

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 107

№ 2

MOSCOW
2022

Founders:

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

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

A. L. Budantsev, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. I. Shamrov

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

Moscow

2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 2, 2022

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Значение признаков развития эндосперма для сравнительного анализа эндоспермогенеза и эмбриогенеза покрытосеменных растений

И. И. Шамров

107

СООБЩЕНИЯ

Морфологический и молекулярно-генетический анализ
рода *Vischeria* (Eustigmataceae, Ochrophyta) в альгологической коллекции ACSSI

А. Д. Темралеева, Е. А. Портная

132

Разнообразие стоматоцист хризофитовых водорослей (Chrysophyceae)
степной зоны Южного Урала

М. Е. Игнатенко, Т. Н. Яценко-Степанова

149

Виды рода *Placoneis* (Bacillariophyta) в России: морфология,
таксономия, распространение

С. И. Генкал, М. И. Ярушина

159

Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae) в Брянской области: распространение,
натурализация и фитоценотическая приуроченность

Н. Н. Панасенко

173

Морфологическая изменчивость *Iris pumila* (Iridaceae) в Нижнем Поволжье
и на Южном Урале

*А. С. Кашин, А. С. Пархоменко, Л. М. Абрамова, А. О. Кондратьева,
А. В. Богослов, И. В. Шилова, А. В. Крюкова*

180

Микрогаметофитогенез у *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae)

Л. А. Николаева (Пушкарева), Г. Е. Титова

198

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Черемушкина Вера Алексеевна (к 70-летию со дня рождения)

В. Н. Годин, А. Ю. Асташенков, Г. Р. Денисова, Е. Б. Таловская, А. А. Гусева

204

Contents

Vol. 107, No. 2, 2022

ORIGINAL ARTICLES

Significance of endosperm development traits for comparative analysis of endospermogenesis and embryogenesis in angiosperms

I. I. Shamrov

107

COMMUNICATIONS

Morphological and molecular genetic analysis of genus *Vischeria* (Eustigmataceae, Ochrophyta) in the ACSSI algological collection

A. D. Temraleeva, E. A. Portnaya

132

Diversity of chrysophycean stomatocysts of the steppe zone of the South Urals

M. E. Ignatenko, T. N. Yatsenko-Stepanova

149

Species of the genus *Placoneis* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy, distribution

S. I. Genkal, M. I. Yarushina

159

Ambrosia artemisiifolia (Asteraceae) in the Bryansk Region: distribution, naturalization and phytocenotic connections

N. N. Panasenko

173

Morphological variability of *Iris pumila* (Iridaceae) in the Lower Volga region and the South Urals

*A. S. Kashin, A. S. Parkhomenko, L. M. Abramova, A. O. Kondratyeva,
A. V. Bogoslov, I. V. Shilova, A. V. Kryukova*

180

Microgametophytogenesis in *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae)

L. A. Nikolaeva (Pushkareva), G. E. Titova

198

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Vera Alekseevna Cheryomushkina (on the 70-years anniversary)

V. N. Godin, A. Yu. Astashenkov, G. R. Denisova, E. B. Talovskaya, A. A. Guseva

204

УДК 581.3

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ РАЗВИТИЯ ЭНДОСПЕРМА ДЛЯ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА ЭНДОСПЕРМОГЕНЕЗА И ЭМБРИОГЕНЕЗА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. И. И. Шамров^{1,2,*}

¹ *Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
191186 С.-Петербург, наб. р. Мойки, 48, Россия*

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

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

Поступила в редакцию 28.09.2021 г.

После доработки 22.10.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Обсуждаются процесс оплодотворения, положение ядра первичной клетки, особенности раннего развития эндосперма и принципы его типизации. Предлагается дополненная и уточненная классификация способов развития эндосперма, образующих 3 уровня иерархии – типы, подтипы и вариации. Типы различаются морфогенетическими потенциями первичных микропилярной и халазальной клеток: целлюлярный (кариокинез в обеих клетках сопровождается цитокинезом) и гелобильный (в обеих клетках происходит только кариокинез, иногда халазальная клетка остается одноядерной). Нуклеарный эндосперм рассматривается как подтип гелобильного типа. Подтипы характеризуются разной степенью участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма. В подтипах выделены вариации на основании положения перегородок во время образования тетрад или триад в целлюлярном типе или числа ядер в халазальной клетке в гелобильном типе.

При сравнительном анализе цветковых растений типы эмбриогенеза можно сравнивать с подтипами и даже вариациями целлюлярного типа эндосперма, при этом оба признака (вклад производных микропилярной и халазальной клеток в построение эндосперма; характер делений этих клеток и форма тетрады) следует рассматривать одновременно. Также можно учитывать и возможности гелобильного эндосперма – наличие 2 подтипов и 2 вариаций.

Ключевые слова: эндосперм, зародыш, развитие, строение, типизация

DOI: 10.31857/S0006813622020107

Эмбриологические признаки, выявленные в ходе сравнительных исследований, могут быть использованы при решении вопросов систематики и филогении. Слабо изученными остаются проблемы развития и типизации эндосперма, что не позволяет в полной мере оценить значимость его типов и способов для решения некоторых проблем биологии развития растений. Современные исследователи практически не разрабатывают теоретические вопросы в области эндоспермогенеза. Имеющиеся литературные данные требуют систематизации и переосмысления. Проведем их анализ, начиная с процесса оплодотворения.

Значение эндосперма для развития зародыша у цветковых растений. Эндосперм, как и зародыш, возникает в результате двойного оплодотворения. Оно включает объединение одного спермия

с яйцеклеткой, а второго спермия (той же пары) – с центральной клеткой зародышевого мешка). Известно, что С.Г. Навашин (Nawaschin, 1898a, b) сравнивал двойное оплодотворение с полиэмбрионией. Такой же точки зрения придерживаются и некоторые современные исследователи (Friedman, 1994, 1995; Friedman, Williams, 2004), которые считают, что один из двух зародышей, возникших в результате оплодотворения, постепенно стал выполнять функцию эндосперма. Однако одновременно развивающиеся зародыши неизбежно вступают в конкуренцию за питательные вещества. Дополнительный зародыш дегенерирует, а образовавшиеся пластические вещества могут использоваться для окончательного формирования единственного зародыша. У *Dactyloporhiza fuchsii* (Druce) Soó (Orchidaceae) в большинстве формирующихся семян на ранних ста-

диях присутствуют глобулярные зародыши. Однако в дальнейшем, вероятно, из-за нарушений во время оплодотворения при образовании эндосперма выявляются различные аномалии в строении зародышей, что приводит к низкой семенной продуктивности (Andronova, 2011). Современные исследования выявили, что трофическая функция не является основной для эндосперма покрытосеменных растений. Наиболее существенным является обеспечение и распределение сигналов, регулирующих процессы дифференциации и органогенеза зародыша. Значимость эндосперма, возникающего при оплодотворении центральной клетки спермием, особенно становится актуальной при апомиксисе. Эндосперм у цветковых растений является, вероятно, структурой *de novo* (подробнее об этом см. Shamrov, 2020).

Эндосперм выявлен у большинства покрытосеменных растений. Однако у некоторых из них (Podostemaceae) функцию эндосперма выполняет “нуцеллярный плазмодий”, который образуется из клеток халазальной области нуцеллуса (Kapil, 1970). Уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка происходит дезинтеграция клеток этой зоны и постепенно возникает многоядерный симпласт (Arekal, Nagendran, 1975). У видов сем. Orchidaceae, как уже было отмечено, наблюдаются нарушения при объединении ядра спермия с ядрами центральной клетки (*Calanthe aristulifera* Rchb.f., *Listera nipponica* Makino). Образование эндосперма подавлено, при этом его первичное ядро чаще всего, не делясь, быстро дегенерирует (Savina, Poddubnaya-Arnoldi, 1990). У *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. и *Listera ovata* (L.) R.Br. тройное слияние происходит нормально, но ядро первичной клетки эндосперма не делится. Оно увеличивается в размерах и находится вблизи клеток постамента, в которых обнаруживаются декстрины. В таком состоянии эндосперм присутствует до начала отделения протодермы в глобулярном зародыше, обеспечивая развивающийся зародыш различными веществами, в том числе необходимыми для его дифференциации и гистогенеза (Shamrov, 2008). По-видимому, также функционирует эндосперм у *Trapa natans* L. (Trapaceae). Первичное ядро эндосперма становится гипертрофированным и смещается в халазальную часть, контактируя с клетками нуцеллуса, богатыми белками и крахмалом. Эндосперм обнаруживается на ранних стадиях эмбриогенеза (Titova et al., 1997).

Особенности раннего эндоспермогенеза и типы эндосперма. Во многих исследованиях выделяют два типа развития эндосперма у цветковых растений в зависимости от особенностей карио- и цитокинеза при прохождении эндоспермогенеза: целлюлярный (деления ядер сопровождаются цитокинезом) и нуклеарный (отсутствие цитокинеза во время ранних стадий). Глобиальный эндо-

сперм обычно рассматривается как эндосперм с признаками обоих вышеназванных типов — первое деление в эндосперме приводит к образованию двух клеток (камер), в которых (обычно в микропилярной) происходят затем только свободоядерные деления (Khudyak, 1963; Poddubnaya-Arnoldi, 1976; Kordyum, 1978; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1984). В ряде исследований число типов увеличивают до четырех, выделяя промежуточный тип, наряду с глобиальным (Wunderlich, 1959), либо разделяя целлюлярный тип на собственно целлюлярный и тубифлоральный (Kamelina, 1997).

Тип развития во многом определяется положением ядра первичной клетки эндосперма. При нуклеарном типе ядро часто находится в микропилярной части. Однако для ряда растений указывается на его перемещение в среднюю (*Onagraceae*, *Vitaceae*) и даже халазальную (*Capparidaceae*, *Tiliaceae*) области (Zhukova, 1997b). Возникшие ядра распределяются по периферии возникающего ценоцита, оттесненные крупной вакуолью. Далее начинается процесс целлюляризации (рис. 1, 1–4). Нуклеарный эндосперм характерен как для двудольных, так и однодольных растений. При развитии целлюлярного эндосперма ядро первичной клетки располагается чаще всего в микропилярной или средней частях (Shamrov, 1997a), тогда как при глобиальном типе оно обычно находится вблизи антипод (*Vorsobina*, Solntseva, 1979; Shamrov, 1997b). Его деление, как правило, поперечное, реже продольное или наклонное. Целлюлярный эндосперм характерен для двудольных растений. Данные, полученные по его развитию у ряда однодольных (*Agaceae*, *Burmanniaceae*, *Lemnaceae*), были подвергнуты сомнению (Lawalrée, 1952; Maheshwari, Khanna, 1956; Parameswaran, 1959). Так же обстоит дело и с глобиальным эндоспермом, который присущ однодольным. Результаты его описания у некоторых двудольных (*Olacaceae*, *Santalaceae*, *Saxifragaceae*) также в дальнейшем не были подтверждены (Swamy, Krishnamurthy, 1973). При глобиальном эндосперме после первого деления образуются 2 неравные камеры: в крупной микропилярной происходит образование многоядерного ценоцита, а маленькая халазальная может оставаться одноядерной или в ней возникает несколько ядер. Затем в микропилярной, а иногда и халазальной многоядерной камерах начинается формирование клеток.

Выявлены различия в поведении ядра первичной клетки и характере дальнейшего развития при разных типах эндосперма. В сем. *Aquifoliaceae* (целлюлярный эндосперм) деления в первых двух клетках могут не сопровождаться цитокинезом (Herr, 1961), т. е. развитие эндосперма начинается по глобиальному типу. У представителей сем. *Saxifragaceae* обнаружен эндосперм глоби-

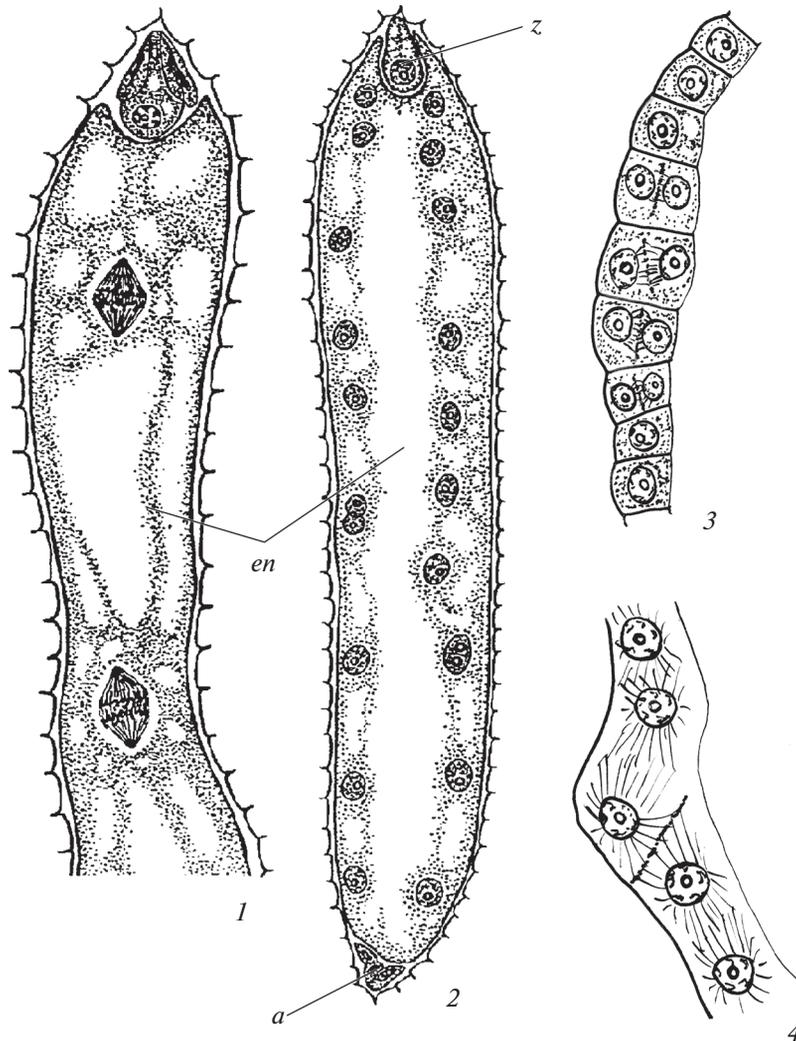


Рис. 1. Строение и развитие эндосперма по нуклеарному типу у *Gentiana lutea*. Стадии развития: ценоцитная (1, 2) и альвеолярная (3, 4). *a* – антиподы, *en* – эндосперм, *z* – зигота.

Fig. 1. Endosperm structure and development after Nuclear type in *Gentiana lutea*. Stages of development: coenocytic (1, 2) and alveolar (3, 4). *a* – antipodals, *en* – endosperm, *z* – zygote.

ального типа, однако в некоторых случаях он может быть целлюлярным или нуклеарным (Коробова-Semenchenko, 1977). У ряда видов семейств Balsaminaceae и Loganiaceae (целлюлярный эндосперм) в результате деления микропилярной клетки образуется ряд из трех клеток, верхняя из которых преобразуется в микропилярный гаусторий, а в нижней и средней клетках, дающих собственно эндосперм, происходят свободоядерные деления (Dahlgren, 1934; Yamazaki, 1963). В сем. Acanthaceae эндосперм, образующийся на базе средней клетки, может быть с самого начала либо клеточным, либо свободноядерным (Mohan Ram, 1962; Karlström, 1974a, b; Madhavan, Gupta, 1982). У *Arabidopsis thaliana* (L.) Нейнх. (нуклеарный эндосперм) на стадии 2-ядерного эндосперма одно ядро мигрирует в халазаль-

ный район. Далее здесь образуется 2–8 ядер, которые отделяются плотной цитоплазмой от остальной части эндосперма, имитируя халазальную камеру гелобияльного эндосперма как по строению, так и ее роли в дальнейшем развитии (Herr, 1999). Подобная особенность строения и развития эндосперма у этого вида и *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. (Brassicaceae) была отмечена нами (Shamrov, 2002, 2007). У *A. thaliana* число ядер в халазальной части составляло 4 (рис. 2, 1, 2), а у *C. bursa-pastoris* значительно больше, при этом наблюдалась агрегация ядер и их полиплоидизация. Ядра в халазальной области эндосперма у *Arabidopsis thaliana* также могут сливаться, в результате чего они становятся в 2–3 раза крупнее, чем ядра микропилярной области, при этом их плоидность возрастает (Baroux et al., 2004). У *Ga-*

gea stipitata Merckl. ex Bunge (Liliaceae) (Shamrov, 1999) клеткообразование в халазальной части эндосперма, где формируются крупные полиплоидные ядра, не происходит. Сходное поведение нуклеарного эндосперма было описано у *Hypericum acutum* Moench. (Clusiaceae), когда в период раннего эмбриогенеза ядра в халазальной части эндосперма оказываются связанными между собой (Stenar, 1938). У *Allium schoenoprasum* L. из сем. Alliaceae (Vinogradova, 2018) выявлено несколько способов прохождения начального этапа развития нуклеарного эндосперма. Чаще всего после первого деления одно ядро и его производные остаются в центральной части первичной клетки (за счет них в дальнейшем создается основная масса эндосперма), а второе мигрирует в халазальную часть, при этом образующиеся ядра крупнее по сравнению с центральными, более хроматизированные и содержат больше ядрышек. Во втором случае возникающие ядра остаются только в центральной части первичной клетки эндосперма. Очень редко деления происходят только в халазальной части, что характерно, как правило, для гелобиального эндосперма. Подобное отмечали при развитии нуклеарного эндосперма у *Dioscorea nipponica* Makino (Torshilova, 2018).

Особенности формирования нуклеарного и гелобиального типов эндосперма. При нуклеарном и гелобиальном типах ценоцитная фаза сменяется клеточной: вокруг каждого ядра обособляется участок цитоплазмы и образуется клеточная оболочка. По данным электронной микроскопии клеточная оболочка ценоцита эндосперма снабжена многочисленными выростами (Vijayaraghavan, Prabhakar, 1984; Bhandari, Anuradha Mal, 1989). У многих растений такие выросты есть и в центральной клетке зародышевого мешка (Vazart V., Vazart J., 1966; Newcomb, 1973), что способствует осуществлению латерального пути транспорта после оплодотворения, особенно при наличии интегументального тапетума.

Исследователи изучают гены, вовлеченные в процессы митоза и связь между собой образующихся ядер (Liu, Meinke, 1998; Liu et al., 2002; Hara et al., 2015; Guo et al., 2018). При этом, анализируя состояние ядер во время анафазы, которая у *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) считается критической стадией в клеточном цикле по синхронизации образующихся ядер эндосперма, ценоцитное состояние эндосперма авторы не корректно называют синцитиальным (Hara et al., 2015; Guo et al., 2018). Прежде всего, семантика термина “синцитий” (греч. *syn* – вместе, *kitos* – клетка) указывает на сохраняющуюся связь между поделившимися клетками, а не ядрами, которые образуются при нуклеарном и гелобиальном типах. Так, например, у человека синцитий образуется во время сперматогониальных делений. В этом

случае цитокинез не доходит до конца и образуются клоны взаимосвязанных клеток (Gilbert, 2003).

Клетки эндосперма формируются центростремительно: сначала возникают периферические, а затем – внутренние клетки. Начальные этапы целлюляризации характеризуются некоторыми особенностями. При образовании первого слоя формируются радиальные и наружные тангентальные клеточные стенки, при этом со стороны вакуоли клетки покрыты только плазмалеммой. Такая стадия развития нуклеарного и гелобиального эндосперма получила название альвеолярной (Lammeren van, 1988; Xu Han, Lammeren van, 1993, 1994). Термин “альвеола” был предложен С. Sokolowa (1890) для обозначения радиально удлиненных клеток, смыкающихся в центре женского гаметофита хвойных при переходе от нуклеарной к целлюлярной стадии развития. Только после образования внутренних клеточных стенок начинаются деления клеток. Подобный эндосперм у голосеменных обозначают как альвеолярный (Singh, 1978). У цветковых растений, в отличие от голосеменных, после образования первого альвеолярного слоя в его клетках происходят периклинальные деления. Оформляется эпидермальный слой, клетки которого имеют полные оболочки. Нижележащий слой проявляет признаки альвеолярной структуры. Процесс целлюляризации продолжается до тех пор, пока вся вакуоль не будет занята клетками. У растений с до-развитием (Paeoniaceae, Ranunculaceae) с глобулярной стадии развития вокруг зародыша в результате лизиса клеток эндосперма в центре образуется эндоспермальная полость, которая становится выраженной на момент опадения семени (Shamrov, 1997; Butuzova, 2018). У представителей некоторых семейств эндосперм остается ядерным (Cymodoceaceae, Juncaginaceae, Zosteraceae). Число свободно-ядерных делений варьирует у различных таксонов.

Направление заложения клеточных перегородок варьирует в зависимости от таксона: может начинаться с периферии ценоцита и идти к центру либо с одного из полюсов эндосперма и продвигаться в направлении продольной оси к другому полюсу (чаще от микропилярного к халазальному концу). У *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) клеткообразование начинается по достижению 128 свободных ядер. Первыми образуются клетки вблизи зиготы, затем этот процесс смещается в среднюю и нижнюю часть, что приводит к асинхронному формированию клеток. Так, в микропилярной части уже имеются 2 слоя (соответствует стадии 2-3-клеточного зародыша), тогда как в халазальной части лишь иницируется заложение перегородок между ядрами (рис. 1, 1–4) (Shamrov, ориг. данные).

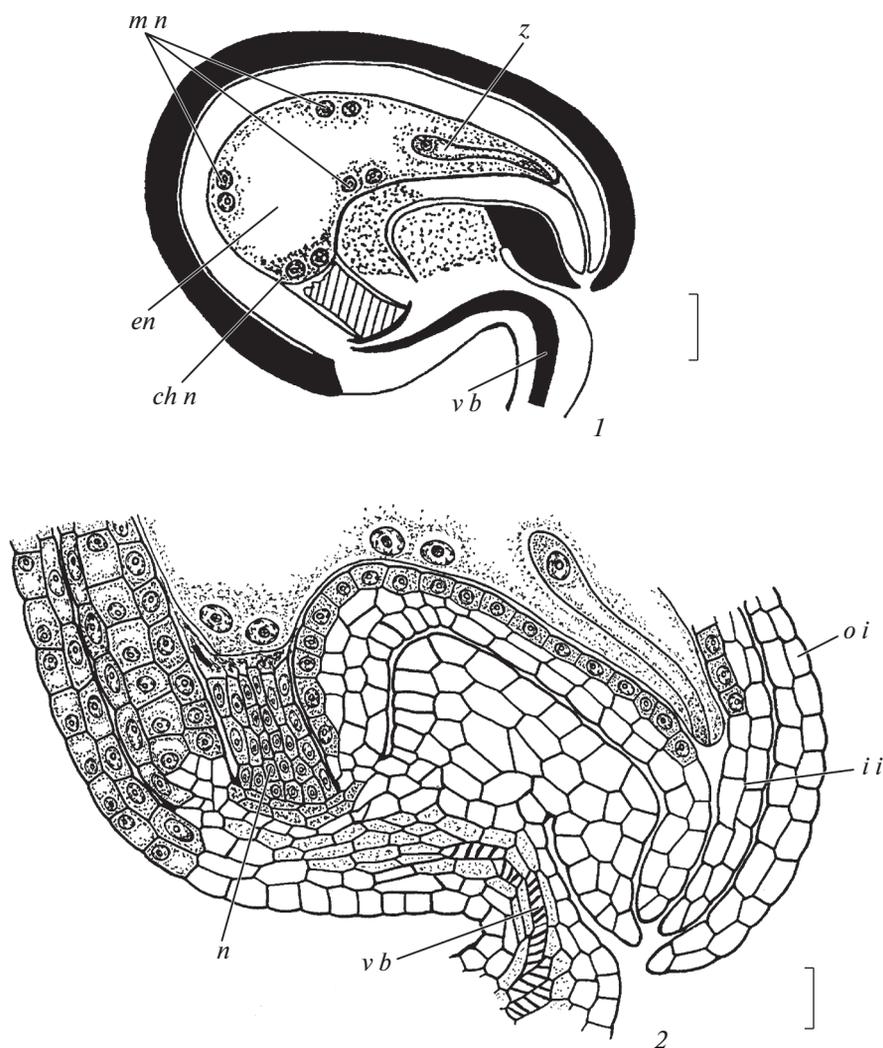


Рис. 2. Формирующееся семя на стадии зиготы и первых ядер эндосперма у *Arabidopsis thaliana*.

Общий вид (1), микропиларная и халазальная части семени (2). *ch n* – халазальные ядра, *en* – эндосперм, *ii* – внутренний интегумент, *mn* – микропиларные ядра, *n* – нуцеллус, *oi* – наружный интегумент, *vb* – проводящий пучок, *z* – зигота.

Fig. 2. Developing seed at the stage of zygote and first endosperm nuclei in *Arabidopsis thaliana*.

General view (1), micropylar and chalazal portions of the seed (2). *ch n* – chalazal nuclei, *en* – endosperm, *ii* – inner integument, *mn* – micropylar nuclei, *n* – nucellus, *oi* – outer integument, *vb* – vascular bundle, *z* – zygote.

