, e), шип с двумя зубцами на конце. Чешуйки середины клетки удлиненные, возле шипа несколько вытянуты, покрыты почти полностью гексагональной сотовой структурой, каждая ячейка сот включает одну пору. Проксимальная часть чешуйки с загнутым ободком, занимающим половину периметра чешуйки. Транзитные чешуйки без шипов, форма более удлиненная, гексагональная сотовая структура присутствует. Каудальные и апикальные чешуйки – без шипа и могут быть разнообразной формы: почти треугольные с ободком по всему периметру (рис. 3f); удлиненные до 6 мкм и узкие с редуцированной гексагональной структурой (рис. 4f). Самые маленькие каудальные чешуйки были 1.2 мкм дл. и 0.4 мкм шир.

Вид встречается в Европе, Америке, Гренландии (Voloshko, 2017). В России известен из озера бассейна Нижнего Енисея (Bessudova, 2018) и в водоеме Лугового парка г. Петергоф (Voloshko, 2017).

На Южном Урале вид обнаружен только в горнолесной зоне: в малой реке Сыростан и глубоко-

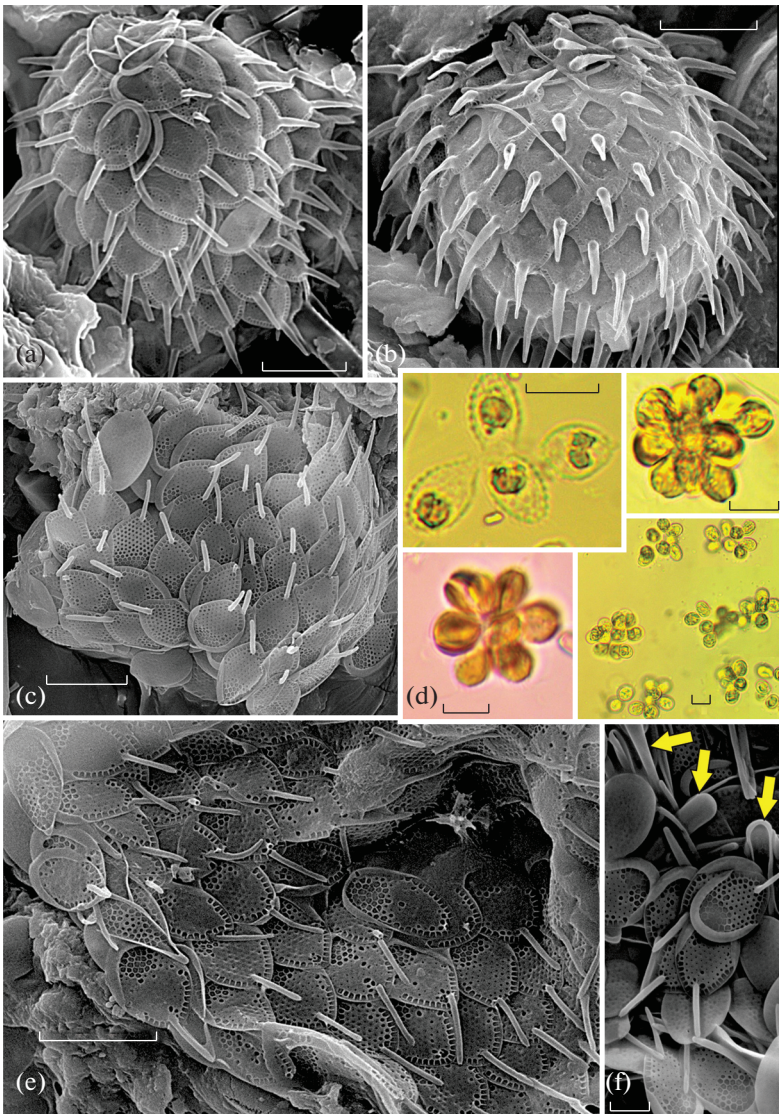


Рис. 4. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Synura*:

a, c, e – *Synura mollispina* (СЭМ), клетка, покрытая чешуйками середины клетки и каудальными; b – *Synura spinosa* (СЭМ), клетка, покрытая чешуйками; d – колонии: левые два снимка *Synura echinulata* (СМ) и справа – многочисленные колонии *Synura mammilosa* (СМ); f – *Synura mollispina* (СЭМ), каудальные чешуйки удлиненные узкие с редуцированной гексагональной структурой указаны стрелками. Масштабные линейки: a, c, e, b – 5 мкм; d – 20 мкм; f – 2 мкм.

Fig. 4. Scale morphology of some *Synura* species of section *Synura*:

a, c, e – *Synura mollispina* (SEM), scaly cell, body scales, rear scales; b – *Synura spinosa* (SEM), scaly cell; d – colonies: two left pictures – *Synura echinulata* (LM), and two right pictures – numerous colonies of *Synura mammilosa* (LM); *f* – *Synura mollispina* (SEM), caudal scales elongated, narrow, with a reduced hexagonal structure, are indicated by arrows. Scale bars: a, c, e, b – 5 μm; d – 20 μm; f – 2 μm.

водном озере Тургояк (Обский бассейн), в Тесьминском вдхр. (Волго-Камский бассейн). Отмечен подо льдом, в начале ледостава и перед ледоставом осенью при температуре воды 3.9–6.5°C, pH 7.0–7.4, фосфоре минеральном 10–71 мкг $л^{-1}$, УЭП 21.0–185.2 μS cm^{-1}.

S. spinosa Korschikov (рис. 3a, b, c, e; рис. 4b).

Колонии имеют преимущественно вытянутую рыхлую форму, до 80 мкм дл., состоящую из 40–50 клеток (рис. 3e, внизу). Отдельные колонии (в дериватах оз. Тургояк) достигали свыше 500 мкм дл. и состояли из более 400 клеток, плотно расположенных между собой (рис. 3e, справа). Клетки грушевидно-удлиненной формы 20–22 мкм дл. и 8–12 мкм шир. (рис. 3e, 4b). В водоеме Обского бассейна (в Киалимском водохранилище) наблюдали колонии из 16–18 клеток с более крупными размерами клеток до 28 мкм дл. и 16 мкм шир. (рис. 3e, сверху). Клетки покрыты панцирем из

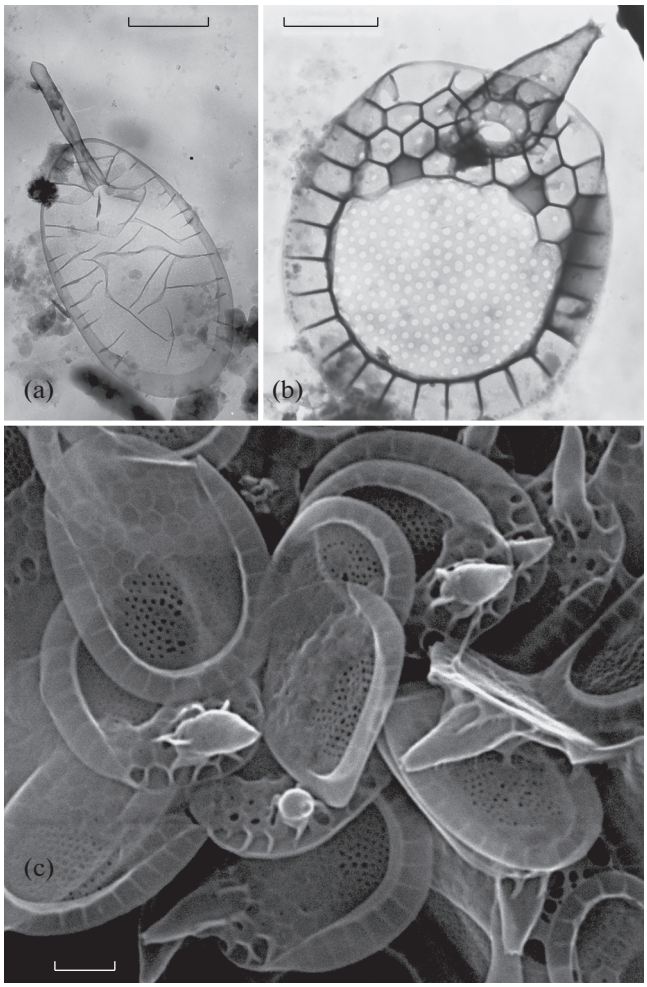


Рис. 5. Морфология чешуек отдельных видов *Synura* секции *Synura*:

a – *Synura punctulosa* (ТЭМ), чешуйка середины клетки; b – *Synura uvella* (ТЭМ), чешуйка середины клетки; c – *Synura uvella* (СЭМ), чешуйки середины клетки и каудальные чешуйки без шипа. Масштабные линейки: a, b, c – 1 мкм.

Fig. 5. Scale morphology of some *Synura* species of section *Synura*:

a – *Synura punctulosa* (TEM), body scale; b – *Synura uvella* (TEM), body scale; c – *Synura uvella* (СЭМ), body scale and rear scale without spike. Scale bars: a, b, c – 1 μm.

кремнистых чешуек с длинным толстым шипом, длина шипа меньше базальной пластины чешуйки и составляла 1.6–2.8 мкм, на конце шипа расположены два мелких зубчика (рис. 3b, c). Чешуйки с более длинным и толстым шипом встречались в популяциях, но длина шипа не превышала длину базальной пластинки, т.е. формы *S. spinosa* f. *longispina* Petersen et Hansen не было обнаружено. Чешуйки середины клетки овальной формы, 3.8–4.3 мкм дл., 2.4–3.0 мкм шир., но чаще в обнаруженных популяциях чешуйки середины клетки имели овальную форму с вытянутой дистальной частью чешуйки, где присутствует гексагональная сотовая структура (примерно 1/3 площади базальной пластинки). На дистальном вытянутом крае чешуйки перпендикулярно к краю расположены короткие штрихи, около 10 с каждой стороны, поры между штрихами отсутствуют. В проксимальной части чешуйки присутствует перфорация и есть загнутый ободок на 2/3 длины периметра, 0.4–0.6 мкм шир. Каудальные чешуйки удлиненно-яйцевидные, могут быть с оттянутым концом, мелкие 2.8–3.0 мкм дл., 1.1–1.3 мкм шир., с ободком по всему периметру, без сотовой структуры, с несколькими порами. Переходные стадии от транзитных к каудальным чешуйкам также присутствуют на панцире клетки.

Широко распространенный вид, космополит, встречается в водоемах различного типа, бета-олигосапробионт (Voloshko, 2017). В России отмечен в водоемах Северо-Запада, Большеземельской тундры, Полярного Урала, Таймыра, низовьях реки Енисей; в водохранилищах Верхней, Средней и Нижней Волги (Ballonov, 1976; Safronova, 2011; Safronova, Voloshko, 2013; Voloshko, 2017). В более южных областях Урала и Предуралья вид *S. spinosa* отмечен в реках Сылва, Чусовая (Волго-Камский бассейн) и рыбоводных прудах Челябинской области (Ballonov, 1976).

На Южном Урале вид широко распространен в водоемах различных природных зон трех речных бассейнов. Отмечен в водоемах верховьев Волго-Камского бассейна горно-лесной зоне: Верхнеайском и Тесьминском водохранилищах и образующих реках Ай, Тесьма; Златоустовском и Кусинском городских прудах; в водоемах Обского бассейна – Киалимское вдхр. и р. Киалим, р. Сыростан, прудах Хребет и Тыелга, оз. Тургояк и его дериватах, в водоемах лесостепной зоны восточных предгорий (р. Уй и Уйский пруд) и степной зоны Зауралья в пруду Брединский р. Синташта и Ушкотинское вдхр. (бассейн р. Урал). Местообитание в Киалимском водохранилище расположено в фоновой зоне влияния атмосферного переноса загрязнений медеплавильного комбината (Snit`ko, Snit`ko, 2019). Вид отмечен весной в мае, а также подо льдом, в начале ледостава осенью при температуре воды 3.9–17.5°C, pH 6.1–7.5, фосфоре минеральном 10–75 мкг $л^{-1}$, УЭП 21.0–490.0 μS cm^{-1}.

S. punctulosa Balonov (рис. 5a).

Отмечена отдельная чешуйка. Чешуйка овальная, 3.6 мкм дл., 2.1 мкм шир. Шип цилиндрический, 1.88 мкм дл. Диаметр шипа при основании 0.25 мкм. Пора в основании шипа 0.2 мкм в диам. Орнаментация чешуйки слабо выражена, состоит

из искривленных ребер, часто заходящих на ободок, который занимает примерно 2/3 периметра чешуйки. Базальная пластинка чешуйки тонкая с мелкими, беспорядочно расположенными порами.

Редкий вид, встречается в реках и водохранилищах, найден только в умеренных широтах северного полушария в России: Камское, Рыбинское вдхр., Верхняя Волга, нижний Енисей и в Финляндии: оз. Кеурусселькя (Keurusselkä) (Ballonov, 1976).

На Южном Урале *S. punctulosa* обнаружена в Верхнеайском вдхр. в верховьях р. Ай – притока р. Белой (Волго-Камский бассейн), в единичном количестве в весеннем планктоне. Вид отмечен в безледный период – в мае, при температуре воды 12.5° С, pH 7.4, фосфоре минеральном 30 мкг $л^{-1}$, УЭП 195.6 μS cm^{-1}.

Synura uvella Ehrenberg emend. Korschikov (рис. 5b, c).

Отмечены скопления чешуек. Чешуйки широкоовальные, (4.0) 4.6–5.2 мкм дл., 3.6–3.8 мкм шир. Шип толстый, конической формы, 1.7–1.9 мкм дл. Диаметр шипа при основании 0.7–1.1 мкм, на верхушке могут присутствовать 3–5 зубчиков. Ободок широкий, почти достигает дистального края чешуйки, с грубыми ребрами. Дистальная часть чешуйки с крупными перфорациями. Базальная пластинка в центре орнаментирована часто расположенными порами. Каудальные чешуйки более мелкие: 3.0–3.2 мкм дл., 2.4–2.6 мкм шир. без шипа, дистальная часть их также с крупными перфорациями, а базальная пластинка – с беспорядочно расположенными порами, имеется широкий ободок с грубыми ребрами.

Широко распространенный по всему миру вид, но встречается нечасто, в водоемах различных типов. В России отмечен в водоемах Северо-Западна, Нижнего Новгорода, Полярного Урала, Таймыра, Чукотки, Колымы. Предпочитает водоемы со щелочной реакцией среды, бетамезосапробионт, может вызывать “цветение” воды (Gusev et al., 2017; Voloshko, 2017).

На Южном Урале отмечен в водоемах горнолесной и лесостепной природных зон, в степном Зауралье, но везде встречается нечасто, гораздо реже большинства других видов рода. *S. uvella* найден в водоемах Обского бассейна восточных предгорий – Уйский пруд и р. Уй, оз. Кошкуль, в степной зоне отмечен в Брединском пруду на притоке р. Синташка; в горно-лесных водоемах Волго-Камского бассейна – Тесьминское и Верхнеайское вдхр. Вид отмечен в безледный период осенью и весной в мае, при температуре воды 7.0–12.5°С, pH 7.2–7.5, фосфоре минеральном 14–45 мкг $л^{-1}$, УЭП 55.0–490.0 μS cm^{-1}. Водоемы, где обнаружена *S. uvella*, большую часть сезона имеют нейтрально-щелочную реакцию среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что отдельные представители рода *Synura* секции *Synura* широко распространены в горнолесной зоне Южного Урала, отмечены также в восточных предгорьях и в степном Зауралье в пределах Челябинской области и Оренбуржья в водоемах всех типов – в верховьях горных и степных рек, в прудах и водохранилищах на них, в мелких и относительно глубоких озерах.

Наибольшее количество местообитаний на Южном Урале в трех природных зонах отмечено для широко распространенной *S. spinosa*. Наиболее редким видом можно считать *S. punctulosa,* у которой обнаружена единичная чешуйка в верховьях реки Ай Волго-Камского бассейна. В горнолесной зоне отмечены только *S. echinulata, S. mammilosa, S. mollispina* и *S. punctulosa*. В водоемах степной зоны обнаружены *S. spinosa* и *S. uvella*.

Водоемы степного Зауралья, где выявлены местообитания видов рода *Synura*, расположены в самых верховьях рек, поскольку ниже по течению происходит повышение минерализации поверхностных вод и почв. В пределах геоморфологической структуры Зауральского пенеплена выходы на поверхность кристаллических горных пород с лесной растительностью обуславливают низкую минерализацию речек и прудов и пригодны для обитания пресноводных водорослей. В целом экологические условия местообитаний изученных видов характеризуются околонейтральными показателями pH и низкой электропроводностью воды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья выполнена в рамках государственного задания ЮУФНЦ МиГ УрО РАН № АААА-А19-119101490003-1 и БИН РАН № 121021600184-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Balonov] Баллонов И.М. 1976. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Биология, экология, систематика. – Тр. ин-та Биол. внутр. вод АН СССР. 31 (34): 61–81.

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

Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2015. The diversity of chrysophycean algae in an arctic zone of river and sea water mixing, Russia. – Am. J. Plant Sci. 6 (15): 2439–2452. https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615246

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

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

Kapustin D.A., Gusev E.S. 2015. *Synura korshikovii* sp. nov. (Chrysophyceae, Synurales), a new species from Ukraine. – Phytotaxa. 233 (2): 185–190. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.233.2.6

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

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

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

[Safronova] Сафронова Т.В. 2011. Видовой состав Chrysophyta в водоемах водно-болотного угодья международного значения “Мшинская болотная система” (Ленинградская область). – Бот. журн. 96 (8): 1037–1052.

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

[Safronova] Сафронова Т.В. 2014. Сезонные изменения состава золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в прудах Ботанического сада БИН РАН (СПб). – Бот. журн. 99 (4): 443–458. https://doi.org/10.1134/S1234567814040053

Safronova T.V., Voloshko L.N. 2013. Silica-scaled chrysophytes in the waterbodies of protected areas of the North-West of Russia. – Nova Hedwigia. Beih. 142: 97–115.

Siver P.A., Lott A.M. 2004. Further observations on the scaled Chrysophycean and Synurophycean flora of the Ocala National Forest, Florida, U.S.A. – Nord. J. Bot. 24 (2): 211–233. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2004.tb00835.x

Siver P.A., Wujek D.E. 1993. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida: IV. The flora of Lower Lake Myakka and Lake Tarpon. – Florida Sci., Biol. Sci. 56 (2): 109–117.

Siver P.A., Wujek D.E. 1999. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, U.S.A.: VI. Observations on the flora from water bodies in the Ocala National Forest. – Nova Hedwigia. 68 (2): 75–92. https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/68/1999/75

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

Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species. – Phycologia. 51 (3): 303–329. https://doi.org/10.2216/11-20.1

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

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

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

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

Snit’ko L.V., Snit’ko V.P. 2019. Taxonomic structure and ecology of phytoplakton of small forest lakes in the zone of technogenesis of Sulfide deposite (South Urals). – Inland Water Biol. 12 (4): 393–400. https://doi.org/10.1134/S1995082919040151

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

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

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

NEW SPECIES OF *SYNURA* SECTION *SYNURA* (CHRYSOPHYCEAE, SYNURALES, SYNURACEAE) IN WATERBODIES OF THE SOUTH URALS

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

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

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

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

New data on the distribution of six *Synura* species from the section *Synura* are presented, based on the morphometric analysis of siliceous flakes using scanning and transmission electron microscopy. These species (*S. chinulata*, *S. mammilosa*, *S. mollispina*, *S. punctulosa*, *S. spinosa*, *S. uvella*) were identified during our extensive sampling in freshwater habitats of the mountain-forest zone of the South Urals eastern foothills, and the steppe Transurals within the Chelyabinsk and Orenburg regions, and are new to the algal flora of the region under study. In this paper, detailed descriptions of the discovered species are given, and accompanied with information about their localities, distribution and ecology in the study region, illustrated with electronic microphotographs, including details of the structure of the siliceous cell covers. The obtained results supplement the information on the flora of chrysophytic algae in Russia and can be used in environmental monitoring of waterbodies.