Механизмы образования клеточных перегородок между ядрами ценоцита дискутируются: (1) путем формирования клеточных пластинок (с помощью вторичных фрагмопластов); (2) способы клеткообразования, не связанные с митозом; (3) инициация цитокинеза обусловлена свободным центростремительным ростом клеточных стенок между ядрами пристенного слоя цитоплазмы эндоспермального ценоцита. Наиболее вероятным представляется первый способ. При исследовании локализации микротрубочек в ходе развития нуклеарного эндосперма *Coronopus didymus* (L.) Sm. (Brassicaceae) было показано, что перед началом клеткообразования в перифериче-

ском слое формируются ядерно-цитоплазматические домены: комплекс ядер и радиально расходящихся от них микротрубочек (Nguyen et al., 2002). В результате взаимодействия перекрывающихся микротрубочек соседних ядер образуются вторичные фрагмопласты, в центре которых формируются клеточные перегородки. Почти также с помощью иммуноцитологического изучения микротрубочек в нуклеарном эндосперме *Brassica napus* L. было выявлено, что их лучи от одного ядра взаимодействуют с микротрубочками соседнего ядра (Lammeren van et al., 1997). У *Gentiana lutea* после достижения критического числа свободных ядер начинается их расхождение, при

этом в каждой паре ядер одно остается вблизи стенки первичной клетки эндосперма, а другое ядро смещается внутрь относительно первого под углом в 45°. Расположение смежных ядер напоминает ломаную линию. В результате этого создается необходимое пространство для перекрещивания микротрубочек, которые появляются вокруг ядер. Между смежными ядрами возникают радиальные стенки (рис. 1, 3, 4) (Shamrov, orig. данные). Подобный механизм, вероятно, является общебиологическим. Именно с помощью его происходит формирование тетрад микроспор по симультанному типу (Sampson, 1969), образование клеток в зародышевом мешке. Хотя у животных цитокинез происходит без участия фрагмопластов, борозды дробления возникают также при участии микротрубочек. Цитоплазма морского ежа после митоза ядра зиготы делится на 2 части, благодаря сокращению микрофиламентов в области будущей борозды дробления. Вокруг обоих ядер создаются “звезды” микротрубочек и начинается образование бластомеров (Gilbert, 2003).

Принципы типизации эндосперма. В классификациях эндоспермогенеза используют ряд критериев для выделения иерархических категорий: 1 – наличие или отсутствие клеточной перегородки при делении первичной клетки эндосперма (целлюлярный и нуклеарный типы, соответственно); 2 – положение первой и второй перегородок (модификации в целлюлярном типе, обозначаемые как “типы” (Mauritzon, 1935; Rosén, 1949; Wunderlich, 1967; Di Fulvio, 1983), “формы” (Schnarf, 1917, 1929; Glišić, 1936–1937) или “вариации” (Kapil, Vijayaraghavan, 1962, 1965; Shamrov, Zhinkina, 1994); 3 – число ядер в халазальной клетке (“формы” в гелобииальном типе – Swamy, Parameswaran, 1963); 4 – положение ядер в первичной клетке эндосперма (“типы” и “подтипы” в нуклеарном типе – Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Coccucci, 1986).

Учитывалась также степень участия первичных микропилярной и халазальной клеток в образовании целлюлярного эндосперма семени. Samuelsson (1913) выделил две серии: серия А – обе клетки принимают участие в образовании эндосперма, серия В – только одна из клеток образует эндосперм, а другая функционирует как гаусторий. На основании этих положений была предложена новая общая классификация эндосперма цветковых растений (Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Coccucci, 1986). Выделены два способа развития эндосперма (целлюлярный и нуклеарный), которым придан статус мегатипов. Целлюлярный мегатип представлен 5 типами и 12 подтипами. Типы образуют 2 группы, различающиеся положением перегородки во время первого деления в эндосперме: продольное (первая группа), поперечное (вторая группа). В нуклеарном

мегатипе на основании положения ядер в первичной клетке эндосперма предложено различать типы и подтипы.

Предложенные критерии, на наш взгляд, не полностью отражают все особенности развития эндосперма. В литературе почти не рассматривается роль гелобииального типа в эволюции эндосперма, хотя число таксонов, у которых он обнаружен, довольно значительно. Ряд исследователей его не рассматривают в качестве самостоятельного и включают в нуклеарный (Sporne, 1954) либо целлюлярный (Swamy, Ganapathy, 1957) типы. Лишь в одной из работ (Herr, 1995) гелобииальный тип рассматривается не как промежуточный этап эволюции от целлюлярного эндосперма к нуклеарному, а как параллельный путь развития. Еще Р. Maheshwari (1950) отмечал, что между типами существуют переходные формы. По мнению Э.С. Терехина (Teryokhin, 1996), способ развития эндосперма тесно связан с адаптивным характером прорастания семян.

Все это заставило нас пересмотреть представления о принципах типизации эндосперма. Еще ранее (Shamrov, 2008) нами была представлена возможная система способов развития и строения эндосперма. В дальнейшем в нее были внесены изменения, увеличено и уточнено число подтипов и вариаций. Коррективы были внесены в направления эволюции эндосперма, особенно с учетом современных данных. Для понимания возникновения различий в строении эндосперма были пересмотрены существующие точки зрения на значение эндосперма для развития зародыша, проведен анализ критериев при построении классификаций и выявлены некоторые особенности строения эндосперма. Все это позволило использовать имеющиеся сведения для проведения сравнительного анализа эндоспермогенеза и эмбриогенеза у цветковых растений.

Переработанная и уточненная классификация включает три ступени иерархии: типы, подтипы, вариации. Принцип ее построения в целом сходен с таковым при выделении типов и вариаций эмбриогенеза (Johansen, 1950). В классификации учитываются следующие критерии: морфогенетические потенции первичных микропилярной и халазальной клеток, степень их участия в построении эндосперма семени, положение клеточных перегородок или число ядер после второго и последующего делений, дефинитивная структурная организация.

На основании морфогенетических потенций первичных микропилярной и халазальной клеток предлагаем различать два основных типа развития эндосперма: **целлюлярный** (в период раннего эндоспермогенеза процессы кариокинеза в обеих клетках завершаются цитокинезом) и **гелобииальный** (в обеих клетках, чаще всего в микропиляр-

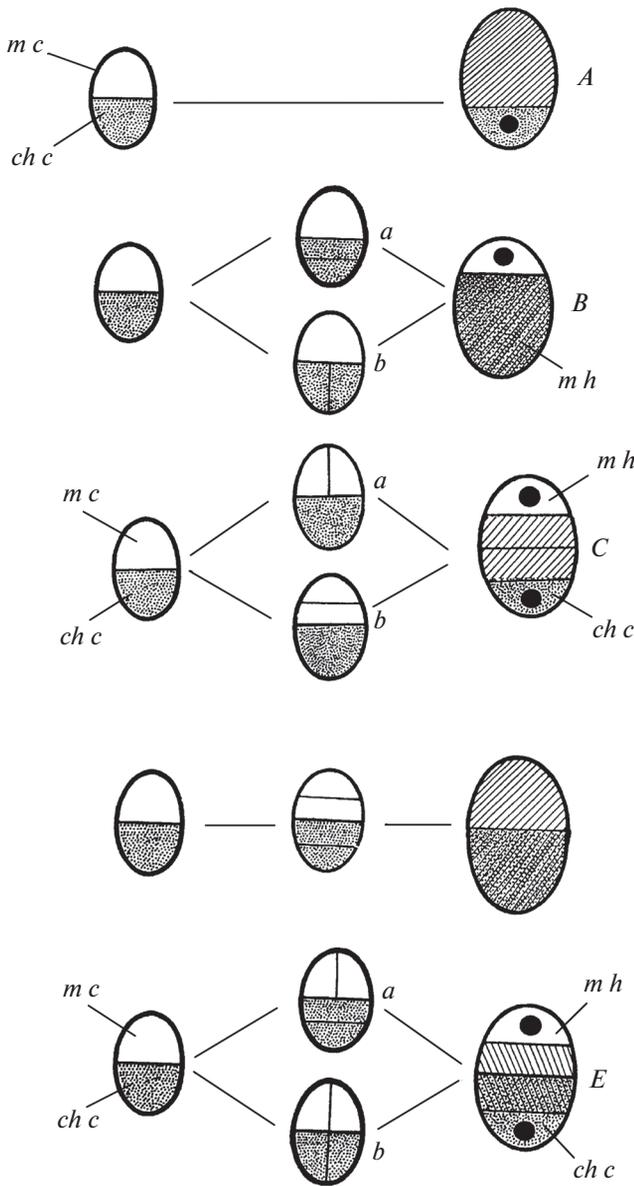


Рис. 3. Целлюлярный тип, подтипы и вариации.

А – микропилярный с халазальным гаусторием подтип: Nymphaea-вариация; В – халазальный с микропилярным гаусторием подтип: а – Pedicularis-вариация, b – Pentaphragma-вариация; С – микропилярный с терминальными гаусториями подтип: а – Prunella-вариация, b – Callitriche-вариация; D – микропилярно-халазальный без гаусториев подтип: Annona-вариация; E – микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип: а – Phyteuma-вариация, b – Scutellaria-вариация. ch c – халазальная клетка, ch h – халазальный гаусторий, m c – микропилярная клетка, m h – микропилярный гаусторий (по: Shamrov, 2008, с изменениями).

Fig. 3. Cellular type with its subtypes and variations. A – Micropylar with chalazal haustorium subtype: Nymphaea-variation; B – Chalazal with micropylar haustorium subtype: a – Pedicularis-variation, b – Pentaphragma-variation; C – Micropylar with terminal haustoria subtype: a – Prunella-variation, b – Callitriche-variation; D – Micropylar-chalazal without haustoria subtype: Annona-variation; E – Micropylar-chalazal with terminal haustoria subtype: a – Phyteuma-variation, b – Scutellaria-variation. ch c – chalazal cell, ch h – chalazal haustorium, m c – micropylar cell, m h – micropylar haustorium (after Shamrov, 2008, modified).

клетки дифференцируются гаустории (Buddleja-seae, Crassulaceae, Gesneriaceae, Orobanchaceae, Pedaliaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Verbenaceae);

микропилярно-халазальный без гаусториев – обе клетки принимают почти равное участие в образовании эндосперма (Annonaceae, Aristolochiaceae, Ceratophyllaceae, Degeneriaceae, Monimiaceae, Nelumbonaceae, Sarraceniaceae, Winteraceae);

микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями – обе клетки двухклеточного эндосперма формируют эндосперм, а также терминальные гаустории (Callitrichaceae, Lentibulariaceae, Lobeliaceae, Stylidiaceae, некоторые Campanulaceae);

халазальный с микропилярным гаусторием – микропилярная клетка становится гаусторием, а халазальная образует эндосперм (Loasaceae, некоторые Campanulaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae).

Также можно предложить **халазальный без гаусториев** подтип – эндосперм формируется преимущественно производными халазальной клетки (Austrobaileaceae).

В подтипах целлюлярного типа можно выделить ряд вариаций¹ по положению перегородок во время второго деления в эндосперме.

¹ Даны приоритетные названия вариаций; примеры таксонов – см. Shamrov, 1997a,b.

ной, осуществляется только кариокинез). Нуклеарный тип рассматривается как подтип гелобильного типа.

Типы подразделяются на ряд подтипов по степени участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма.

Подтипы в целлюлярном типе:

микропилярный с халазальным гаусторием – эндосперм образуется за счет микропилярной клетки, а халазальная клетка функционирует как гаусторий (некоторые Icacinaceae, Fouquieriaceae, Sauguraceae, многие Nymphaeaceae, Hydatellaceae);

микропилярный с терминальными гаусториями – эндосперм формируется из нижних производных микропилярной клетки, а из халазальной клетки, как и верхних производных микропилярной

Микропилярный с халазальным гаусторием подтип:

Nymphaea-вариация² — в микропилярной клетке происходят деления в различных направлениях, а халазальная клетка функционирует как гаусторий (рис. 3, *A*).

Микропилярный с терминальными гаусториями подтип:

Prunella-вариация — второе продольное деление происходит только в микропилярной клетке, образуется Т-образная триада клеток (Schnarf, 1929); включены Galeopsis-вариация (Schnarf, 1917), Alectorolophus-, Limosella-, Linaria- и Veronica-VI-вариации (Glišić, 1936–1937) (рис. 3, *C, a*);

Callitriche-вариация — второе поперечное деление происходит в микропилярной клетке, возникает линейная триада клеток (Jørgensen, 1923); включены Incarvillea-вариация (Mauritzon, 1935) и Stachys-вариация (Schnarf, 1917) (рис. 3, *C, b*).

Микропилярно-халазальный без гаусториев подтип:

Аппона-вариация — второе деление в обеих клетках поперечное, образуется линейная тетрада клеток (Schnarf, 1929); включена Ceratophyllum-вариация (Schnarf, 1929); как производные вариации сюда могут быть отнесены Adoxa- и Lappula-вариации, характеризующиеся продольным или переменным заложением первой и ряда последующих перегородок на ранних стадиях эндоспермогенеза (Schnarf, 1929) (рис. 3, *D*).

Микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип:

Phyteuma-вариация — микропилярная клетка делится продольно, а халазальная — поперечно, что приводит к формированию обратно Т-образной тетрады клеток (Rosén, 1949); включена Isotoma-вариация (Rosén, 1949) (рис. 3, *E, a*);

Scutellaria-вариация — второе деление в обеих клетках продольное с образованием изобилатеральной тетрады клеток (Schnarf, 1917, 1929); включены Catalpa-вариация (Govindu, 1950), Codonopsis- и Sphenoclea-вариации (Rosén, 1949), Prolimosella-, Verbascum- и Veronica-I-V-вариации (Glišić, 1936–1937) (рис. 3, *E, b*).

Сюда можно также отнести Ericaceae- (Schnarf, 1929) и Azorina- (Shamrov, Zhinkina, 1994) вариации, самостоятельность которых является спорной. В этих вариациях первые стадии эндоспермогенеза идут в соответствии с Аппона-вариацией (тетрада клеток линейная). Однако судьба производных микропилярной и халазальной клеток (образование терминальных гаусториев) позволяет рассматривать их в составе микропилярно-халазального с терминальными гаусториями подтипа.

ропилярно-халазального с терминальными гаусториями подтипа.

Халазальный с микропилярным гаусторием подтип:

Pedicularis-вариация — делится поперечно только халазальная клетка, в результате чего образуется линейная триада клеток (Schnarf, 1917, 1929); включена Lavandula-вариация (Polishchuk, Dzelvatovskii, 1971) (рис. 3, *B, a*);

Pentaphragma-вариация — в отличие от предыдущей вариации деление в халазальной клетке — продольное, а триада клеток является обратно Т-образной (Kapil, Vijayaraghavan, 1962, 1965) (рис. 3, *B, b*).

В халазальном без гаусториев подтипе вариации не выделяются (Floyd, Friedman 2000, 2001).

Подтипы в гелобииальном типе:

микропилярный с халазальным гаусторием (собственно гелобииальный тип) — эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная клетка трансформируется в гаусторий (Aponogetonaceae, Asphodelaceae, Costaceae, Hydrocharitaceae, Limnocharitaceae, Phormiaceae, Pontederiaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Zannicheliaceae, некоторые Cabombaceae, Nymphaeaceae);

микропилярный без гаусториев (= нуклеарный тип) — во время раннего развития в первичной клетке эндосперма происходят только процессы кариокинеза (Brassicaceae, Cactaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Fabaceae, Gentianaceae, Poaceae, Restionaceae, Rosaceae, Zosteraceae).

В микропилярном с халазальным гаусторием подтипе гелобииального типа выделяются две вариации по числу ядер в халазальной клетке двухклеточного эндосперма:

Limnocharis³ (А-форма — Swamy, Parameswaran, 1963, или униклеарная — Shamrov, 1997c) — одно ядро в халазальной клетке (рис. 4, *A*);

Dianella⁴ (В-Е-формы — Swamy, Parameswaran, 1963, или полинуклеарная — Shamrov, 1997c) — много ядер в халазальной клетке (рис. 4, *B*).

В микропилярном без гаусториев подтипе выделение вариаций затруднено (рис. 4, *C*), так как нет четких критериев для их разделения. Некоторые авторы (Rosén, 1927) в зависимости от способа перехода свободнойядерной стадии развития к клеточной различают у центроспермных несколько типов (вариаций) клеткообразования.

Возможные эволюционные направления развития эндосперма. Становление существующих типов развития эндосперма происходило сопряженно с окружающими тканями семязачатка и семени. Наибольшее значение, вероятно, имели взаимосвязи эндосперма с зародышем, с одной

² Название предложено нами.

³ Название предложено нами.

⁴ Название предложено нами.

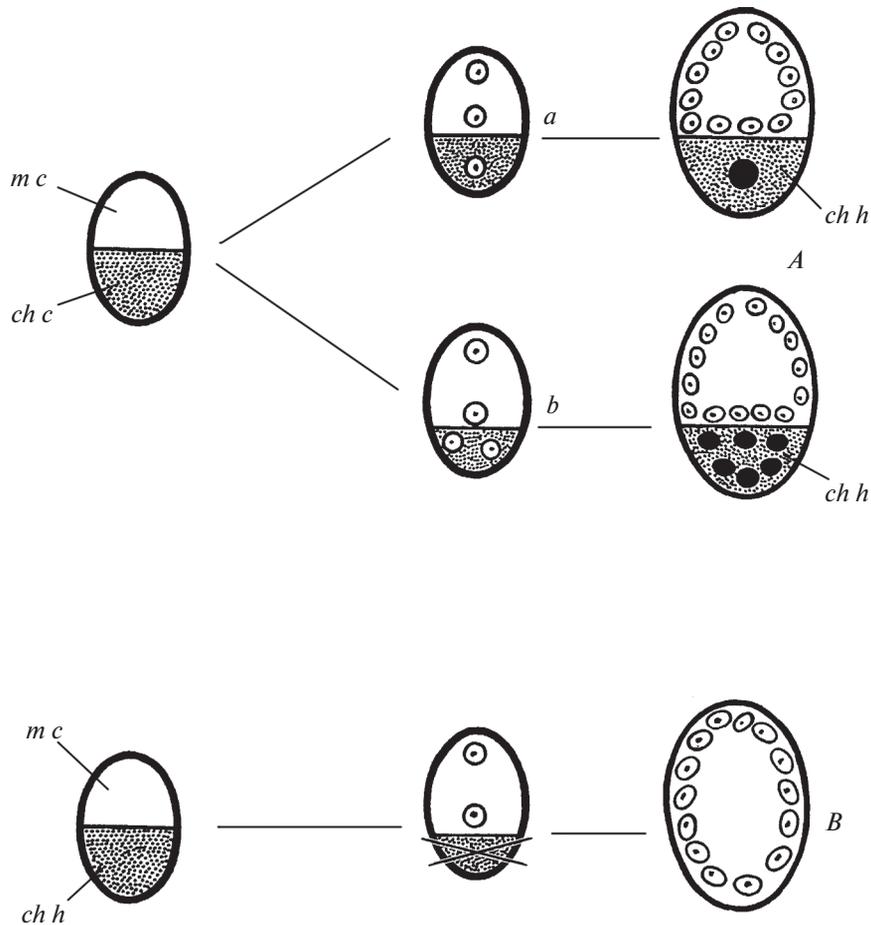


Рис. 4. Гелобильный тип, подтипы и вариации.

A – микропилярный с халазальным гаусторием подтип: *a* – *Limnocharis*-вариация, *b* – *Dianella*-вариация; *B* – микропилярный без гаусториев подтип (собственно нуклеарный тип). *ch c* – халазальная клетка, *ch h* – халазальный гаусторий, *m c* – микропилярная клетка (по: Shamrov, 2008, с изменениями).

Fig. 4. Helobial type with its subtypes and variations.

A – Micropylar with chalazal haustorium subtype: *a* – *Limnocharis*- variation, *b* – *Dianella*-variation; *B* – Micropylar without haustoria subtype (Nuclear type proper). *ch c* – chalazal cell, *ch h* – chalazal haustorium, *m c* – micropylar cell (after: Shamrov, 2008, modified).

стороны, и антиподами, а с другой, обусловленные спецификой транспорта питательных веществ в семязачатке и семени через систему последовательно функционирующих специализированных гаусториальных структур.

Эволюция эндосперма двудольных и однодольных растений происходила, вероятно, независимо. Об этом свидетельствует, прежде всего, распределение типов эндосперма. Для однодольных характерны гелобильный (34 семейства) и нуклеарный (30 семейств), а для двудольных – нуклеарный (156 семейств) и целлюлярный (135 семейств) типы развития эндосперма (Kamelina, 1991). При этом у примитивных однодольных эндосперм преимущественно гелобильный, реже нуклеарный, а у продвинутых – только нуклеарный тип эндосперма; у примитивных двудольных наряду с целлюлярным эндоспермом

широко распространен нуклеарный эндосперм, тогда как у продвинутых таксонов – либо нуклеарный, либо целлюлярный с гаусториями.

Вопросы эволюционного становления типов развития эндосперма цветковых растений до сих пор дискутируются (Maheshwari, 1950; Wunderlich, 1959; Dahlgren, 1991; Teryokhin, 1996; Zhukova, 1997; Baroux et al., 2002). В качестве исходного типа одни авторы (Schnarf, 1929; Sporne, 1954; Khudyak, 1963; Poddubnaja-Arnoldi, 1976; Battaglia, 1980; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1984; Kamelina, 1991) рассматривают нуклеарный, а другие (Coulter, Chamberlain, 1903; Swamy, Ganapathy, 1957; Bhatnagar, Sawhney, 1981; Friedman, 1994, 1995) – целлюлярный. Существует точка зрения, что оба типа возникли одновременно (Palm, 1915; Kordyum, 1978). Также обсуждается вопрос о том, какой из вариантов эндосперма (триплоидный

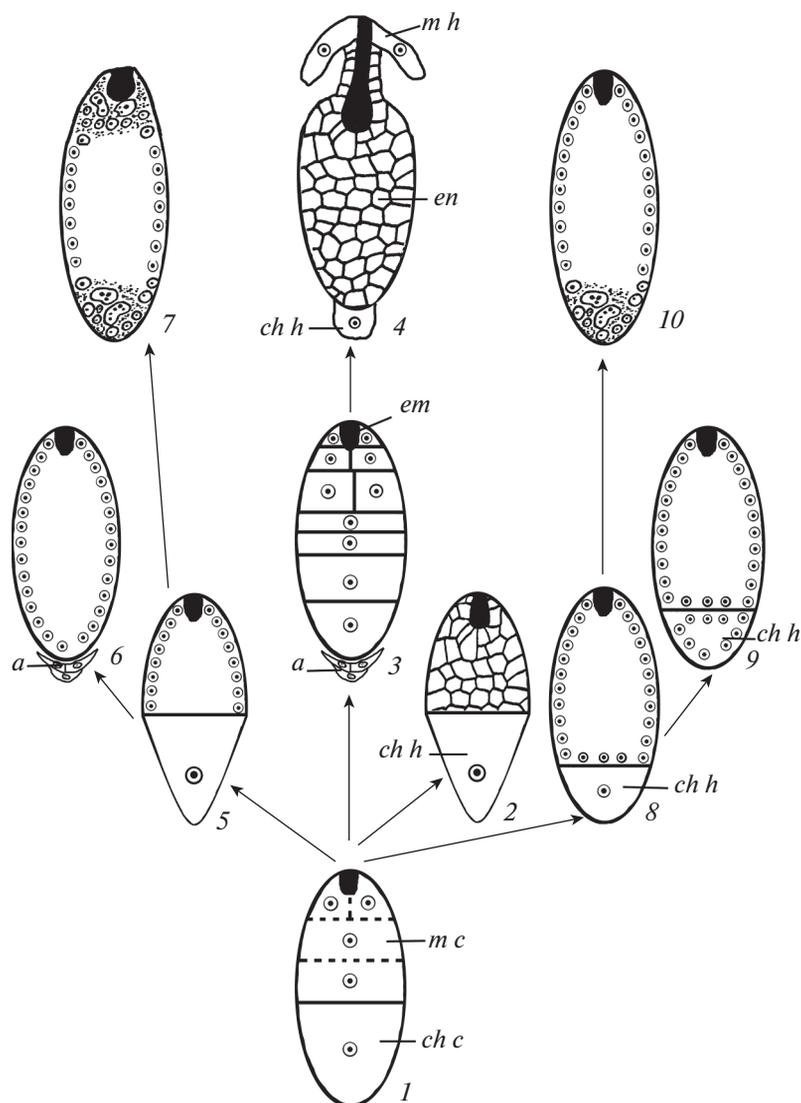


Рис. 5. Схема возможных направлений эволюции эндосперма у цветковых растений (объяснение в тексте).

a – антиподы, *ch c* – халазальная клетка, *ch h* – халазальный гаусторий, *em* – зародыш, *en* – эндосперм, *m c* – микропиллярная клетка, *m h* – микропиллярный гаусторий.

Fig. 5. Scheme of possible evolutionary trends of endosperm in flowering plants (see the text for explanation).

a – antipodals, *ch c* – chalazal cell, *ch h* – chalazal haustorium, *em* – embryo, *en* – endosperm, *m c* – micropylar cell, *m h* – micropylar haustorium.

или диплоидный) является анцестральным (Bargoux et al., 2002).

По нашему мнению, исходным является эндосперм, развитие которого характеризуется признаками целлюлярного и гелобияльного типов (несбалансированность карио- и цитокинеза в микропиллярной клетке двухклеточного эндосперма) (рис. 5, 1). Такое своеобразное развитие эндосперма отмечено у представителей ряда семейств, и эти примеры были обсуждены ранее. Разнообразие типов формирования (три типа развития) описано в сем. Nymphaeaceae (Batygina, Shamrov, 1985). У большинства видов выявлен целлюляр-

ный, однако у *Nymphaea stellata* Willd. (Khanna, 1967) – гелобияльный, а у *Euryale ferox* Salisb. – нуклеарный (Khanna, 1964) типы. Гелобияльный тип обнаружен также у представителей сем. Cabombaceae (Batygina, Shamrov, 1985), входящего, как и сем. Nymphaeaceae, в порядок Nymphaeales (APG III, 2009).

Следует отметить, что представителей семейства Hydatellaceae на основании современных молекулярно-генетических данных также включают в пор. Nymphaeales (Stevens, 2007; APG IV, 2016). У них был обнаружен моноспорический униполярный 4-клеточный зародышевый мешок

(Rudall et al., 2008), как и у ранее исследованных видов пор. *Austrobaileyales* (Friedman et al., 2003; Tobe et al., 2007). Обычно его описывают в рамках *Oenothera*-типа из микропилярной мегаспоры триады или тетрады мегаспор. У видов семейств *Cabombaceae*, *Nymphaeaceae* и *Hydatellaceae* зародышевый мешок возникает из халазальной мегаспоры, подобно *Polygonum*-типу развития. Выявлены корреляции в способе формирования зародышевого мешка и состоянием нуцеллуса. При *Oenothera*-типе в массивной микропилярной зоне нуцеллуса, включая париетальную ткань, накапливаются питательные вещества (Chudzik, Śnieżko, 1999). Ранняя лигнификация клеток гипостазы и отложение в них танинов блокируют поступление метаболитов из проводящего пучка, что приводит к смене базального транспорта на апикальный транспорт через париетальную ткань. У большинства изученных представителей сем. *Nymphaeaceae* (сюда включено монотипное сем. *Varclaouaceae* с родом *Hydrostemma*) париетальная ткань дегенерирует во время развития зародышевого мешка, что делает невозможным осуществление апикального транспорта. Это коррелирует с формированием моноспорического зародышевого мешка *Schizandra*-, а не *Oenothera*-типа, поскольку функциональной в тетраде или триаде является не микропилярная, а халазальная мегаспора (Winter, Shamrov, 1991a, b; Shamrov, Winter, 1991; Winter, 1993). На примере *Nuphar lutea* (L.) Sm. было показано, что в ходе развития происходит усиленный рост формирующегося зародышевого мешка (его халазальный полюс становится заостренным) сначала в направлении микропиле, а затем халазы. Процесс сопровождается деструкцией клеток постамента (Shamrov, 1998b), что позволяет рассматривать халазальный полюс зародышевого мешка как гаусторий. Таким образом, трудно согласиться с существующей точкой зрения о том, что диплоидный эндосперм, возникающий на базе униполярного 4-клеточного зародышевого мешка, является анцестральным (Вагоу et al., 2002). Такой эндосперм (образуется при слиянии центральной клетки, содержащей одно полярное ядро, со спермием) возник в эволюции при постепенной дегенерации халазального полюса зародышевого мешка и замене функции антипод либо в ходе ранней специализации функциональной мегаспоры и развивающегося зародышевого мешка как халазального гаустория (*Nymphaeaceae*), либо смены путей транспорта метаболитов в формирующийся зародышевый мешок с базального (через антиподы) на апикальный (через париетальную ткань) (*Onagraceae*).

В дальнейшем было выявлено, что формирование целлюлярного эндосперма с халазальным гаусторием и наличие перисперма и оперкулула в семени характерно не только для сем. *Nym-*

phaeaceae, но и сем. *Hydatellaceae* (Rudall et al., 2009). По мнению этих авторов, раннее состояние эндосперма у *Trithuria* (*Hydatellaceae*) и кувшинок, а именно наличие халазального гаустория, напоминает гелобиальный эндосперм многих однодольных. По сравнению с ними при сходном развитии зародышевого мешка у представителей пор. *Austrobaileyales* эндосперм семени образуется не за счет производных микропилярной клетки, а только халазальной клетки, при этом гаусторий отсутствует (Floyd, Friedman, 2000, 2001).

У двудольных наиболее близок к анцестральному целлюлярный эндосперм *Fouquieriaceae* и *Saururaceae*, который образуется за счет делений микропилярной клетки, а халазальная клетка трансформируется в гаусторий (микропилярный с халазальным гаусторием подтип) (рис. 5, 2). Значительно большее значение в эволюции имел эндосперм, формирующийся за счет делений обеих клеток (первичных микропилярной и халазальной). Он характеризовался меньшей степенью тканевой дифференциации, при этом отсутствовали такие специализированные структуры, как гаустории (микропилярно-халазальный без гаусториев подтип) (*Ceratophyllaceae*, *Monimiaceae*, *Nelumbonaceae*, *Winteraceae*). Отсутствие гаусториев в этом случае компенсируется формированием крупных, долго сохраняющихся антипод (иногда они увеличиваются в числе), которые участвуют в обеспечении питательными веществами растущего эндосперма на первых стадиях развития (рис. 5, 3). На основе этого в дальнейшем мог сформироваться эндосперм с терминальными гаусториями. В гаустории трансформируются либо верхние производные обеих клеток (микропилярно-халазальный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип – *Campanulaceae*, *Lentibulariaceae*, *Lobeliaceae*), либо один из них, халазальный гаусторий, является прямым продолжением одноименной клетки (микропилярный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип – *Gesneriaceae*, *Plantaginaceae*) (рис. 5, 4). На базе эндосперма, относящегося к микропилярно-халазальному без гаусториев подтипу, мог возникнуть также эндосперм ряда таксонов, характеризующийся продольным или варибельным заложением первой и последующих перегородок – от поперечного через наклонное до продольного (некоторые *Adoxaceae*, *Asteraceae* *Boraginaceae*, *Chloranthaceae*, *Circaeasteraceae*, *Diapensiaceae*, *Dipsacaceae*, *Piperaceae*, *Valerianaceae*).

Нуклеарный эндосперм у двудольных растений, предположительно, возник в результате постепенной редукции халазальной клетки, функцию которой стали выполнять другие структуры, например, антиподы (*Casuarinaceae*, *Mugicaceae*, *Myristicaceae*, *Ranunculaceae*, некоторые *Ham-*

melidaceae, Papaveraceae и др.). Дальнейшая эволюция была связана с гетероморфностью и гетерополярностью эндосперма и функционированием его микропилярного и халазального районов как гаусториев (рис. 5, 7). Более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто гипертрофированных и полиплоидных, обнаруживаются либо только на халазальном полюсе (Aizoaceae, Gentianaceae, Polygonaceae, Rosaceae, Sapindaceae и др.), либо на обоих полюсах (Brassicaceae, Caricaceae, Sterculiaceae и др.), при этом на халазальном полюсе клеткообразование может не происходить, что приводит затем к формированию многоядерного халазального гаустория (Amaranthaceae, Elaeagnaceae, Fabaceae, Nuytaginaceae, Rhamnaceae). Прослеживается корреляция между наличием гаусториев в нуклеарном эндосперме и временем существования антипод. У растений с долго сохраняющимися антиподами эндосперм не образует гаусториев (рис. 5, 6), тогда как в случае эфемерных антипод гаустории и, прежде всего халазальный (рис. 5, 5), формируются.

При обсуждении направлений эволюции эндосперма у однодольных растений отметим пор. Alismatales, у видов которого обнаружены все типы эндосперма. Этот порядок очень обширный и включает 14 семейств (APG, 2016). Считают, что его представители, главным образом сем. Agaceae, дали начало порядкам Acorales (одно сем. Acoraceae) и Petrosaviales (одно сем. Petrosaviaceae). У *Lysichiton*, *Orontium*, and *Symplocarpus* подсем. Orontioideae (базальной группы сем. Agaceae), в отличие от ранее существовавших данных о нуклеарном эндосперме, было выявлено, что эндосперм является целлюлярным (Tobe, Kadokawa, 2010). У *Acorus* (сестринской группы для остальных однодольных) возникновение целлярного эндосперма коррелирует с наличием крупных антипод (Rudall, Furness, 1997) и отсутствием халазального эндоспермального гаустория (Floyd, Friedman, 2000). Сравнительный анализ с другими родственными однодольными показал, что признак наличия целлюлярного эндосперма является плезиоморфным для порядков Alismatales, Acorales и Petrosaviales. Эволюционные трансформации эндосперма происходили в них дважды от целлюлярного способа к нуклеарному: один раз они коснулись пор. Alismatales, а во второй раз нуклеарный эндосперм в качестве синапоморфного признака появился у 8 оставшихся порядков однодольных, включая Dioscoreales, Liliales, Asparagales и Poales. Гелобильный эндосперм затронул всех однодольных и возник независимо (Tobe, Kadokawa, 2010).

У однодольных растений на базе исходного варианта в микропилярной, а иногда и халазальной, клетке стали происходить преимущественно процессы кариокинеза. И, таким образом, первоначально преимущественное развитие получил ге-

лобиальный тип эндосперма (рис. 5, 8, 9). Дальнейшая эволюция происходила, вероятно, в направлении постепенной редукции его халазальной клетки и становления нуклеарного эндосперма (рис. 5, 10). Об этом свидетельствует, например наличие обоих типов развития эндосперма в ряде семейств (Alismataceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Liliaceae, Melanthiaceae и др.). Функцию халазальной клетки, выполняющей роль гаустория, стал осуществлять весь халазальный полюс нуклеарного эндосперма. В халазальной части эндосперма ряда таксонов (Iridaceae, Juncaginaceae, Najadaceae, Zosteraceae и др.) отмечены более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто неправильной формы, иногда формируется гаусторий (Arecaceae, Commelinaceae и др.). Возникновение нуклеарного эндосперма у однодольных коррелирует с общей редукцией семязачатка, становлением tenuinucellularity и формированием двуслойных интегументов (Shamrov, 1997e, 1998a, 2000, 2008).

Сравнительный анализ классификаций типов развития зародыша и эндосперма. Как мы уже отметили, принципы классификаций типов развития зародыша и эндосперма сходны. Однако между этими системами существуют значительные различия, особенно в плане оценки уровня иерархии (типов, подтипов и вариаций) для целей систематики и филогении.

Используемая в современной литературе классификация типов развития зародыша (Jonansen, 1950), представляет собой трансформированный вариант существовавших ранее классификаций. E. Carano (1915) впервые предложил различать два типа: Cruciferae-тип (эмбриогенез *Capsella bursa-pastoris*) и Asteraceae-тип (эмбриогенез представителей сем. Asteraceae). Эти типы выделены, исходя из особенностей строения четырехклеточного зародыша и последовательности делений его клеток в ходе дальнейшего развития. Позже A. Chiarugi (1925) на основании специфики строения тетрады клеток зародыша, а также степени участия апикальной и базальной клеток в построении зародыша обосновал необходимость выделения еще Solanaceae- и Chenopodiaceae-типов. В последний он включил эмбриогенез представителей сем. Caryophyllaceae. K. Schnarf (1929) дал иное толкование критерия, касающегося участия базальной клетки в построении зародыша. В типах, предложенных Chiarugi (1925), базальная клетка принимает участие в образовании органов зародыша. Поскольку у представителей сем. Caryophyllaceae базальная клетка не участвует в этом процессе, Schnarf (1929) предложил выделить его развитие в оригинальный Caryophyllaceae-тип. Всего в классификации представлено 5 типов развития зародыша, при этом деление зиготы происходит в поперечном направлении. D. Jonansen (1950) изменил названия типов эм-

бриогенеза и дополнил классификацию Piperad-типом (этот тип до сих пор плохо изучен и его сравнительный анализ с другими типами весьма затруднен) – зигота делится продольно.

Был выделен также Paconiad-тип (Yakovlev, 1958), характеризующийся ценоцитным состоянием зародыша на ранних стадиях, образованием ценоцитно-клеточной структуры, на которой формируются несколько зародышеподобных структур. Одна из них развивается в хорошо дифференцированный зародыш. Возможно, что подобное развитие зародыша происходит партеногенетически, поскольку у *Paconia lactiflora* Pall. при развитии множественного археспория мегаспороциты в халазальной части нуцеллуса проходят нормальный мегаспорогенез, а другие мегаспороциты в микропилярной части вступают на путь апомейоза и становятся инициалами диплоспорических зародышевых мешков. В ходе развития большинство зародышевых мешков дегенерирует. Остается один зародышевый мешок неизвестной природы (с участием или без участия мейоза), в котором яйцеклетка без оплодотворения, возможно, развивается по пути партеногенеза (Shamgov, 1997d). Пыльцевые трубки отмечались в микропиле и верхней части зародышевого мешка, что позволяет предположить у *Paconia* наличие псевдогамии. Еще один Graminad-, или Poad-тип выделен на основании наклонного положения перегородок в раннем периоде формирования зародыша и специфике его органогенеза на последующих этапах развития (Batygina, 1974).

На современном этапе развития эмбриологии обычно используют только систему D. Johansen (1950), которая включает 5 типов: Asterad-, Caryophyllad-, Chenopodiad-, Onagrad- и Solanad-. В каждом типе на основании характера первых делений в проэмбрио, числа этажей в нем, строения органов формирующегося зародыша (эти признаки не являются универсальными и в каждом случае указывают лишь на некоторые особенности эмбриогенеза) различают разное число вариаций. Именно поэтому они не могут использоваться для целей систематики и филогении. Существует еще система типов эмбриогенеза, предложенная R. Souèges (1939), однако она сложна для восприятия и почти не используется в настоящее время.

При анализе систем развития эндосперма и зародыша рассмотрим предложенную нами классификацию типов развития эндосперма и классификацию типов эмбриогенеза Johansen (1950). В обеих системах деления первичной клетки эндосперма и зиготы происходят, как правило, попеременно. В литературе есть данные, свидетельствующие о том, что первое деление может быть продольным или наклонным, или даже не сопровождаться образованием перегородки. Примеры подобного развития эндосперма были

рассмотрены выше. Об особых типах эмбриогенеза мы также уже упоминали (Paconiad-, Piperad-, Poad-типы). Таким образом, в результате первого деления у многих покрытосеменных растений возникают 2 клетки (микропилярная и халазальная применительно к эндосперму и апикальная и базальная применительно к зародышу) (рис. 6, 1–3). Именно после этого начинается процесс диверсификации.

Деления осуществляются в обеих клетках (целлюлярный) либо в них или хотя бы в микропилярной клетке происходят ядерные деления (гелобиаальный) типы эндосперма. Формально после стадии 2-клеточного проэмбрио Asterad-, Caryophyllad-, Chenopodiad-, Onagrad- и Solanad-типы не идентифицируются. Существующие способы развития зародыша образуют кластеры, которые различаются комплексом признаков. В Onagrad- и Asterad-типах в результате деления апикальной (продольно) и базальной (поперечно) клеток формируется Т-образная тетрада клеток. В Solanad-, Chenopodiad- и Caryophyllad-типах 4 клетки, возникающие в ходе второй генерации, располагаются линейно. При анализе вклада производных апикальной и базальной клеток в построение органов зрелого зародыша состав кластеров меняется. При Onagrad- и Solanad-типах основная часть зародыша образуется из дериватов апикальной клетки, тогда как из производных базальной клетки возникают гипофизис и подвесок; при Asterad- и Chenopodiad-типах обе клетки принимают более или менее равное участие в организации зародыша, при этом из апикальной клетки возникают семядоли и апекс побега, а из базальной – гипокотиль, зародышевый корень и подвесок; при Caryophyllad-типе основные структуры зародыша формируются на базе апикальной клетки, а базальная клетка дает лишь часть подвеска. Следовательно, типам развития эндосперма соответствуют не “типы” эмбриогенеза, а иной статус. Оба признака при выделении типов эмбриогенеза (вклад производных апикальной и базальной клеток в построение зародыша; характер делений апикальной и базальной клеток и форма тетрады) используются нами при характеристике подтипов (вклад производных микропилярной и халазальной клеток) и вариаций (характер делений микропилярной и халазальной клеток и форма тетрады) эндосперма.

Поскольку в формирующемся семени возникают структуры, выполняющие сходные функции в транспорте метаболитов, то их наличие (гаустории и подвесок) позволяет нам также проводить сравнительный анализ между двумя системами развития эндосперма и зародыша. Однако, при таком рассмотрении из типов эндосперма исключается гелобиаальный, поскольку после стадии двух клеток в последних обычно происходят ядерные деления. Кроме того, в зародыше, как

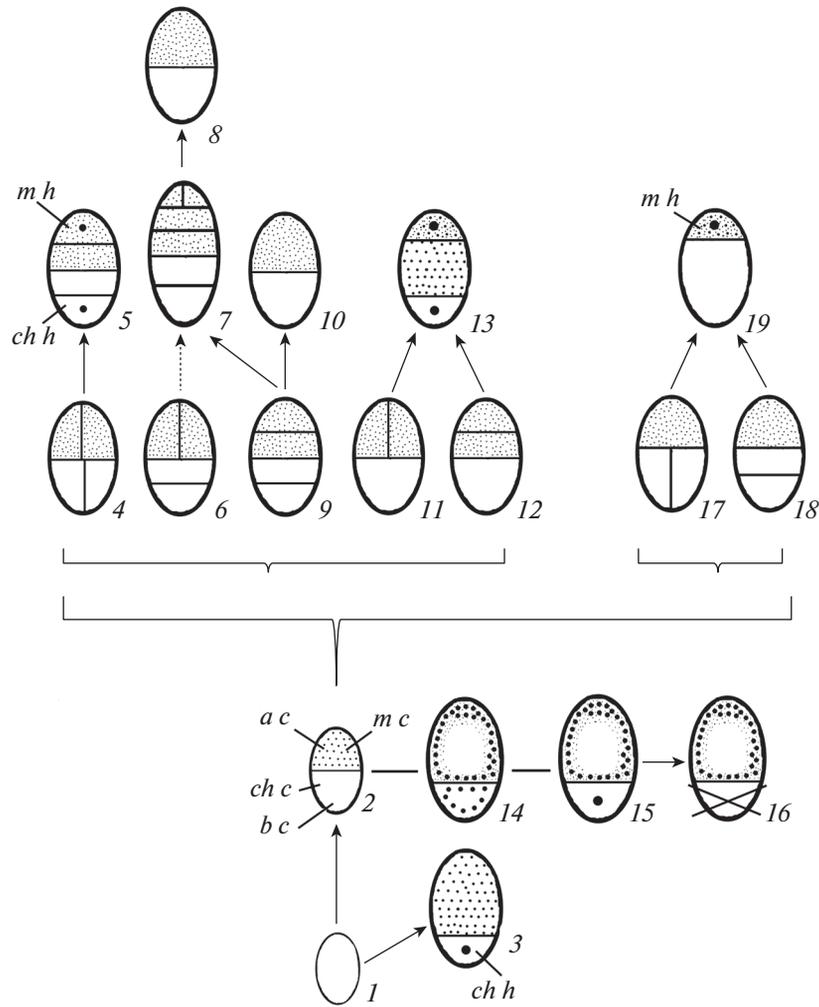


Рис. 6. Схема возможных взаимосвязей между развитием зародыша и эндосперма.

1 – инициальная клетка зародыша (зигота) или эндосперма (первичная клетка эндосперма); 2 – диада клеток (апикальная и базальная клетки в зародыше и микропилярная и халазальная в эндосперме); 4, 6, 9, 11, 12, 17, 18 – тетрады или триады клеток; 3, 5, 8, 10, 13, 14–16, 19 – вклад апикальной и базальной клеток в построение зародыша, а также микропилярной и халазальной клеток в образование эндосперма; 7 – стадия развития эндосперма. *ch c* – халазальная клетка, *ch h* – халазальный гаусторий, *m c* – микропилярная клетка, *m h* – микропилярный гаусторий. Точками показаны производные апикальной и микропилярной клеток, а белым – производные базальной и халазальной клеток. Последовательные стадии формирования обозначены стрелками. Пунктирными стрелками показаны возможные способы развития.

Fig. 6. Scheme of possible interconnections between embryo and endosperm development.

1 – initial cell of embryo (zygote) or endosperm (primary cell of endosperm); 2 – dyad of cells (apical and basal cells in embryo, and micropylar and chalazal ones in endosperm); 4, 6, 9, 11, 12, 17, 18 – tetrads or triads of cells; 3, 5, 8, 10, 13, 14–16, 19 – contribution of apical and basal cells in embryo construction, and of micropylar and chalazal cells in endosperm formation; 7 – development stage of endosperm. *ch c* – chalazal cell, *ch h* – chalazal haustorium, *m c* – micropylar cell, *m h* – micropylar haustorium. The derivatives of the apical and micropylar cells are shown in dotted filling, and the derivatives of the basal and chalazal cells – in white. Successive stages of formation are shown by arrows. Dotted arrows show possible ways of development.

правило, присутствует один вариант гаустория – подвесок, сравнимый с халазальным гаусторием.

В эндосперме могут формироваться халазальный и микропилярный (терминальные) гаустории. Тем не менее аналогично выделенным подтипам в целлюлярном типе эндосперма (по степени участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма), микропилярный с ха-

лазальным гаусторием подтип (эндосперм формируется за счет микропилярной клетки, а халазальная клетка функционирует как гаусторий) сопоставим с *Saguophyllad*-типом эмбриогенеза (у последнего базальная клетка входит в состав подвеска). Поскольку деления в микропилярной клетке эндосперма происходят в разных направлениях, в том числе и наклонно, то форму тетра-

ды трудно определить. Поэтому такой подтип эндосперма представлен лишь одной *Nymphaea*-вариацией (рис. 6, 3). Второй микропилярно-халазальный без гаусториев подтип эндосперма (обе клетки принимают почти равное участие в образовании эндосперма) можно сравнить с *Asterad*- и *Chenopodiad*-типами. При этом наличие единственной *Annona*-вариации в микропилярно-халазальном без гаусториев типе эндосперма (второе деление в обеих клетках поперечное, возникает линейная тетрада клеток) характеризует только *Chenopodiad*-тип эмбриогенеза (рис. 6, 9, 10). У представителей сем. *Ceratophyllaceae* с *Asterad*-типом эмбриогенеза (Т-образная тетрада клеток проэмбрио) нет гаусториев не только при образовании эндосперма, но и при формировании зародыша (подвесок отсутствует) (Shamrov, Vatygina, 1994). Хотя эндосперм у *Ceratophyllum* после двух генераций представлен линейной тетрадой, после третьей генерации в самой верхней клетке происходит продольное деление (рис. 6, 7, 8). Следовательно, эндосперм начинает напоминать строение зародыша с *Asterad*-типом эмбриогенеза (Т-образная тетрада клеток проэмбрио). Среди растений с *Asterad*- и *Chenopodiad*-типами эмбриогенеза есть такие, которые характеризуются подвеском (*Amaranthaceae*, *Asteraceae*, *Chenopodiaceae*). Таким образом, строение и развитие их зародыша можно сравнить с микропилярно-халазальным с терминальными гаусториями подтипом целлюлярного типа эндосперма: микропилярная клетка делится продольно, а халазальная — поперечно (Т-образная тетрада клеток, *Phyteuma*-вариация), как при *Asterad*-типе эмбриогенеза (рис. 6, 5, 6), второе деление в обеих клетках продольное (изобилатеральная тетрада, *Scutellaria*-вариация), как в *Chenopodiad*-типе (тетрада клеток сначала линейная, но уже на стадии октантов апикальная часть зародыша напоминает изобилатеральную тетраду) (рис. 6, 4, 5).

Микропилярный с терминальными гаусториями подтип (эндосперм формируется из нижних производных микропилярной клетки, а халазальная клетка, как и верхние производные микропилярной клетки образуют терминальные гаустории) близок к *Onagrad*- и *Solanad*-типам эмбриогенеза. При этом *Prunella*-вариация (второе продольное деление происходит только в микропилярной клетке, образуется Т-образная триада клеток) близка к *Onagrad*-типу эмбриогенеза (рис. 6, 11, 13), а *Callitriche*-вариация (второе поперечное деление происходит в микропилярной клетке, возникает линейная триада клеток) — к *Solanad*-типу (рис. 6, 12, 13).

Следует отметить, что *Sagrophyllad*-тип эмбриогенеза (апикальная клетка образует тело зародыша, а базальная — только часть подвеска) сравним с гелобильным эндоспермом (микропилярная клетка образует собственно эндосперм,

а халазальная — халазальный гаусторий (одноядерный гаусторий — *Limnocharis*-вариация, многоядерный гаусторий — *Dianella*-вариация; халазальная клетка редуцируется в ходе онто- или филогенеза — собственно нуклеарный эндосперм) (рис. 6, 14–16). Кроме этого, среди моделей эмбриогенеза нет таких, которые были бы похожи на ранних стадиях на халазальный с микропилярным гаусторием подтип целлюлярного эндосперма: халазальная клетка делится поперечно, линейная триада клеток, *Pedicularis*-вариация; халазальная клетка делится продольно, обратн Т-образная триада клеток, *Pentaphragma*-вариация (рис. 6, 17–19). Подобное можно предположить и для халазального без гаусториев подтипа. В этом случае собственно эндосперм формируется только из производных халазальной клетки. Примеры такого способа развития зародыша не известны.