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

ACKNOWLEDGEMENTS

The article is made within the framework of the state assignments of the South Ural Scientific Centre for Mineralogy and Environmental Geology of the UBRAS № AAAA-A19-119101490003-1, and of the Komarov Botanical Institute RAS № 121021600184-6.

REFERENCES

Balonov I.M. 1976. Genus *Synura* Ehr. (Chrysophyta). Biology, ecology, systematics. – Trudy Inst. Biol. Vnutrenn. vod Akad Nauk SSSR. 31 (34): 61–81 (In Russ.).

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

Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2015. The diversity of chrysophycean algae in an arctic zone of river and sea water mixing, Russia. – Am. J. Plant Sci. 6 (15): 2439–2452. https://doi.org/10.4236/ajps.2015.615246

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

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

Kapustin D.A., Gusev E.S. 2015. *Synura korshikovii* sp. nov. (Chrysophyceae, Synurales), a new species from Ukraine. – Phytotaxa. 233 (2): 185–190. http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.233.2.6

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

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

Němcová Y., Nováková S., Řezáčová-Škaloudová M. 2008. *Synura obesa* sp. nov. (Synurophyceae) and other silica-scaled chrysophytes from Abisko (Swedish Lapland). – Nova Hedwigia. 86 (1–2): 243–254. https://doi.org/10.1127/0029-5035/2008/0086-0243

Safronova T.V. 2011. Species composition of Chrysophyta in the waterbodies of the wetland of international importance "Mshinskaya bog system" (Leningrad region). – Bot. Zhurn. 96 (8): 1037–1052 (In Russ.).

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

Safronova T.V. 2014. Seasonal changes of taxonomic composition Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the ponds of the Botanical Garden of the Komarov Botanical institute (St. Petersburg). – Bot. Zhurn. 99 (4): 443–458 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S1234567814040053

Safronova T.V., Voloshko L.N. 2013. Silica-scaled chrysophytes in the waterbodies of protected areas of the North-West of Russia. – Nova Hedwigia Beih. 142: 97–115.

Siver P.A., Lott A.M. 2004. Further observations on the scaled Chrysophycean and Synurophycean flora of the Ocala National Forest, Florida, U.S.A. – Nord. J. Bot. 24 (2): 211–233. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2004.tb00835.x

Siver P.A., Wujek D.E. 1993. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida: IV. The flora of Lower

Lake Myakka and Lake Tarpon. – Florida Sci., Biol. Sci. 56 (2): 109–117.

Siver P.A., Wujek D.E. 1999. Scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Florida, U.S.A.: VI. Observations on the flora from water bodies in the Ocala National Forest. – Nova Hedwigia. 68 (1–2): 75–92. https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/68/1999/75

Škaloud P., Kristiansen J., Škaloudová M. 2013. Developments in the taxonomy of silica-scaled chrysophytes – from morphological and ultrastructural to molecular approaches. – Nord. J. Bot. 31 (4): 385–402. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00119.x

Škaloud P., Kynčlová A., Benada O., Kofroňová O., Škaloudová M. 2012. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species. – Phycologia. 51 (3): 303–329. https://doi.org/10.2216/11-20.1

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

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

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

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

Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2019. Taxonomic structure and ecology of phytoplakton in small forest lakes in the zone of technogenesis of sulfide deposite (South Urals). – Inland Water Biol. 12 (4): 393–400. https://doi.org/10.1134/S1995082919040151

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

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

Voloshko L.N. 2017. Chrysophycean algae in water bodies of the Northern Russia. St. Petersburg. 380 p. (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1113–1122

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

ДОПОЛНЕНИЯ К ЛИХЕНОФЛОРЕ МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА “КУЛИКОВО ПОЛЕ” (ТУЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Е. Э. Мучник

Институт лесоведения РАН

ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030, Россия

e-mail: emuchnik@outlook.com

Поступила в редакцию 12.05.2021 г.
После доработки 17.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Список лихенофлоры музея-заповедника “Куликово поле”, расположенного в Тульской области, дополнен 48 таксонами, среди которых 2 вида – *Micarea soralifera* и *Toniniopsis separabilis* впервые указываются для Центральной России. Новыми для Тульской области являются 19 видов и одна разновидность: *Arthonia dispersa*, *A. patellulata*, *Bagliettoa calciseda*, *Biatora globulosa*, *Buellia griseovirens*, *Chaenotheca stemonea*, *Fuscidea pusilla*, *Hypogymnia farinacea*, *Lecanora populicola*, *Lecidella flavosorediata*, *Melanelixia glabra*, *Mycobilimbia epixanthoides*, *Mycomicrothelia confusa*, *Phaeophyscia orbicularis* var. *hueiana*, *Placopyrenium fuscellum*, *Polycauliona candelaria*, *Ramalina europaea*, *Stereocaulon condensatum*, *Verrucaria nigroumbrina*, *V. rupestris*. Впервые выявлены в музее-заповеднике 26 видов: *Arthonia mediella*, *Caloplaca lactea*, *Chaenotheca trichialis*, *Cladonia cariosa*, *C. digitata*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *Graphis scripta*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecania fuscella*, *Lecanora allophana*, *L. flotoviana*, *L. varia*, *Lecidella euphorea*, *Lepraria elobata*, *L. finkii*, *L. incana*, *Melanelixia subargentifera*, *Myriolecis persimilis*, *Naetrocymbe punctiformis*, *Naevia punctiformis*, *Parmelina tiliacea*, *Phlyctis argena*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, *Xanthocarpia crenulatella*. Указаны точные местонахождения на территории музея-заповедника *Cladonia cariosa*, *C. digitata*, *Melanelixia subargentifera* и *Parmelina tiliacea*, занесенных в Красную книгу Тульской области. В перечень охраняемых в регионе видов рекомендовано включить *Melanelixia glabra*.

Ключевые слова: лишайники, особо охраняемые природные территории, редкие виды, Красная книга Тульской области, лесостепная зона, Центральная Россия

DOI: 10.31857/S0006813621110065

Государственный военно-исторический и природный музей-заповедник “Куликово поле” общей площадью 7556 га расположен в Кимовском, Куркинском и Богородицком районах Тульской обл. В его состав входят поле Куликовской битвы 1380 г., 9 особо охраняемых природных территорий, музейно-мемориальные комплексы в с. Монастырщино и на Красном холме, а также археологические и исторические памятники (Prikaz..., 2014).

Территория музея-заповедника находится в центральной части Русской равнины, Придонском известняково-карстовом районе северной лесостепи, бассейне Верхнего Дона, на Тульском возвышенном карбоновом плато со сложным расчлененным рельефом. Наиболее древние отложения – светлоокрашенные известняки озерной толщи турнейского яруса нижнего карбона – вскрываются в уступах надпойменных террас и в руслах рек Дона, Непрядвы, Мокрой Таболы. Климат умеренно-континентальный, средняя температура июля составляет +18°C, средняя температура января -10°C; среднегодовое количество осадков около 600–750 мм/год, из них до 70% выпадает летом (Glasko et al., 2005). Согласно ботанико-географическому районированию, юго-восток Тульской обл. лежит в пределах Среднерусской (Верхнедонской) подпровинции Восточноевропейской лесостепной провинции Евразиатской степной области; зональной растительностью являются широколиственные леса и луговые степи (Isachenko, Lavrenko, 1980).

Лихенологические исследования в музее-заповеднике “Куликово поле” с 2003 г. проводились А.В. Гудовичевой (Gudovecheva, 2003b, 2011; Gudovicheva, Himelbrant, 2015), в результате чего общий список лихенофлоры территории составил 93 вида. Для Тульской обл. к началу наших исследований были известны 284 вида лишайников и близких к ним нелихенизированных и лихенофильных грибов (Gudovecheva, 2001, 2003a, 2004, 2006; Krasnaya..., 2007; Gudovicheva, Himelbrant, 2012, 2013; Zhurbenko, Gudovicheva, 2013; Gudovicheva et al., 2015; IS “L”).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лихенологические материалы (около 440 образцов) собраны в течение двух однодневных экскурсий в июле 2014 г. и в период с 23 по 26 июня 2020 г. Обследованы несколько участков музея-заповедника “Куликово поле”: памятники природы “Степной Дубик” (включая урочища Скупое и Полугарь), “Татинки”, “Водяное поле” (Куркинский р-н), “Монастырщино”, “Березовка”, мемориальный лес “Зеленая дубрава”, урочище Исаковский лес (Кимовский р-н). Пункты сбора (рис. 1) с координатами, полученными с помощью навигатора Garmin Etrex Vista HCx в системе WGS84, и краткой характеристикой местообитаний представлены в табл. 1.

Сбор материалов осуществлялся маршрутным методом, камеральная обработка проведена на базе Института лесоведения РАН с применением общепринятых лихенологических методик (Stepanchikova, Gagarina, 2014) и тонкослойной хроматографии (TLC). Некоторые образцы были определены к.б.н. А.Г. Цуриковым (Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Республика Беларусь), Dr. M. Kukwa (Gdansk University) и Dr. Jurga Motiejūnaitė (Institute of Botany, Nature Research Centre, Vilnius). Идентифицированные образцы переданы в гербарий Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА).

Номера пунктов сбора в приведенном ниже аннотированном списке соответствуют таковым в табл. 1, номенклатура лишайников и близким к ним грибов дана согласно сводке (Westberg et al., 2021), для сосудистых растений использован обновляемый интернет-ресурс – WFO (2021); для видов, образцы которых были определены с помощью TLC, приводится состав выявленных вторичных метаболитов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Аннотированный список, приведенный ниже, включает 45 видов и 1 разновидность лишайников, а также 2 вида близких к ним сапротрофных грибов (в тексте отмечены звездочкой), новых для территории музея-заповедника. Два вида, новых для территории Центральной России (понимаемой в пределах Центрального Федерального округа), отмечены “!”. 19 видов и одна разновидность являются новыми для Тульской области.

Arthonia dispersa (Schrad.) Nyl. – 13, на коре молодого *Acer platanoides* L.

A. patellulata Nyl. – 13, на ветвях валежного *Populus alba* L.

Bagliettoa calciseda (DC) Gueidan et Cl. Roux – 4, 8, на известняке.

Biatora globulosa (Flörke) Fr. – 11, 14, 15, на коре *Quercus robur* L., *Tilia cordata* L.

Buellia griseovirens (Turner et Borrer ex Sm.) Almb. – 1, на коре *Quercus robur.*

Chaenotheca stemonea (Ach.) Müll. Arg. – 14, на коре *Picea* sp.

Fuscidea pusilla Tønsberg – 7, на коре *Quercus robur*, TLC: диварикатовая кислота.

Hypogymnia farinacea Zopf – 6, 7, на коре *Quercus robur.*

Lecanora populicola (DC.) Duby – 6, 13, на ветвях валежных *Populus tremula* L., *P. alba*.

Lecidella flavosorediata (Vězda) Hertel et Leuckert – 7, на коре *Quercus robur*, TLC: артотелин, гранулозин.

Melanelixia glabra (Schaer.) O. Blanco et al. – 3, на коре *Quercus robur*. Данный вид ошибочно приводился для области в работе А.В. Гудовичевой (Gudovicheva, 2003a) как *Melanelia glabra* (Schaer.) Essl. со ссылкой на сводку А.А. Еленкина (Elenkin,1906–1911). Однако, из этой сводки следует (стр. 155–156), что А.А. Еленкин собирал в Тульской обл. не типичную форму вида, имевшего тогда название *Parmelia glabra* (Nyl.) Wain., а разновидность *P. glabra* var. *conspurcata* (Schaer.) Wain, которая, в свою очередь синонимизирована с *Parmelia subargentifera* Nyl. Последний же рассматривается в настоящее время как отдельный вид – *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al. Таким образом, *M. glabra* – новый для Тульской обл. и довольно редкий в Центральной России вид, приуроченный, в основном, к нагорным и склоновым широколиственным лесам лесостепной зоны, занесен в Красные книги Воронежской (Krasnaya ..., 2018) и Курской (Krasnaya ..., 2017) областей с категорией 2 (сокращающийся в численности). Рекомендуется занесение *M. glabra* и в следующее издание Красной книги Тульской области, однако с категорией 4 (недостаточно данных), поскольку требуются дополнительные исследования распространения и численности вида в области.

!*Micarea soralifera* Guzow-Krzem. et al. – 14, на древесине валежа. TLC: микареевая кислота, определение M. Kukwa. Для европейской части недавно отмечен в Нижегородской обл. (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021). Наши образцы, в отличие от таковых из Керженского заповедника, стерильны, соредиозны, соредии зеленые, с Sedifolia-grey пигментом.

Mycobilimbia epixanthoides (Nyl.) Vitik. et al. – 14, на коре *Acer platanoides* со мхами. TLC: нет лишайниковых кислот.

**Mycomicrothelia confusa* D. Hawksw. – 2, на коре молодой *Sorbus aucuparia* Poir.

Phaeophyscia orbicularis (Neck.) Moberg var. *hueiana* (Harm.) Clauzade et Cl. Roux –11, на ветвях кроны валежного *Fraxinus excelsior* L. Интересная разновидность с оранжевым пигментом (скирином)

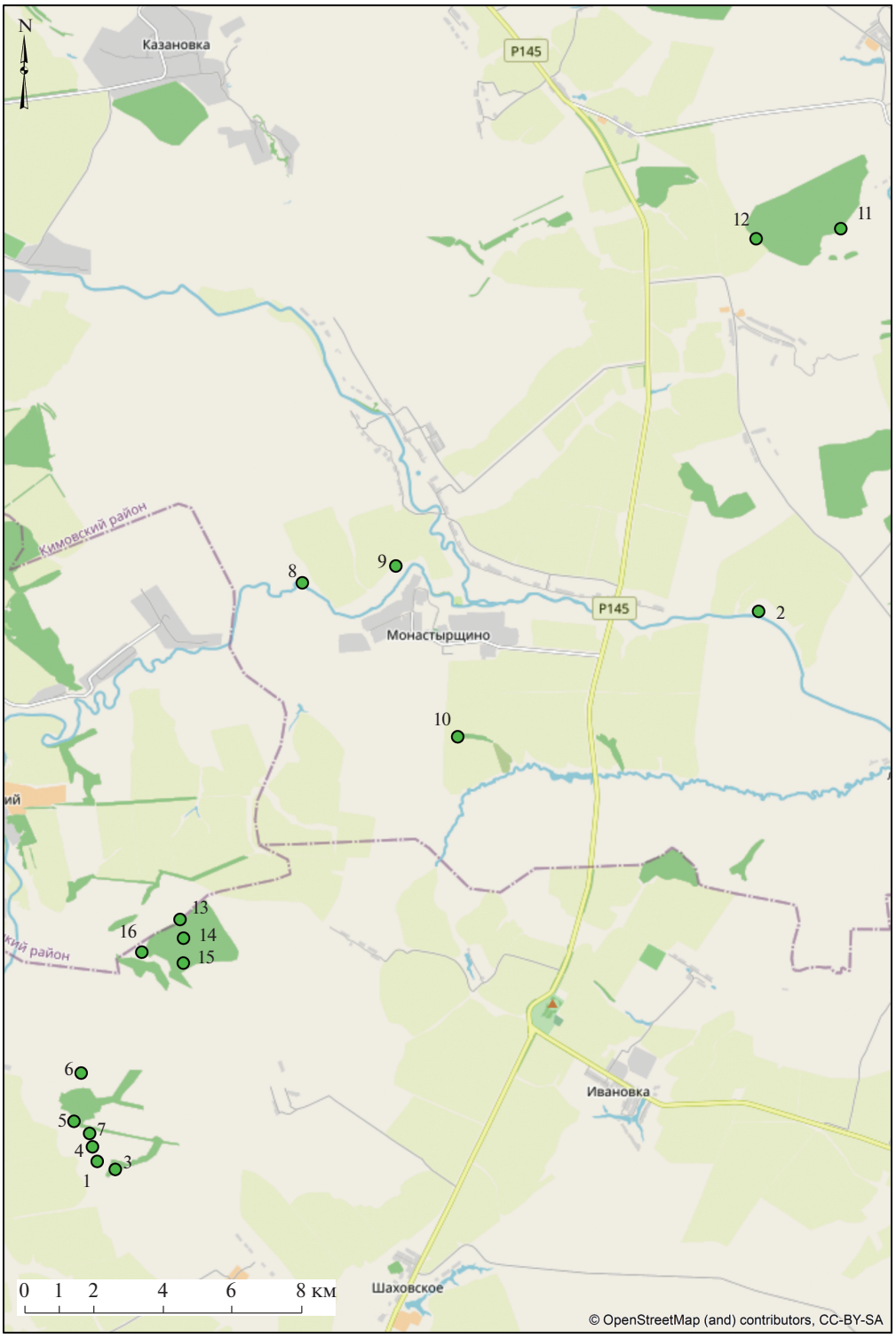


Рис. 1. Пункты сбора лихенологических материалов в музее-заповеднике “Куликово поле”. Номера пунктов соответствуют таковым в табл. 1.
Fig. 1. Localities of lichen sampling in the “Kulikovo Pole” Museum-Reserve. The numbers of the collecting points correspond to those in Table 1.
Казановка – Kazanovka
Монастырщино – Monastyrshchino
Ивановка – Ivanovka
Шаховское – Shakhovskoye
Кимовский район – Kimovskiy district
км – kilometers

Таблица 1. Пункты сбора лихенологических материалов в музее-заповеднике “Куликово поле”
Table 1. Localities of lichen sampling in the “Kulikovo Pole” Museum-Reserve

№ пункта Locality number	Координаты Coordinates	Участок музея-заповедника Part of the Museum-Reserve	Местообитание Habitat	Дата сбора Collection date
1	53°35'5.6" N 38°33'14.5" E	Памятник природы “Степной Дубик” “Stepnoy Dubik” Monument of Nature	Опушка дубовых посадок и край степного склона с выходами известняка Fringe of oak plantation and edge of steppe slope with limestone outcrops	08.06.2014
2	53°40'11.3" N 38°43'34.3" E	Памятник природы Татинки “Tatinki” Monument of Nature	Опушка лиственных посадок и край степного склона с выходами известняка Fringe of deciduous tree plantations and the edge of steppe slope with limestone outcrops	09.06.2014
3	53°35'4.6" N 38°33'25.5" E	Памятник природы “Степной Дубик” “Stepnoy Dubik” Monument of Nature	Дубовые посадки на плато Oak plantations on the plateau	23.07.2020
4	53°35'13.7" N 38°33'10" E	Там же Same place	Степной склон с выходами известняка Steppe slope with limestone outcrops	23.07.2020
5	53°35'27.9" N 38°32'52.7" E	Там же Same place	Верхняя часть степного склона Upper part of the steppe slope	23.07.2020
6	53°35'54.8" N 38°32'59.4" E	Там же, урочище “Скупое” Same place, “Skupoye” tract	Дубовые посадки на плато Oak plantations on the plateau	23.07.2020
7	53°35'17.7" N 38°33'8.9" E	Там же, урочище “Полугарь” Same place, “Polugar” tract	Дубовые посадки на плато Oak plantations on the plateau	23.07.2020
8	53°40'27.2" N 38°36'26.7" E	Памятник природы “Березовка” “Beryozovka” Monument of Nature	Степной склон с выходами известняка Steppe slope with limestone outcrops	24.07.2020
9	53°40'36.5" N 38°37'54.3" E	Памятник природы “Монастырщино” “Monastyrshchino” Monument of Nature	Степной склон с мелкими щебнями известняка Steppe slope with fine crushed limestone	24.07.2020
10	53°39'1.7" N 38°38'52.4" E	Мемориальный лес “Зеленая дубрава” “Zelenaya Dubrava” Memorial forest	Березняк Birch forest	24.07.2020
11	53°43'43.6" N 38°44'51.5" E	Урочище “Исаковский лес”, восточная часть “Isakovsky Forest” tract, eastern part	Широколиственный лес Broadleaved forest	25.07.2020
12	53°43'38" N 38°43'32" E	Там же, юго-западная опушка Same place, southwestern edge	Ряд старых дубов вдоль канавы Row of old oaks along a ditch	25.07.2020
13	53°37'20.1" N 38°34'32.2" E	Памятник природы “Водяное поле” “Vodyanoye Pole” Monument of Nature	Средневозрастный широколиственный лес Medium-aged broadleaved forest	26.07.2020
14	53°37'9.7" N 38°34'35.4" E	Там же Same place	Средневозрастный смешанный лес Medium-aged mixed forest	26.07.2020
15	53°36'55.9" N 38°34'35.1" E	Там же Same place	Старовозрастный смешанный лес Old mixed forest	26.07.2020
16	53°37'9.7" N 38°34'35.4" E	Там же Same place	Степной склон с мелкими щебнями известняка Steppe slope with fine crushed limestone	26.07.2020

в соралиях и сердцевине под ними, встречается гораздо реже типовой формы (Urbanavichus, 2008).