Таким образом, при сравнительном анализе цветковых растений из особенностей развития зародыша чаще всего используют типы эмбриогенеза. Что касается эндосперма, то, как мы и отметили, типам его развития соответствуют не “типы” эмбриогенеза, а иной статус. Прежде всего, в этот анализ можно включить целлюлярный способ развития эндосперма, которому некоторые авторы (Di Fulvio, 1983; Di Fulvio, Cocucci, 1986) придавали статус мегатипа из 5 типов и 12 подтипов. Однако типы и подтипы этими авторами недостаточно обоснованы, при этом не использованы литературные данные о наличии разных способов (форм, вариаций) эндосперма. Не прибегая к использованию категории мегатипа, типы эмбриогенеза можно сравнивать с подтипами (6) и даже вариациями (8) целлюлярного типа эндосперма, при этом оба признака (вклад производных микропилярной и халазальной клеток в построение эндосперма; характер делений этих клеток и форма тетрады) следует учитывать одновременно. Видимо, также можно учитывать и возможности гелобильного эндосперма — наличие 2 подтипов и 2 вариаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование по сравнительному анализу развития и строения эндосперма и зародыша выявило большое число черт сходства между ними. С одной стороны, это подтверждает мнение ряда авторов, что двойное оплодотворение у цветковых растений можно сравнить с полиэмбрионией, при этом эндосперм уподоблен одному из зародышей. Однако для эндосперма характерны некоторые признаки, которые отсутствуют при развитии зародыша: наличие микропилярного гаустория, возможность формирования собственно эндосперма из производных халазальной клетки. Особенность развития и

функционирования эндосперма проявляется также в изменении потоков метаболитов после оплодотворения. На примере *Luzula pedemontana* Boiss et Reut. (Juncaceae) было показано, что уже в период зиготогенеза начинаются активные процессы деструкции нуцеллуса и внутреннего интегумента и в развивающемся семени устанавливаются два пути поступления метаболитов: более интенсивный базальный – через проводящий пучок, гипостазу, подиум, антиподы и базальную камеру эндосперма в микропиллярную камеру (собственно эндосперм), и менее интенсивный апикальный – через париетальную ткань из окружающих клеток нуцеллуса в развивающийся зародыш, базальная клетка которого снабжена мощной полисахаридной оболочкой с протуберанцами. К стадии глобулярного зародыша происходит снижение интенсивности потока веществ из проводящего пучка, вызванное лигнификацией стенок и накоплением танинов в клетках гипостазы. В ходе дальнейшего развития семени потоки метаболитов как в эндосперм, так и зародыш обеспечиваются преимущественно ресурсами самого семени (Shamrov, 2008). У *Tropaeolum majus* L. (Tropeaeolaceae) было выявлено, что клетки подвеска на глобулярной стадии зародыша характеризуются высоким содержанием пероксидазы. Со стадии сердечка активность этого фермента отмечалась лишь в клетках собственно зародыша. Кроме того, происходит разрушение изоляционного слоя зародыша – кутикулы, покрывающей наружные тангентальные стенки клеток эпидермы (Singh et al., 1979). В эндосперме вокруг зародыша возникает зона лизиса. Все это свидетельствует об изменении пути транспорта метаболитов в развивающийся зародыш: вещества начинают поступать апопластически через эпидерму зародыша из окружающих клеток эндосперма, а не через суспензор. Можно предположить, что эндосперм, как питательная ткань, начинается использоваться только на поздних стадиях эмбриогенеза. До этого он сам формируется и участвует в обеспечении и распределении сигналов, регулирующих процессы дифференциации и органогенеза зародыша. Как было отмечено ранее, в отсутствие эндосперма глобулярный зародыш останавливается в развитии. Известно, что это одна из критических стадий эмбриогенеза (Meinke, 1991). Эта особенность наблюдается и при апомиксисе. Партеногенетический глобулярный зародыш не приступает самостоятельно к дифференциации и ожидает момента, когда в результате псевдогамии (после оплодотворения центральной клетки) сформируется эндосперм и запустит этот процесс (Yudakova et al., 2018). В случае адвентивной эмбрионии нуцеллярные и интегументальные соматические зародыши заменяют остановившийся в развитии зиготический

зародыш только при наличии эндосперма половой природы (Shamrov, 2019).

Ранее в нашем исследовании (Shamrov, 2020) было высказано предположение, как важно выявить дублирующие механизмы у цветковых растений, которые при отсутствии эндосперма или нарушениях в процессе слияния спермия и центральной клетки, также участвуют в обеспечении и распределении сигналов, регулирующих процессы дифференциации и органогенеза зародыша. Современные исследования свидетельствуют о том, что к числу таких сигналов относятся дипептиды, фитогормоны, центральную роль среди которых играет ауксин (Costa et al., 2014; Locascio et al., 2014; Doll et al., 2017). У мутантов *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) было выявлено, что до оплодотворения ауксин присутствует преимущественно в нуцеллусе, при этом он не обнаружен в функциональной мегаспоре. Градиент ауксина обуславливает спецификацию клеток в зрелом зародышевом мешке. Он возрастает от антипод до клеток яйцевого аппарата, при этом больше всего ауксин аккумулируется в синергидах (Pagnussat et al., 2009). Важную роль в развитии, вероятно, выполняют и цитокинины (Tercero et al. 2020). У растений с эфемерными антиподами, которые участвуют в создании пула ауксина до оплодотворения, эту функцию после оплодотворения начинают выполнять халазальные гаустории, обеспечивая развитие зародыша сигнальными молекулами. У растений с длительно существующими антиподами и без халазальных эндоспермальных гаусториев, антиподы продолжают поставлять фитогормоны в зародыш опосредованно через эндосперм, даже если эндосперм развивается автономно, как при некоторых формах апомиксиса, например, в семействах Asteraceae, Rosaceae (Kamelina, 2009). Как было показано нами (Shamrov, 1998b), у *Nuphar lutea* при отсутствии антипод халазальный полюс зародышевого мешка еще до оплодотворения функционирует как гаусторий, на месте которого появляется халазальный гаусторий эндосперма. Подобное, вероятно, присуще представителям сем. Podostemaceae, которые также лишены антипод, при этом функцию эндосперма выполняет “нуцеллярный плазмодий”, который образуется из клеток халазальной области нуцеллуса (Kapil, 1970; Arekal, Nagendran, 1975).

Исследование по анализу особенностей развития зародыша и эндосперма у цветковых растений выявило комплекс признаков, которые могут быть использованы для целей систематики и филогении.

На основании особенностей развития зародыша можно выделить 2 группы типов эмбриогенеза. **Группа I** – типы эмбриогенеза с поперечным делением зиготы: Onagrad-тип (2-я генерация эм-

бриогенеза завершается образованием Т-образной тетрады клеток, большая часть зародыша возникает из производных апикальной клетки), Asterad-тип (2-я генерация эмбриогенеза завершается образованием Т-образной тетрады клеток, производные апикальной и базальной клеток принимают равное участие в формировании зародыша), Solanad-тип (2-я генерация эмбриогенеза завершается образованием линейной тетрады клеток, большая часть зародыша возникает из производных апикальной клетки), Chenopodiad-тип (2-я генерация эмбриогенеза завершается образованием линейной тетрады клеток, производные апикальной и базальной клеток принимают равное участие в формировании зародыша), Caryophyllad-тип (2-я генерация эмбриогенеза завершается образованием линейной триады клеток, базальная клетка не делится, большая часть зародыша возникает из производных апикальной клетки). **Группа II** – типы эмбриогенеза с поперечным делением зиготы: Piperad-тип (продольное деление зиготы и ее производных), Raeoniad-тип (образование ценоцитной структуры на первых стадиях деления зиготы), Rood-тип (наклонные деления на первых стадиях деления зиготы и ее производных), новые типы с иным характером деления зиготы и ее производных.

На основании особенностей развития эндосперма можно также выделить 2 группы типов. **Группа I** – типы эндоспермогенеза с поперечным делением первичной клетки эндосперма: **подгруппа а** (целлюлярный эндосперм) – микропилярный с халазальным гаусторием подтип (в микропилярной клетке происходят деления в различных направлениях, а халазальная клетка функционирует как гаусторий, Nymphaea-вариация), микропилярный с терминальными гаусториями подтип (второе продольное деление происходит только в микропилярной клетке, образуется Т-образная триада клеток, Rgunella-вариация), микропилярный с терминальными гаусториями подтип (второе поперечное деление происходит в микропилярной клетке, возникает линейная триада клеток, Callitriche-вариация), микропилярно-халазальный без гаусториев подтип (второе деление в обеих клетках поперечное, образуется линейная тетрада клеток, Annona-вариация), микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип (микропилярная клетка делится продольно, а халазальная – поперечно, что приводит к формированию обратно Т-образной тетрады клеток, Phyteuma-вариация), микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип (второе деление в обеих клетках продольное с образованием изобилатеральной тетрады клеток второе деление в обеих клетках продольное с образованием изобилатеральной тетрады клеток, Scutellaria-вариация), халазальный с микропилярным гаусторием подтип (делится поперечно только ха-

лазальная клетка, в результате чего образуется линейная триада клеток, Pedicularis-вариация), халазальный с микропилярным гаусторием подтип (деление в халазальной клетке – продольное, а триада клеток является обратно Т-образной, Pentaphragma-вариация), халазальный без гаусториев подтип (вариации не выделяются); **подгруппа б** (гелобилальный эндосперм): микропилярный с халазальным гаусторием подтип (эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная трансформируется в одноядерный гаусторий, Limncharis-вариация), микропилярный с халазальным гаусторием подтип (эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная трансформируется в многоядерный гаусторий, Dianella-вариация), микропилярный без гаусториев подтип (эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная редуцируется в ходе филогенеза, собственно нуклеарный эндосперм). **Группа II** – типы эндоспермогенеза с поперечным делением первичной клетки эндосперма: новые типы с иным характером деления этой клетки и ее производных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (сбор материалов и их описание) и Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена (тема ГРНТИ № 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений”) (анализ материалов, представленных в статье).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Andronova] Андропова Е.В. 2011. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). – Бот. журн. 96 (7): 858–863.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – Bot. J. Linn. Soc. 161: 105–121.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. – Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385.1>
- Arekal G.D., Nagendran C.R. 1975. Is there a Podostemon type of embryo sac in the genus *Farmeria*? – Caryologia. 28 (2): 229–235.
- Baroux C., Fransz P., Grossniklaus U. 2004. Nuclear fusions contribute to polyploidization of the gigantic nuclei in the chalazal endosperm of *Arabidopsis*. – Planta. 220: 38–46.

- Baroux C., Spillane C., Grossniklaus U. 2002. Evolutionary origins of the endosperm in flowering plants. — *Genome Biology* 3 (9): 1–5.
- [Batygina] Батыгина Т.Б. 1974. Эмбриология пшеницы. Л. 206 с.
- [Batygina, Samrov] Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1985. Сравнительная эмбриология порядков Nymphaeales и Nelumbonales и вопросы их систематики и филогении. — *Бот. журн.* 70 (3): 368–373.
- Battaglia E. 1980. Embryological questions: 2. Is the endosperm of angiosperms sporophytic or gametophytic? — *Ann. Bot. (London)*. 39 (1): 9–30.
- Bhatnagar S.P., Sawhney V. 1981. Endosperm — its morphology, ultrastructure, histochemistry. — *Int. Rev. Cytol.* 73: 55–102.
- Bhandari N.N., Anuradha Mal. 1989. Wall ingrowth or trabeculae in the free nuclear embryo sac of *Scilla sibirica* Sato. — *Phytomorphology*. 39 (1): 21–28.
- [Butuzova] Бутузова О.Г. 2018. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша. — *Бот. журн.* 103 (3): 313–330.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
- Carano E. 1915. Recherche sull'embriogenesi delle Asteraceae. — *Ann. Bot. (Rome)*. 13 (2): 251–301.
- Carmichael J., Friedman W. 1995. Double fertilization in *Gnetum gnemon*: the relationship between the cell cycle and sexual reproduction. — *The Plant Cell*. 7: 1975–1988.
- Chiarugi A. 1925. Embryologia della Cistaceae. *N. G. Bot. Ital.* N.S. 32 (1): 223–314.
- Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis*. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 41: 119–129.
- Costa L.M., Marshall E., Tesfaye M. et al. 2014. Flowering plants central cell-derived peptides regulate early embryo patterning in flowering plants. — *Science*. 344: 168–172.
- Coulter J.M., Chamberlain C.J. 1903. Morphology of angiosperms. New York. 471 p.
- Dahlgren G. 1991. Steps towards a natural system of the dicotyledons: embryological characters. — *Aliso*. 13 (1): 107–165.
- Dahlgren K.V.O. 1934. Die Embryologie von *Impatiens raylli*. — *Svensk Bot. Tidskr.* 28 (1): 103–125.
- Di Fulvio T.E. 1983. Los “tipos” de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificación. — *Kurtziana*. 16 (1–4): 7–31.
- Di Fulvio T.E. 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae y en la endospermogenesis nuclear. — *Anal. Acad. Nac. Cj. Exact.*, Buenos Aires. 37 (1–4): 111–119.
- Di Fulvio T.E., Cocucci A.E. 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP. — *Kurtziana*. 18 (1): 13–21.
- Doll N.M., Depege-Fargeix N., Rogowsky P.M., Widiez T. 2017. Signaling in early maize kernel development. — *Mol. Plant*. 10: 375–388.
- Floyd S.K., Friedman W.E. 2000. Evolution of endosperm developmental patterns among basal flowering plants. — *Int. J. Plant Sci.* 161: S57–S81.
- Floyd S.K., Friedman W.E. 2001. Developmental evolution of endosperm in basal angiosperms: evidence from *Amborella* (Amborellaceae), *Nuphar* (Nymphaeaceae), and *Illicium* (Illiciaceae). — *Plant Syst. Evol.* 228: 153–169.
- Friedman W.E. 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm. — *Am. J. Bot.* 81 (11): 1468–1486.
- Friedman W.E. 1995. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism: understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive syndrome. — *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. 92: 3913–3917.
- Friedman W.E., Gallup W.N., Williams J.H. 2003. Female gametophyte development in *Kadsura*: implications for Schizandraceae, Austrobaileyales, and the early evolution of flowering plants. — *Int. J. Plant. Sci.* 164 (Suppl.): S293–S305.
- Friedman W.E., Williams J.E. 2004. Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plant lineages. — *The Plant Cell*. 16: 119–132.
- [Gilbert] Гилберт С.Ф. Биология развития. 2003. СПб. 850 с.
- Glišić L.M. 1936–1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen. — *Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade*. 4: 42–73.
- Govindu H.S. 1950. Studies in the embryology of some members of the Bignoniaceae. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 32 (4): 164–178.
- Guo L., Jiang L., Lu X.-L., Liu C.-M. 2018. Anaphase promoting complex/cyclosome-mediated cyclin B₁ degradation is critical for cell cycle synchronization in syncytial endosperms. — *J. Integr. Plant Biol.* 60 (6): 448–454.
- Hara T., Katon H., Ogawa D., Kagaya Y., Sato Y., Nagato Y., Ishikawa R., Ono A., Kinoshita T., Hattori T. 2015. Rice SNF₂ family helicase ENL₁ is essential for syncytial endosperm development. — *Plant J.* 81: 1–12.
- Herr J.M. 1961. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. — *Am. J. Bot.* 58: 785–790.
- Herr J.M. Endosperm development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. — *Acta Biol. Crac., Ser. Bot.* 1999. 41 (1): 103–109.
- Johansen D.A. 1950. Plant embryology. Waltham MA. 305 p.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin etc. Vol. 1 and 2. 1221 p.
- Jørgensen C.A. 1923. Studies on Callitrichaceae. — *Bot. Tidsskr.* 38 (1): 81–126.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1991. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1991. 80 с.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1997. О возможности выделения тубифлорального типа развития эндосперма. В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 281–284.

- [Kamelina] Kamelina O.P. 2009: Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. – Барнаул. 501 с.
- Kapil R.N. 1970. Podostemaceae. – Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 41: 104–109.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1962. Embryology and systematic position of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy. – Curr. Sci. 31 (7): 270–272.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1965. Embryology of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw with a discussion on the systematic position of the genus. – Phytomorphology. 15 (1): 93–102.
- Karlström P.O. 1974a. Embryological studies in Acanthaceae. III. The genera *Barleria* L. and *Grobbea* Harv. – Svensk Bot. Tidskrift. 68 (2): 121–135.
- Karlström P.O. 1974b. Embryological studies in Acanthaceae. IV. The genera *Asystasia* Bl. and *Chamaerantheum* Nees. – Svensk Bot. Tidskrift. 68 (3): 325–328.
- Khanna P. 1964. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. I. *Euryale ferox* Salisb. – Proc. Indian Acad. Sci. 59 (4): 237–247.
- Khanna P. 1967. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. III. *Victoria cruziana* D'Orb and *Nymphaea stellata* Willg. – Bot. Mag. (Tokyo). 80 (950): 309–312.
- [Khudyak] Худяк М.И. 1963. Эндосперм покрытосеменных растений (особенности развития и роль в плодобразовании). Киев. 184 с.
- [Korduum] Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев. 219 с.
- [Korobova-Semenchenko] Коробова-Семенченко Л.В. 1977. К эмбриологии семейства Saxifragaceae. VII. Отклонение при развитии эндосперма у *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. – Вестн. Московск. ун-та. Сер. биол. 2: 81–84.
- Lammeren van A.A. 1988. Structure and function of the tubular cytoskeleton during endosperm development in wheat: an immunofluorescence study. – Protoplasma. 146: 18–27.
- Lammeren van A.A., Kieft H., Schel J.H.N. 1997. Light microscopical study of endosperm formation in *Brassica napus* L. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 228–232.
- Lawalrée A. 1952. L'embryologie des Lemnaceae. Observation sur *Lemna minor* L. – Cellule. 54 (3): 305–326.
- Liu C.M., Mc Elver J., Tzafirir I., Joosen R., Wittich P., Patton D., Lammeren van A.A.M., Meinke D. 2002. Condensin and cohesin knockouts in *Arabidopsis* exhibit a titan seed phenotype. – Plant J. 29: 405–415. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01224.x>
- Liu C.M., Meinke D. 1998. The titan mutants of *Arabidopsis* are disrupted in mitosis and cycle control during seed development. – Plant J. 16: 21–31.
- Locascio A., Roig-Villanova I., Bernardi J., Varotto S. 2014. Current perspectives on the hormonal control of seed development in *Arabidopsis* and maize: a focus on auxin. – In: Frontiers in Plant Science. 5 (412): 1–22.
- Madhavan R., Gupta S.C. 1982. Histochemical studies on postfertilized ovules of *Peristrophe bicalyculata*. 1. Total carbohydrates of insoluble polysaccharides. – Beitr. Biol. Pflanz. 57 (2): 309–321.
- Maheshwari S.C., Khanna P.P. 1956. The embryology of *Arisaema wallichianum*, and the systematic position of the Araceae. – Phytomorphology. 6 (3–4): 379–388.
- Mauritzon J. 1935. Etwas über Embryologie der Bignoniaceen. – Bot. Notis. S. 60–77.
- Meinke D.W. 1991. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana*. – Dev. Gen. 12: 382–392.
- Mohan Ram H.Y. 1962. Post-fertilization development of the ovule in *Barleria cristata*. – J. Indian Bot. Soc. 41 (2): 288–296.
- [Nawaschin] Навашин С.Г. 1898a. Новые наблюдения над оплодотворением у *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*. – В кн.: Дневник X съезда русских естествоиспытателей и врачей. Киев. Т. 6: 16–21.
- Nawaschin S. 1898b. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. – Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg. 9 (4): 377–382.
- Nguyen H., Brown R.C., Lemmon B.E. 2002. Cytoskeletal organization of the micropylar endosperm in *Coronopus didymus* L. (Brassicaceae). – Protoplasma. 219: 210–220. <https://doi.org/10.1007/s007090200022>
- Newcomb W. 1973. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. – Can. J. Bot. 51 (5): 879–890.
- Pagnussat G.C., Alandete-Saez M., Bowman J.L., Sundaresan V. 2009. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte. – Science. 324: 1684–1689.
- Palm B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungsweg des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm. 185 S.
- Parameswaran N. 1959. A contribution to the embryology of *Theriophonum minutum* Engl. – Proc. Indian Acad. Sci. 50 (1): 15–25.
- [Podubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М. 507 с.
- [Polishchuk, Dzelvatovskii] Полищук В.С., Дзелватовский А.К. 1971. До эмбриології лаванды колосовой (*Lavandula spica* L.). – Укр. бот. журн. 28 (6): 778–781.
- Rocén Th. Zur Embryologie der Centrospermen: Diss. Uppsala, 1927. 184 S.
- Rosén W. 1949. Endosperm development in Campanulaceae and closely related families. – Bot. Notis. 2: 137–147.
- Rudall P.J., Furness C.A. 1997. Systematics of *Acorus*: ovule and anther. – Int. J. Plant Sci. 158: 640–651.
- Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., MacFarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D. 2008. Comparative ovule and megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms. – Ann. Bot. 101: 941–956. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn032>
- Rudall P.J., Eldridge T., Tratt J., Ramsay M.M., Tuckett R.E., Smith S.Y., Collinson M.E., Remizowa M.V.,

- Sokoloff D.D. 2009. Seed fertilization, development and germination in Hydatellaceae (Nymphaeales): implications for endosperm evolution in early angiosperms. — *J. Bot.* 96 (9): 1581–1593.
- Samuelsson G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornes types. — *Svensk Bot. Tidskr.* 7 (2): 97–188.
- Sampson F.B. 1969. Cytokinesis in pollen mother cells of angiosperms, with emphasis of *Laurelia novaezelandiae* (Monimiaceae). — *Cytologia.* 34: 511–634.
- [Savina, Poddubnaya-Arnoldi] Савина Г.И., Поддубная-Арнольди В.А. 1990. Семейство Orchidaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Butomaceae–Lemnaceae.* Л. С. 172–179.
- Schnarf K. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — *Denkschr. Kaiser. Akad. Wissensch. Wien.* 94. S. 211–275.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 689 S.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1997а. Целлюлярный тип развития эндосперма. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 220–228.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1997б. Гелобильный тип развития эндосперма. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 228–232.
- [Shamrov] Шамров И.И. Новый подход к типизации эндосперма в связи с проблемой его эволюции. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 284–290.
- [Shamrov]. Шамров И.И. 1997d. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — *Бот. журн.* 82 (6): 24–46.
- Shamrov I.I. 1997e. Nucellus typification and ovule classification. — *Bull. Pol. Acad. Sci.* 45 (2–4): 1–10.
- Shamrov I.I. 1998a. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts. — *Bot. Jahrb. Syst.* 120 (3): 377–407.
- [Shamrov] Шамров И.И. 1998b. Формирование гипостазы, подиума и постаменты в семязачатке *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) и *Ribes aureum* (Grossulariaceae). — *Бот. журн.* 83 (1): 3–14.
- Shamrov I.I. 2000. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 42 (2): 9–20.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- Shamrov I.I. 2019. Apomixis in plants and animal: embryological aspects. — In: Collection of scientific articles. Living systems-2019. Saratov. P. 51–52.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2020. Типы оплодотворения у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105 (3): 3–27. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030096>
- [Shamrov, Vatygina] Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 1984. Развитие зародыша и эндосперма у представителей семейства Scrophylaceae. — *Бот. журн.* 69 (10): 1328–1335.
- [Shamrov, Winter] Шамров И.И., Винтер А.Н. 1991. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea*, *Victoria* (Nymphaeaceae). — *Бот. журн.* 76 (8): 1073–1083.
- [Shamrov, Zhinkina] Шамров И.И., Жинкина Н.А. 1994. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (Campanulaceae). — *Бот. журн.* 79 (6): 19–34.
- Singh H. 1978. Embryology of gymnosperms. Berlin-Stuttgart. 302 p.
- Singh M., Bhalla P.L., Malik C.P. 1979. Peroxidase localization during embryogenesis in *Tropaeolum majus*. — *Phytomorphology.* 29 (3–4): 306–309.
- Sokolowa C. 1890. Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes. — *Bulletin de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou.* N. S. 4: 446–497.
- Souèges R. 1939. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. X. Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (Partie générale). Paris. 95 p.
- Sporne K.R. 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons. — *Phytomorphology.* 4 (3–4): 275–278.
- Stenar H. 1938. Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench. — *Bot. Notiser.* S. 515–527.
- Stevens P.F. 2007. Angiosperm phylogeny website, vers. 8, June 2007. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Swamy B.G.L., Ganapathy P.M. 1957. On endosperm in dicotyledons. — *Bot. Gaz.* 119 (1): 47–50.
- Swamy B.G.L., Krishnamurthy K.V. 1973. The helobial endosperm: a desennial review. — *Phytomorphology.* 23 (1–2): 74–79.
- Swamy B.G.L., Parameswaran N. 1963. The helobial endosperm. — *Biol. Rev.* 38 (1): 1–50.
- Terceros G.C., Resentini F., Cucinotta M., Manrique S., Colombo L. et Mendes M.A. 2020. The importance of cytokinins during reproductive development in *Arabidopsis* and beyond. — *Int. J. Mol. Sci.* 21, 81–61. <https://doi.org/10.3390/ijms21218161>
- [Teryokhin] Терехин Э.С. 1996. Семя и семенное размножение. СПб. 376 с.
- Titova G.E., Zakharova A.A., Shamrov I.I. 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyle. — *Bull. Polish Acad. Sci. Biol.* 45 (2–4): 81–92.
- Tobe H., Kimoto Y., Prakash N. 2007. Development and structure of the female gametophyte in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae). — *J. Plant Res.* 120: 431–436.
- Tobe H., Kadokawa T. 2010. Endosperm development in the Araceae (Alismatales) and evolution of developmental modes in monocots. — *J. Plant Res.* 123 (6): 731–739. <https://doi.org/10.1007/s10265-010-0327-4>
- [Torshilova] Торшилова А.А. 2018. Процесс двойного оплодотворения в роде *Dioscorea* (*Dioscorea nipponica* и *D. caucasica*). — *Бот. журн.* 103 (3): 283–296. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030018>

- [Vinogradova] Виноградова Г.Ю. 2018. Развитие эндосперма у *Allium schoenoprasum* L. и *A. ramosum* L. (Алиaceae). — Бот. журн. 103 (11): 1451–1471. <https://doi.org/10.7868/S0006813618110066>
- Vazart B., Vazart J. 1966. Deposition et ultrastructure des cellules du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). — Rev. Cytol. Biol. Végét. 24 (3–4): 251–266.
- Vijayaraghavan M.R., Prabhakar K. 1984. The endosperm. — In: Embryology of angiosperms. Berlin etc. P. 319–376.
- [Vorsobina, Solntseva] Ворсобина Л.И., Солнцева М.П. 1979. Особенности цветения и процесс оплодотворения у некоторых амариллисовых. — В кн.: Актуальные проблемы эмбриологии покрытосемянных растений. Л. С. 28–38.
- [Winter] Винтер А.Н. 1993. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Hydrostemma longifolium* (Barclaya longifolia) (Barclayaaceae). — Бот. журн. 78 (1): 69–83.
- [Winter, Shamrov] Винтер А.Н., Шамров И.И. 1991a. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nymphar lutea* (Nymphaeaceae). — Бот. журн. 76 (3): 378–390.
- [Winter, Shamrov] Винтер А.Н., Шамров И.И. 1991b. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей рода *Nymphaea* и *Victoria* (Nymphaeaceae). — Бот. журн. 76 (12): 75–87.
- Wunderlich R. 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 106 (3–4): 203–293.
- Wunderlich R. 1967. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samentwicklung und des reifen Samens. — Österr. Bot. Zeitschr. 114 (4–5): 383–483.
- [Yakovlev] Яковлев М.С. 1958. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосемянных. Проблемы ботаники. 3: 168–195.
- Yamazaki T. 1963. Embryology of *Mitrosacme alsinoides* var. *indica*. — Sci. Reports Tôhoku Imp. Univ. Ser. 4 (Biology). 29: 201–205.
- [Yudakova, Shakina, Kaybeleva] Юдакова О.И., Шакина Т.Н., Кайбелева Э.И. 2018. Цитозембриологические особенности развития эндосперма при апомиксисе у некоторых видов рода *Poa* (Poaceae). — Бот. журн. 103 (7): 908–918. <https://doi.org/10.7868/S0006813618070049>
- XuHan X., Lammeren van A. A. 1993. Microtubular configurations during the cellularization in coenocytic endosperm in *Ranunculus sceleratus* L. — Sex Plant Repr. 6: 127–132.
- XuHan X., Lammeren van A.A. 1994. Microtubular configurations during endosperm development in *Phaseolus vulgaris* — Canad. J. Bot. 72: 1489–1495.
- [Zhukova] Жукова Г.Я. 1997a. Эндосперм. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 212–218.
- [Zhukova] Жукова Г.Я. 1997b. Нуклеарный тип развития эндосперма. — В кн.: Эмбриология развития цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 2. С. 218–227.