Placopyrenium fuscellum (Turner) Gueidan et Cl. Roux – 2, 4, на известняке.

Polycauliona candelaria (L.) Frödén et al. – 10, на коре старой *Betula pendula* Roth.

Ramalina europaea Gasparyan et al. – 3, 7, 14, на коре *Quercus robur*, *Tilia cordata*. Согласно нашим исследованиям (Muchnik, 2019), данный вид – один из самых распространенных видов р. *Ramalina* в Центральной России. Сравнительно недавно (Gasparyan et al., 2017) по совокупности морфологических и генетических признаков выделен из группы *Ramalina pollinaria*, в связи с чем все гербарные материалы *R. pollinaria* (Westr.) Ach., ранее собранные на территории Тульской обл. (в том числе, и в музее-заповеднике “Куликово поле”), нуждаются в ревизии для выяснения действительного распространения видов этой группы.

Stereocaulon condensatum Hoffm. – 12, на глинистой почве у основания старого дуба на опушке. Определение J. Motiejūnaitė, в методике этой фамилии нет. Редкий в Центральной России вид, отмечены немногочисленные местонахождения в Тверской (Notov et al., 2011), Калужской (Semenishchenkov et al., 2018) и Брянской (Muchnik, 2020) областях.

!*Toniniopsis separabilis* (Nyl.) Gerasimova et A. Beck nov. – 14, на коре старой *Tilia cordata*. Согласно современным исследованиям (Gerasimova et al., 2021), образцы, ранее определенные как *Toniniopsis subincompta* (Nyl.) Kistenich et al. (или *Bacidia subincompta* (Nyl.) Arnold), могут относиться к двум разным видам: *T. separabilis* и *T. dissimilis* Gerasimova et A. Beck. Поскольку *T. subincompta* (часто приводимый как *Bacidia subincompta*), отмечен для всех областей Центральной России (за исключением Ивановской), необходима ревизия имеющихся образцов для уточнения видовой принадлежности. Например, образцы, собранные в 2020 г. в национальном парке Смоленское Поозерье (коллекторы Е.В. Тихонова, М.В. Семенцова, МНА) также соответствуют описанию *T. separabilis*. Ранее для этой территории и некоторых усадебных парков Смоленской обл. приводился *T. subincompta* (Byazrov, 1969; Zhdanov, 2007; Gagarina et al., 2020).

Verrucaria nigroumbrina (A. Massal.) Servít – 1, 2, 9, на известняке. По-видимому, достаточно распространенный по выходам известняков в Центральной России вид, ранее приводился нами для Рязанской (Muchnik, Sliwa, 2013) и Орловской (Muchnik, 2016) областей.

V. rupestris Schrad. – 16, на известняке. Вид длительное время считался синонимом *V. muralis* Ach., однако его самостоятельность доказана молекулярно-генетическими исследованиями (Gueidan et al., 2007, 2009). Ранее Е.Г. Копачевская (Kopachevskaya, 1977) указывала *V. rupestris* для европейского сектора Арктики, Карелии, Ленинградской обл., Прибалтики, Белоруссии и Украины. Для уточнения распространения этого вида в Центральной России необходима ревизия имеющихся гербарных образцов, определенных как *V. muralis*. При ревизии гербария заповедника “Галичья Гора”, Липецкая обл. (VU) выявлен образец, собранный нами в 2002 г. на крупном щебне известняка в пределах заповедного участка “Быкова шея” (Краснинский р-н) – его следует отнести к *V. rupestris*.

Впервые обнаружены на территории музея-заповедника “Куликово поле” 26 видов, довольно широко распространенных в Центральной России и указанных ранее для других районов Тульской обл. К ним относятся *Arthonia mediella* Nyl., *Caloplaca lactea* (A. Massal.) Zahlbr., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th.Fr., *Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng., *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. furcata* (Huds) Schrad., *C. macilenta* Hoffm., *Graphis scripta* (L.) Ach., *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Hav., *Lecania fuscella* (Schaer.) Körb., *Lecanora allophana* Nyl., *L. flotoviana* Spreng., *L. varia* (Hoffm.) Ach., *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Lepraria elobata* Tønsberg, *L. finkii* (B. de Lesd.) R.C. Harris, *L. incana* (L.) Ach., *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco et al., *Myriolecis persimilis* (Th. Fr.) Śliwa et al., **Naetrocymbe punctiformis* (Pers.) R. C. Harris, *Naevia punctiformis* (Ach.) A. Massal., *Parmelina tiliacea* (Hoffm.) Hale, *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot., *Verrucaria muralis* Ach., *V. nigrescens* Pers., *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén et al.

Из приведенного списка представляют интерес находки на территории музея-заповедника охраняемых в регионе видов (Prikaz..., 2020):

Cladonia cariosa (Ach.) Spreng. Категория 3. – 1, на карбонатной почве по бровке степного склона.

C. digitata (L.) Hoffm. Категория 3. – 1, на коре *Betula pendula* у основания; 3, на коре *Quercus robur* у основания; 5 и 11, на гниющей древесине пня со мхами; 14, на коре *Betula pendula* у основания; 15, на коре и мхах у основания *Populus tremula*.

Melanelixia subargentifera (Nyl.) O. Blanco et al. Категория 2. – 3 и 7, на коре *Quercus robur*; 15, на коре *Populus tremula*.

Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale Категория 2. – 7, на коре *Quercus robur*.

Дополнительно выявлены новые для территории музея-заповедника местонахождения еще двух охраняемых видов:

Arthonia helvola (Nyl.) Nyl. Категория 2. – 11, на коре *Acer* sp. Ранее указывался для памятника природы ур. Рыхотка (Gudovicheva, Himelbrant, 2015).

Evernia mesomorpha Nyl. Категория 3. – 3, на коре *Quercus robur*. Ранее приводился для памятника природы ур. Водяное поле (Gudovicheva, Himelbrant, 2015).

Нашими сборами 2014 г. подтверждено указание (Gudovicheva, 2003b) местонахождения охраняемого в регионе *Cladonia subrangiformis* Sandst. в пределах памятника природы урочище Средний Дубик, однако в 2020 г. на той же территории этот вид нами уже не был найден. Отметим, что еще два охраняемых вида приводились для того же памятника природы: *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant. и *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. (Gudovicheva, Himelbrant, 2015), но при исследованиях в 2020 г. они не были обнаружены. Возможно, все упомянутые виды, выявленные ранее на карбонатной почве, растительных остатках и мхах по известнякам на степных склонах урочища, сократили свои местообитания из-за довольно сильного зарастания склонов высокотравьем, наблюдаемого в последние несколько лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на территории Музея-заповедника на сегодняшний день известны 138 видов, 2 разновидности лишайников и 2 вида близких к ним сапротрофных грибов. Это составляет 45.9% от общего списка лихенофлоры Тульской обл., в настоящее время включающего, с учетом всех опубликованных ранее данных, 305 видов (в том числе 284 вида лишайников, 7 видов близких к ним сапротрофных и 12 видов лихенофильных грибов).

Впервые на территории музея-заповедника выявлены местонахождения четырех охраняемых в Тульской обл. видов лишайников: *Cladonia cariosa, C. digitata, Melanelixia subargentifera* и *Parmelina tiliacea*. Всего в природных сообществах музея-заповедника за все время лихенологических исследований выявлены 9 охраняемых в Тульской обл. видов лишайников. Редкий в Центральной России *Melanelixia glabra* рекомендуется включить в перечень охраняемых в регионе видов, с категорией 4 (недостаточно данных).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность администрации государственного музея-заповедника “Куликово поле”, в особенности О.В. Буровой за помощь в организации и содействие исследованиям, а также И.В. Розовой за картографические материалы, Е.М. Волковой (Тульский государственный университет) за участие в полевых выездах, А.Г. Цурикову (Гомельский государственный университет им. Франциска Скорины, Беларусь) за проведение анализов вторичных метаболитов; Dr. Martin Kukwa (Gdansk University) за определение образца *Micarea soralifera*; Dr. Jurga Motiejūnaitė (Institute of Botany, Nature Research Centre, Vilnius) за определение образца *Stereocaulon condensatum*.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А19-119053090075-4 при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ 19-44-710001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Biazrov] Бязров Л.Г. 1969. Синузии эпифитных лишайников некоторых типов лесных биогеоценозов Смоленской области. – Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 74 (6): 115–124.

[Elenkin] Еленкин А.А. 1906–1911. Флора лишайниковъ Средней Россіи. Ч. 1–4. Юрьев. 682 с.

Gagarina L.V., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Stepanchikova I.S., Yatsyna A.P., Kataeva O.A., Notov A.A., Zhurbenko M.P. 2020. Lichens of the former manors in the Smolensk Region of Russia. – Новости сист. низш. раст. 54 (1): 93–116. https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.93

Gasparyan A., Sipman H.J.M., Lücking R. 2017. *Ramalina europaea* and *R. labiosorediata*, two new species of the *R. pollinaria* group (Ascomycota: Ramalinaceae), and new typifications for *Lichen pollinarius* and *L. squarrosus*. – The Lichenologist. 49(4): 301–319. https://doi.org/10.1017/S0024282917000226

Gerasimova Yu.V., Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P., Beck A. Morphological and phylogenetic analyses of *Toniniopsis subincompta* s. lat. (Ramalinaceae, Lecanorales) in Eurasia. – The Lichenologist. 53: 171–183. https://doi.org/10.1017/S0024282921000013

[Glasko et al.] Гласко М.П., Гольева А.А., Сычева С.А., Бурова О.В. 2005. Ландшафты Донского побоища: возвращение утраченного. – В кн.: Куликово поле и Донское побоище 1380 года. Тр. ГИМ. Вып. 150. М. С. 227–256.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2001. Материалы к лихенофлоре музея-заповедника “Ясная Поляна”. – В кн.: Биологическое разнообразие Тульского края на рубеже веков. Вып. 1. Тула. С. 3–6.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2003a. К вопросу об изучении лишайников Калужской и Тульской областей. – В кн.: Вопросы археологии, истории, культуры и природы Верхнего Поочья: Матер. X региональной науч. конф. Калуга. С. 656–662.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2003b. Материалы по лихенофлоре территории государственного военно-исторического и природного музея-заповедника “Куликово поле”. – В кн.: Куликово поле: Природа. Археология. Музейное дело. Тула. С. 71–77.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2004. Первые сведения о лихенизированных и калициоидных грибах Белевского района Тульской области. – В кн.: Белевские чтения. Вып. 4. М. С. 205–210.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2006. Новые для Среднерусской возвышенности виды лишайников. – Бот. журн. 91 (7): 1110–1114.

[Gudovicheva] Гудовичева А.В. 2011. Лишайники лесостепной части Тульской области. – В кн.: Проблемы изучения и восстановления ландшафтов лесостепной зоны. Вып. 2. Тула. С. 59–77.

[Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2012. Дополнение к лихенофлоре севера Среднерусской возвышенности. – Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 25 (3): 150–164.

[Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2013. Результаты лихенофлористических исследований в засечных лесах свидетельствуют о необходимости создания Национального парка “Тульские засеки”. – В кн.: Тульские засеки: история, современность, будущее: Матер. науч.-практ. семинара (31 окт.–1 нояб. 2013 г.). Тула. С. 55–60.

[Gudovicheva, Himelbrant] Гудовичева А.В., Гимельбрант Д.Е. 2015. Лишайники ландшафтов Государственного музея-заповедника “Куликово поле”. Видовое разнообразие и экологическая структура лихенофлоры. – В кн.: Музей-заповедник: экология и культура: Матер. VI Междунар. науч.-практ. конф. (станица Вешенская, 4–6 сентября 2015 года). Ростов-на-Дону. С. 152–160.

[Gudovicheva et al.] Гудовичева А.В., Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Журбенко М.П. 2015. Новые для Калужской и Тульской областей виды лишайников, сапротрофных и лихенофильных грибов. – Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 1: 156–179.

Gueidan C., Roux C., Lutzoni F. 2007. Using a multigene phylogenetic analysis to assess generic delineation and character evolution in Verrucariaceae (Verrucariales, Ascomycota). – Mycol. Res. 111(10): 1147–1168. https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.010

Gueidan C., Savić S., Thüs H., Roux C., Keller C., Tibell L., Prieto M., Heiðmarsson S., Breuss O., Orange A., Fröberg L., Amtoft W.A., Navarro-Rosinés P., Krzewicka B., Pykälä J., Martin G., Lutzoni F. 2009. Generic classification of the Verrucariaceae (Ascomycota) based on molecular and morphological evidence: recent progress and remaining challenges. – Taxon. 58 (1): 184–208.

[Isachenko, Lavrenko] Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. 1980. Ботанико-географическое районирование. – В кн.: Растительность европейской части СССР. Л. С. 10–20.

[IS “L”] ИС “L” https://isling.org/lichens (дата обращения: 20.04.2021).

[Kopachevskaya] Копачевская Е.Г. 1977. Сем. Verrucariaceae. – В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 4. Веррукариевые – Пилокарповые. Л. С. 7–52.

[Krasnaya...] Красная книга Воронежской области. Т. 1: Растения. Лишайники. Грибы. 2018. Воронеж. 416 с.

[Krasnaya...] Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. 2017. Калининград; Курск. 380 с.

[Krasnaya...] Красная книга: Особо охраняемые природные территории Тульской области. Тула. 2007. 316 с.

[Muchnik] Мучник Е.Э. 2016. Конспект лихенобиоты Орловской области (Центральная Россия). – Фиторазнообразие Восточной Европы. 3: 6–28.

[Muchnik] Мучник Е.Э. 2019. Новые и редкие лихенологические находки в Теллермановском опытном лесничестве (Воронежская область). – Лесной вестник. 23 (5): 38–45. https://doi.org/10.18698/2542-1468-2019-5-38-45

[Muchnik] Мучник Е.Э. 2020. Дополнения к лихенобиоте Брянской области (Россия). – Новости сист. низших раст. 54 (2): 441–451. https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.441

Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. – Herzogia. 26 (1): 117–121. https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.91

[Notov et al.] Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Урбанавичюс Г.П. 2011. Аннотированный список лихенофлоры Тверской области. Тверь. 124 с.

[Prikaz...] Приказ Министерства культуры России от 21.08.2014 N 1462 (ред. от 08.12.2015) “Об утверждении характера использования, ограничений и требований к хозяйственной деятельности, проектированию и строительству территории объекта культурного наследия федерального значения – достопримечательное место “Куликово поле и памятники на нем”, расположенного в Богородицком, Кимовском и Куркинском районах Тульской области” (Зарегистрировано в Минюсте России 09.10.2014 N 34277). https://culture.gov.ru/documents/ob_utverzhdenii_kharaktera_ispol358761/ (дата обращения: 05.05.2021).

[Prikaz...] Приказ Министерства природных ресурсов Тульской области №193-о от 21 апреля 2020 г. Об утверждении списка объектов растительного мира, занесенных в Красную книгу Тульской области. http://docs.cntd.ru/document/570784311 (дата обращения: 25.04.2021).

[Semenishchenkov et al.] Семенищенков Ю.А., Телеганова В.В., Мучник Е.Э., Купреев В.Э. 2018. Псаммофитные травяные сообщества с восстановлением сосны в Национальном парке “Угра”: синтаксономия и особенности флоры. – В кн.: Природа и история Поугорья. Вып. 9. М. С. 39–45.

[Stepanchikova, Gagarina] Степанчикова И.С., Гагарина Л.В. 2014. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций. – В кн.: Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб. С. 204–219.

[Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2021. Дополнения к лихенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской области. – Новости сист. низших раст. 55 (1): 195–213. https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.195

[Urbanavichus] Урбанавичюс Г.П. 2008. *Phaeophyscia*. – В кн.: Определитель лишайников России. Вып. 10. Agyriaceae – Tricholomataceae. СПб. С. 222–253.

Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.

WFO (2021): World Flora Online. Published on the Internet; http://www.worldfloraonline.org. (Accessed: 05 May 2021)

[Zhdanov] Жданов И.С. 2007. К флоре лишайников национального парка "Смоленское Поозерье". – В кн.: Историко-культурное наследие и природное разнообразие: опыт деятельности охраняемых территорий. Матер. юбил. науч.-практ. конф. посвящ. 15-летию нац. парка "Смоленское Поозерье" (Смоленск, 8–10 июня 2007). Смоленск. С. 59–62.

[Zhurbenko, Gudovicheva] Журбенко М.П., Гудовичева А.В. 2013. *Zwackhiomyces echinulatus* и другие виды лихенофильных грибов из Тульской области России. – Микология и фитопатология. 47 (1): 19–20.

ADDITIONS TO THE LICHEN FLORA OF THE "KULIKOVO POLE" MUSEUM-RESERVE (TULA REGION)

E. E. Muchnik

Institute of Forest Science of RAS
Sovetskaya Str., 21, Uspenskoe Village, Odintsovo Distr., Moscow Region, 143030, Russia
e-mail: emuchnik@outlook.com

The list of the lichen flora of the "Kulikovo Pole" Museum-Reserve is supplemented with 48 taxa, including 2 species new to the Central Russia: *Micarea soralifera* and *Toniniopsis separabilis*; 19 species and 1 variety are new to the Tula Region: *Arthonia dispersa*, *A. patellulata*, *Bagliettoa calciseda*, *Biatora globulosa*, *Buellia griseovirens*, *Chaenotheca stemonea*, *Fuscidea pusilla*, *Hypogymnia farinacea*, *Lecanora populicola*, *Lecidella flavosorediata*, *Melanelixia glabra*, *Mycobilimbia epixanthoides*, *Mycomicrothelia confusa*, *Phaeophyscia orbicularis* var. *hueiana*, *Placopyrenium fuscellum*, *Polycauliona candelaria*, *Ramalina europaea*, *Stereocaulon condensatum*, *Verrucaria nigroumbrina*, and *V. rupestris.* Found for the first time in the Museum-Reserve are 26 species: *Arthonia mediella*, *Caloplaca lactea*, *Chaenotheca trichialis*, *Cladonia cariosa*, *C. digitata*, *C. furcata*, *C. macilenta*, *Graphis scripta*, *Hypogymnia tubulosa*, *Lecania fuscella*, *Lecanora allophana*, *L. flotoviana*, *L. varia*, *Lecidella euphorea*, *Lepraria elobata*, *L. finkii*, *L. incana*, *Melanelixia subargentifera*, *Myriolecis persimilis*, *Naetrocymbe punctiformis*, *Naevia punctiformis*, *Parmelina tiliacea*, *Phlyctis argena*, *Verrucaria muralis*, *V. nigrescens*, and *Xanthocarpia crenulatella* are. The exact locations of *Cladonia cariosa*, *C. digitata*, *Melanelixia subargentifera* and *Parmelina tiliacea*, which are listed in the Red Data Book of the Tula Region, are specified. *Melanelixia glabra* is recommended to the regional list of protected species.

Keywords: lichens, specially protected nature territories, rare species, Red Data Book of Tula Region, forest-steppe zone, Central Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is grateful to the administration of the "Kulikovo Pole" State Museum-Reserve, especially to O.V. Burova for her help in organizing and facilitating the research, and to I.V. Rosova for cartographic materials. Our heartfelt thanks to Dr. E.M. Volkova (Tula State University) for her participation in field trips. Special thanks to A.G. Tsurikov (Franzisk Skorina Gomel State University, Belarus) for performing analyses of secondary metabolites; Dr. Martin Kukwa (Gdansk University) for identification of *Micarea soralifera* and Dr. Jurga Motiejūnaitė (Institute of Botany, Nature Research Centre, Vilnius) for identification of *Stereocaulon condensatum*.

REFERENCES

Biazrov L.G. 1969. The epiphytic lichens sinusies of some types of forest biogeocenoses of the Smolensk region. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 74 (6): 115–124 (In Russ.).

Elenkin A.A. 1906–1911. Flora lishainikov Sredney Rossii. Ch. 1–4 [The Lichen Flora of Central Russia]. Parts 1–4. Yuriev. 682 p. (In Russ.).

Gagarina L.V., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Stepanchikova I.S., Yatsyna A.P., Kataeva O.A., Notov A.A., Zhurbenko M.P. 2020. Lichens of the former manors in the Smolensk Region of Russia. – Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 54 (1): 93–116. https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.1.93

Gasparyan A., Sipman H.J.M., Lücking R. 2017. *Ramalina europaea* and *R. labiosorediata*, two new species of the *R. pollinaria* group (Ascomycota: Ramalinaceae), and new typifications for *Lichen pollinarius* and *L. squarrosus*. – The Lichenologist. 49 (4): 301–319. http://dx.doi.org/10.1017/S0024282917000226

Gerasimova Yu.V., Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P., Beck A. Morphological and phylogenetic analyses of *Toniniopsis subincompta* s. lat. (Ramalinaceae, Lecanorales) in Eurasia. – The Lichenologist. 53: 171–183. http://dx.doi.org/10.1017/S0024282921000013

Glasko M.P., Goljeva A.A., Sycheva S.A., Burova O.V. 2005. Landshafty Donskogo Poboishcha: vozvrashchenie utrachennogo [Landscapes of the Battle of the Don:

retrieval]. – In: Kulikovo pole i Donskoye poboishche 1380 goda. Tr. GIM. Vyp. 150. Moscow. P. 227–256 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2001. Materialy k likhenoflore muzeya-zapovednika “Yasnaya Polyana” [Materials on the lichen flora of the Yasnaya Polyana museum-reserve]. – In: Biologicheskoe raznoobrazie Tul’skogo kraya na rubezhe vekov. Vol. 1. Tula. P. 3–6 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2003a. K voprosu ob izuchenii lishaynikov Kaluzhskoy i Tul’skoy oblastey [On the study of lichens of the Kaluga and Tula regions]. – In: Voprosy arkheologii, istorii, kul’tury i prirody Verkhnego Pooch’ya: Materialy X regional’noy nauchnoy konferentsii. Kaluga. P. 656–662 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2003b. Materialy po likhenoflore territorii gosudarstvennogo voyenno-istoricheskogo i prirodnogo muzeya-zapovednika “Kulikovo pole” [Materials on the lichen flora of the state military-historical and natural museum-reserve “Kulikovo Pole”]. – In: Kulikovo pole: Priroda. Arkheologiya. Muzeynoe delo. Tula. P. 71–77 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2004. Pervyye svedeniya o likhenizirovannykh i kalitsioidnykh gribakh Belevskogo rayona Tulskoy oblasti [The first data about lichenized and calicioid fungi of the Belevsky district of the Tula region]. – Belevskiye chteniya. 4: 205–210 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2006. Lichen species new to the Mid-Russian uplands. – Bot. Zhurn. 91 (7): 1110–1114 (In Russ.).

Gudovicheva A.V. 2011. Lishayniki lesostepnoy zony Tulskoy oblasti [Lichens of the forest-steppe part of the Tula region]. – Problemy izucheniya i vosstanovleniya landshaftov lesostepnoy zony. 2. Tula. P. 59–77 (In Russ.).

Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2012. Contribution to the lichen flora of northern part of the Mid-Russian upland. – Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology. 25: 150–164 (In Russ.).

Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2013. Rezul’taty likhenofloristicheskikh issledovaniy v zasechnykh lesakh svidetel’stvuyut o neobkhodimosti sozdaniya Natsional’nogo parka “Tul’skie zaseki” [The results of lichen floristic research in the serpentine forests indicate the need for a “Tula Zaseki” National Park]. – In: Tul’skie zaseki: istoriya, sovremennost', budushchee: Materialy nauchno-prakticheskogo seminara (31 okt. – 1 noyab. 2013 g.). Tula. P. 55–60 (In Russ.).

Gudovicheva A.V., Himelbrant D.E. 2015. Lishayniki landshaftov Gosudarstvennogo muzeya-zapovednika “Kulikovo pole”. Vidovoe raznoobrazie i ekologicheskaya struktura likhenoflory [Lichens of landscapes of the State Museum-Reserve “Kulikovo pole”. Species diversity and ecological structure of lichen flora.]. – In: Muzey-zapovednik: ekologiya i kul’tura: Materialy VI Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (stanitsa Vyoshenskaya, 4–6 sentyabrya 2015 goda). Rostov-na-Donu. P. 152–160 (In Russ.).

Gudovicheva A.V., Notov A.A., Himelbrant D.E., Zhurbenko M.P. 2015. Species of lichens and allied fungi new to Kaluga and Tula regions. – Herald of TVGU. Series: Biology and Ecology. 1: 156–179 (In Russ.).

Gueidan C., Roux C., Lutzoni F. 2007. Using a multigene phylogenetic analysis to assess generic delineation and character evolution in Verrucariaceae (Verrucariales, Ascomycota). – Mycological Research. 111 (10): 1147–1168. https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.08.010

Gueidan C., Savić S., Thüs H., Roux C., Keller C., Tibell L., Prieto M., Heiðmarsson S., Breuss O., Orange A., Fröberg L., Amtoft W.A., Navarro-Rosinés P., Krzewicka B., Pykälä J., Martin G., Lutzoni F. 2009. Generic classification of the Verrucariaceae (Ascomycota) based on molecular and morphological evidence: recent progress and remaining challenges. – Taxon. 58 (1): 184–208.

Isachenko T.I., Lavrenko E.M. 1980. Botaniko-geograficheskoe raionirovanie. – Rastitelnost’ evropeiskoy chasti SSSR [Botanico-geografical zoning]. Leningrad. P. 10–20 (In Russ.).

IS “L” https://isling.org/lichens (accessed: 20.04.2021).

Kopachevskaya E.G. 1977. Sem. Verrucariaceae [Verrucariaceae Family]. – In: Handbook of the lichens of the USSR. 4. Verrucariaceae – Pilocarpaceae. Leningrad. P. 7–52 (In Russ.).

Krasnaya kniga Voronezhskoy oblasti. T. 1: Rasteniya. Lishayniki. Griby. [Red Data Book of Voronezh region. Vol. 1. Plants. Lichens. Fungi.]. 2018. Voronezh. 416 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga Kurskoy oblasti: redkie i ischezayushchie vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov. [Red Data Book of Kursk region: rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2017. Kaliningrad; Kursk. 380 p. (In Russ.).

Krasnaya kniga: Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Tul’skoj oblasti [Red Data Book: Specially protected natural territories of Tula region]. 2007. Tula. 316 p. (In Russ.).

Muchnik E.E. Lichen biota of Orel region (central Russia): an annotated checklist. – Phytodiversity of Eastern Europe. 3: 6–28 (In Russ.).

Muchnik E.E. 2019. New and rare lichenological records in Tellerman Experimental Forestry (Voronezh region)]. – Forestry Bulletin. 23 (5): 38–45 (In Russ.). http://dx.doi.org/10.18698/2542-1468-2019-5-38-45

Muchnik E.E. 2020. Contribution to the lichen biota of the Bryansk Region (Russia). – Novosti sistematiki nizshikh rastenii 54 (2): 441–451 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.441

Muchnik E., Sliwa L. 2013. New and noteworthy lichen records from Central European Russia. – Herzogia. 26 (1): 117–121. https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.91

Notov A.A., Himelbrant D.E., Urbanavichus G.P. 2011. The list of lichens and allied fungi of Tver Region. Tver. 124 p. (In Russ.).

Prikaz Ministerstva kul’tury Rossii ot 21.08.2014 N 1462 (red. ot 08.12.2015) “Ob utverzhdenii kharaktera ispol’zovaniya, ogranicheniy i trebovaniy k hozyajstvennoy deyatel’nosti, proektirovaniyu i stroitel’stvu territorii ob’’ekta kul’turnogo naslediya federal’nogo znacheniya – dostoprimechatel’noe mesto “Kulikovo pole i pamyatniki na nem”, raspolozhennogo v Bogorodickom, Kimovskom i Kurkinskom rajonakh Tul’skoj oblasti” (Zaregistrirovano v Minyuste Rossii 09.10.2014 N 34277) [Order of the Ministry of Culture of Russia dated 21.08.2014 N 1462 (revised on

08.12.2015) 'On approval of the nature of use, restrictions and requirements for economic activities, design and construction of the territory of the cultural heritage object of federal significance - the Kulikovo Field and Monuments on it, located in Bogoroditsky, Kimovsky and Kurkinsky districts of Tula region'. (Registered with the Ministry of Justice of Russia on 09.10.2014 N 34277). (In Russ.). https://culture.gov.ru/documents/ob_utverzhdenii_kharaktera_ispol358761/ (accessed: 05.05.2021).

Prikaz Ministerstva prirodnykh resursov Tul'skoy oblasti №193-o ot 21 aprelya 2020 g. Ob utverzhdenii spiska ob''ektov rastitel'nogo mira, zanesennykh v Krasnuyu knigu Tul'skoj oblasti. [Order of the Ministry of Natural Resources of Tula Oblast No. 193 of April 21, 2020. On approval of the list of flora objects included in the Red Book of the Tula Region]. (In Russ.). http://docs.cntd.ru/document/570784311 (accessed on 25.04.2021).

Semenishchenkov Yu.A, Teleganova V.V., Muchnik E.E., Kupreev. V.E. 2018. Psammofitnye travyanye soobshchestva s vosstanovleniem sosny v Natsional'nom parke "Ugra": sintaksonomiya i osobennosti flory [Psammophyte herbaceous pine regeneration communities in Ugra National Park: Syntaxonomy and flora features.]. – In: Priroda i istoriya Pougor'ya. 9. Moscow. P. 39–45 (In Russ.).

Stepanchikova I.S., Gagarina L.V. 2014. Sbor, opredeleniye i khraneniye lihenologicheskikh kollektsiy [Collection, identification and storage of lichen collections]. – In: The Lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods for studying lichens. Moscow; Saint Petersburg. P. 228–229 (In Russ.).

Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kerzhensky Nature Reserve and Nizhny Novgorod Region. – Novosti sistematiki nizshikh rastenii. 55 (1): 195–213 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.195

Urbanavichus G.P. 2008. *Phaeophyscia*. – In: Handbook of the lichens of Russia. 10. Agyriaceae – Tricholomataceae. 2008. Saint Petersburg. P. 222–253 (In Russ.).

Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala. 933 p.

WFO (2021): World Flora Online. Published on the Internet;http://www.worldfloraonline.org. (Accessed: 05 May 2021).

Zhdanov I.S. 2007. K flore lishaynikov natsional'nogo parka "Smolenskoye Poozer'ye" [To the flora of lichens of the Smolensk Lakeland National Park]. – In: Istoriko-kul'turnoye naslediye i prirodnoye raznoobraziye: opyt deyatel'nosti okhranyayemykh territoriy. Mater. yubil. nauch.-prakt. konf. posvyashch. 15-letiyu nats. parka "Smolenskoye Poozer'ye" (Smolensk, 8–10 iyunya 2007). Smolensk. P. 59–62 (In Russ.).

Zhurbenko M.P., Gudovicheva A.V. 2013. *Zwackhiomyces echinulatus* and other lichenicolous fungi from Tula region of Russia. – Mycology and phytopathology. 47 (1): 19–20 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1123–1126

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ALCHEMILLA* L. (ROSACEAE) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. А. В. Чкалов[1,*], Е. В. Письмаркина[2,], А. Г. Быструшкин[2,***]**

[1] Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950, Россия

[2] Ботанический сад УрО РАН ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия

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

***e-mail: elena_pismar79@mail.ru*

****e-mail: manpupuner@rambler.ru*

Поступила в редакцию 20.07.2020 г.
После доработки 09.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Приводятся сведения о находках в Челябинской области 7 видов рода *Alchemilla* L. Впервые для региона приводится 2 вида: *A. confertula* и *A. zolotuchinii*. Для *A. amphipsila*, *A. cinerascens*, *A. hians*, *A. iremelica* и *A. samuelssonii,* известных в области как редкие или изредка встречающиеся виды, выявлены новые местонахождения.

Ключевые слова: апомиктические виды, манжетка, национальный парк “Таганай”, флористические находки

DOI: 10.31857/S0006813621110028

Для Челябинской области П.В. Куликов приводит 43 вида рода *Alchemilla* L. (манжетка) (Kulikov, 2010). Однако он же признавал недостаточность сведений по разнообразию и распространению его видов в этом регионе. К настоящему времени род *Alchemilla* в Челябинской области насчитывает 49 видов (Chkalov et al., 2019a).

По результатам инвентаризации флоры сосудистых растений в национальном парке “Таганай”, проводимой нами с 2017 по 2019 г., было зарегистрировано 28 видов рода *Alchemilla*. Данное сообщение посвящено новым находкам видов этого рода в национальном парке, сделанным в 2018 г.

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).

Новые виды рода *Alchemilla* для флоры Челябинской области

A. confertula Juz.: “Каменистый пляж на берегу реки Куса недалеко от устья р. Шумга-3, одна куртина около уреза воды. 55°27'4" с.ш. 59°52'10" в.д. 23 VI 2018”. Уральский горный эндемик (Tikhomirov, 2001). В настоящее время на Урале, кроме Республики Башкортостан (Tikhomirov, 1989; Kulikov, 2010), известен в Свердловской области (Pakina, Chkalov, 2017; Chkalov et al., 2019b) и Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019), везде лишь спорадически.

A. zolotuchinii Czkalov: 1) “Склон горы Дальний Таганай, елово-пихтовое редколесье. 55°22'2" с.ш. 59°54'21" в.д. 13 VII 2018”; 2) “Там же, тропа в горном ельнике в ~1 км выше “Верхней Стрелки”. 55°21'51" с.ш. 59°54'4" в.д. 15 VII 2018”. Вид описан из Республики Коми (Chkalov, 2018). Очень вероятно его обнаружение и в других уральских регионах.

Новые местонахождения видов рода *Alchemilla* на территории Челябинской области

A. amphipsila Juz.: 1) “Склон горы Дальний Таганай (тропа на “Метеостанцию”), травяное болотце с *Allium schoenoprasum* L. выше “Верхней Стрелки”. 55°21'32" с.ш. 59°54'5" в.д. 15 VII 2018”; 2) “правый берег р. Большой Киалим, подножие горы Ицыл, грунтовая дорога в хвойно-мелколиственном лесу с липой. 55°19'35" с.ш. 59°56'47" в.д. 18 VII 2018”. Редкий вид в Челябинской области, отмечен в национальном парке “Зюраткуль” (Kulikov, 2004, 2010). Уральский высокогорный эндемик. Так, кроме указания из парка “Зюраткуль” и типового местонахождения с Еловского Увала (Juzepczuk, 1955), найден на массиве “Денежкин камень” (Kulikov, Kirsanova, 2012), на

хребте Басеги (Bezgodov, 1994; Knyazev, 1994; Chkalov, Pakina, 2019), в Вишерском (Belkovskaya et al., 2004) и Башкирском заповедниках (Kulikov et al., 2013). Таким образом, ареал этого вида простирается по высокогорным поясам от Северного до Южного Урала. В отличие от близкого вида *A. auriculata* Juz. с округлыми листьями с углом сектора 40–60° и более длинными лопастями, достигающими 2/7–2/5 длины листа, у *A. amphipsila* листья почковидные или округло-почковидные с меньшим углом сектора листа (30–45°) и более короткими лопастями до 1/7–1/4 длины листа (Chkalov, Pakina, 2019).

A. cinerascens Juz. (*A. lindbergiana* auct., p. p.): 1) “Лесная дорога в пойме реки Куса около устья р. Шумга-3. 55°27'56" с.ш. 59°52'52" в.д. 23 VI 2018”; 2) “Западный склон горы Юрма, по краю хвойно-широколиственного леса вдоль туристической тропы. 55°21'52" с.ш. 59°56'35" в.д. 25 VI 2018”; 3) “Там же, по краю туристической тропы в елово-березово-пихтовом редколесье. 55°27'55" с.ш. 59°57'39" в.д. 25 VI 2018”. Редкий вид в Челябинской области, известный ранее лишь по сборам из Ильменского заповедника (Gorchakovskiy et al., 2005; Kulikov, 2010). Известен из Свердловской области (Chkalov et al., 2019b) и Пермского края, где встречается часто на подгольцовых лугах (Chkalov, Pakina, 2019). В отличие от *A. lindbergiana* Juz., с которой раньше отождествлялся (Tikhomirov, 2001), имеет листья с меньшим углом сектора (30–37°, а не 36–47°) и нередко более или менее опушенные чашелистики.