SIGNIFICANCE OF ENDOSPERM DEVELOPMENT TRAITS FOR COMPARATIVE ANALYSIS OF ENDOSPERMOGENESIS AND EMBRYOGENESIS IN ANGIOSPERMS

I. I. Shamrov^{a,b,#}

^a Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

^b Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

Most classifications distinguish two main types of endosperm development: Cellular and Nuclear. The Helobial endosperm is usually considered a type possessing features of both the above-mentioned types. Some authors add the number of types, or they describe the beginning of endosperm development as following one type, and the continuation of its development as following another type. We proposed a new classification of endosperm development modes. It consists of three hierarchical levels, namely types, subtypes and variations, each of them having its own criteria. The classification distinguishes only two types on the basis of morphogenetic potentialities of the primary micropylar and chalazal cells: Cellular (karyokinesis is completed with cytokinesis in both cells) and Helobial (only karyokinesis takes place in both cells and sometimes the chalazal cell remains uninucleate); a number of subtypes according to the degree of participation of micropylar and chalazal cells in construction of endosperm: within the Cellular type — Micropylar with chalazal haustorium, Micropylar with terminal haustoria, Micropylar-chalazal with terminal haustoria, Micropylar-chalazal without haustoria, Chalazal with micropylar haustorium, Chalazal without haustoria subtypes; within the Helobial type — Micropylar with chalazal haustorium, Micropylar without haustorium (= Nuclear) subtypes. Within the Cellular endosperm type, there is a number of variations according to the position of the walls during the second division — Nymphaea-variation in Micropylar with chalazal haustorium subtype, Pedicularis- and Pentaphragma-variations in Chalazal with micropylar haustorium subtype, Prunella- and Callitriche-variations in Micropylar with terminal haustoria subtype, Phyteuma- and Scutellaria-variations in Mi-

cropylar-chalazal with terminal haustoria subtype, Annona-variation in Micropylar-chalazal without haustoria subtype. Variations within the Helobial type are distinguished according to the number of nuclei in the chalazal cell of the two-celled endosperm – Limnocharis- and Dianella-variations in Micropylar with chalazal haustorium subtype, and no variations in Nuclear subtype.

In a comparative analysis of flowering plants, the types of embryogenesis are most often used among the characteristics of the embryo development. As for the endosperm, the types of its development correspond to a different status, instead of the “types” of embryogenesis. The types of embryogenesis can be compared with subtypes (6) and even variations (8) of the Cellular type of endosperm, and both traits (the contribution of derivatives of micropylar and chalazal cells to the formation of endosperm; the division patterns of these cells and the form of the tetrad) should be taken into account simultaneously. Apparently, one can also take into account the possibilities of the Helobial endosperm – the presence of 2 subtypes and 2 variations.

Keywords: endosperm, embryo, development, structure, typization

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants” (Komarov Botanical Institute of RAS, № AAAA-A18-118031690084-9 – collecting of materials and description of the study results), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, № 34.29.01 – discussion of obtained results).

REFERENCES

- Andronova E.V. 2011. Lethal anomalies of the structure and development of the embryo in *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae). – Bot. Zhurn. 96 (7): 858–863 (In Russ.).
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. – Bot. J. Linn. Soc. 161: 105–121.
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. – Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385.1>
- Arekal G.D., Nagendran C.R. 1975. Is there a Podostemon type of embryo sac in the genus *Farmeria*? – Caryologia. 28 (2): 229–235.
- Baroux C., Fransz P., Grossniklaus U. 2004. Nuclear fusions contribute to polyploidization of the gigantic nuclei in the chalazal endosperm of *Arabidopsis*. – Planta. 220: 38–46.
- Baroux C., Spillane C., Grossniklaus U. 2002. Evolutionary origins of the endosperm in flowering plants. – Genome Biology 3 (9): 1–5.
- Batygina T.B. 1974. Wheat embryology. Leningrad. 206 p. (In Russ.).
- Batygina T.B., Shamrov I.I. 1985. Comparative embryology of Nymphaeales and Nelumbonales orders and questions of their systematics and phylogeny. – Bot. Zhurn. 70 (3): 368–373 (In Russ.).
- Battaglia E. 1980. Embryological questions: 2. Is the endosperm of angiosperms sporophytic or gametophytic? – Ann. Bot. (London). 39 (1): 9–30.
- Bhatnagar S.P., Sawhney V. 1981. Endosperm – its morphology, ultrastructure, histochemistry. – Int. Rev. Cytol. 73: 55–102.
- Bhandari N.N., Anuradha Mal. 1989. Wall ingrowth or trabeculae in the free nuclear embryo sac of *Scilla sibirica* Sato. – Phytomorphology. 39 (1): 21–28.
- Butuzova O.G. 2018. Peculiarities of seed formation in *Pulsatilla vulgaris* and *Helleborus niger* (Ranunculaceae) with embryo postdevelopment. – Bot. Zhurn. 103 (3): 313–330 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
- Carano E. 1915. Recherche sull’embriogenesi delle Asteraceae. – Ann. Bot. (Rome). 13 (2): 251–301.
- Carmichael J., Friedman W. 1995. Double fertilization in *Gnetum gnemon*: the relationship between the cell cycle and sexual reproduction. – The Plant Cell. 7: 1975–1988.
- Chiarugi A. 1925. Embryologia della Cistaceae. N. G. Bot. Ital. N.S. 32 (1): 223–314.
- Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis*. – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 119–129.
- Costa L.M., Marshall E., Tesfaye M. et al. 2014. Flowering plants central cell-derived peptides regulate early embryo patterning in flowering plants. – Science. 344: 168–172.
- Coulter J.M., Chamberlain C.J. 1903. Morphology of angiosperms. New York. 471 p.
- Dahlgren G. 1991. Steps towards a natural system of the dicotyledons: embryological characters. – Aliso. 13 (1): 107–165.
- Dahlgren K.V.O. 1934. Die Embryologie von *Impatiens raylli*. – Svensk Bot. Tidskr. 28 (1): 103–125.
- Di Fulvio T.E. 1983. Los “tipos” de endosperma y de haustorios endospermicos. Su clasificación. – Kurtziana. 16 (1–4): 7–31.
- Di Fulvio T.E. 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae y en la endospermogenesis nuclear. – Anal. Acad. Nac. Cj. Exact., Buenos Aires. 37 (1–4): 111–119.
- Di Fulvio T.E., Cocucci A.E. 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP. – Kurtziana. 18 (1): 13–21.
- Doll N.M., Depege-Fargeix N., Rogowsky P.M., Widiez T. 2017. Signaling in early maize kernel development. – Mol. Plant. 10: 375–388.
- Floyd S.K., Friedman W.E. 2000. Evolution of endosperm developmental patterns among basal flowering plants. – Int. J. Plant Sci. 161: S57–S81.

- Floyd S.K., Friedman W.E. 2001. Developmental evolution of endosperm in basal angiosperms: evidence from *Amborella* (Amborellaceae), *Nuphar* (Nymphaeaceae), and *Illicium* (Illiciaceae). — *Plant Syst. Evol.* 228: 153–169.
- Friedman W.E. 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm. — *Am. J. Bot.* 81 (11): 1468–1486.
- Friedman W.E. 1995. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism: understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive syndrome. — *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)*. 92: 3913–3917.
- Friedman W.E., Gallup W.N., Williams J.H. 2003. Female gametophyte development in *Kadsura*: implications for Schizandraceae, Austrobaileyales, and the early evolution of flowering plants. — *Int. J. Plant. Sci.* 164 (Suppl.): S293–S305.
- Friedman W.E., Williams J.E. 2004. Developmental evolution of the sexual process in ancient flowering plant lineages. — *The Plant Cell*. 16: 119–132.
- Gilbert S.F. 2003. *Developmental biology*. Sunderland, Massachusetts. 850 p.
- Glišić L.M. 1936–1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen. — *Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade*. 4: 42–73.
- Govindu H.S. 1950. Studies in the embryology of some members of the Bignoniaceae. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 32 (4): 164–178.
- Guo L., Jiang L., Lu X.-L., Liu C.-M. 2018. Anaphase promoting complex/cyclosome-mediated cyclin B1 degradation is critical for cell cycle synchronization in syncytial endosperms. — *J. Integr. Plant Biol.* 60 (6): 448–454.
- Hara T., Katon H., Ogawa D., Kagaya Y., Sato Y., Nagato Y., Ishikawa R., Ono A., Kinoshita T., Hattori T. 2015. Rice SNF2 family helicase ENL1 is essential for syncytial endosperm development. — *Plant J.* 81: 1–12.
- Herr J.M. 1961. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms. — *Am. J. Bot.* 58: 785–790.
- Herr J.M. Endosperm development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. — *Acta Biol. Crac., Ser. Bot.* 1999. 41 (1): 103–109.
- Johansen D.A. 1950. *Plant embryology*. Waltham MA. 305 p.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin etc. Vol. 1 and 2. 1221 p.
- Jørgensen C.A. 1923. *Studies on Callitrichaceae*. — *Bot. Tidsskr.* 38 (1): 81–126.
- Kamelina O.P. 1991. *Comparative embryological analysis as a method of phylogenetic systematics of flowering plants*. Postdoctoral thesis. Tashkent. 80 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. 1997. About possibility of separation of tubifloral type of endosperm development. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 281–284 (In Russ.).
- Kamelina O.P. (2009). *Sistematičeskaya embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Dvudolnye*. [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons] — Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kapil R.N. 1970. Podostemaceae. — *Bull. Indian Nat. Sci. Acad.* 41: 104–109.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1962. Embryology and systematic position of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy. — *Curr. Sci.* 31 (7): 270–272.
- Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R. 1965. Embryology of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw with a discussion on the systematic position of the genus. — *Phytomorphology*. 15 (1): 93–102.
- Karlström P.O. 1974a. Embryological studies in Acanthaceae. III. The genera *Barleria* L. and *Grobbea* Harv. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 68 (2): 121–135.
- Karlström P.O. 1974b. Embryological studies in Acanthaceae. IV. The genera *Asystasia* Bl. and *Chamaerantheum* Nees. — *Svensk Bot. Tidskrift*. 68 (3): 325–328.
- Khanna P. 1964. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. I. *Euryale ferox* Salisb. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 59 (4): 237–247.
- Khanna P. 1967. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. III. *Victoria cruziana* D'Orb and *Nymphaea stellata* Willg. — *Bot. Mag. (Tokyo)*. 80 (950): 309–312.
- Khudyak M.I. 1963. Endosperm of angiosperms (peculiarities of the development and the role in fruitification). Kiev. 184 p. (In Russ.).
- Kordyum E.L. 1978. *Evolutionary cytoembryology of angiosperms*. Kiev. 219 p. (In Russ.).
- Korobova-Semenchenko L.V. 1977. On the embryology of the family Saxifragaceae. VII. Departure during endosperm development in *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch. — *Vestnik Moscov. Gosudarst. Univ., Ser. 16, Biology*. 2: 81–84 (In Russ.).
- Lammeren van A.A. 1988. Structure and function of the tubular cytoskeleton during endosperm development in wheat: an immunofluorescence study. — *Protoplasma*. 146: 18–27.
- Lammeren van A.A., Kieft H., Schel J.H.N. 1997. Light microscopical study of endosperm formation in *Brassica napus* L. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 228–232.
- Lawalrée A. 1952. L'embryologie des Lemnaceae. Observation sur *Lemna minor* L. — *Cellule*. 54 (3): 305–326.
- Liu C.M., Mc Elver J., Tzafirir I., Joosen R., Wittich P., Patton D., Lammeren van A.A.M., Meinke D. 2002. Condensin and cohesin knockouts in *Arabidopsis* exhibit a titan seed phenotype. — *Plant J.* 29: 405–415. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01224.x>
- Liu C.M., Meinke D. 1998. The titan mutants of *Arabidopsis* are disrupted in mitosis and cycle control during seed development. — *Plant J.* 16: 21–31.
- Locascio A., Roig-Villanova I., Bernardi J., Varotto S. 2014. Current perspectives on the hormonal control of seed development in *Arabidopsis* and maize: a focus on auxin. — In: *Frontiers in Plant Science*. 5 (412): 1–22.
- Madhavan R., Gupta S.C. 1982. Histochemical studies on postfertilized ovules of *Peristrophe bicalyculata*. I. Total carbohydrates of insoluble polysaccharides. — *Beitr. Biol. Pflanz.* 57 (2): 309–321.

- Maheshwari S.C., Khanna P.P. 1956. The embryology of *Arisaema wallichianum*, and the systematic position of the Araceae. — *Phytomorphology*. 6 (3–4): 379–388.
- Mauritzon J. 1935. Etwas über Embryologie der Bignoniaceen. — *Bot. Notis*. S. 60–77.
- Meinke D.W. 1991. Embryonic mutants of *Arabidopsis thaliana*. — *Dev. Gen.* 12: 382–392.
- Mohan Ram H.Y. 1962. Post-fertilization development of the ovule in *Barleria cristata*. — *J. Indian Bot. Soc.* 41 (2): 288–296.
- Nawaschin S.G. 1898a. New observations of fertilization in *Fritillaria tenella* и *Lilium martagon*. — In: *Dnevnik X s'ezda russkich estestvoispytatelei I vrachei* [Diary of X congress of russian naturalists and doctors]. Kiev. 6: 16–21 (In Russ.).
- Nawaschin S. 1898b. Resultate einer Revision der Befruchtungsvorgänge bei *Lilium martagon* und *Fritillaria tenella*. — *Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg*. 9 (4): 377–382.
- Nguyen H., Brown R.C., Lemmon B.E. 2002. Cytoskeletal organization of the micropylar endosperm in *Coronopus didymus* L. (Brassicaceae). — *Protoplasma*. 219: 210–220. <https://doi.org/10.1007/s007090200022>
- Newcomb W. 1973. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. — *Can. J. Bot.* 51 (5): 879–890.
- Pagnussat G.C., Alandete-Saez M., Bowman J.L., Sundaresan V. 2009. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the *Arabidopsis* female gametophyte. — *Science*. 324: 1684–1689.
- Palm B. 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Diss. Stockholm. 185 S.
- Parameswaran N. 1959. A contribution to the embryology of *Therioophonum minutum* Engl. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 50 (1): 15–25.
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1976. Cytoembryology of the Angiosperms: principles and perspectives. Moscow. 507 p. (In Russ.).
- Polishchuk V.S., Dzelvatovskii A.K. 1971. On the embryology of lavender (*Lavandula spica* L.). — *Ukr. Bot. Zhurn.* 28 (6): 778–781 (In Ukr.).
- Rocén Th. Zur Embryologie der Centrospermen: Diss. Uppsala, 1927. 184 S.
- Rosén W. 1949. Endosperm development in Campanulaceae and closely related families. — *Bot. Notis*. 2: 137–147.
- Rudall P.J., Furness C.A. 1997. Systematics of *Acorus*: ovule and anther. — *Int. J. Plant Sci.* 158: 640–651.
- Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., MacFarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D. 2008. Comparative ovule and megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms. — *Ann. Bot.* 101: 941–956. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn032>
- Rudall P.J., Eldridge T., Tratt J., Ramsay M.M., Tuckett R.E., Smith S.Y., Collinson M.E., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. 2009. Seed fertilization, development and germination in Hydatellaceae (Nymphaeales): implications for endosperm evolution in early angiosperms. — *J. Bot.* 96 (9): 1581–1593.
- Samuelsson G. 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornes types. — *Svensk Bot. Tidskr.* 7 (2): 97–188.
- Sampson F.B. 1969. Cytokinesis in pollen mother cells of angiosperms, with emphasis of *Laurelia novazelandiae* (Monimiaceae). — *Cytologia*. 34: 511–634.
- Savina G.I., Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1990. Orchidaceae family. — In: *Comparative embryology of flowering plants. Butomaceae–Lemnaceae*. Leningrad. P. 172–179 (In Russ.).
- Schnarf K. 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten. — *Denkschr. Kaiser. Akad. Wissensch. Wien*. 94. S. 211–275.
- Schnarf K. 1929. Embryologie der Angiospermen. Berlin. 689 S.
- Shamrov I.I. 1997a. Cellular type of endosperm development. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 220–228 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997b. Helobial type of endosperm development. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 228–232 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997c. A new approach to endosperm typification in relation to the problem of its evolution. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. St. Petersburg. Vol. 2. P. 284–290 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997d. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — *Bot. Zhurn.* 82 (6): 24–46 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 1997e. Nucellus typification and ovule classification. — *Bull. Pol. Acad. Sci.* 45 (2–4): 1–10.
- Shamrov I.I. 1998a. Ovule classification in flowering plants – new approaches and concepts. — *Bot. Jahrb. Syst.* 120 (3): 377–407.
- Shamrov I.I. 1998b. Formation of hypostase, podium and postament in the ovule of *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) and *Ribes aureum* (Grossulariaceae). — *Bot. Zhurn.* 83 (1): 3–14 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2000. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends. — *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* 42 (2): 9–20.
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2019. Apomixis in plants and animal: embryological aspects. — In: *Collection of scientific articles. Living systems-2019*. Saratov. P. 51–52.
- Shamrov I.I. 2020. Fertilization types in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105(3): 3–27 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030096>
- Shamrov I.I., Batygina T.B. 1984. Embryo and endosperm development in representatives of Ceratophyllaceae family. — *Bot. Zhurn.* 69 (10): 1328–1335 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Winter A.N. 1991. Ovule development in representatives of the genera *Nymphaea* and *Victoria* (Nymphaeaceae). — *Bot. Zhurn.* 76 (8): 1072–1083 (In Russ.).

- Shamrov I.I., Zhinkina N.A. 1994. Ovule development in *Azorina vidalii* (Campanulaceae). — Bot. Zhurn. 79 (6): 19–34 (In Russ.).
- Singh H. 1978. Embryology of gymnosperms. Berlin-Stuttgart. 302 p.
- Singh M., Bhalla P.L., Malik C.P. 1979. Peroxidase localization during embryogenesis in *Tropaeolum majus*. — Phytomorphology. 29 (3–4): 306–309.
- Sokolowa C. 1890. Naissance de l'endosperme dans le sac embryonnaire de quelques gymnospermes. — Bulletin de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou. N. S. 4: 446–497.
- Souèges R. 1939. Exposes d'embryologie et de morphologie végétales. X. Embryogénie et classification. Deuxième fascicule. Essai d'un système embryogénique (Partie générale). Paris. 95 p.
- Sporne K. R. 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons. — Phytomorphology. 4 (3–4): 275–278.
- Stenar H. 1938. Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench. — Bot. Notiser. S. 515–527.
- Stevens P.F. 2007. Angiosperm phylogeny website, vers. 8, June 2007. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Swamy B.G.L., Ganapathy P.M. 1957. On endosperm in dicotyledons. — Bot. Gaz. 119 (1): 47–50.
- Swamy B.G.L., Krishnamurty K.V. 1973. The helobial endosperm: a deserial review. — Phytomorphology. 23 (1–2): 74–79.
- Swamy B.G.L., Parameswaran N. 1963. The helobial endosperm. — Biol. Rev. 38 (1): 1–50.
- Terceros G.C., Resentini F., Cucinotta M., Manrique S., Colombo L. & Mendes M.A. 2020. The importance of cytokinins during reproductive development in *Arabidopsis* and beyond. — Int. J. Mol. Sci. 21: 81–61. <https://doi.org/10.3390/ijms21218161>
- Teryokhin E.S. 1996. Seed and seed reproduction. St. Petersburg. 376 p. (In Russ.).
- Titova G.E., Zakhara A.A., Shamrov I.I. 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotily. — Bull. Polish Acad. Sci. Biol. 45 (2–4): 81–92.
- Tobe H., Kimoto Y., Prakash N. 2007. Development and structure of the female gametophyte in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae). — J. Plant Res. 120: 431–436.
- Tobe H., Kadokawa T. 2010. Endosperm development in the Araceae (Alismatales) and evolution of developmental modes in monocots. — J. Plant Res. 123 (6): 731–739. <https://doi.org/10.1007/s10265-010-0327-4>
- Torshilova A.A. 2018. Process of double fertilization in genus *Dioscorea* (*Dioscorea nipponica* and *D. caucasica*). — Bot. Zhurn. 103 (3): 283–296 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618030018>.
- Vinogradova G. Yu. 2018. Endosperm development in *Allium schoenoprasum* L. and *A. ramosum* L. (Alliaceae). — Bot. Zhurn. 103 (11): 1451–1471 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618110066>.
- Vazart B., Vazart J. 1966. Deposition et ultrastructure des cellules du sac embryonnaire du lin (*Linum usitatissimum* L.). — Rev. Cytol. Biol. Végét. 24 (3–4): 251–266.
- Vijayaraghavan M.R., Prabhakar K. 1984. The endosperm. — In: Embryology of angiosperms. Berlin etc. P. 319–376.
- Vorsobina L.I., Solntseva M.P. 1979. Florescence peculiarities and fertilization process in some Amaryllidaceae. — In: Actual questions of embryology of angiosperms. Leningrad. P. 28–38 (In Russ.).
- Winter A.N. 1993. Some aspects of reproductive biology in *Hydrostemma longifolium* (Barclaya longifolia) (Barclayaceae). — Bot. Zhurn. 78 (1): 69–83 (In Russ.).
- Winter A.N., Shamrov I.I. 1991a. The development of the ovule and embryo sac in *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae). — Bot. Zhurn. 76 (3): 378–390 (In Russ.).
- Winter A.N., Shamrov I.I. 1991b. Megasporogenesis and embryo sac development in representatives of the genera *Nymphaea* and *Victoria* (Nymphaeaceae). — Bot. Zhurn. 76 (12): 1716–1728 (In Russ.).
- Wunderlich R. 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen. — Österr. Bot. Zeitschr. 106 (3–4): 203–293.
- Wunderlich R. 1967. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens. — Österr. Bot. Zeitschr. 114 (4–5): 383–483.
- Yakovlev M.S. 1958. Principles of distinguishing of main embryonal types and their significance for the phylogeny of angiosperms. — Problems of Botany. 3: 168–195 (In Russ.).
- Yamazaki T. 1963. Embryology of *Mitrosacme alsinoides* var. *indica*. — Sci. Reports Tôhoku Imp. Univ. Ser.4 (Biology). 29: 201–205.
- Yudakova O.I., Shakina T.N., Kaybeleva E.I. 2018. Cytogenetical peculiarities of endosperm development in some apomictic *Poa* species (Poaceae). — Bot. Zhurn. 103 (7): 908–918 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618070049>
- XuHan X., Lammeren van A.A. 1993. Microtubular configurations during the cellularization in coenocytic endosperm in *Ranunculus sceleratus* L. — Sex Plant Repr. 6: 127–132.
- XuHan X., Lammeren van A.A. 1994. Microtubular configurations during endosperm development in *Phaseolus vulgaris* — Canad. J. Bot. 72: 1489–1495.
- Zhukova G.Ya. 1997a. Endosperm. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 212–218 (In Russ.).
- Zhukova G.Ya. 1997b. Nuclear type of endosperm development. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 2. P. 218–227 (In Russ.).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *VISCHERIA* (EUSTIGMATACEAE, OCHROPHYTA) В АЛЬГОЛОГИЧЕСКОЙ КОЛЛЕКЦИИ ACSSI

© 2022 г. А. Д. Темралеева^{1,*}, Е. А. Портная¹

¹ Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук,
Федеральный исследовательский центр “Пушкинский научный центр биологических исследований
Российской академии наук”

ул. Институтская, 2, Пушкино, 142290, Россия

*e-mail: temraleeva.anna@gmail.com

Поступила в редакцию 23.04.2021 г.