A. hians Juz.: “Правый берег р. Большой Киалим, подножие горы Ицыл, грунтовая дорога в хвойно-мелколиственном лесу с липой. 55°27'47" с.ш. 59°56'47" в.д. 18 VII 2018”. Данная находка является современным подтверждением единственного указания вида для Челябинской области, сделанного на основании сбора 1940 г. “Златоустовский Урал, гора Юрма, 55 град. 30 мин. с.ш., 60 град. 04 мин в.д., на восточном склоне, елани сенокосные среди елового криволесья, 29 VII 1940, К.Н. Игошина, П.М. Букрин (LE)” (Kulikov, 2010). *A. hians* – восточноевропейско-южносибирско-монгольский вид. На Урале отмечен также в Свердловской области (Chkalov et al., 2019b) и Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019). Таким образом, в национальном парке “Таганай” на сегодняшний день известно о двух пунктах произрастания *A. hians*.

A. iremelica Juz.: 1) “Правый берег р. Большой Киалим, подножие горы Ицыл, в хвойно-мелколиственном лесу. 55°19'35" с.ш. 59°56'47" в.д. 18 VII 2018”; 2) “Западный склон горы Юрма, по краю горного хвойно-мелколиственного леса вдоль туристической тропы. 55°19'35" с.ш. 59°57'60" в.д. 25 VI 2018”. Редкий вид в Челябинской области, известный ранее из национального парка “Зюраткуль” (Kulikov, 2004, 2010). Уральский горный эндемик, найденный также в Республике Башкортостан (Tikhomirov, 1989), Свердловской области (Chkalov et al., 2019b) и в Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019). Этот вид близок к *A. amphipsila*. Тяготеет к высокогорным поясам, спускаясь ниже вдоль троп и по берегам рек.

A. samuelssonii Rothm. ex S.E. Fröhner (*A. obtusa* auct.): 1) “Склон горы Дальний Таганай (тропа на “Метеостанцию”), травяное болотце с *Allium schoenoprasum* L. в горном ельнике, выше “Верхней Стрелки”. 55°21'32" с.ш. 59°54'5" в.д. 15 VII 2018”; 2) “Там же, подгольцовое елово-пихтовое редколесье вдоль туристической тропы. 55°22'2" с.ш. 59°54'14" в.д. 15 VII 2018”. Аркто-альпийский вид, распространенный от Северной Европы до гор Центральной Азии. Очень редкий вид в Челябинской области и на Южном Урале в целом, где отмечен в лесном и тундровом горных поясах: на хребтах Уреньга и Зигальга (Kulikov, 2010). Известен также в Республике Башкортостан (Kulikov, 2010). На Среднем Урале встречается в Свердловской области (Chkalov et al., 2019b) и в Пермском крае (Chkalov, Pakina, 2019).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН “Ботанический сад УрО РАН” и при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 20-04-00183.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Belkovskaya et al.] Белковская Т.П., Безгодов А.Г., Овеснов С.А. 2004. Сосудистые растения Вишерского заповедника. Флора и растительность. Пермь. 103 с.

[Bezgodov] Безгодов А.Г. 1994. Сосудистые растения заповедника “Басеги”. Флора и фауна заповедников. Вып. 56. М. 42 с.

[Chkalov] Чкалов А.В. 2018. Новый вид *Alchemilla* (Rosaceae) из Республики Коми. – Новости сист. высш. раст. 49: 93–98. https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.93

[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

[Chkalov et al.] Чкалов А.В., Письмаркина Е.В., Быструшкин А.Г. 2019a. 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., Третьякова А.С., Князев М.С., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Пакина Д.В. 2019b. Род *Alchemilla* L. Во флоре Свердловской области. – Turczaninowia. 22 (4): 172–209. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17

[Gorchakovskiy et al.] Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. 2005. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург. 192 с.

[Juzepczuk] Юзепчук С.В. 1955. Новые виды и список манжеток уральской флоры. – Бот. матер. Герб. БИН АН СССР. 17: 213–237.

[Knyazev] Князев М.С. 1994. Сем. *Rosaceae* Juss. – Розовые, Розоцветные. – В кн.: Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М. С. 245–277.

[Kulikov] Куликов П.В. 2005. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс. 537 с.

[Kulikov] Куликов П.В. 2010. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург. 969 с.

[Kulikov et al.] Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. 2013. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург. 612 с.

[Kulikov, Kirsanova] Куликов П.В., Кирсанова О.Ф. 2012. Сосудистые растения заповедника "Денежкин камень" (аннотированный список видов). – Флора и фауна заповедников. Вып. 119. М. 139 с.

[Pakina, Chkalov] Пакина Д.В., Чкалов А.В. 2017. Род *Alchemilla* L. (Rosaceae) во флоре Висимского заповедника (Свердловская область). – Бюлл. Брянск. отд. Русского. бот. общ-ва. 1: 8–12.

[Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 2001. Манжетка – *Alchemilla* L. – В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 470–531.

[Tikhomirov] Тихомиров В.Н. 1989. Род *Alchemilla* L. – В кн.: Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. Brassicaceae – Asteraceae. М. С. 76–85.

NEW RECORDS OF *ALCHEMILLA* L. SPECIES (ROSACEAE) IN THE SOUTHERN URALS (CHELYABINSK REGION)

A. V. Chkalov[a,#], E. V. Pismarkina[b,##], and A. G. Bystrushkin[b,###]

[a] *Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod*
Gagarina Ave., 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia
[b] *Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden*
8 Marta Str., 202a, Yekaterinburg, 620144, Russia
[#]*e-mail: biofor@yandex.ru*
[##]*e-mail: elena_pismar79@mail.ru*
[###]*e-mail: manpupuner@rambler.ru*

The data on new records of seven *Alchemilla* species in the Chelyabinsk Region are presented. Two species (*A. confertula* and *A. zolotuchinii*) were revealed in the region for the first time. New localities were registered of *A. amphipsila*, *A. cinerascens*, *A. hians*, *A. iremelica*, and *A. samuelssonii* known as rare or quite rare species in the region.

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 "Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden", with the support of the grant of the Russian Foundation for Basic Research No. 20-04-00183.

REFERENCES

Belkovskaya T.P., Bezgodov A.G., Ovesnov S.A. 2004. Sosudistyye rasteniya Visherskogo zapovednika. Flora i rastitel nost [Vascular plants of the Vishersky reserve. Flora and vegetation]. Perm. 103 p. (In Russ.).

Bezgodov A.G. 1994. Sosudistyye rasteniya zapovednika "Basegi". Flora i fauna zapovednikov. [Vascular plants of the "Basegi" nature reserve. Flora and fauna of nature reserves]. Vol. 56. Moscow. 42 p. (In Russ.).

Chkalov A.V. 2018. A new species of *Alchemilla* (Rosaceae) from the Komi Republic. – Novosti Syst. Vyssh. Rast. 49: 93–98 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.93

Chkalov A.V., Pakina D.V. 2019. The genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the flora of Perm Territory. – Turczaninowia. 22 (1): 77–110 (In Russ.). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.1.9

Chkalov A.V., Pismarkina E.V., Bystrushkin A.G. 2019a. 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., Tretyakova A.S., Knyazev M.S., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N., Pakina D.V. 2019b. The genus *Alchemilla* L. in the flora of Sverdlovsk Region. – Turczaninowia. 22 (4): 172–209 (In Russ.). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.22.4.17

Gorchakovskiy P.L., Zolotareva N.V., Koroteyeva E.V., Podgaevskaya E.N. 2005. Fitoraznoobraziye Il'menskogo zapovednika v sisteme okhrany i monitoringa [Phytodiversity of the Ilmenskiy reserve in the system of

protection and monitoring]. Ekaterinburg. 192 p. (In Russ.)

Juzepczuk S.V. 1955. Species novae necnon enumeratio *Alchimillarum* uralensium. – Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 17: 242–259 (In Russ. and Latin).

Knyazev M.S. 1994. Sem. Rosaceae Juss. – Rozovyye, Rozotsvetnyye [Fam. Rosaceae Juss.]. – In: Opredelitel' sosudistykh rasteniy Srednego Urala. Moscow. P. 245–277 (In Russ.).

Kulikov P.V. 2005. Konspekt flory Chelyabinskoy oblasti (sosudistyye rasteniya) [Checklist of the flora of Chelyabinsk Region (vascular plants)]. Ekaterinburg; Miass. 537 p. (In Russ.).

Kulikov P.V. 2010. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti [Manual to vascular plants of the Chelyabinsk Region]. Ekaterinburg. 969 p. (In Russ.).

Kulikov P.V., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N. 2013. Endemichnyye rasteniya Urala vo flore Sverdlovskoy oblasti [Endemic plants of the Urals in the flora of Sverdlovsk Region]. Ekaterinburg. 612 p. (In Russ.).

Kulikov P.V., Kirsanova O.F. 2012. Sosudistyye rasteniya zapovednika "Denezhkin kamen'" (annotirovannyy spisok vidov). Flora i fauna zapovednikov [Vascular plants of the "Denezhkin Kamen'" nature reserve (check-list). Flora and fauna of nature reserves]. Iss. 119. Moscow. 139 p.

Pakina D.V., Chkalov A.V. 2017. The genus *Alchemilla* L. (Rosaceae) in the Visimsky reserve flora (Sverdlovsk Region). – Bull. Bryansk. otd. Russ. bot. obshch. 1: 8–12 (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.).

Tikhomirov V.N. 1989. *Alchemilla* L. – In: Opredelitel' vysshikh rasteniy Bashkirskoy ASSR. Sem. Brassicaceae – Asteraceae. Moscow. P. 76–85 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1127–1130

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

НОВЫЙ ВИД РОДА *ECHINOPS* (ASTERACEAE) ИЗ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2021 г. В. М. Васюков[1,*], В. В. Бондарева[1,]**

[1] *Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 04.03.2021 г.
После доработки 03.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

Описан новый гибридогенный вид рода *Echinops* (Asteraceae) из лесостепной зоны Среднего Поволжья – *E. saksonovii* Vasjukov, происходящий от гибридизации *E. ruthenicus* M. Bieb. и *E. sphaerocephalus* L.

Ключевые слова: новый гибридогенный вид, Среднее Поволжье, Россия, *Echinops*

DOI: 10.31857/S0006813621110120

В результате многолетних полевых исследований, а также критического анализа материалов ряда Гербариев (LE, MW, PKM, PVB) и литературных источников (Bobrov, 1962; Kožuharov, 1976; Cherneva, 1994; Knyazev, 2018), нами установлено, что в лесостепной зоне Среднего Поволжья произрастает гибридогенный вид из рода *Echinops*, происходящий от гибридизации *E. ruthenicus* M. Bieb. [*E. ritro* L. subsp. *ruthenicus* (M. Bieb.) Nyman] (средне- и юговосточноевропейско-предкавказско-среднеазиатский вид) и *E. sphaerocephalus* L. (европейско-югозападноазиатский вид). Ниже приводится описание нового гибридогенного вида.

Echinops saksonovii Vasjukov, sp. nova – Мордовник Саксонова.

Perennial 50–150 cm high with vertical root. Stem straight, more or less branched in the upper part, with shallow furrows, whitish-tomentose in the upper third, greenish below and covered with scattered long glandular hairs with an admixture of cobwebby hairs. Leaves bicolor, green and almost glabrous above, woolly beneath, with toothed edges, 10–25 cm long and 5–10 cm wide, once or twice pinnately dissected with lanceolate segments, petioles with long glandular hairs throughout or only at the base. General inflorescence spherical, 2.5–4 cm diam.; florets about 20 mm long, surrounded by a involucel of bracts about 15 mm long and about 4 mm wide; corollas purple, about 20 mm long (Fig. 1). Fl. Jul–Aug.

Holotype: Russia, Zavolzhye (Transvolga), Samara Region, Tolyatti city, between Komsomolskiy district and Portposelok, sparse steppified pine forest on a high sandy terrace of the Volga, quarter № 53 of Tolyatti city forestry, 5 VIII 2020, S.V. Saksonov, V.M. Vasjukov, E.D. Bystrova, S.S. Saksonov (MW; isotypes – LE, MW, PVB). – Fig. 2.

Affinity. Differs from *E. ruthenicus* M. Bieb. by stems 50–150 cm high (vs. 20–60 cm) covered with scattered long glandular hairs with an admixture of cobweb hairs (vs. cobweb pubescence, even the smallest glandular hairs being completely absent), somewhat larger general inflorescences (2.5–4 cm diam., vs. 2–3.5 cm diam.), purple (vs. blue) corollas. Differs from *E. sphaerocephalus* L. by stems 50–150 cm high (vs. 100–250 cm), leaves green and almost glabrous above, tomentous beneath, toothed along the edge, once or twice pinnate with lanceolate segments (vs. deeply lobed ones, glandular-glutinose-hairy above, with wider segments) and purple naked corollas (vs. almost white or light blue glandular ones).

Ecology and distribution. Sandy steppe and pine-forest sands of the forest-steppe zone of the Middle Volga region (Penza, Samara and Ulyanovsk regions).

The species is named after the famous Russian botanist Sergey Vladimirovich Saksonov (1960–2020).

Многолетник 50–150 см выс. Корень вертикальный. Стебель прямой, более или менее разветвленный в верхней части, не глубоко бороздчатый, в верхней трети беловойлочный, ниже –

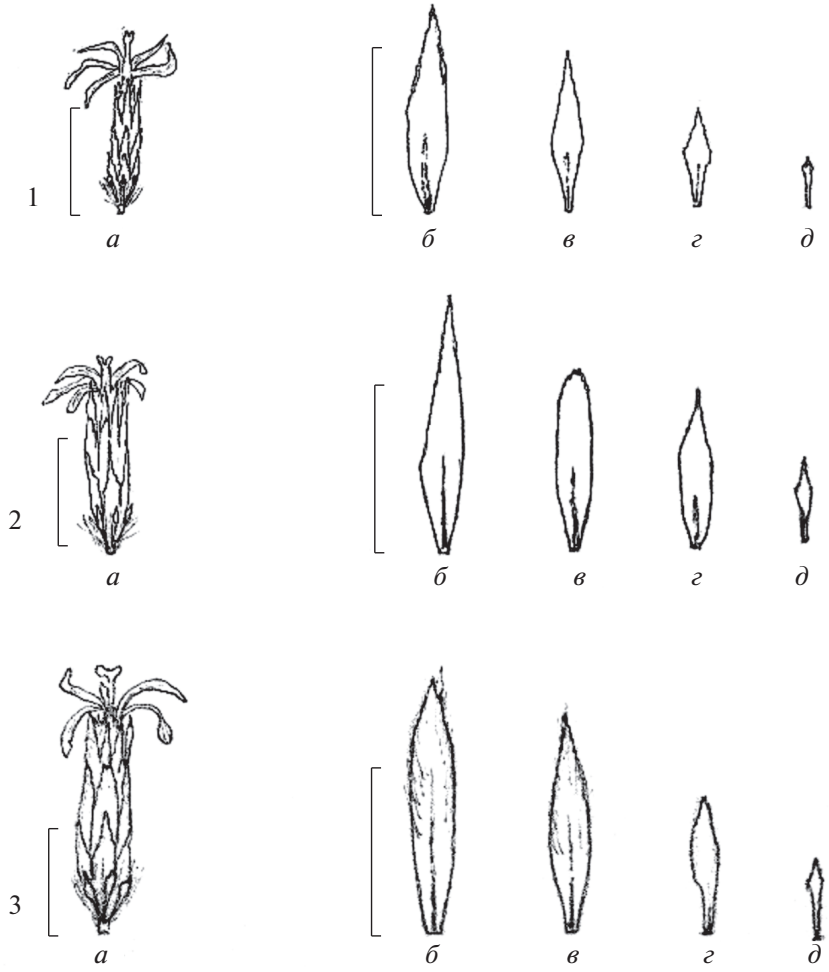


Рис. 1. Морфология корзинки видов *Echinops*.
1. *E. ruthenicus*, 2. *E. sphaerocephalus*, 3. *E. saksonovii*.
а – корзинка; *б* – верхние листочки обертки корзинки; *в* – средние листочки; *г, д* – нижние листочки (2 ряда, переходные к щетинкам). Масштабные линейки – 1 см.
Fig. 1. Anthodium morphology of *Echinops* species.
1. *E. ruthenicus*, 2. *E. sphaerocephalus*, 3. *E. saksonovii*.
а – anthodium; *б* – innermost phyllaries; *в* – middle phyllaries; *г, д* – outer phyllaries (2 rows, transitional to bristles). Scale bars – 1 cm.

зеленоватый и покрыт рассеянными длинными железистыми волосками с примесью паутинистых волосков. Листья двуцветные, сверху зеленые, почти голые, снизу войлочные, по краю зубчатые, 10–25 см дл. и 5–10 см шир., однажды или дважды перисторассеченные с ланцетными сегментами, черешки по всей длине или только при основании покрыты длинными железистыми волосками. Общее соцветие шаровидное, диаметром 2.5–4 см; цветки около 20 мм дл., окруженные оберткой из прицветников около 15 мм дл. и около 4 мм шир.; венчики фиолетовые, около 20 мм дл. (рис. 1). Цв. VII–VIII.

Голотип: Россия, Заволжье, Самарская область, город Тольятти, между Комсомольским районом и Портпоселком, разреженный остепненный сосновый лес на высокой Волжской песчаной террасе, квартал № 53 Тольяттинского городского лесничества, 05 VIII 2020, С.В. Саксонов, В.М. Васюков, Е.Д. Быстрова, С.С. Саксонов (MW; изотипы – LE, MW, PVB). – Рис. 2.

Родство. От *E. ruthenicus* M. Bieb. отличается стеблями 50–150 см выс. (а не 20–60 см выс.), покрытыми рассеянными длинными железистыми волосками с примесью паутинистых волосков (а не паутинистыми, с полным отсутствием даже мельчайших железистых волосков в опушении),



Рис. 2. Голотип *Echinops saksonovii* (LE).
Fig. 2. Holotype of *Echinops saksonovii* (LE).

несколько более крупными общими соцветиями (2.5–4 в диам., а не 2–3.5 в диам.), фиолетовыми (а не синими) венчиками. От *E. sphaerocephalus* L. отличается более низкими стеблями 50–150 см выс. (а не 100–250 см выс.), листьями сверху зелеными, почти голыми, снизу войлочными, по краю зубчатыми, однажды или дважды перисторассеченными с ланцетными сегментами (а не железисто-клейко-пушистыми сверху, глубоколопастными с более широкими сегментами) и фиолетовыми голыми венчиками (а не почти белыми или бледно-голубыми железистыми венчиками).

Экология и распространение. Песчаные степи и боровые пески лесостепной зоны Среднего Поволжья (Пензенская, Самарская и Ульяновская области).

Вид назван в честь известного российского ботаника Сергея Владимировича Саксонова (1960–2020).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (темы ИЭВБ РАН № АААА-А17-117112040039-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Bobrov] Бобров Е.Г. 1962. *Echinops* L. – Флора СССР. Т. 27. М.; Л. С. 2–53.