После доработки 24.10.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Выполнен морфологический и молекулярно-генетический анализ четырех штаммов почвенных эустигматофитовых водорослей, выделенных из серых лесных почв Московской и Тульской областей России. По данным 18S рРНК и ITS2 филогении, изученные штаммы Альгологической коллекции ACSSI (Algal Collection of Soil Science Institute) являются представителями рода *Vischeria*. Морфологически они близки к *V. magna*, однако только один штамм ACSSI 026 с высокой статистической поддержкой кластеризовался с аутентичным штаммом SAG 2554. Остальные штаммы образовали отдельную независимую группу.

Систематика рода представляется проблемной из-за неразрешенности филогенетического дерева 18S рРНК и ITS2, неинформативности вариабельных регионов V4–V5 и V8–V9 гена 18S рРНК и безуспешности СВС-подхода, основанного на разделении близкородственных видов при наличии хотя бы одной СВС в консервативных регионах вторичной структуры ITS2. Предполагается, что увеличение количества штаммов эустигматофитовых водорослей, выделенных из различных биотопов, использование пластидных генов или глубокого секвенирования всего пластидного генома, изучение ультраструктурных, физиологических, биохимических характеристик позволит разработать концепцию вида у эустигматофитовых водорослей в целом и рода *Vischeria* в частности.

Ключевые слова: эустигматофитовые водоросли, световая микроскопия, филогения, 18S рРНК, ITS2, СВС-подход

DOI: 10.31857/S0006813622020119

Пятьдесят лет назад Hibberd и Leedale (1971), исследовав 12 родов коккоидных желто-зеленых водорослей, обнаружили у них уникальные ультраструктурные и биохимические особенности, позволившие выделить их в новый класс водорослей – Eustigmatophyceae. В настоящее время эустигматофитовые водоросли представляют собой самостоятельную линию отдела Ochrophyta, состоящую из 102 таксономически признанных видов, принадлежащих 18 родам, восемь из которых являются монотипными (Guiry, Guiry, 2021). Это свидетельствует о недостаточной изученности таксономического разнообразия группы, большинство новых членов которой только предстоит описать. Полагают, что в настоящее время обнаружено только от 0.2 до 2% видов эустигматофитовых водорослей (Norton et al., 1996). Группа представлена, как правило, мелкими неподвижными одноклеточными, реже колониальными

коккоидными водорослями различной формы (шаровидной, эллипсоидной, цилиндрической, яйцевидной, полиэдрической, звездчатой, веретеновидной или дисковидной), некоторые из них имеют ножку или разветвленные выступы. В клетке имеется обычно один желто-зеленый хлоропласт с одним или несколькими пиреноидами (реже без пиреноида). Типичными характеристиками является отсутствие хлорофилла *c* и присутствие виолаксантина. Воспроизведение происходит путем образования автоспор и зооспор с 1–2 передними различными по строению жгутиками (иногда присутствует задний голый жгутик). Прямых наблюдений полового процесса не описано, однако данные полногеномного секвенирования предполагают его присутствие у некоторых видов (Elias et al., 2017). Большинство эустигматофитовых живут в пресной воде, два рода морские (*Nannochloropsis* Hibberd, *Microchloropsis* Fawley,

Jameson et Fawley), а некоторые представители встречаются в наземных экосистемах, в которых редко доминируют. Часть таксонов предпочитают обитать в условиях среды с pH менее 7. Большой интерес к эустигматофитовым водорослям со стороны биотехнологии обусловлен их способностью к синтезу липидов, в том числе полиненасыщенных жирных кислот (Pal et al., 2013; Gao et al., 2016, 2018; Wang et al., 2018), а также пигментов, стеролов, витаминов (Patterson et al., 1994; Durmaz, 2007; Li et al., 2012; Stoykova et al., 2019; Stoyneva-Gärtner et al., 2019; Martins et al., 2021). Оптимизируя лабораторные условия их культивирования, можно многократно увеличить продукцию нужных метаболитов (Serák et al., 2014; Remias et al., 2020). Кроме того, описано эффективное применение штаммов эустигматофитовых водорослей для биоремедиации загрязненных сред (Fukuda et al., 2014; Upadhyay et al., 2016). Подходящая востребованность группы говорит о необходимости поиска и открытия новых таксонов, инвентаризации и ревизии коллекционных штаммов, что требует их правильной идентификации.

Традиционно роды *Eustigmatos* Hibberd и *Vischeria* Pascher различались наличием выростов на клеточной оболочке у последнего (Hibberd, 1981; Ettl, Gärtner, 1995). Хотя было отмечено, что старые культуры (свыше 6 месяцев культивирования) *E. magnus* (Petersen) Hibberd характеризовались присутствием клеток с выростами (Safiullina et al., 2014). Внутри рода *Eustigmatos* было описано четыре вида, различающиеся размерами вегетативных клеток и зооспор. Для *E. vischeri* Hibberd диаметр клеток составлял 7–9 мкм (максимально до 20–30 мкм), для *E. polyphem* (Pitschmann) Hibberd 14–25 мкм в диаметре и зооспоры до 24 мкм длиной, у *E. magnus* клетки 14–34 мкм в диаметре и зооспоры 12 мкм длиной, у *E. calaminaris* Trzcinska et Pawlik-Skowronska клетки 7–12 мкм в диаметре (редко до 18–30 мкм) и зооспоры 7–12 мкм длиной. Последняя ревизия на основе данных морфологии, 18S рРНК и ITS2-филогении объединила роды *Eustigmatos* и *Vischeria* в один (Krivenda et al., 2018). В настоящее время род *Vischeria* насчитывает 16 таксономически принятых видов, при этом для девяти из них (*V. aculeata* Pascher, *V. aster* Pascher, *V. gemma* Pascher, *V. gibbosa* Pascher, *V. regularis* Pascher, *V. ramosa* Pascher, *V. tetraedroides* Pascher, *V. torta* Pascher, *V. undulata* Pascher) отсутствуют депонированные нуклеотидные последовательности в GenBank, а длина последовательности 18S рРНК аутентичного штамма *V. magna* (Petersen) Krivenda, Rybalka, Wolf et Friedl SAG 2554 не превышает 300 п.н. Таким образом, филогения данного рода остается все еще слабо изученной.

Целью настоящей работы является морфологический и молекулярно-генетический анализ

четырёх штаммов эустигматофитовых водорослей из Альгологической коллекции ACSSI.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изоляция штаммов и условия культивирования. Штаммы ACSSI 012 и 081 были выделены из верхнего гумусового горизонта серой лесной почвы Московской области (54°50'03"N 37°34'24"E), штаммы ACSSI 013 и 026 – из второго гумусового горизонта в виде кротовин, серой лесной почвы Тульской области (54°23'30.1"N 38°10'53.5"E). Из образцов стерильно отобранных почв готовили водно-почвенную суспензию и наносили ее на поверхность твердой питательной среды BG11 (1%-ный агар, pH = 7.0) на чашке Петри, одновременно образцы почвы добавляли к жидкой среде BG11 в 96-луночном культуральном планшете. Далее культуры были доведены до альгологически чистых с помощью многократного пересева. Культивирование штаммов проводили в климатостате КС-200, (Смоленское СКТБ СПУ, Россия) при стандартных условиях (температура +23–25°C, свет 60–75 $\mu\text{моль фотонов м}^{-2} \text{с}^{-1}$, фотопериод 12 ч.).

Морфологический анализ. Морфологию и жизненные циклы штаммов эустигматофитовых изучали методами световой микроскопии (светлое поле и интерференционный контраст) с помощью микроскопов Leica DM750 и Carl Zeiss Axio Scope A1 (Германия). Результаты наблюдений документированы рабочими рисунками и фотографиями, снятыми с помощью цветной цифровой камеры Carl Zeiss MRc 5 (Германия), морфологические характеристики приведены в табл. 1. Сроки наблюдения составляли от 2 недель до 6 месяцев. При морфологической идентификации штаммов учитывали тип организации таллома; форму и размеры клеток; наличие и толщину слизистых оболочек; количество и тип хлоропластов; наличие пиреноида и структуру крахмальной обкладки; способы размножения, присутствие гигантских клеток и шиповидных выростов. Для оценки размеров вегетативных клеток проводили 100 измерений для каждого штамма, для автоспор – 20. Расчеты минимального, максимального, среднего значения и стандартного отклонения выполняли в ПО Видеозавр (Россия). Каждый штамм был предварительно идентифицирован на основе данных морфологии.

Экстракция ДНК, амплификация, секвенирование. Далее идентификация морфовидов подтверждалась с помощью молекулярно-генетических методов. Суммарную ДНК выделяли с помощью набора DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, США), следуя протоколу производителя. Для амплификации использовали готовую смесь для ПЦР Screen Mix-HS (Евроген, Россия). Праймеры и условия для амплификации выбранных маркеров указаны

Таблица 1. Морфологическая характеристика штаммов ACSII
Table 1. Morphological features of ACSII strains

Штамм Strain	Диаметр вегетативных клеток, мкм Diameter of vegetative cells, μm	Наличие гигантских клеток Presence of giant cells	Наличие шиповидных выростов Presence of cell wall projections	Размеры автоспор, мкм Autospore size, μm	Количество автоспор Number of autospores
<i>V. magna</i> ACSII 012	8.4–11.9 (10.0 \pm 0.87)	До 32 мкм Up to 32 μm	Не наблюдали Not observed	8.1–11.6 \times 5.6–8.2 (9.8 \pm 0.87 \times 6.9 \pm 0.75)	2–4
<i>V. magna</i> ACSII 013	7.1–13.7 (10.1 \pm 1.42)	Не наблюдали Not observed		5.7–11.1 \times 3.9–8.2 (9.1 \pm 1.23 \times 6.4 \pm 1.08)	2
<i>V. magna</i> ACSII 026	7.9–15.1 (10.7 \pm 1.51)			6.0–11.5 \times 5.1–10.1 (9.0 \pm 1.60 \times 7.3 \pm 1.40)	
<i>V. magna</i> ACSII 081	6.9–13.4 (9.6 \pm 1.21)	До 24 мкм Up to 24 μm		4.9–8.1 \times 3.8–5.8 (6.4 \pm 0.68 \times 5.0 \pm 0.54)	2–6

Примечание. Для зрелых клеток указаны минимальные и максимальные значения диаметра, в скобках – среднее значение \pm стандартное отклонение, для автоспор указаны минимальные и максимальные значения длины и ширины, в скобках – среднее значение \pm стандартное отклонение.

Note. For mature cells, the minimum and maximum diameters are specified, with the mean \pm standard deviation in parentheses. For autospores, the minimum and maximum values of length and width are specified, with the mean \pm standard deviation in parentheses.

Таблица 2. Праймеры и условия амплификации эустигматофитовых водорослей
Table 2. Primers and amplification conditions for eustigmatophyte algae

Локус Locus	Праймер Primer	Последовательность (5'–3') Sequence	Условия амплификации Amplification conditions	Ссылка Reference
18S рРНК 18S rRNA	18S F Eustig R1	AACCTGGTTGATCCTGCCAGT GTTATAAACTCGTTGAACGCA	95°C – 5 min; 95°C – 1 min, 55°C – 1 min, 72°C – 2 min, 25 cycles; 72°C – 5 min	Katana et al., 2001 Fawley et al., 2014
ITS2	ITS-F-Visch ITS4-Eustig	GCGCCGTTGGCTTCTAGCC TCCTCCGTTAGTTATATGC		

в табл. 2. Детекцию целевых ПЦР-продуктов проводили электрофоретически в 1%-ном агарозном геле. Для дальнейшей очистки ампликонов из геля применяли набор Cleanup Mini (Евроген, Россия). Секвенирование нуклеотидных последовательностей осуществляли на базе ЗАО “Синтол” (Россия).

Молекулярно-генетический анализ. Для филогенетического анализа штаммов был выполнен поиск гомологии нуклеотидных последовательностей по алгоритму BLAST в GenBank, составлены наборы из собственных и депонированных в GenBank последовательностей (табл. 3). Названия штаммов, нуклеотидные последовательности которых были использованы в этом исследовании, приведены в соответствии с их названиями в генетической базе данных. Всего в анализ вошло 86 последовательностей гена 18S рРНК длиной 1781 п.н. и 18 последовательностей спейсера ITS2 длиной 397 п.н. В программе BioEdit по алгоритму ClustalW было выполнено множественное выравнивание. Для выбора модели нуклеотидных

замен использовали программу jModelTest. Реконструкцию филогенетических взаимосвязей осуществляли методом максимального правдоподобия (ML) в программе PhyML. Статистическая поддержка топологии дерева была оценена с помощью бутстрэп-анализа (1000 повторностей) и указана в узлах ветвей в виде процентов (рис. 2). Генетические различия между нуклеотидными последовательностями гомологичных генов охарактеризовали с помощью генетических дистанций. Мерой генетических различий являлся процент несовпадений нуклеотидов при попарном сравнении выровненных последовательностей, вычисление которого проводили в программе MEGA 5.0. Филогенетические деревья визуализировали с помощью программы FigTree v1.3.1. Границы вариабельных участков V4-V5 и V8-V9 гена 18S рРНК были обнаружены автоматическим поиском при выравнивании последовательностей и праймеров v4_Reuk454FWDI (CCAGCASCYCGGGTAATTCC) и v4-v5_1132r (CCGTCAATTHTCTTYAART), V8_V8f (ATAACAGGTCTGTGATGCCCT) и V9_1510r

(CCTTCYGCAGGTTACCTAC), соответственно (Bradley et al., 2016).

В качестве инструмента разделения видов был использован подход, предложенный А. Coleman (2000, 2009), которая показала, что наличие хотя бы одной компенсаторной замены (compensatory base change, СВС) в консервативных регионах ITS2 (10 пар нуклеотидов для II шпильки и 18 пар — для III шпильки) у двух водорослей коррелирует с их полной половой несовместимостью. Напротив, замены в менее консервативных регионах (I и IV шпильки), а также полукompенсаторные замены (hСВС) в консервативных регионах не были связаны со способностью скрещиваться. На основе мета-анализа большого числа данных Müller с соавт. (2007) установили, что наличие даже одной СВС в 93% исследованных случаев указывает на принадлежность организмов к разным видам. Для анализа вторичной структуры ITS2 была выполнена аннотация спейсера в ITS2-DataBase (<http://its2.bioapps.biozentrum.uni-wuerzburg.de>), его фолдинг с помощью RNAfold web server (<http://rna.tbi.univie.ac.at/cgi-bin/RNAWebSuite/RNAfold.cgi>), визуализация посредством программы PseudoViewer3 (Byun, Han, 2009), выравнивание ITS2 с учетом вторичной структуры и поиск СВС осуществляли в программе 4SALE.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ. Наблюдения за штаммами ACSSI 012, 013, 026 и 081 показали их морфологическое сходство с *V. magna* ($\equiv E. magnus$): шаровидные одиночные клетки в среднем 9.6–10.7 мкм в диаметре, для штаммов ACSSI 012 и 081 отмечено присутствие “гигантских” клеток с максимальным диаметром — 32 и 24 мкм, соответственно. Клеточная оболочка гладкая, не скульптурированная, шиповидных выростов не наблюдали. Хлоропласт пристенный, лопастной с 1 полиэдрическим пиреноидом и большой красной глобулой (рис. 1). Размножение преимущественно 2–4 (ACSSI 012, ACSSI 013), 2 (ACSSI 013) или 2–6 (ACSSI 081) автоспорами. Автоспоры эллипсоидной и широкоовальной формы, самые крупные — у штаммов ACSSI 012 и 026, самые мелкие — у штамма ACSSI 081 (табл. 1). Половой процесс и зооспоры не наблюдали.

Молекулярно-генетический анализ. Проведенный 18S рРНК-анализ подтвердил принадлежность штаммов ACSSI к роду *Vischeria* со 100%-ной статистической поддержкой (рис. 2). Сестринскими являются род *Chlorobotrys* и *Characiopsis*-подобный род, представители которого принадлежат эустигматофитовым, а не желто-зеленым водорослям. На филогенетическом дереве некультивируемые клоны эустигматофитовых водорослей образуют несколько независимых филогенетических линий, которые, возможно, в

будущем будут описаны как новые самостоятельные роды. Основным местообитанием проанализированных штаммов являются пресноводные пруды и озера. Изоляты двух родов (*Nannochloropsis* и *Microchloropsis*) были выделены в основном из лагун и открытого моря. Все штаммы рода *Vischeria* были изолированы из почв, исключение составляют некультивируемые клоны WS072.033 и WS071.070 из Южно-Китайского моря (табл. 3).

Кластеризация внутри рода *Vischeria* характеризовалась низкими бутстрэп-значениями, что свидетельствует о недостаточном филогенетическом сигнале гена, кодирующего 18S рРНК, на видовом уровне. Анализ переменных регионов V4-V5 и V8-V9, которые широко используются в качестве ДНК-баркодов при идентификации сообществ эукариотических организмов, показал наличие только двух замен у *V. stellata* (Chodat) Pascher SAG 887-2 и штаммов ACSSI, соответственно. Таким образом, данная работа подтвердила и дополнила вывод о том, что для эустигматофитовых водорослей ген 18S рРНК можно использовать для выделения высоких таксономических рангов (Fawley et al., 2014), например, порядков. Однако, ни целый ген, ни его переменные области V4-V5 и V8-V9 не подходят для разграничения видов, в том числе в метагеномных исследованиях. Поэтому для уточнения филогенетического статуса штаммов ACSSI был проанализирован более изменчивый молекулярно-генетический маркер — ITS2 (рис. 3). По данным ITS2-филогении все четыре изученных штамма ACSSI вошли в одну группу с аутентичным штаммом *Eustigmatos magna* SAG 2554 со статистической поддержкой 64%. Внутри данной группы штаммы ACSSI 012, 013 и 081 образовали первую подгруппу, штамм ACSSI 026 и SAG 2554 — вторую (рис. 3). Высокими поддержками характеризовались клады “*V. punctata* + *V. helvetica*” и “*V. stellata*” — 93 и 100% соответственно. Следует отметить, что часть штаммов, по морфологии идентифицированные как *V. magna* ($\equiv E. magnus$), на дереве ITS2 образовывали самостоятельные филогенетические линии, не группируясь с аутентичным штаммом SAG 2554, и, следовательно, могут быть отдельными криптическими таксонами. Аналогично штамм CСAP 860/76, идентифицированный как *V. vischeri* ($\equiv E. vischeri$), не объединился с аутентичным штаммом SAG 860-1. Применение более переменного маркера ITS2 привело к снижению доли консервативных участков с 78% до 35% по сравнению с маркером 18S рРНК.

Тем не менее использование первичной структуры ITS2 не позволило разрешить филогению рода *Vischeria*. Поэтому далее мы изучили вторичную структуру ITS2 штаммов ACSSI и сравнили ее со всеми доступными аутентичными штаммами видов рода *Vischeria*. Длина спейсера состави-

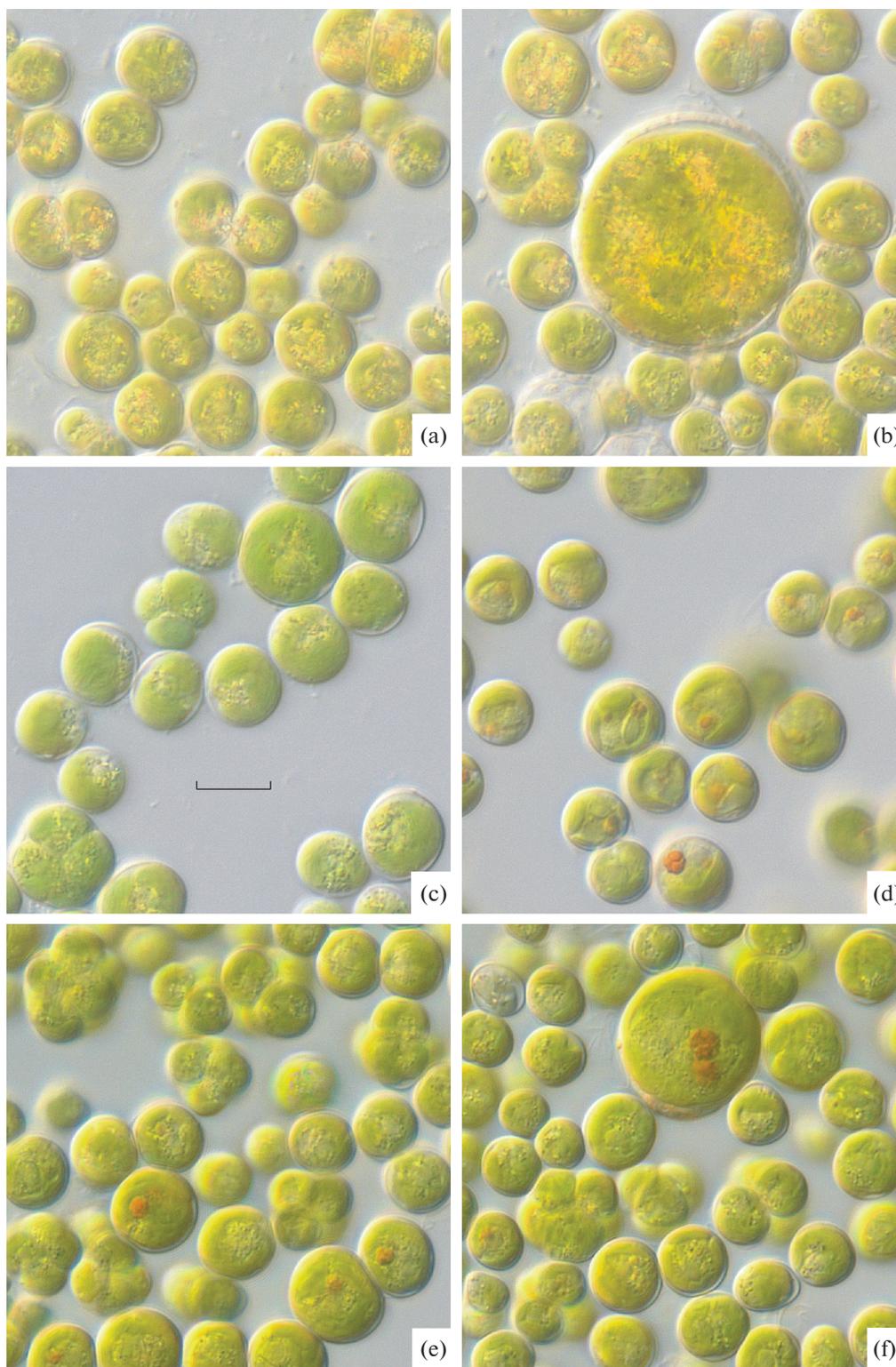


Рис. 1. Строение клеток штаммов *Vischeria magna*.

a – вегетативные клетки ACSSI 012, *b* – гигантские зрелые клетки ACSSI 012, *c* – вегетативные клетки ACSSI 013, *d* – вегетативные клетки ACSSI 026, *e* – вегетативные клетки ACSSI 081, *f* – гигантские зрелые клетки ACSSI 081. Шкала: 10 мкм.

Fig. 1. Cell structure of *Vischeria magna* strains.

a – vegetative cells ACSSI 012, *b* – giant mature cells ACSSI 012, *c* – vegetative cells ACSSI 013, *d* – vegetative cells ACSSI 026, *e* – vegetative cells ACSSI 081, *f* – giant mature cells ACSSI 081. Scale: 10 μm.

Таблица 3. Список штаммов, использованных в филогенетическом анализе эустигматовых водорослей
 Table 3. List of strains used in the phylogenetic analysis of the eustigmatophyte algae

N	Виды Species	Номер штамма при изоляции Strain number at isolation	Коллекционный штамм Collection strain	18S рРНК 18S rRNA	ITS2	Местообитание, страна Habitat, country
1	<i>Eustigmatos vischeri</i>	T8	CCAP 860/7	KJ713283	KJ713283	Почва, Австрия Soil, Austria
2	<i>Eustigmatos magnus</i>	—	SAG 2554* (= CCAP 860/4, UTEX 2351, CCMР 387) CAUP H4302	—	MG596348	Почва, Новая Зеландия Soil, New Zealand
3	<i>Eustigmatos cf. polyphem</i>	—		JX865375	—	Чехия Czech Republic
4	<i>Vischeria punctata</i>	266	SAG 887-1*	KY271664	KY271673	Почва, Швейцария Soil, Switzerland
5	<i>Vischeria punctata</i>	316	UTEX 86	FJ858971	—	Почва Soil
6	<i>Eustigmatos magnus</i>	—	SAG 36.89	KY271662	JX202557	Почва, Непал Soil, Nepal
7	Uncultured eukaryote clone WS072.033	—	—	KP404737	—	Южно-Китайское море South China Sea
8	Uncultured eukaryote clone WS071.070	—	—	KP404701	—	Южно-Китайское море South China Sea
9	<i>Eustigmatos calamaris</i>	E120	CCALA 1014*	JX188078	JX202554	Почва, Польша Soil, Poland
10	<i>Eustigmatos magnus</i>	—	SAG 2506	KY271665	KY271678	—
11	<i>Eustigmatos vischeri</i>	241	SAG 860-1* (= CCAP 860/1A; UTEX 310)	JX274590	JX202556	Почва, Швейцария Soil, Switzerland
12	<i>Eustigmatos polyphem</i>	ASIB 207	SAG 38.84* (CCAP 860/8)	JX188077	JX202558	Почва, Кения Soil, Kenya
13	<i>Vischeria stellata</i> (T)	185	SAG 887-2* (CCAP 887/2B; UTEX 312)	KY271666	KY271675	Почва, Швейцария Soil, Switzerland
14	<i>Vischeria helvetica</i>	255	UTEX 49* (SAG 876-1; ATCC 30425; CCAP 861/1)	AF045051	JX202559	Почва Soil
15	<i>Eustigmatos magnus</i>	—	SAG 2370	KY271663	KY271677	—
16	<i>Chloridella neglecta</i>	—	SAG 48.84	KF848924	KY271697	Почва, Германия Soil, Germany
17	<i>Vischeria helvetica</i>	—	CCALA 514	KF848920	—	—
18	<i>Eustigmatos magnus</i>	—	SAG 2266	KY271669	KY271676	—
19	<i>Vischeria stellata</i>	—	SAG 33.83	KF848919	KY271674	Почва, бывшая Югославия Soil, former Yugoslavia

Таблица 3. Продолжение

N	Виды Species	Номер штамма при изоляции Strain number at isolation	Коллекционный штамм Collection strain	18S рРНК 18S rRNA	ITS2	Местообитание, страна Habitat, country
20	<i>Vischeria helvetica</i>	KGU-Y001	—	AB731568	—	Япония Japan
21	<i>Eustigmatos vischeri</i>	JNU4	—	KT191017	—	—
22	<i>Characiopsis saccata</i>	—	SAG 15.97 (= ACOI 481)	KF848925	—	Рисовое поле, Португалия Rice field, Portugal
23	<i>Characiopsis acuta</i>	—	ACOI 456 (SAG 14.97)	KY271644	—	Пресные воды, Португалия Freshwater, Portugal
24	<i>Eustigmatophyceae sp.</i>	—	SAG 2220	KY271668	—	—
25	<i>Characiopsis acuta</i>	—	ACOI 1837	KY271646	—	Планктон, Португалия Plankton, Portugal
26	<i>Dioxys sp.</i>	—	ACOI 2029	KY271650	—	Португалия Portugal
27	<i>Chlorobotrys gloeothece</i>	—	ACOI 1114	KY271649	—	Пруд, Португалия Pond, Portugal
28	<i>Uncultured stramenopile</i>	clone OL10	—	KX465211	—	Озеро, Кения Lake, Kenya
29	<i>Chlorobotrys regularis</i>	—	ACOI 307	KY271643	—	Стоячая вода, Португалия Stagnant water, Portugal
30	<i>Chlorobotrys regularis</i>	—	ACOI 1089	KY271648	—	Пруд, Португалия Pond, Portugal
31	<i>Vischeria punctata</i>	—	IPPAS H-242	MH979476	—	—
32	Uncultured eukaryote clone WS072.034	—	—	KP404738	—	Южно-Китайское море South China Sea
33	Uncultured eukaryote clone WS071.072	—	—	KP404703	—	Южно-Китайское море South China Sea
34	<i>Nannochloropsis sp.</i>	JL2/4-1	—	DQ977727	—	Озеро, США Lake, USA
35	<i>Characiopsis longipes</i>	—	ACOI 1838	KY271647	—	Бассейн, Португалия Reservoir, Portugal
36	<i>Nannochloropsis limnetica</i>	AS3-9	—	DQ977726	—	Озеро, США Lake, USA
37	<i>Nannochloropsis granulata</i>	CCMP529	—	U41092	—	—
38	<i>Nannochloropsis limnetica</i>	CCMP505	—	U41050	—	—
39	<i>Nannochloropsis oculata</i>	CCMP225	—	KU900229	—	—

Таблица 3. Продолжение

N	Виды Species	Номер штамма при изоляции Strain number at isolation	Коллекционный штамм Collection strain	18S рРНК 18S rRNA	ITS2	Местообитание, страна Habitat, country
40	<i>Nannochloropsis</i> sp.	Tow 2/24 P-1w	—	DQ977728	—	Пруд, США Pond, USA
41	<i>Nannochloropsis</i> sp.	NANNO-IOLR	—	AB025533	—	—
42	<i>Nannochloropsis oculata</i>	CCMP525	—	AF045044	—	—
43	<i>Nannochloropsis</i> sp.	CCMP531	—	U41094	—	—
44	<i>Nannochloropsis limnetica</i>	—	SAG 18.99*	AF251496	EU165325	Пруд, Германия Pond, Germany
45	Uncultured eukaryote clone WS074.005	—	—	KP404875	—	Южно-Китайское море South China Sea
46	<i>Nannochloropsis</i> sp.	IOLR	—	AF067956	—	Почва, Австрия Soil, Austria
47	<i>Monodopsis unipapilla</i>	—	SAG 8.83*	AM490827	KU271699	—
48	<i>Monodopsis subterranea</i>	—	SAG 848-1 (= CCAP 848/1; UTEX 151; ATCC 30593)	U41054	KU271698	Камни в реке, США Wet rock in a river, USA
49	Uncultured eukaryote clone WS071.073	—	—	KP404704	—	Южно-Китайское море South China Sea
50	<i>Pseudotetraedriella kamillae</i>	—	SAG 2056*	EF044311	KU271700	Озеро, Германия Lake, Germany
51	<i>Microchloropsis salina</i>	—	CCMP369	U41093	—	—
52	<i>Monodopsis</i> cf. <i>guttula</i>	—	CCALA 825	KF848929	—	—
53	<i>Monodopsis</i> sp.	1 ME-2013	CAUP 901	KF848926	—	Камни, Чехия Rocks, Czech Republic
54	<i>Monodopsis guttula</i>	—	CCALA 826	KF848927	—	—
55	<i>Microchloropsis gaditana</i>	—	CCAP 849/5* (= CCMP1775)	AF045036	—	Море, Испания Sea, Spain
56	<i>Microchloropsis gaditana</i>	—	CCMP526	KF040086	—	—
57	<i>Microchloropsis gaditana</i>	—	CCMP527	M87328	—	США USA
58	Uncultured phytoplankton clone Q3-25	—	—	JQ420104	—	Фитопланктон, Китай Phytoplankton, China
59	<i>Nannochloropsis oceanica</i>	—	CCALA 978	KF010154	—	Солоноватые воды, Аргентина Brackish water, Argentina

Таблица 3. Продолжение

N	Виды Species	Номер штамма при изоляции Strain number at isolation	Коллекционный штамм Collection strain	18S рРНК 18S rRNA	ITS2	Местообитание, страна Habitat, country
60	<i>Pseudolipsothion edaphicum</i>	—	САUP Q 401*	KF848933	—	Торфяно-болотная почва, Чехия
61	<i>Nannochloropsis oceanica</i>	MBIC 10090	—	AB052273	DQ069777	—
62	<i>Nannochloropsis granulata</i>	MBIC 10054	—	AB052272	EU165324	Peat-bog soil, Czech Republic
63	<i>Nannochloropsis</i> sp.	КММСС EUS-16	—	GQ122351	—	Южная Корея
64	<i>Eustigmatophyceae</i> sp.	Tow 9/21 P-2w	—	KF757253	—	South Korea
65	<i>Eustigmatophyceae</i> sp.	Mary 6/3 T-1w	—	KF757240	—	Пруд, США
66	<i>Eustigmatophyceae</i> sp.	Mary 8/18 T-4d	—	KF757239	—	Pond, USA
67	<i>Nannochloropsis oceanica</i>	—	ССАР 849/10	KJ756836	KJ713291	Озеро, США
68	<i>Nannochloropsis gaditana</i>	IVP	—	EF473733	—	Lake, USA
69	<i>Nannochloropsis gaditana</i>	—	—	AF133819	—	Озеро, США
70	<i>Nannochloropsis salina</i>	MBIC 10063	—	AB052278	EU165326	Италия
71	<i>Nannochloropsis oceanica</i>	—	ССАР 849/9	KJ756835	—	Italy
72	<i>Nannochloropsis oceanica</i>	—	ССАР 849/8	KJ756834	KJ713290	Лагуна, Италия
73	<i>Nannochloropsis gaditana</i>	MBIC 10118	—	AB052269	—	Lagoon, Italy
74	<i>Nannochloropsis oculata</i>	—	ССАР 849/1* (= SAG 38.85, UTEX 2164)	KJ756827	KY271701	—
75	<i>Nannochloropsis oculata</i>	—	ССАР 849/7	KJ756833	KJ713289	Море, Япония
76	<i>Pseudocharaciopsis ovalis</i>	—	САUP Q 302	KF848932	—	Sea, Japan
77	<i>Nannochloropsis salina</i>	—	ССАР 849/2	KJ756828	KJ713285	Море, Китай
						Sea, China
						Скалистая зона заплеска, Шотландия
						Supralittoral rock pool, Scot- land
						Озеро, Тунис
						Lake, Tunis
						Почва, Чехия
						Soil, Czech Republic
						Море, Шотландия
						Sea, Scotland

Таблица 3. Окончание

N	Виды Species	Номер штамма при изоляции Strain number at isolation	Коллекционный штамм Collection strain	18S рРНК 18S rRNA	ITS2	Местообитание, страна Habitat, country
78	<i>Microchloropsis gaditana</i>	—	ССАР 849/6	KJ756832	KJ713288	Море, США Sea, USA
79	<i>Microchloropsis salina</i>	—	ССАР 849/4	KJ756830	KJ713287	Море, Шотландия Sea, Scotland
80	<i>Pseudocharactopsis ovalis</i>	—	САУР Q 301	KF848931	—	Торфяно-болотная почва, Чехия Peat-bog soil, Czech Republic
81	<i>Eustigmatophyceae</i> sp.	May 8/18 T-3d	—	KF757238	—	Озеро, США Lake, USA
82	<i>Nannochloropsis australis</i>	CS-416	—	KT031997	—	Море, Австралия Sea, Australia
83	<i>Nannochloropsis australis</i>	CS-759*	—	KT031998	—	Море, Австралия Sea, Australia
84	<i>Vischeria magna</i>	—	ACSSI 012	MK228871	MK228867	Серая лесная почва, Россия Grey forest soil, Russia
85	<i>Vischeria magna</i>	—	ACSSI 013	MK228872	MK228868	Кротовина, серая лесная почва, Россия Mole drain, grey forest soil, Russia
86	<i>Vischeria magna</i>	—	ACSSI 026	—	MK228869	Кротовина, серая лесная почва, Россия Mole drain, grey forest soil, Russia
87	<i>Vischeria magna</i>	—	ACSSI 081	MK228873	MK228870	Серая лесная почва, Россия Grey forest soil, Russia
88	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	—	Mediophyceae, Vacillariophyta (внешняя группа) Mediophyceae, Vacillariophyta (outgroup) ССМР 1007	HF565127	HF565127	Море, США Sea, USA

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных, * — аутентичный штамм, (Г) — типовой вид.

Note. Dash — data missing, * — authentic strain, (Г) — type species.

Аббревиатуры коллекций культур / Abbreviations of culture collections: ACOI — Coimbra Collection of Algae, Португалия / Portugal; ACSSI — Algal Collection of Soil Science Institute, Россия / Russia; ATCC — American Type Culture Collection, США / USA; САУР — the Culture Collection of Algae of Charles University, Чехия / Czech Republic; ССАЛА — the Culture Collection of Autotrophic Organisms, Чехия / Czech Republic; ССАР — the Culture Centre Algae and Protozoa, Великобритания / United Kingdom; ССМР — National Center for Culture of Marine Phytoplankton, США / USA; IPPAS — Culture Collection of Microalgae IPPAS, Россия / Russia; SAG — the Culture Collection of Algae at the University of Göttingen, Германия / Germany; UTEX — the Culture Collection of Algae at The University of Texas at Austin, США / USA.

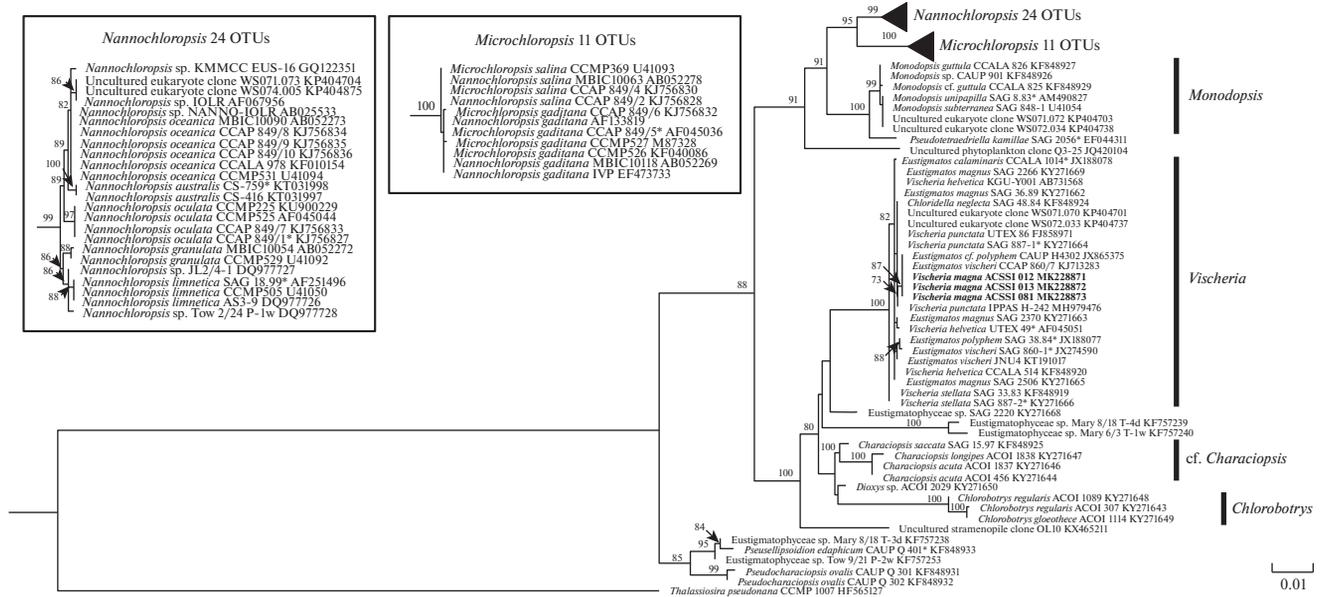


Рис. 2. Укорененное филогенетическое дерево эустигматофитовых водорослей, построенное методом максимального правдоподобия (ML), на основе последовательностей гена 18S рРНК. В качестве статистической поддержки узлов дерева указаны бутстреп-значения ML; значения <70% не показаны. Модель нуклеотидных замен: GTR + I + G. Жирным шрифтом выделены штаммы ACSSI, * отмечены аутентичные штаммы.

Fig. 2. Rooted phylogenetic tree of eustigmatophyte algae constructed by the maximum likelihood (ML) method, based on the 18S rDNA gene (1781 bp). ML bootstrap values are specified as statistical support for tree nodes; values <70% are not shown. Nucleotide Substitution Model: GTR + I + G. ACSSI strains are highlighted in bold, authentic strains are marked with asterisk (*).

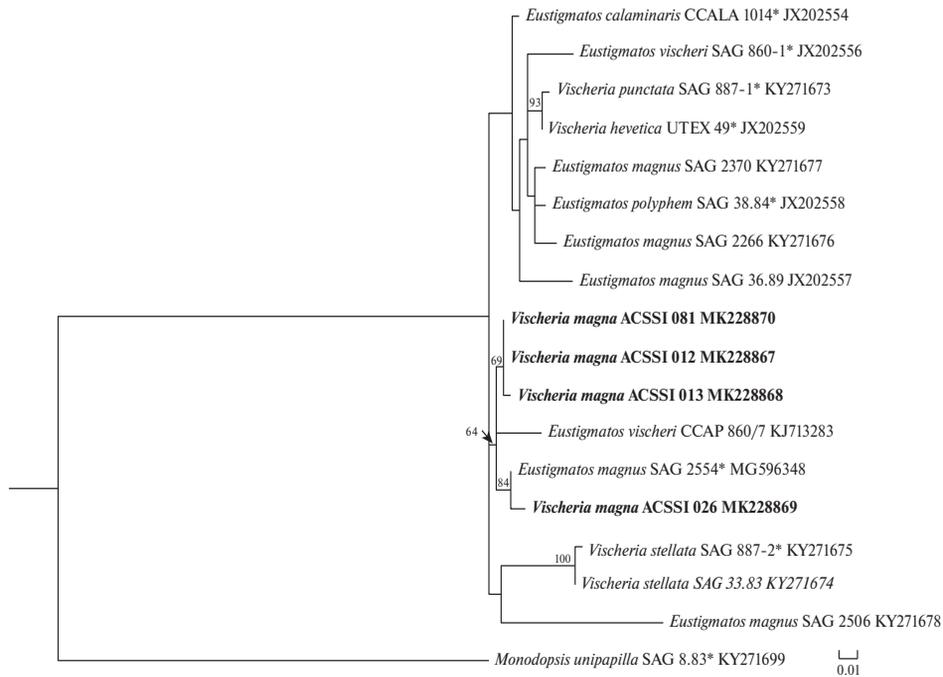


Рис. 3. Укорененное филогенетическое дерево эустигматофитовых водорослей рода *Vischeria*, построенное методом максимального правдоподобия (ML), на основе анализа первичной структуры ITS2. В качестве статистической поддержки узлов дерева указаны бутстреп-значения ML; значения <70% не показаны. Модель нуклеотидных замен: SYM. Жирным шрифтом выделены штаммы ACSSI, * отмечены аутентичные штаммы.

Fig. 3. Rooted phylogenetic tree of the genus *Vischeria* constructed by the maximum likelihood (ML) method, based on the analysis of the primary structure of ITS2 (397 bp). ML bootstrap values are specified as statistical support for tree nodes; values <70% are not shown. Nucleotide Substitution Model: SYM. ACSSI strains are highlighted in bold, authentic strains are marked with asterisk (*).

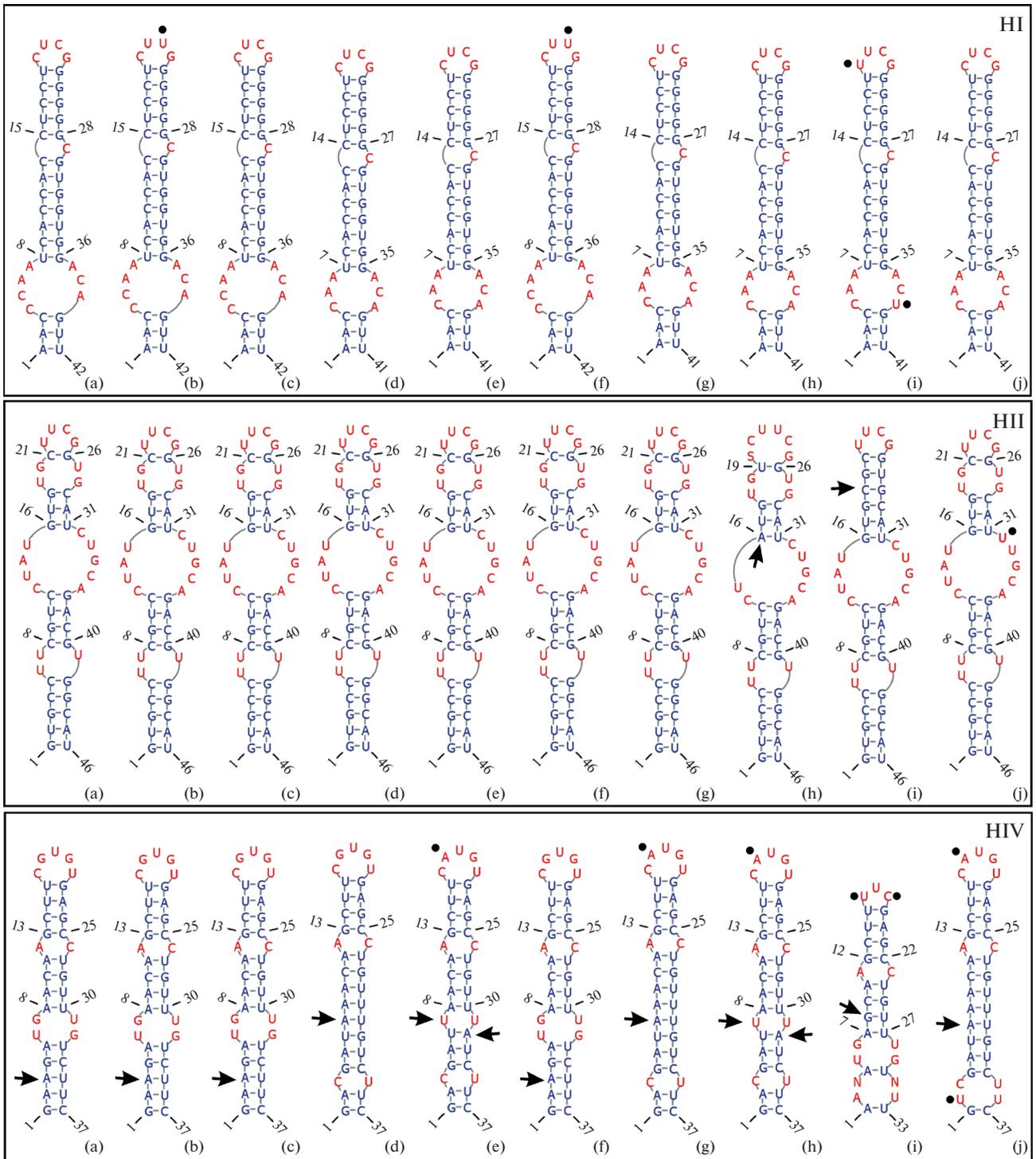


Рис. 4. Сравнение вторичной структуры шпилек I, II, IV ITS2 штаммов ACSSI и аутентичных штаммов рода *Vischeria*.
Fig. 4. Comparison of the ITS2 secondary structure of helices I, II, IV for ACSSI strains and authentic strains of the genus *Vischeria*.

a – ACSSI 013, *b* – ACSSI 026, *c* – ACSSI 081, *d* – *Vischeria calaminaris*, *e* – *V. helvetica*, *f* – *V. magna*, *g* – *V. polyphem*, *h* – *V. punctata*, *i* – *V. stellata*, *j* – *V. vischeri*.

ла 255 п.н., третья шпилька была самая длинная и разветвленная (рис. 5), что было показано для всех штаммов рода *Vischeria*. Во второй шпильке

присутствовал U-U мисматч, на верхушке третьей шпильки – консервативный мотив GGUC-GG (рис. 4, 5). При сравнении вторичных струк-

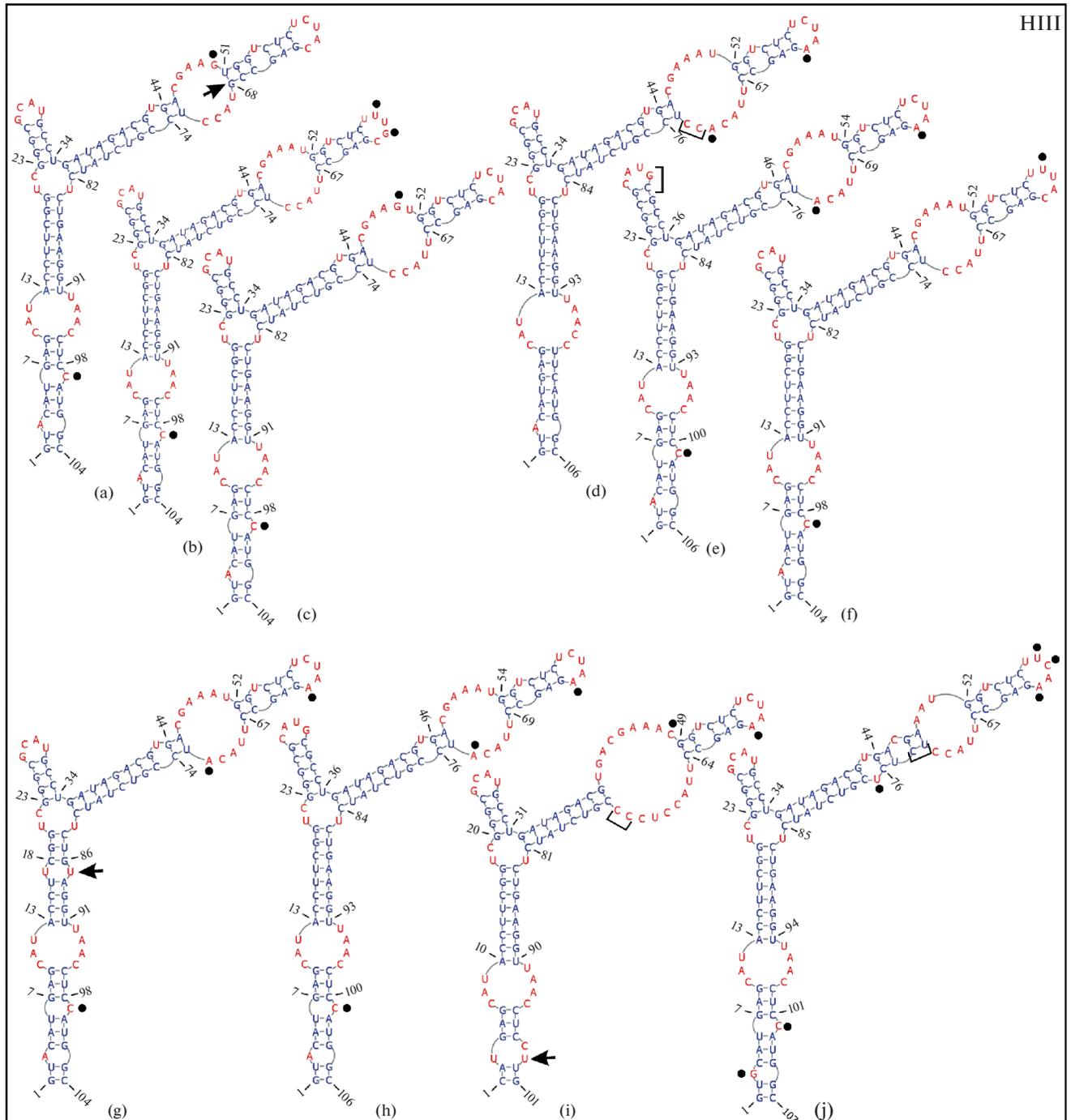


Рис. 5. Сравнение вторичной структуры шпильки III ITS2 штаммов ACSSI и аутентичных штаммов рода *Vischeria*.