[Cherneva] Чернева О.В. 1994. *Echinops* L. – Флора европейской части СССР. Т. 7. СПб. С. 207–210.

Kožuharov S. 1976. *Echinops* L. – Flora Europaea. Vol. 4. Cambridge. P. 212–214.

[Knyazev] Князев М.С. 2018. Новый вид рода *Echinops* (Asteraceae) из Волго-Уральского региона. – Новости сист. высш. раст. 49: 133–138. https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.133

A NEW SPECIES OF *ECHINOPS* (ASTERACEAE) FROM MIDDLE VOLGA REGION

V. M. Vasjukov[a,#] and V. V. Bondareva[a,##]

[a] *Samara Federal Research Scientific Center of RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS Komzin Str., 10, Tolyatti, 445003, Russia*

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

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

A new hybridogenic species of the genus *Echinops* (Asteraceae) from the forest-steppe zone of the Middle Volga region (European Russia) – *E. saksonovii* Vasjukov, derived from the hybridization of *E. ruthenicus* M. Bieb. and *E. sphaerocephalus* L. In this study descriptions, ecology, distribution and comparison of the new species wiht the closely related species are given.

Keywords: new hybrid species, Middle Volga region, Russia, *Echinops*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the state task of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (projects of the IEVB of the RAS № AAAA-A17-117112040039-7).

REFERENCES

Bobrov E.G. 1962. *Echinops* L. – In: Flora USSR. Vol. 27. Moscow; Leningrad. P. 2–53 (In Russ.).

Cherneva O.V. 1994. *Echinops* L. – In: Flora of European part USSR. Vol. 7. St. Petersburg. P. 207–210.

Knyazev M.S. 2018. A new species of *Echinops* (Asteraceae) from the Volga-Urals region. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 49: 133–138. https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.133

Kožuharov S. 1976. *Echinops* L. – In: Flora Europaea. Vol. 4. Cambridge. P. 212–214.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1131–1137

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА ТРУЛЕВИЧ (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2021 г. Р. З. Саодатова[1,*], Е. В. Ткачева[2,], Н. С. Данилова[3], С. З. Борисова[4]**

[1] *Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН*
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия
[2] *Библиотека по естественным наукам РАН*
ул. Знаменка, 11/11, Москва, 119991, Россия
[3] *Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН*
пр. Ленина, 41, Якутск, 677980, Россия
[4] *Северо-Восточный федеральный университет им. М.К. Аммосова*
ул. Белинского, 58, Якутск, 677000, Россия
**e-mail: rsaodatova@mail.ru*
***e-mail: gbsad_lib@mail.ru*

Поступила в редакцию 22.06.2021 г.
После доработки 22.07.2021 г.
Принята к публикации 27.07.2021 г.

DOI: 10.31857/S0006813621100100

В этом году исполнилось бы 90 лет Наталье Владимировне Трулевич – доктору биологических наук, профессору, главному научному сотруднику отдела флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук, автору более 130 научных работ по популяционной биологии и интродукции растений, охране редких видов растений.



Наталья Владимировна Трулевич.
Natalia Vladimirovna Trulevich.

Наталья Владимировна родилась 13 декабря 1931 г. в Ленинграде в семье научного работника. Отец ее, Трулевич Владимир Константинович, кандидат сельскохозяйственных наук, работал старшим научным сотрудником в Институте полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства (Ленинград), мать, Терехова Софья Ивановна, была агрономом. Во время Великой Отечественной войны Наталья Владимировна находилась в эвакуации в Омске. После войны в Ленинград она не вернулась, а приехала в Москву к родной тете, где в 1950 г. окончила среднюю школу № 353 им. А.С. Пушкина.

Именно в тот год на кафедре ботаники Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина Алексей Александрович Уранов набирал слушателей на подготовительный курс, и Наталья Владимировна попала в этот набор. В 1951 г. она поступила в Московский государственный педагогический институт им. В.И. Ленина на факультет естествознания.

Летом 1953 и 1954 гг. Наталья Владимировна, будучи студенткой, работала коллектором в полевых отрядах Леонида Николаевича Соболева на Тянь-Шанской высокогорной физико-географической станции Института географии АН СССР. Помогала собирать материал по сезонному развитию основных травянистых сообществ на подгорной равнине, в предгорьях, средневысотных горах и альпийском поясе стационарного бассей-

на реки Чон-Кызыл-Су, участвовала в экспедиционных исследованиях в западной части Иссык-Кульской котловины. В 1955 г. окончила институт с отличием и поступила в аспирантуру при кафедре ботаники МГПИ им. В.И. Ленина.

Научная жизнь Натальи Владимировны была связана со Средней Азией. Первые ее научные публикации посвящены изучению возрастного состава популяции высокогорных растений. После обучения в аспирантуре под руководством профессора А.А. Уранова блестяще защитила кандидатскую диссертацию по теме: "Возобновительные процессы на сухостепных пастбищах Внутреннего Тянь-Шаня". Активно принимала участие во Всесоюзных совещаниях по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий.

С 1958 г. вся ее последующая научная деятельность была связана с Главным ботаническим садом им. Н.В. Цицина РАН. Огромный труд вложен Натальей Владимировной в создание экспозиции флоры Средней Азии, куратором которой она являлась с 1958 по 1963 г. Под ее руководством был создан уникальный фрагмент тяньшанского ельника, были изучены приспособительные особенности растений высокогорной флоры в природе и опыте интродукции.

Тема ее научно-исследовательской работы связана с разработкой научных основ интродукции растений природной флоры СССР. С этой целью Наталья Владимировна осуществляла планомерную теоретическую и практическую оценку интродукционных возможностей флоры различных районов страны, анализ результатов многолетнего интродукционного эксперимента. Постоянно проводила совершенствование и пополнение ботанико-географических коллекций отдела, расширяла ассортимент декоративных растений, используемых в озеленении. Существенное внимание обращала на привлечение в коллекции и разработке приемов выращивания редких и исчезающих видов растений.

Она руководила группой кураторов пяти ботанико-географических экспозиций растений природной флоры СССР, а с 1988 по 2002 г. – отделом природной флоры. Коллекция растений природной флоры СССР в период ее руководства отделом насчитывала 2845 видов, в том числе 371 вид редких и исчезающих растений (Trulevich, 1991).

Наталья Владимировна проанализировала интродукционную устойчивость растений природной флоры СССР в пяти ботанико-географических экспозициях. Оценка всей коллекции природной флоры СССР с единых позиций выявила 1077 устойчивых и 489 высокоустойчивых видов (Trulevich, 1991). Все они перспективны для выращивания в условиях московского климата, многие рекомендованы для озеленения.

Она сформулировала понятие интродукционной устойчивости растений как интегрального показателя биологического состояния растения в новых условиях существования. Разработала эколого-фитоценотические основы интродукции растений природной флоры СССР и обосновала результаты применения этого подхода. Предложила основы культивирования растений, в том числе редких и исчезающих, в составе устойчивых эколого-фитоценотически обоснованных сочетаний растений.

Опыт работы по интродукции растений в ботаническом саду и основательное знание биологии видов в природе позволили Наталье Владимировне разработать новые направления в теории интродукции растений и в 1984 г. успешно защитить докторскую диссертацию по теме: "Эколого-фитоценотические основы интродукции растений природной флоры СССР". Значительное внимание Н.В. Трулевич обращала на разработку стратегии сохранения редких и исчезающих видов растений в культуре и природе. Разработанные ею приемы культивирования растений с учетом их экологии, биологии используются в практике озеленения городов и населенных пунктов. Создание ботанико-географических экспозиций является опытом создания различных по структуре искусственных фитоценозов, которые уже используются в практике озеленения. Подобранный ассортимент декоративных растений природной флоры для различных экологических условий включает более 200 видов.

Работу в ботаническом саду Наталья Владимировна сочетала с интенсивной экспедиционной деятельностью. Основным районом исследований явился Внутренний Тянь-Шань. Маршруты экспедиций пролегали практически по всей стране – Западный Тянь-Шань, Джунгария, Тарбагатай, Горно-Алтайская автономная область, Карпаты, Приморский край, Камчатка, Сахалин, Курильские острова, острова залива Петра Великого, Якутия, Кольский полуостров, Ленинградская, Тверская, Московская области. В 1970 г. Н.В. Трулевич принимала участие в работе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Во всех экспедициях она собирала живые растения и семена для пополнения коллекционного фонда ГБС РАН.

В 1990 г. Наталья Владимировна вместе с Л.С. Плотниковой приняли участие в ботанической экспедиции по р. Лене. С этой экспедиции завязалась прочная связь Натальи Владимировны с якутскими интродукторами. За последующие 10 лет под ее научным руководством были подготовлены и защищены 2 кандидатские диссертации и 1 докторская, в которых развивались идеи Н.В. Трулевич, с эколого-фитоценотических позиций была проанализирована и оценена интро-

дукционная устойчивость травянистых растений природной флоры Якутии.

В конце 1990-х гг. Н.В. Трулевич доказала эффективность эколого-фитоценотического подхода при реинтродукции. Аспиранты под ее руководством экспериментальным путем изучали возможность восстановления видового состава растительных сообществ и сохранения редких, сокращающих ареал видов путем создания ценопопуляций в условиях соответствия их экологическим и фитоценотическим требованиям. Положительные результаты дал опыт реинтродукции *Tridactylina kirilowii* (Turcz.) Sch.Bip. на побережье Байкала, *Hepatica nobilis* Schreb., *Primula veris* L., *Campanula persicifolia* L. во Владимирской области в лесопарковой части зеленой зоны г. Киржача, *Trollius europaeus* L., *Iris pseudacorus* L., *Caltha palustris* L., *Bistorta officinalis* Delarbre в музее-усадьбе "Ясная Поляна" Тульской области.

Наталья Владимировна являлась членом Ученого совета ГБС РАН, членом двух специализированных советов – ГБС РАН и ТСХА, членом экспертного совета ВАК по биологическим наукам. Она была научным руководителем шести кандидатов и одного доктора биологических наук.

Скончалась Наталья Владимировна 26 сентября 2013 г. в Москве.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ Н.В. ТРУЛЕВИЧ

Трулевич Н.В. 1958. Влияние выпаса на возрастной состав популяций полыни тянь-шанской караганово-злаково-полынных пастбищ Иссык-Кульской котловины. – В сб.: Конференция молодых научных сотрудников факультета естествознания МГПИ им. В.И. Ленина. Тез. докл. М. С. 18–19.

Трулевич Н.В. 1959. Процессы восстановления измененной выпасом карагановой злаково-полынной степи Иссык-Кульской котловины. – Изв. АН Кирг. ССР. Сер. ест. и тех. наук. 1 (2): 79–93.

Трулевич Н.В. 1960. Строение куста и состав популяции полыни тяньшанской в ряду пастбищной дигрессии. – Учен. зап. фак. естествознан. МГПИ им. В.И. Ленина. 4: 107–129.

Трулевич Н.В. 1960. Изучение возрастного состава популяций растений злаково-полынных пастбищ и охрана их продуктивности. – В кн.: Вопросы географии. Сборник 48. М. С. 205–222.

Трулевич Н.В. 1961. Влияние пастбищного использования на растительный покров и динамику популяций основных видов сухостепных пастбищ Центрального Тянь-Шаня. – Труды Московской ветеринарной академии. 33: 114–118.

Трулевич Н.В. 1962. Сравнительная характеристика изменений растительного покрова и динамики популяций основных видов сухостепных пастбищ Иссык-Кульской и Нарынской котловин. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 67 (4): 48–61.

Трулевич Н.В. 1962. Морфологические особенности полукустарничков в связи с их интродукцией. – Бюл. Гл. ботан. сада. 46: 23–30.

Трулевич Н.В. 1963. Возобновительные процессы на сухостепных пастбищах Внутреннего Тянь-Шаня: автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 18 с.

Трулевич Н.В. 1965. Опыт интродукции высокогорных растений Центрального Тянь-Шаня в Главном ботаническом саду АН СССР. – В кн.: Третье совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. М.; Л. С. 65.

Трулевич Н.В. 1965. Растительность долин рек Джангарт и Иныльчек. – В сб.: Третье совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности. Тез. докл. М.; Л. С. 25–26.

Трулевич Н.В. 1966. Соотношение вегетативных и генеративных взрослых особей популяции *Artemisia tianschanica* Krasch. в ряду пастбищной дигрессии. – В кн.: Материалы по биогеографии Иссык-Кульской котловины. Работы Тяньшанской физико-географической станции. Фрунзе. С. 133–142.

Трулевич Н.В. 1967. Опыт интродукции высокогорных растений Центрального Тянь-Шаня в Главном ботаническом саду АН СССР. – В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. Проблемы ботаники. Т. 9. Фрунзе. С. 391–397.

Трулевич Н.В., Зубкова Л.В., Урушадзе Т.Ф. 1967. Влияние деятельности сурка на почвы и растительность Алайской долины. В кн.: Ресурсы фауны сурков в СССР. М. С. 46–50.

Трулевич Н.В. 1970. Морфологические особенности *Adonis chrysocyathus* – Бюл. Гл. ботан. сада. 75: 78–81.

Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В. 1971. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе. 211 с.

Трулевич Н.В. 1971. Особенности структуры растительного покрова Тарагайских сыртов (Внутренний Тянь-Шань). – В кн.: Пятое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Баку. С. 170–172.

Трулевич Н.В. 1971. Приспособительные особенности некоторых раннецветущих высокогорных растений. – В кн.: Пятое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Баку. С. 301–303.

Трулевич Н.В. 1971. Особенности строения подземных частей растительных сообществ Тарагайских сыртов (Внутренний Тянь-Шань). – В кн.:

IV Всесоюзный делегатский съезд почвоведов. Алма-Ата. С. 201.

Трулевич Н.В., Ганболд Э. 1972. *Kobresia robusta* Maxim. в Монголии. – Бот. журн. 57 (12): 1589–1591.

Трулевич Н.В. 1973. Онтогенез интродуцируемых растений. – В кн.: Ритм роста и развития интродуцентов. Тез. докл. М. С. 164–165.

Трулевич Н.В. 1973. Рост и развитие интродуцированных растений высокогорий Внутреннего Тянь-Шаня. – В кн.: Ритм роста и развития интродуцентов. Тез. докл. М. С. 165–167.

Ворошилов В.Н., Гогина Е.Е., Карписонова Р.А., Трулевич Н.В. 1973. Привлечение растений природной флоры СССР в интродукцию. – В кн.: Успехи интродукции растений. М. С. 27–42.

Трулевич Н.В. 1974. Основные черты растительности горного лесостепного стационара "Тэвшрулэх". – В кн.: Структура и динамика степных и пустынных экосистем МНР. М. 132–136.

Trulevich N.V. 1974. Introduction of high-mountain plants from Inner Thian Shan to the Main Botanical Garden. – Warszawa vol. 1. P. 836.

Трулевич Н.В. 1974. Интродукция высокогорных растений Внутреннего Тянь-Шаня в Главном ботаническом саду АН СССР. – В кн. Доклады советских ученых к XIX международному конгрессу по садоводству (Варшава, ПНР). М. С. 553–555.

Трулевич Н.В. 1974. Онтогенез интродуцируемых высокогорных растений. – В сб.: Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 268–269.

Трулевич Н.В. 1974. Возрастные особенности адониса золотистого. – Бюл. Гл. ботан. сада. 93: 57–64.

Плотникова Л.С., Трулевич Н.В. 1974. Растительность средней части западного побережья острова Карагинский. – В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. С. 36–42.

Трулевич Н.В., Плотникова Л.С. 1974. Растительный покров бассейна реки Паужетки. – В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. С. 42–52.

Трулевич Н.В. 1974. Растительный покров Внутреннего Тянь-Шаня как источник интродукции. – В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М. С. 71–82.

Плотникова Л.С., Трулевич Н.В. 1975. Зависимость флористического состава бассейна р. Паужетки от геотермальных источников. – Бюл. Гл. ботан. сада. 98: 49–52.

Трулевич Н.В. 1975. Возрастной состав ценопопуляций *Stipa baicalensis* Roshev. в степных фитоценозах Хангая. – В сб.: Тезисы XII Международного ботанического конгресса. Л. С. 202.

Трулевич Н.В. 1976. К методике определения возрастного состава *Stipa baicalensis* Roshev. – В кн.: Структура и динамика растительного покрова. Тез. докл. М. С. 159–160.

Трулевич Н.В. 1977. Интродукция высокогорных растений в ГБС АН СССР. – В кн.: Вопросы изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Новосибирск. С. 269–270.

Трулевич Н.В. 1977. Растения природной флоры СССР. М. 5 с.

Трулевич Н.В. 1978. Опыт интродукции редких и исчезающих видов растений природной флоры СССР. – В кн.: Тез. докл. VI Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л. С. 183.

Трулевич Н.В. 1978. Богатство природной флоры. – Цветоводство. 5: 8–9.

Трулевич Н.В. 1979. Интродукция солнцецвета арктического в Москве. – В кн.: Биологические проблемы Севера. Тез. докл. Апатиты. С. 124–125.

Трулевич Н.В. 1979. Интродукция высокогорных растений и их устойчивость. – В кн.: Экология и биология высокогорных растений. Новосибирск. С. 129–134.

Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алферова З.Р. и др. 1979. – Интродукция растений природной флоры СССР. (Справочник). М. 431 с.

Трулевич Н.В. 1980. Встретились Север с Югом. – Сельская жизнь. 1.

Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алферова З.Р. и др. 1981. – Путеводитель по экспозициям отдела флоры СССР Главного ботанического сада АН СССР. М. 103 с.

Бухарин П.Д., Трулевич Н.В. 1981. На XVI конференции ботанических садов ЧССР. – Бюл. Гл. ботан. сада. 119: 96–98.

Трулевич Н.В. 1982. Эколого-ценотические обоснованные сочетания растений природной флоры СССР. – В кн.: VIII Дендрологический конгресс социалистических стран. Тез. докл. Тбилиси. С. 96.

Трулевич Н.В. 1982. Сравнительное изучение сезонной ритмики высокогорных растений в природе и культуре. – В кн.: Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. Л. С. 105–106.

Трулевич Н.В. 1982. Темпы онтогенеза интродуцируемых высокогорных растений. – В кн.: Тез. докл. VIII Всесоюзного совещания "Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий". Свердловск. С. 56.

Трулевич Н.В., Плотникова Л.С. 1983. Эколого-фитоценотические принципы создания ботанического сада на острове Попова. – В кн.: Древесные растения в природе и культуре. М. С. 201–217.

Трулевич Н.В. 1983. Эколого-фитоценотические основы создания экспозиций растений природной флоры СССР. – В сб.: Всесоюзная конференция по теоретическим основам интродукции растений. Тез. докл. М. С. 85.

Трулевич Н.В. в числе многих соавторов. 1983. Редкие и исчезающие виды растений природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М. 302 с.

Трулевич Н.В. 1983. Устойчивость интродуцируемых растений природной флоры СССР. – В сб.: Тезисы докладов VII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л. С. 411.

Трулевич Н.В. 1983. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений природной флоры СССР: автореф. дисс. докт. биол. наук. М. 44 с.

Трулевич Н.В. 1984. О сочетаниях растений природной флоры СССР в экспозициях ГБС АН СССР. – Бюл. Гл. ботан. сада. 130: 7–11.

Трулевич Н.В. 1984. Эколого-ценотическая приуроченность интродуцируемых редких растений природной флоры СССР. – В кн.: Роль интродукции в сохранении генофонда редких и исчезающих видов растений. М. С. 164–169.

Алферова З.Р., Трулевич Н.В. 1984. Опыт интродукции адониса золотистого – В кн.: Роль интродукции в сохранении генофонда редких и исчезающих видов растений. М. С. 169–172.

Трулевич Н.В. 1986. Экологические и фитоценотические основы оптимального использования растений природной флоры для озеленения городов. Экологическая кооперация. Информационный бюллетень по проблеме III “Охрана экосистем (биогеоценозов) и ландшафта”. 3: 23–26.

Трулевич Н.В. 1986. Интродукционная устойчивость редких растений природной флоры СССР в коллекциях Главного ботанического сада АН СССР. – В сб.: Особенности развития редких растений при культивировании в центре европейской части СССР. М. С. 21–22.

Трулевич Н.В. 1987. Темпы онтогенеза интродуцируемых растений. – В кн.: Популяционная экология. М. С. 36–39.

Трулевич Н.В., Алянская Н.С., Куликова Г.Г., Маценко А.Е. и др. 1987. Памяти Екатерины Евгеньевны Гогиной (1928–1985). – Бюл. Гл. ботан. сада. 144: 95–96.

Трулевич Н.В. 1988. Устойчивость интродуцируемых растений Внутреннего Тянь-Шаня в условиях Главного ботанического сада. – В сб.: Итоги и перспективы физико-географических исследований в Киргизии. Тез. докл. Фрунзе. С. 95–97.

Трулевич Н.В. 1988. Эколого-фитоценотические основы создания искусственных и улучшения естественных фитоценозов. – В сб.: Актуальные вопросы ботаники в СССР. Тез. докл. Алма-Ата. С. 444.

Трулевич Н.В. 1988. Интродукционная устойчивость популяций растений. – В сб.: Экология популяций. Часть 1. Тез. докл. М. С. 282–283.

Трулевич Н.В. 1990. Устойчивость растений природной флоры СССР при интродукции. – В сб.: Проблемы устойчивости биологических систем. Тез. докл. Харьков. С. 210–211.

Андреев Л.Н., Трулевич Н.В., Ротов Р.А., Куклина А.Г. 1990. Алексей Константинович Скворцов (к 70-летию со дня рождения). – Бюл. Гл. ботан. сада. 157: 109–110.

Трулевич Н.В. 1990. Экологические и фитоценотические основы оптимального использования растений природной флоры в озеленении. – В сб.: Проблемы рекреационных насаждений. Чебоксары. 2: 145–149.

Trulevich N.V. 1990. The ecological and phytocenotical basis for using native flora species for landscape gardening in fowns – In: Urban ecological studies: Proc. of the Intern. symp. Wroclaw. P. 55–61.

Трулевич Н.В. 1991. Основы создания устойчивых сочетаний растений природной флоры. – В сб.: Роль ботанических садов в современном урбанизированном мире. Тез. докл. Тбилиси. С. 159.

Трулевич Н.В. 1991. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. 216 с.

Трулевич Н.В. 1991. Редкие виды растений природной флоры в коллекции ГБС АН СССР. – Бюл. Гл. ботан. сада. 162: 11–13.

Трулевич Н.В. 1992. Изучение ценопопуляции и опыт интродукции редких растений. – Бюл. Гл. ботан. сада. 163: 15–18.

Трулевич Н.В. 1993. О репатриации растений. В сб.: Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития. Тез. докл. Донецк. С. 65–66.

Трулевич Н.В. 1993. Значение трудов М.В. Культиасова для теории и практики интродукции растений. – Бюл. Гл. ботан. сада. 167: 162–164.

Трулевич Н.В. 1993. Цветовые формы (окраска цветка) в природе и интродукционных популяциях. – Бюл. ботан. сада. “Белые ночи”. С. 130–132.

Трулевич Н.В. 1994. Принципы создания искусственных и обогащения обедненных естественных фитоценозов. – В сб.: Роль региональных советов ботанических садов в изучении и рациональном использовании растительных ресурсов. Тез. докл. Ставрополь. С. 166–168.

Трулевич Н.В. 1995. Интродукционная устойчивость. – В сб.: Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тез. докл. СПб. С. 103.

Трулевич Н.В. 1995. Роль коллекции растений природной флоры в оптимизации растительного покрова. – Бюл. Гл. ботан. сада. 171: 23–27.

Трулевич Н.В. 1995. Коллекционные фонды отдела флоры. – В кн.: Интродукция растений в ГБС им. Н.В. Цицина: к 50-летию основания. М. С. 70–72.

Трулевич Н.В. 1995. Гербарий. – В кн.: Интродукция растений в ГБС им. Н.В. Цицина: к 50-летию основания. М. С. 95–96.

Трулевич Н.В. 1996. Интродукционные популяции. В кн.: Анализ и прогнозирование результатов интродукции декоративных и лекарственных растений мировой флоры в ботанические сады. Минск. С. 72–73.

Трулевич Н.В., Двораковская В.М. 1998. Ворошилов Владимир Николаевич (к 90-летию со дня рождения). – Информ. бюл. Совета ботан. садов России. 9: 51–53.

Трулевич Н.В. 1998. Эколого-фитоценотический метод интродукции растений. В кн.: Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов. Пенза. С. 239–242.

Трулевич Н.В. 1998. Антропогенная динамика степей в трудах И.И. Спрыгина. В сб.: Материалы конференции, посвященной 120-летию со дня рождения И.И. Спрыгина. Тез. докл. Пенза. С. 55–56.

Трулевич Н.В. 1998. Ботанико-географические коллекции растений природной флоры (научный, природоохранный, образовательный аспекты). – В сб.: Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации. Тез. докл. М. С. 210–212.

Трулевич Н.В. 1998. Купальницы в опыте интродукции. В сб.: “Цветоводство – сегодня и завтра”. Тез. докл. М. 276–278.

Трулевич Н.В., Скворцов А.К., Хохряков А.П. 1999. Владимир Николаевич Ворошилов (к к 90-летию со дня рождения). – Бюл. Гл. ботан. сада. 177: 149–157.

Алферова З.Р., Трулевич Н.В. 1999. Опыт создания фрагмента тянь-шаньского ельника в Москве. – В сб.: Проблемы дендрологии на рубеже XXI века. Тез. докл. М. С. 9–10.

Трулевич Н.В. 1999. Структурно-функциональный аспект формирования древесных насаждений. – В сб.: Проблемы дендрологии на рубеже XXI века. Тез. докл. М. С. 362–363.

Трулевич Н.В. 1999. Лучезарные купальницы. – В мире растений. 6: 26–31.

Трулевич Н.В. 2000. Эколого-фитоценотические основы формирования древесных насаждений. – Докл. ТСХА. 272: 161–165.

Скворцов А.К., Трулевич Н.В. Памяти Владимира Николаевича Ворошилова (2.IX.1908–6.IX.1999). – Бюл. Гл. ботан. сада. 179: 151–152.

Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. 2001. Переселение растений. Методические подходы к проведению работ. М. 76 с.

Трулевич Н.В. в числе многих соавторов. 2001. Каталог растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М. 347 с.

Трулевич Н.В. 2001. Возраст и возрастное состояние интродуцируемых растений. – В сб.: Труды международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. Тез. докл. М. С. 171–173.

Трулевич Н.В. 2001. Видовые баданы. – В мире растений. 6: 22.

Трулевич Н.В. 2001. Купальницы. М. 32 с.

Трулевич Н.В. 2001. Сон-трава и другие прострелы. – В мире растений. 3: 28.

Трулевич Н.В. 2002. Самая обаятельная и привлекательная. – Сад своими руками. 2: 47–49.

Трулевич Н.В. 2003. Интродукция, репатриация, натурализация растений природной флоры. – В сб.: Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. Якутск. С. 6–13.

Трулевич Н.В. 2003. Баданы и опыт их интродукции. – В сб.: Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. Якутск. С. 37–46.

Трулевич Н.В. 2003. Интродукция и репатриация растений природной флоры. – В сб.: Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тез. докл. СПб. С. 116–117.

Трулевич Н.В. 2003. Медовый аромат медуниц. – Новинки для сада и огорода. 5: 29–30.

Трулевич Н.В. 2004. Коллекции растений природной флоры и обогащение обедненных естественных фитоценозов. – В сб.: Жизнь в гармонии: Ботанические сады и общество: Материалы Международной научной конференции, посвященной 125-летию Ботанического сада ТвГУ. Тверь. С. 28–29.

Трулевич Н.В. 2005. Ботанико-географические коллекции растений природной флоры в Главном ботаническом саду. – Бюл. Гл. ботан. сада. 189: 31–39.

Трулевич Н.В. 2005. Вечнозеленые баданы. М. 48 с.

Трулевич Н.В., Алферова З.Р., Виноградова Ю.К. и др. 2007. Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. М. 224 с.

Трулевич Н.В. 2007. Онтогенез растений природной флоры в естественных местообитаниях и опыте интродукции. – В сб.: Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Тез. докл. СПб. С. 519–520.

Виноградова Ю.К., Трулевич Н.В., Двораковская В.М. и др. 2008. Растения природной флоры в Главном ботаническом саду. Путеводитель по дубраве и экспозициям отдела флоры ГБС РАН. М. 208 с.

Трулевич Н.В. 2008. Горицветы (*Adonis* L.) в природе и опыте интродукции. – В сб.: Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения. Часть II. Пенза. С. 95–97.

Трулевич Н.В. 2008. Создание многолетних устойчивых сочетаний растений природной флоры. – В сб.: Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Часть 6: Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск. С. 341–343.

Трулевич Н.В., Швецов А.Н., Рысин С.Л. 2009. База данных интродуцированных видов как основа организации их мониторинга в ботанических садах. – В сб.: Мониторинг природного наследия. М. С. 169–181.

Трулевич Н.В. 2009. Структурно-функциональная роль древесных насаждений. В сб.: Проблемы современной дендрологии. Тез. докл. М. С. 373–374.

Трулевич Н.В., Виноградова Ю.К., Швецов А.Н. 2010. Растительные ресурсы: изучение, научно-методические основы интродукции. – История науки и техники. 5: 8–15.

Трулевич Н.В., Саодатова Р.З., Швецов А.Н. 2011. Интродукция растений природной флоры в отделе флоры ГБС РАН. – В сб.: Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования. Тез. докл. М. С. 659–662.

Кожевникова Н.Д., Трулевич Н.В. 2012. Леонид Николаевич Соболев. На Тянь-Шанской станции. – В кн.: В нашем доме на Старомонетном, на выселках и в поле. М. С. 484–486.

Швецов А.Н., Трулевич Н.В., Двораковская В.М. и др. 2013. Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции. М. 657 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Trulevich] Трулевич Н.В. 1991. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М. 216 с.

NATALIA VLADIMIROVNA TRULEVICH (ON THE 90-YEARS ANNIVERSARY)

R. Z. Saodatova[a,#], E. V. Tkacheva[b,##], N. S. Danilova[c], and S. Z. Borisova[d]

[a] Tsitsin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia
[b] Library for Natural Sciences of RAS
Znamenka Str., 11/11, Moscow, 119991, Russia
[c] Institut for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS
Lenin Ave., 41, Yakutsk, 677980, Russia
[d] Ammosov North-Eastern Federal University
Belinsky Str., 58, Yakutsk, 677000, Russia
[#]e-mail: rsaodatova@mail.ru
[##]e-mail: gbsad_lib@mail.ru

REFERENCES

Trulevich N.V. 1991. Ekologo-fitocenoticheskie osnovy introdukcii rasteniy [Ecological and phytocenotic foundations of plant introduction]. Moscow. 216 p. (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 11, с. 1138–1143

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ НИКОЛАЯ СЕРГЕЕВИЧА РАКОВА

© 2021 г. С. А. Сенатор[1,*], В. А. Гуркин[2,], Е. Ю. Истомина[3,***], С. Н. Опарина[3,****]**

[1] Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия
[2] Ульяновский государственный технический университет
ул. Северный Венец, 32, Ульяновск, 432027, Россия
[3] Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова
пл. Ленина, 4/5, Ульяновск, 432071, Россия
**e-mail: stsenator@yandex.ru*
***e-mail: vgrk@mail.ru*
****e-mail: istominaeyu@yandex.ru*
*****e-mail: sno1005@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.07.2021 г.
После доработки 07.08.2021 г.
Принята к публикации 24.08.2021 г.

DOI: 10.31857/S0006813621110090



Николай Сергеевич Раков
Nikolai Sergeyevich Rakov

11 января 2021 года после продолжительной тяжелой болезни ушел из жизни Николай Сергеевич Раков – известный отечественный ботаник, краевед, кандидат биологических наук, доцент, Почетный член Русского ботанического общества.

Среди российских ботаников имя Николая Сергеевича Ракова занимает видное место. Свою жизнь он посвятил изучению флоры и растительности Приволжской возвышенности и Заволжья. Благодаря его таланту и целеустремленности Ульяновская область является одной из лучших территорий европейской части России по уровню ботанической изученности, что отмечалось членами-корреспондентами РАН Вадимом Николаевичем Тихомировым и Николаем Николаевичем Цвелевым.

Николай Сергеевич родился 10 апреля 1943 г. в селе Красный Яр Чердаклинского района Ульяновской области в семье рабочего (так совпало, что Ульяновская область была образована в том же году). Увлечение ботаникой стало проявляться довольно рано. Уже в 5–6 лет Николай Сергеевич совершал первые вылазки в лес для сбора прострела раскрытого, а летом – за листьями брусники и земляникой. Его крайне интересовали названия растений, их строение и распространение.

Начальное образование Николай Сергеевич получил в сельской школе, куда поступил в 1950 г. и семилетней школе № 36 г. Ульяновска, куда в 1953 г. переехала семья. Здесь Н.С. Раков увлекается натуралистической работой на пришкольном участке, становится старостой юннатского кружка. В 1957–1960 гг. Н.С. Раков продолжает обучение в школе № 41 г. Ульяновска, получает среднее образование и поступает в Ульяновский государственный педагогический институт на химико-биологический факультет. Вся дальнейшая биография Николая Сергеевича связана с этим высшим учебным заведением. Определяющее влияние на студента оказал известный ботаник, ученик профессора В.В. Алехина, основополож-

ник систематического изучения флоры и растительности Ульяновской области Виктор Васильевич Благовещенский (1917–2002), в те годы доцент кафедры ботаники. По воспоминаниям Николая Сергеевича, первое занятие, которое он посетил в институте, была вводная лекция В.В. Благовещенского по анатомии и морфологии растений. От лекции к лекции он все более завораживался не просто ботаникой, а миром растений, их строением, значением в природе и жизни человека. Этому также способствовало и то, что Н.С. Раков был приглашен в ботанический кружок, который курировал В.В. Благовещенский.

Николай Сергеевич принимает участие в кафедральных экспедициях, отвечает за сбор гербария, редактирует рукописный бюллетень “Ботаник”. К пятому курсу не было сомнения, что Н.С. Раков – сложившийся ботаник, поэтому В.В. Благовещенский принимает его в аспирантуру, обучение в которой прерывается службой в рядах Советской Армии (с ноября 1965 по декабрь 1966 г.). За годы обучения в аспирантуре Н.С. Раковым проделана огромная работа по детальному изучению флоры и растительности Ульяновской области. В октябре 1972 г. Николай Сергеевич поступает на работу ассистентом на кафедру ботаники, а в 1997 г. становится доцентом. Он читает курс анатомии и морфологии растений, ведет полевые практики, но главное – активно участвует в научной жизни кафедры. Не было ни одного крупного научного мероприятия, в организации и проведении которого Николай Сергеевич не принимал бы активного участия. Среди них – организованная Р.Е. Левиной Первая Всесоюзная школа по теоретической морфологии растений (1977), Третье Всесоюзное совещание по карпологии (1985), Чтения памяти Р.Е. Левиной (2008, 2020) и многие другие.

Работая на кафедре, он преподает ботанику у студентов географов-биологов. Его занятия сопровождаются увлекательными, яркими и запоминающимися рассказами о природе и мире растений, проиллюстрированными примерами из полевых экспедиций. Все это вызывало у студентов интерес к флоре родного края, поэтому гербарий Ульяновского педагогического университета ежегодно пополнялся их сборами, определенными Н.С. Раковым. Николай Сергеевич мог увидеть потенциал в каждом студенте, увлечь изучением ботаники, поэтому ему удалось подготовить большое число превосходных специалистов – учителей. Собственных аспирантов у Николая Сергеевича не было, однако благодаря его помощи и всесторонней поддержке научную работу в области ботаники начали М.Н. Кузнецова, Е.Ю. Истомина, А.Н. Голюшева, Г.В. Дронин.

Долгое время Н.С. Раков являлся куратором одной из наиболее крупных и старейших (основан в 1946 г.) ботанических коллекций Среднего Поволжья – Гербария имени В.В. Благовещенского кафедры ботаники Ульяновского государственного педагогического университета (UPSU). Николай Сергеевич ответственно и трепетно относился к работе с гербарием. Он не только пополнял его собственными сборами по ежегодным полевым сезонам, но проводил реставрацию старых гербарных листов, дезинсекцию гербарной коллекции. Благодаря его силам и стараниям гербарий сохранился до настоящего времени.

В 1969 г. Н.С. Раков вступает в только что организованное Ульяновское отделение Русского ботанического общества, которое возглавила ученица выдающегося ботаника члена-корреспондента АН СССР Б.М. Козо-Полянского профессор Р.Е. Левина, и в том же году выходит его первая научная публикация, посвященная редким и новым для флоры Ульяновского Заволжья видам растений (Rakov, 1969). В 2008 г. Н.С. Раков переходит в Тольяттинское отделение РБО, а в 2018 г. на XIV Съезде Русского ботанического общества в Махачкале избирается его Почетным членом (Famam extendere factis..., 2019).

В Ульяновском государственном педагогическом университете Николай Сергеевич проработал до 2009 г. В 2009–2018 гг. являлся научным сотрудником лаборатории проблем фиторазнообразия Института экологии Волжского бассейна РАН. Здесь, в 2012 г. он защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по теме “Состав, структура и динамика адвентивной флоры Ульяновской области”. К тому моменту Николай Сергеевич уже был известным исследователем, и составитель одного из отзывов, поступивших на квалификационную работу, выразил удивление, что работа Николая Сергеевича не докторская, а только кандидатская.

Период работы в Институте экологии Волжского бассейна РАН – самый плодотворный для Николая Сергеевича. Согласно данным Российского индекса научного цитирования (Scientific Electronic..., 2021), из 265 публикаций 205 опубликовано именно в эти годы. Это связано с отсутствием педагогической нагрузки и возможностью сконцентрировать усилия на научных исследованиях.

Мало кто из современных ботаников может похвастаться участием сразу в трех ревизиях региональной флоры. Николай Сергеевич был инициатором составления Определителя растений Среднего Поволжья (Opredelitel’..., 1984), по которому учились студенты биологических факультетов Самары и Ульяновска, конспекта высших растений Ульяновской области (Blagoveshchens-

kiy, Rakov, 1994), монографии “Сосудистые растения Ульяновской области” (Rakov et al., 2014). В настоящее время это самые цитируемые работы автора.

Николай Сергеевич принимал активное участие в создании Красной книги Ульяновской области (Krasnaya..., 2006, 2015), а также двух изданий Красной книги Самарской области (Krasnaya..., 2007, 2017), был соавтором Красной книги Пензенской области (Krasnaya..., 2013). К нему обращались за консультацией многие специалисты из других учреждений. Он активно поддерживал переписку. Здесь вспоминается история о том, как сотрудник Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, крупный систематик и эволюционист, доктор биологических наук Алексей Константинович Скворцов, отправляя своего аспиранта Василия Гадырку для сбора материала, сказал: “езжайте в Ульяновск, там есть Раков”.

Николай Сергеевич запомнится своими добрыми делами, высокой интеллигентностью и лучезарным взглядом. С ним пройдены тысячи километров полевых маршрутов, собраны сотни гербарных листов, десятки раз проштудированы страницы определителей растений. Его преданность любимому делу – ботанике – восхищала. Он был неутомимым тружеником, которого отличали исключительная внимательность к растениям и обстоятельный подход к трактовке явлений. Собственно, этим и объясняется большая доля флористических находок, сделанных им в Среднем Поволжье. Малейшее сомнение в определении растения, даже самого, казалось бы, обычного, заставляло обращаться к определителю и искать ответ. Аккуратность проявлялась в сборах и монтировке гербария – все листы оформлены Николаем Сергеевичем очень качественно. В экспедициях он учил не только видеть растения, но и заставлял пробовать на вкус коренья, нюхать листья – удовольствие сомнительное, но насколько обогащается восприятие окружающего мира, как запечатлеваются в памяти свойства растений.

Первая научная экспедиция Н.С. Ракова состоялась в 1962 г. и с тех пор ежегодно он отправлялся в поездки – в составе комплексных экспедиций Ульяновского государственного педагогического института, или Института экологии Волжского бассейна РАН, но гораздо чаще – индивидуально. Превосходное знание флоры Среднего Поволжья позволило Николаю Сергеевичу описать два новых для науки вида растений, эндемиков волжского бассейна – *Anemonoides* × *korzhinskyi* Saksonov et Rakov и *Linaria volgensis* Rakov et Tzvelev (Saksonov, Rakov, 1992; Rakov, Tzvelev, 1993).

Важное направление исследований Н.С. Ракова – флора населенных пунктов. Благодаря ему появились первые подробные списки флор Ульяновска (Rakov, 2003), Тольятти (Senator et al., 2015), Димитровграда (Kornilov et al., 2012), Сенгилея (Rakov et al., 2013), Новоульяновска (Rakov, Saksonov, 2008), Жигулевска (Mogutova..., 2012), Чердаклов (Golyusheva et al., 2011), Ишеевки (Rakov, 2015a), Павловки (Rakov, 2014), Большого Нагаткино (Rakov, 2015b), Архангельского (Rakov, 2006), Чувашского Сускана (Saksonov et al., 2010). Особое внимание он уделял культивируемым растениям, впервые описав их видовой состав для Ульяновской области (Rakov, Saksonov, 2007).

Николай Сергеевич любил Ульяновскую землю. Места, которые он открывал для своих коллег – Акуловская степь, Скрипинские Кучуры, Тушнинские увалы, Засызранские степи, Шиловская стрелка и многие другие, в памяти связаны только с его именем и увлекательным повествованием. Им подготовлены характеристики флоры и растительности многих ценных ботанических объектов региона (Tsennye..., 1986; Osobo okhranyaemye..., 1997 и др.).

В своей работе Николай Сергеевич постоянно обращался к работам своих учителей – Виктора Васильевича Благовещенского и Розы Ефимовны Левиной, пропагандировал их среди своих коллег. Он внимательно относился и к работам безвременно ушедших коллег по Ульяновскому педагогическому университету – Юрия Александровича Пчелкина и Валерия Федоровича Войтенко. Кроме того, Н.С. Раков был блестящим знатоком краеведческой литературы и в работах постоянно обращался к источникам XVIII–XIX вв. Следует отметить и его активную помощь краеведам-историкам. По предложению Н.С. Ракова для определения точного местонахождения бывших населенных пунктов или старых дорог использовались синантропные растения. Он также стал одним из авторов сайта “Древности Симбирского края”, созданного группой ульяновских любителей истории, на котором представлена работа “И.И. Лепехин как ботаник” (Rakov, 2021). Николай Сергеевич неоднократно выступал как популяризатор науки, в частности, в серии телевизионных научно-популярных передач на ГТРК “Волга”, посвященных весенним первоцветам (V gostyakh u Flory, 1996).

Особым даром Николая Сергеевича являлся талант лектора и педагога. Николай Сергеевич восхищал слушателей широтой своей эрудиции, а также высочайшим качеством выполненной работы, оригинальностью взгляда. Им опубликован ряд научно-популярных работ на страницах журналов “Природа”, “Мономах”, ульяновских областных и городских газет, газеты Ульяновского

педагогического университета “Призвание” и газеты Тольяттинского отделения Русского ботанического общества “Flora foliumii”.

Библиография работ Николая Сергеевича и биографические сведения о нем опубликованы в ряде работ (Saksonov, Senator, 2008; Bibliografiya..., 2013; Yuritsyna et al., 2018).

Николай Сергеевич был талантливым, добрым человеком, чтящим своих учителей. Уверены, что все, кто работал и общался с ним, будут помнить этого замечательно человека и его уроки верности науке, порядочности и дружбы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Bibliografiya...] Библиография трудов кандидата биологических наук, доцента Н.С. Ракова (к 70-летию со дня рождения и 45-летию научно-педагогической деятельности). 2013. Тольятти. 69 с.

[Blagoveshchenskiy, Rakov] Благовещенский В.В., Раков Н.С. 1994. Конспект высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск. 116 с.

Famam extendere factis. Библиография членов Тольяттинского отделения Русского ботанического общества (2008–2018). 2019. Тольятти. 173 с.

[Golyusheva et al.] Голюшева А.Н., Раков Н.С., Сенатор С.А. 2011. Флора пгт Чердаклы (Ульяновское Заволжье). – Самар. Лука: проблемы регион. и глобальной экологии. 20 (1): 49–103.

[Kornilov et al.] Корнилов С.П., Лашманова Н.Н., Раков Н.С., Сенатор С.А., Саксонов С.В. 2012. Флора города Димитровграда. Ульяновск. 174 с.

[Krasnaya...] Красная книга Ульяновской области: В 2 т. 2005. Т. 2: Растения. Ульяновск. 220 с.

[Krasnaya...] Красная книга Самарской области. 2007. Т. 1. Редкие виды растений, лишайников и грибов. Тольятти. 372 с.

[Krasnaya...] Красная книга Пензенской области. 2013. Т. 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза. 299 с.

[Krasnaya...] Красная книга Ульяновской области. 2015. М. 550 с.

[Krasnaya...] Красная книга Самарской области. 2017. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. Самара. 384 с.

[Mogutova...] Могутова гора: взаимоотношения человека и природы. 2012. Тольятти. 108 с.

[Opredelitel’...] Определитель растений Среднего Поволжья. 1984. Л. 392 с.

[Osobo okhranyaemye...] Особо охраняемые природные территории Ульяновской области. 1997. Ульяновск. 184 с.

[Rakov] Раков Н.С. 1969. О некоторых редких и новых для флоры Ульяновского Заволжья видах растений. – Бот. журн. 54 (12): 1990–1992.

[Rakov] Раков Н.С. 2003. Флора города Ульяновска и его окрестностей. Ульяновск. 215 с.

[Rakov] Раков Н.С. 2006. О флоре и растительности села Архангельское (левобережье Ульяновской области). – Фиторазнообразие Восточной Европы. 1: 47–87.

[Rakov] Раков Н.С. 2014. Флора поселка Павловка (Ульяновское Предволжье): экологический аспект. – Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья: Сб. науч. статей. Тольятти. С. 332–336.

[Rakov] Раков Н.С. 2015a. Флора поселка городского типа Ишеевка (Ульяновское Предволжье). – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 24 (4): 189–211.

[Rakov] Раков Н.С. 2015b. Флора села Большое Нагаткино (Ульяновское Предволжье). – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 24 (2): 125–154.

[Rakov] Раков Н.С. И.И. Лепехин как ботаник. http://archeo73.ru/Russian/statyap/Lepehin.htm (доступно 21.07.2021).

[Rakov, Saksonov] Раков Н.С., Саксонов С.В. 2007. Культивируемые растения Ульяновской области. – Фиторазнообразие Восточной Европы. 4: 64–108.

[Rakov, Saksonov] Раков Н.С., Саксонов С.В. 2008. Флора малых городов Ульяновской области. 1. Город Новоульяновск. – Фиторазнообразие Восточной Европы. 6: 46–95.

[Rakov et al.] Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2013. Флора малых городов Ульяновской области. 3. Город Сенгилей. – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 22 (1): 39–79.

[Rakov et al.] Раков Н.С., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Васюков В.М. 2014. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II. Тольятти. 295 с.

[Rakov, Tzvelev] Раков Н.С., Цвелев Н.Н. 1993. Новый вид рода *Linaria* Oknn. (Scrophulariaceae) из Ульяновской области. – Нов. сист. высш. раст. 29: 119–120.

[Saksonov, Rakov] Саксонов С.В., Раков Н.С. 1992. *Anemonoides* × *korzhinskyi* (Ranunculaceae) – новый гибридогенный вид из Среднего Поволжья. – Бот. журн. 77(1): 111–112.

[Saksonov et al.] Саксонов С.В., Раков Н.С., Сенатор С.А., Иванова А.В., Савенко О.В. 2010. Флора окрестностей села Чувашский Сускан в Ульяновской области (Низкое Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район). – Фиторазнообразие Восточной Европы. 8: 187–204.

[Saksonov, Senator] Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2008. Николай Сергеевич Раков (к 65-летию со дня рождения). – Фиторазнообразие Восточной Европы. 6: 222–231.

[Scientific Electronic...] Научная электронная библиотека eLIBRARY.RU. 2021. https://elibrary.ru/author_items.asp (доступно 21.07.2021).

[Senator et al.] Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С., Васюков В.М., Иванова А.В., Сидякина Л.В. 2015. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область). – Фиторазнообразие Восточной Европы. IX (1): 32–101.

[Tsennye...] Ценные ботанические объекты Ульяновской области: Уч. пособие. 1986. Ульяновск. 96 с.

[V gostyakh u Flory] В гостях у Флоры. 1996. https://www.youtube.com/watch?v=sT-vran2RBtQ&t=1709s (доступно 21.07.2021).

[Yuritsyna et al.] Юрицына Н.А., Дронин Г.В., Конева Н.В., Сидякина Л.В. 2018. Библиография трудов Николая Сергеевича Ракова (к 75-летию со дня рождения). – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 27 (4 (2)): 208–216. https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10163

IN MEMORIAM: NIKOLAY SERGEYEVICH RAKOV

S. A. Senator[a,#], V. A. Gurkin[b,##], E. Yu. Istomina[c,###], and S. N. Oparina[c,####]

[a] Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia
[b] Ulyanovsk State Technical University
Severnyi Venets Str., 32, Ulyanovsk, 432027, Russia
[c] Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov
Lenin Sq., 4/5, Ulyanovsk, 432071, Russia
[#]e-mail: stsenator@yandex.ru
[##]e-mail: vgrk@mail.ru
[###]e-mail: istominaeyu@yandex.ru
[####]e-mail: sno1005@mail.ru

REFERENCES

Bibliografiya trudov kandidata biologicheskikh nauk, dotsenta N.S. Rakova (k 70-letiyu so dnya rozhdeniya i 45-letiyu nauchno-pedagogicheskoi deyatel'nosti). 2013. [Bibliography of the works of Candidate of Biological Sciences, Associate Professor N.S. Rakov (on the 70th Anniversary of his birth and the 45th Anniversary of scientific and pedagogical activity)]. Togliatty. 69 p.

Blagoveshchenskiy V.V., Rakov N.S. 1994. Konspekt vysshikh sosudistykh rasteniy Ul'yanovskoy oblasti [Synopsis of higher vascular plants of the Ulyanovsk Region]. Ul'yanovsk. 116 p. (In Russ.).

Famam extendere factis. Bibliografiya chlenov Tol'yattinskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva (2008–2018). 2019. [Famam extendere factis. Bibliography of the members of the Togliatti branch of the Russian Botanical Society (2008–2018)]. Togliatty. 173 p. (In Russ.).

Golyusheva A.N., Rakov N.S., Senator S.A. 2011. Flora of the Cherdakly village (Ulyanovsk Zavolzhye). – Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 20 (1): 49–103 (In Russ.).

Kornilov S.P., Lashmanova N.N., Rakov N.S., Senator S.A., Saksonov S.V. 2012. Flora goroda Dimitrovgrada [Flora of the Dimitrovgrad city]. Ul'yanovsk. 174 p. (In Russ.).

Krasnaya Kniga Ul'yanovskoy Oblasti. Vol. 2. Rasteniya. 2005. [Red Data Book of the Ul'yanovsk Oblast. Vol. 2. Plants]. Ul'yanovsk. 220 p. (In Russ.).

Krasnaya Kniga Samarskoy Oblasti. Vol. 1. Redkie vidy rasteniy, lishaynikov i gribov. 2007. [Red Data Book of the Samara Oblast. Rare species of plants, lichens and fungi]. Togliatty. 372 p. (In Russ.).

Krasnaya Kniga Penzenskoy Oblasti. Vol. 1. Griby, lishayniki, mkhi, sosudistye rasteniya. 2013. [Red Data Book of the Penza Oblast. Vol. 1. Fungi, lichens, mosses, vascular plants]. Penza. 299 p. (In Russ.).

Krasnaya Kniga Ul'yanovskoy Oblasti [Red Data Book of the Ul'yanovsk Oblast]. 2015. Moscow. 550 p. (In Russ.).

Krasnaya Kniga Samarskoy Oblasti. Vol. 1. Redkie vidy rasteniy i gribov. 2017. [Red Data Book of the Samara Oblast. Vol. 1. Rare species of plants and fungi]. Samara. 384 p. (In Russ.).

Mogutova gora: vzaimootnosheniya cheloveka i prirody. 2012. [Mogutova Gora: the relationship between man and nature]. Togliatty. 108 p. (In Russ.). Opredelitel' rasteniy Srednego Povolzh'ya. 1984. [Determinant of plants of the Middle Volga Region]. Leningrad. 392 p. (In Russ.).

Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Ul'yanovskoy oblasti. 1997. [Specially protected natural territories of the Ulyanovsk Oblast]. Ul'yanovsk. 184 p. (In Russ.).

Rakov N.S. 1969. About some rare and new plant species for the flora of the Ulyanovsk Trans-Volga Region. – Bot. Zhurn. 54 (12): 1990–1992 (In Russ.).

Rakov N.S. 2003. Flora goroda Ul'yanovska i ego okrestnostey. [Flora of the Ulyanovsk city and its surroundings]. Ul'yanovsk. 215 p. (In Russ.).

Rakov N.S. 2006. About the flora and vegetation of the Arkhangelskoe village (left bank of the Ulyanovsk Oblast). – Phytodiversity of Eastern Europe. 1: 47–87 (In Russ.).

Rakov N.S. 2014. Flora poselka Pavlovka (Ul'yanovskoe Predvolzh'e): ekologicheskiy aspekt [Flora of the Pavlovka village (Ulyanovsk Pre-Volga Region): environmental aspect]. – In: Ekologiya i geografiya rastenii i soobshchestv Srednego Povolzh'ya. Togliatty. P. 332–336 (In Russ.).

Rakov N.S. 2015a. Flora of the Isheevka urban-type settlement (Ulyanovsk Pre-Volga Region). – Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 24 (4): 189–211 (In Russ.).

Rakov N.S. 2015b. Flora of the Bolshoe Nagatkino village (Ulyanovsk Pre-Volga Region). – Samarskaya Luka:

problemy regional'noy i global'noy ekologii. 24 (2): 125–154 (In Russ.).

Rakov N.S. I.I. Lepekhin as a botanist. http://archeo73.ru/Russian/statyap/Lepehin.htm (accessed: 21 July 2021).

Rakov N.S., Saksonov S.V. 2007. Cultivated plants of the Ulyanovsk Oblast. – Phytodiversity of Eastern Europe. 4: 64–108 (In Russ.).

Rakov N.S., Saksonov S.V. 2008. Flora of small towns of the Ulyanovsk Oblast. 1. Novoulyanovsk. – Phytodiversity of Eastern Europe. 6: 46–95 (In Russ.).

Rakov N.S., Saksonov S.V., Senator S.A. 2013. Flora of small towns of the Ulyanovsk Oblast. 3. Sengiley. – Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 22 (1): 39–79 (In Russ.).

Rakov N.S., Saksonov S.V., Senator S.A., Vasjukov V.M. 2014. Sosudistye rasteniya Ul'yanovskoi oblasti. Flora Volzhskogo basseina. [Vascular plants of the Ulyanovsk Oblast. Flora of the Volga River Basin]. Vol. II. Togliatty. 295 p. (In Russ.).

Rakov N.S., Tzvelev N.N. 1993. A new species of the genus *Linaria* Oknn. (Scrophulariaceae) from the Ulyanovsk Oblast. – Novosti Sist. Vysh. Rast. 29: 119–120 (In Russ.).

Saksonov S.V., Rakov N.S. 1992. *Anemonoides* × *korzhinskyi* (Ranunculaceae) is a new hybridogenic species from the Middle Volga region. – Bot. Zhurn. 77 (1): 111–112 (In Russ.).

Saksonov S.V., Rakov N.S., Senator S.A., Ivanova A.V., Savenko O.V. 2010. Flora of surroundings of the Chuvashsky Suskan village in the Ulyanovsk Oblast (Low Zavolzhye, Melekessko-Stavropol floral district). – Phytodiversity of Eastern Europe. 8: 187–204 (In Russ.).

Saksonov S.V., Senator S.A. 2008. Nikolay Sergeyevich Rakov (on the 65th Anniversary of his birth). – Phytodiversity of Eastern Europe. 6: 222–231 (In Russ.).

Scientific Electronic Library eLIBRARY.RU. 2021. https://elibrary.ru/author_items.asp (accessed: 21 July 2021).

Senator S.A., Saksonov S.V., Rakov N.S., Vasjukov V.M., Ivanova A.V., Sidyakina L.V. 2015. Vascular plants of Togliatty and its surrounding (Samara Oblast) – Phytodiversity of Eastern Europe. IX (1): 32–101 (In Russ.).

Tsennye botanicheskie ob'ekty Ul'yanovskoy oblasti. 1986. [Valuable botanical objects of the Ulyanovsk Oblast]. Ul'yanovsk. 96 p. (In Russ.).

V gostyakh u Flory. 1996. https://www.youtube.com/watch?v=sTvran2RBtQ&t=1709s (accessed: 21 July 2021).

Yuritsyna N.A., Dronin G.V., Koneva N.V., Sidyakina L.V. 2018. Bibliography of the works of Nikolai Sergeyevich Rakov (on the 75th Anniversary of birth) – Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 27 (4–2): 208–216 (In Russ.). https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10163

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

DOI: 10.31857/S0006813621110119

Сосудистые растения

Plantae vasculares

Echinops saksonovii Vasjukov, sp. nova 1127