Fig. 5. Comparison of the ITS2 secondary structure of helix III for ACSSI strains and authentic strains of the genus *Vischeria*.

a – ACSSI 013, b – ACSSI 026, c – ACSSI 081, d – *Vischeria calaminaris*, e – *V. helvetica*, f – *V. magna*, g – *V. polyphem*, h – *V. punctata*, i – *V. stellata*, j – *V. vischeri*.

тур ITS2 четырех штаммов ACSSI с аутентичными штаммами видов *V. calaminaris* (Trzcinska et Pawlik-Skowronska) Kryvenda, Rybalka, Wolf et Friedl CCALA 1014, *V. helvetica* (Vischer et Pascher) Hibberd UTEX 49, *V. magna* SAG 2554, *V. polyphem* (Pitschmann) Kryvenda, Rybalka, Wolf et Friedl SAG

38.84, *V. punctata* Vischer SAG 887-1, *V. stellata* SAG 887-2, *V. vischeri* (Hibberd) Kryvenda, Rybalka, Wolf et Friedl SAG 860-1 не было обнаружено ни одной СВС ни между исследуемыми штаммами ACSSI, ни между штаммами из других коллекций. Тем не менее была найдена одна СВС во второй шпильке

ITS2 при сравнении штаммов ACSSI с неаутентичным штаммом *E. magnus* SAG 2506 и одна СВС в четвертой шпильке ITS2 при сравнении с *E. magnus* SAG 36.89. Данные замены не учитываются при разделении видов. Таким образом, СВС-подход не позволяет разделить описанные виды рода *Vischeria*: *V. magna*, *V. calaminaris*, *V. stellata*, *V. helvetica*, *V. punctata*, *V. vischeri* и *V. polyphem*. Несмотря на отсутствие СВС, необходимо отметить другие различия, которые были обнаружены во всех четырех шпильках ITS2 (рис. 4, 5). Штамм ACSSI 026 и аутентичный штамм *V. magna* SAG 2554 отличались от других штаммов одной заменой С → U на вершине I шпильки ITS2 (рис. 4b, f). Штамм *V. stellata* SAG 887-2 отличался от остальных видов рода одной заменой С → U на неспаренной вершине I шпильки ITS2 (рис. 4i). Во II шпильке ITS2 штаммов *V. punctata* SAG 887-1 и *V. stellata* SAG 887-2 были обнаружены по одной hCBC (рис. 4h, i), а для штамма *V. vischeri* SAG 860-1 был характерен распаренный участок UUGCA, а не CUGCA как у остальных штаммов (рис. 4j). Кроме трех hCBC и мутаций неспаренных участков основания и верхушки III шпильки, были обнаружены вставки в коротком стебле разветвленной III шпильки GC у *V. helvetica* UTEX 49 (рис. 5e) и *V. punctata* SAG 887-1 (рис. 5h), а также в длинном стебле разветвленной III шпильки CC у *V. calaminaris* CICALA 1014 (рис. 5d) и *V. stellata* (рис. 5i), а также UC у *V. vischeri* SAG 860-1 (рис. 5j). Шпилька IV была наиболее вариативной и имела одинаковую hCBC у штаммов ACSSI и *V. magna* SAG 2554 A-U (рис. 4a, b, c, f), U-U мисматч у *V. helvetica* UTEX 49 (рис. 4e) и *V. punctata* SAG 887-1 (рис. 4h), а также мутации на верхушке шпильки. Однако наличие нескольких паралогичных последовательностей ITS2 в пределах одного штамма (Kryvenda et al., 2018) затрудняет использование этого маркера для надежного разграничения видов рода *Vischeria*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный молекулярно-генетический анализ подтвердил, что все четыре изученных штамма ACSSI являются представителями рода *Vischeria*. Несмотря на то, что по морфотипу они были близки к *V. magna*, только ACSSI 026 с высокой статистической поддержкой кластеризовался с аутентичным штаммом SAG 2554. Систематика рода представляется проблемной из-за низкого разрешения ветвей на филогенетическом дереве 18S рРНК и ITS2. Используемые для других групп водорослей вариативные регионы V4-V5 и V8-V9 гена 18S рРНК оказались неинформативны для видовой идентификации внутри рода. СВС-подход, основанный на разделении близкородственных видов при наличии хотя бы одной СВС в консервативных регионах ITS2, также не имел успе-

ха. Другие обнаруженные различия во вторичной структуре ITS2 могут быть непоказательны вследствие внутригеномной вариации последовательностей ITS2 внутри одного штамма. Вероятно, увеличение объема выборки эустигматофитовых водорослей, использование пластидных генов, в частности *rbcL*, или глубокого секвенирования всего пластидного генома (Amaral et al., 2020), изучение ультраструктурных, физиологических, биохимических характеристик позволит надежно разделить виды рода *Vischeria*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда в рамках проекта № 19-74-00030.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amaral R., Fawley K.P., Nemcová Y., Sevcíková T., Lukesová A., Fawley M.W., Santos L.M.A., Eliás M. 2020. Toward modern classification of eumastigophytes, including the description of Neomonodaceae fam. nov. and three new genera. – *J. Phycol.* 56 (3): 630–648.
<https://doi.org/10.1111/jpy.12980>
- Byun Y., Han K. 2009. PseudoViewer3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots. – *Bioinformatics.* 25 (11): 1435–1437.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp252>
- Bradley I.M., Pinto A.J., Guest J.S. 2016. Design and evaluation of Illumina MiSeq-compatible, 18S rRNA gene-specific primers for improved characterization of mixed phototrophic communities. – *Appl. Environ. Microbiol.* 82 (19): 5878–5891.
<https://doi.org/10.1128/AEM.01630-16>
- Серпák V., Příbyl P., Kohoutková J., Kaštánek P. 2014. Optimization of cultivation conditions for fatty acid composition and EPA production in the eustigmatophycean microalga *Trachydiscus minutus*. – *J. Appl. Phycol.* 26 (1): 181–190.
<https://doi.org/10.1007/s10811-013-0119-z>
- Coleman A.W. 2009. Is there a molecular key to the level of “biological species” in eukaryotes? A DNA guide. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 50: 197–203.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.10.008>
- Coleman A.W. 2000. The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence. – *Protist.* 151 (1): 1–9.
<https://doi.org/10.1078/1434-4610-00002>
- Durmaz Y. 2007. Vitamin E (α -tocopherol) production by the marine microalgae *Nannochloropsis oculata* (Eustigmatophyceae) in nitrogen limitation. – *Aquaculture.* 272: 717–722.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.07.213>
- Elias M., Amaral R., Fawley K.P., Fawley M.W., Nemcova Y., Neustupa J., Příbyl P., Santos L.M.A., Sevcikova T. 2017. Eustigmatophyceae. – In: Handbook of the Protists. Archibald J.M., Simpson A.G.B., Slamovits C.H. [Eds.] Springer International Publishing. Switzerland. P. 367–406.

- Ettl H., Gärtner G. 1995. Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer. 710 p.
- Fawley K.P., Eliáš M., Fawley M.W. 2014. The diversity and phylogeny of the commercially important algal class Eustigmatophyceae, including the new clade Goniochloridales. — *J. Appl. Phycol.* 26: 1773–1782. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0216-z>
- Fukuda S.Y., Iwamoto K., Atsumi M., Yokoyama A., Nakayama T., Ishida K., Inouye I., Shiraiwa Y. 2014. Global searches for microalgae and aquatic plants that can eliminate radioactive cesium, iodine and strontium from the radio-polluted aquatic environment: A bioremediation strategy. — *J. Plant Res.* 127 (1): 79–89. <https://doi.org/10.1007/s10265-013-0596-9>
- Gao B., Xia S., Lei X., Zhang Z. 2018. Combined effects of different nitrogen sources and levels and light intensities on growth and fatty acid and lipid production of oleaginous eustigmatophycean microalga *Eustigmatos cf. polyphem.* — *J. Appl. Phycol.* 30: 215–229. <https://doi.org/10.1007/s10811-017-1180-9>
- Gao B., Yang J., Lei X., Xia S., Li A., Zhang C. 2016. Characterization of cell structural change, growth, lipid accumulation, and pigment profile of a novel oleaginous microalga, *Vischeria stellata* (Eustigmatophyceae), cultured with different initial nitrate supplies. — *J. Appl. Phycol.* 28: 821–830. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0626-1>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hibberd D.J. 1981. Notes on the taxonomy and nomenclature of the algal classes Eustigmatophyceae and Tribophyceae (synonym Xanthophyceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 82 (2): 93–119. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1981.tb00954.x>
- Hibberd D.J., Leedale G.F. 1971. A new algal class — The Eustigmatophyceae. — *Taxon.* 20 (4): 523–525. <https://doi.org/10.1038/225758b0>
- Katana A., Kwiatowski J., Spalik K., Zakryś B., Szalacha E., Szymañska H. 2001. Phylogenetic position of *Koliella* (Chlorophyta) as inferred from nuclear and chloroplast small subunit rDNA. — *J. Phycol.* 37 (3): 443–451. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.037003443.x>
- Kryvenda A., Rybalka N., Wolf M., Friedl T. 2018. Species distinctions among closely related strains of Eustigmatophyceae (Stramenopiles) emphasizing ITS2 sequence-structure data: *Eustigmatos* and *Vischeria*. — *Eur. J. Phycol.* 53 (4): 471–491. <https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1475015>
- Li Z., Sun M., Li Q., Li A., Zhang C. 2012. Profiling of carotenoids in six microalgae (Eustigmatophyceae) and assessment of their β -carotene productions in bubble column photobioreactor. — *Biotechnol. Lett.* 34 (11): 2049–2053. <https://doi.org/10.1007/s10529-012-0996-2>
- Martins C.B., Ferreira O., Rosado T. et al. 2021. *Eustigmatophyte* strains with potential interest in cancer prevention and treatment: partial chemical characterization and evaluation of cytotoxic and antioxidant activity. — *Biotechnol Lett.* <https://doi.org/10.1007/s10529-021-03122-0>
- Müller T., Philippi N., Dandekar T., Schultz J., Wolf M. 2007. Distinguishing species. — *RNA.* 3 (9): 1469–1472. <https://doi.org/10.1261/rna.617107>
- Norton T.A., Melkonian M., Andersen R.A. 1996. Algal biodiversity. — *Phycologia.* 35: 308–326. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-4-308.1>
- Pal D., Khozin-Goldberg I., Didi-Cohen S., Solovchenko A., Batushansky A., Kaye Y., Sikron N., Samani T., Fait A., Boussiba S. 2013. Growth, lipid production and metabolic adjustments in the euryhaline eustigmatophyte *Nannochloropsis oceanica* CCALA 804 in response to osmotic downshift. — *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 97 (18): 8291–8306. <https://doi.org/10.1007/s00253-013-5092-6>
- Patterson G.W., Tsitsa-Tzardis E., Wikfors G.H., Smith B.C., Gladu, P. K. 1994. Sterols of Eustigmatophytes. — *Lipids.* 29 (9): 661–664. <https://doi.org/10.1007/BF02536102>
- Procházková K. 2012. Diverzita a druhový koncept u komplexu *Vischeria/Eustigmatos* (Eustigmatophyceae): Diplomova prace. Praha. Karlova univerzita. 79 p.
- Remias D., Nicoletti C., Krennhuber K. et al. 2020. Growth, fatty, and amino acid profiles of the soil alga *Vischeria* sp. E71.10 (Eustigmatophyceae) under different cultivation conditions. — *Folia Microbiol. (Praha).* 65 (6): 1017–1023. <https://doi.org/10.1007/s12223-020-00810-8>
- [Safiullina et al.] Сафиуллина Л.М., Муратова К.Р., Закирова М.Б. 2014. Сравнительный анализ микроскопических почвенных водорослей *Eustigmatos magnus* и *Vischeria helvetica* (Eustigmatophyta). — *Альгология.* 24 (3): 270–273.
- Stoykova P., Stoyneva-Gärtner M., Uzunov B., Gärtner G., Atanassov I., Draganova P., Borisova C. 2019. Morphological characterization and phylogenetic analysis of aeroterrestrial *Vischeria/Eustigmatos* strains with industrial potential. — *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* 33 (1): 231–242. <https://doi.org/10.1080/13102818.2018.1561212>
- Stoyneva-Gärtner M., Uzunov B., Gärtner G., Borisova C., Draganova P., Radkova M., Stoykova P., Atanassov I. 2019. Current bioeconomical interest in stramenopilic Eustigmatophyceae: a review. — *Biotechnol. Biotechnol. Equip.* 33 (1): 302–314. <https://doi.org/10.1080/13102818.2019.1573154>
- Upadhyay A.K., Singh N.K., Singh R., Rai U.N. 2016. Amelioration of arsenic toxicity in rice: Comparative effect of inoculation of *Chlorella vulgaris* and *Nannochloropsis* sp. on growth, biochemical changes and arsenic uptake. — *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 124: 68–73. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.10.002>
- Wang F., Gao B., Huang L., Su M., Dai C., Zhang C. 2018. Evaluation of oleaginous eustigmatophycean microalgae as potential biorefinery feedstock for the production of palmitoleic acid and biodiesel. — *Bioresour. Technol.* 270: 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.09.016>

MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR GENETIC ANALYSIS OF GENUS *VISCHERIA* (EUSTIGMATACEAE, OCHROPHYTA) IN THE ACSSI ALGOLOGICAL COLLECTION

A. D. Temraleeva^{a,*} and E. A. Portnaya^a

^a Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Science, Federal Research Center "Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences" Institutskaya Str., 2, Pushchino, 142290, Russian Federation

*e-mail: temraleeva.anna@gmail.com

Morphological and molecular genetic analysis of four strains of soil eustigmatophyte algae isolated from grey forest soils of Moscow and Tula regions of Russia and kept in the Algal Collection of Soil Science Institute (ACSSI) was carried out. According to the 18S rRNA and ITS2 phylogeny data, the studied strains are the members of the *Vischeria* genus. They are morphologically close to *V. magna*; however, only one ACSSI 026 strain with high statistical support clustered with the authentic SAG 2554 strain. The other strains formed a separate independent group. The paper shows that the taxonomy of the genus seems to be problematic due to the unresolved phylogenetic tree of 18S rRNA and ITS2, the lack of information content of the variable regions V4-V5 and V8-V9 of the 18S rRNA gene and the failure of the CBC approach based on the separation of closely related species in the presence of at least one CBC in the conservative regions of the secondary structure of ITS2. It is assumed that an increase in the number of strains of eustigmatophyte algae isolated from various biotopes, the use of plastid genes or deep sequencing of the whole plastid genome, the study of ultrastructural, physiological, and biochemical characteristics will make it possible to develop the concept of a species in eustigmatophyte algae in general and in the genus *Vischeria* in particular.

Key words: eustigmatophyte algae, light microscopy, phylogeny, 18S rRNA, ITS2, CBC approach

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by the Russian Science Foundation, project number 19-74-00030.

REFERENCES

- Amaral R., Fawley K.P., Nemcová Y., Sevcíková T., Lukesová A., Fawley M.W., Santos L.M.A., Eliás M. 2020. Toward modern classification of eumastigophytes, including the description of Neomonodaceae fam. nov. and three new genera. — *J. Phycol.* 56 (3): 630–648. <https://doi.org/10.1111/jpy.12980>
- Byun Y., Han K. 2009. PseudoViewer3: generating planar drawings of large-scale RNA structures with pseudoknots. — *Bioinformatics.* 25 (11): 1435–1437. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp252>
- Bradley I.M., Pinto A.J., Guest J.S. 2016. Design and evaluation of Illumina MiSeq-compatible, 18S rRNA gene-specific primers for improved characterization of mixed phototrophic communities. — *Appl. Environ. Microbiol.* 82 (19): 5878–5891. <https://doi.org/10.1128/AEM.01630-16>
- Сепák V., Příbyl P., Kohoutková J., Kaštánek P. 2014. Optimization of cultivation conditions for fatty acid composition and EPA production in the eustigmatophycean microalga *Trachydiscus minutus*. — *J. Appl. Phycol.* 26 (1): 181–190. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0119-z>
- Coleman A.W. 2009. Is there a molecular key to the level of "biological species" in eukaryotes? A DNA guide. — *Mol. Phylogenet. Evol.* 50: 197–203. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.10.008>
- Coleman A.W. 2000. The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence. — *Protist.* 151 (1): 1–9. <https://doi.org/10.1078/1434-4610-00002>
- Durmaz Y. 2007. Vitamin E (α -tocopherol) production by the marine microalgae *Nannochloropsis oculata* (Eustigmatophyceae) in nitrogen limitation. — *Aquaculture.* 272: 717–722. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.07.213>
- Eliás M., Amaral R., Fawley K.P., Fawley M.W., Nemcova Y., Neustupa J., Příbyl P., Santos L.M.A., Sevcikova T. 2017. Eustigmatophyceae. — In: Handbook of the Protists. Archibald J.M., Simpson A.G.B., Slamovits C.H. [Eds.] Springer International Publishing. Switzerland. P. 367–406.
- Ettl H., Gärtner G. 1995. Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. Stuttgart, Jena, New York, Gustav Fischer. 710 p.
- Fawley K.P., Eliáš M., Fawley M.W. 2014. The diversity and phylogeny of the commercially important algal class Eustigmatophyceae, including the new clade Goniochloridales. — *J. Appl. Phycol.* 26: 1773–1782. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0216-z>
- Fukuda S.Y., Iwamoto K., Atsumi M., Yokoyama A., Nakayama T., Ishida K., Inouye I., Shiraiwa Y. 2014. Global searches for microalgae and aquatic plants that can eliminate radioactive cesium, iodine and strontium from the radio-polluted aquatic environment: A bioremediation strategy. — *J. Plant Res.* 127 (1): 79–89. <https://doi.org/10.1007/s10265-013-0596-9>
- Gao B., Xia S., Lei X., Zhang Z. 2018. Combined effects of different nitrogen sources and levels and light intensities on growth and fatty acid and lipid production of oleaginous eustigmatophycean microalga *Eustigmatos*

- cf. *polyphem*. – J. Appl. Phycol. 30: 215–229.
<https://doi.org/10.1007/s10811-017-1180-9>
- Gao B., Yang J., Lei X., Xia S., Li A., Zhang C. 2016. Characterization of cell structural change, growth, lipid accumulation, and pigment profile of a novel oleaginous microalga, *Vischeria stellata* (Eustigmatophyceae), cultured with different initial nitrate supplies. – J. Appl. Phycol. 28: 821–830.
<https://doi.org/10.1007/s10811-015-0626-1>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway. <http://www.algaebase.org>
- Hibberd D.J. 1981. Notes on the taxonomy and nomenclature of the algal classes Eustigmatophyceae and Triboophyceae (synonym Xanthophyceae). – Bot. J. Linn. Soc. 82 (2): 93–119.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1981.tb00954.x>
- Hibberd D.J., Leedale G.F. 1971. A new algal class – The Eustigmatophyceae. – Taxon. 20 (4): 523–525.
<https://doi.org/10.1038/225758b0>
- Katana A., Kwiatowski J., Spalik K., Zakryś B., Szalacha E., Szymańska H. 2001. Phylogenetic position of *Koliella* (Chlorophyta) as inferred from nuclear and chloroplast small subunit rDNA. – J. Phycol. 37 (3): 443–451.
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.037003443.x>
- Kryvenda A., Rybalka N., Wolf M., Friedl T. 2018. Species distinctions among closely related strains of Eustigmatophyceae (Stramenopiles) emphasizing ITS2 sequence-structure data: *Eustigmatos* and *Vischeria*. – Eur. J. Phycol. 53 (4): 471–491.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1475015>
- Li Z., Sun M., Li Q., Li A., Zhang C. 2012. Profiling of carotenoids in six microalgae (Eustigmatophyceae) and assessment of their β -carotene productions in bubble column photobioreactor. – Biotechnol. Lett. 34 (11): 2049–2053.
<https://doi.org/10.1007/s10529-012-0996-2>
- Martins C.B., Ferreira O., Rosado T. et al. 2021. *Eustigmatophyte* strains with potential interest in cancer prevention and treatment: partial chemical characterization and evaluation of cytotoxic and antioxidant activity. – Biotechnol. Lett.
<https://doi.org/10.1007/s10529-021-03122-0>
- Müller T., Philippi N., Dandekar T., Schultz J., Wolf M. 2007. Distinguishing species. – RNA. 3 (9): 1469–1472.
<https://doi.org/10.1261/rna.617107>
- Norton T.A., Melkonian M., Andersen R.A. 1996. Algal biodiversity. – Phycologia. 35: 308–326.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-35-4-308.1>
- Pal D., Khozin-Goldberg I., Didi-Cohen S., Solovchenko A., Batushansky A., Kaye Y., Sikron N., Samani T., Fait A., Boussiba S. 2013. Growth, lipid production and metabolic adjustments in the euryhaline eustigmatophyte *Nannochloropsis oceanica* CCALA 804 in response to osmotic downshift. – Appl. Microbiol. Biotechnol. 97 (18): 8291–8306.
<https://doi.org/10.1007/s00253-013-5092-6>
- Patterson G.W., Tsitsa-Tzardis E., Wikfors G.H., Smith B.C., Gladu P.K. 1994. Sterols of Eustigmatophytes. – Lipids. 29 (9): 661–664. <https://doi.org/10.1007/BF02536102>
- Procházková K. 2012. Diversity and species concept of the *Vischeria/Eustigmatos* complex (Eustigmatophyceae): Graduation thesis. Praha. Karlova univerzita. 79 p. (In Czech.)
- Remias D., Nicoletti C., Krennhuber K. et al. 2020. Growth, fatty, and amino acid profiles of the soil alga *Vischeria* sp. E71.10 (Eustigmatophyceae) under different cultivation conditions. – Folia Microbiol. (Praha). 65 (6): 1017–1023.
<https://doi.org/10.1007/s12223-020-00810-8>
- Safiullina L.M., Muratova K.R., Zakirova M.B. 2014. Comparative analysis of microscopic soil algae *Eustigmatos magnus* and *Vischeria helvetica* (Eustigmatophyta). – Algologia. 24 (3): 270–273 (In Russ.).
- Stoykova P., Stoyneva-Gärtner M., Uzunov B., Gärtner G., Atanassov I., Draganova P., Borisova C. 2019. Morphological characterization and phylogenetic analysis of aeroterrestrial *Vischeria/Eustigmatos* strains with industrial potential. – Biotechnol. Biotechnol. Equip. 33 (1): 231–242.
<https://doi.org/10.1080/13102818.2018.1561212>
- Stoyneva-Gärtner M., Uzunov B., Gärtner G., Borisova C., Draganova P., Radkova M., Stoykova P., Atanassov I. 2019. Current bioeconomical interest in stramenopilic Eustigmatophyceae: a review. – Biotechnol. Biotechnol. Equip. 33 (1): 302–314.
<https://doi.org/10.1080/13102818.2019.1573154>
- Upadhyay A.K., Singh N.K., Singh R., Rai U.N. 2016. Amelioration of arsenic toxicity in rice: Comparative effect of inoculation of *Chlorella vulgaris* and *Nannochloropsis* sp. on growth, biochemical changes and arsenic uptake. – Ecotoxicol. Environ. Saf. 124: 68–73.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.10.002>
- Wang F., Gao B., Huang L., Su M., Dai C., Zhang C. 2018. Evaluation of oleaginous eustigmatophycean microalgae as potential biorefinery feedstock for the production of palmitoleic acid and biodiesel. – Bioresour. Technol. 270: 30–37.
<https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.09.016>

РАЗНООБРАЗИЕ СТОМАТОЦИСТ ХРИЗОФИТОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (CHRYSORHUCEAE) СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2022 г. М. Е. Игнатенко^{1,*}, Т. Н. Яценко-Степанова^{1,**}

¹ Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН,
Оренбургский федеральный исследовательский центр
ул. Пионерская, 11, Оренбург, 460000, Россия

*e-mail: ignatenko_me@mail.ru

**e-mail: yacenkostn@gmail.com

Поступила в редакцию 18.08.2021 г.

После доработки 28.10.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Представлены сведения о разнообразии стоматоцист золотистых водорослей степной зоны Южного Урала. Выявлены 14 морфотипов стоматоцист, 4 из которых впервые зарегистрированы на территории России. Два морфотипа описаны как новые для науки. Для всех обнаруженных стоматоцист приведены морфологические описания, микрофотографии (СЭМ) и данные о географической локализации. Высокое разнообразие стоматоцист золотистых водорослей свидетельствует о значительном их развитии в водоемах степной зоны Южного Урала, что определяет актуальность и перспективность дальнейших исследований.

Ключевые слова: стоматоцисты, морфотип, Chrysophyceae, распространение, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813622020053

Способность к формированию эндогенных стоматоцист, представляющих собой покоящуюся стадию жизненного цикла и обеспечивающих выживание в неблагоприятных условиях, — характерная особенность хризофитовых водорослей (Chrysophyceae). Исследование стоматоцист Chrysophyceae является важным направлением в изучении биоразнообразия данной группы автотрофных протистов, их экологии и ареала (Voloshko, 2016). Кроме того, благодаря своему кремневному составу и способности длительно сохраняться в донных отложениях, стоматоцисты также являются качественными палеоэкологическими индикаторами, на основе которых осуществляется реконструкция трофических, климатических и гидрохимических условий окружающей среды (Pang, Wang, 2013; Bai et al., 2018). На сегодняшний день изучение стоматоцист проводится по всему миру (Facher, Schmidt, 1996; Brown et al., 1997; Pla, 2001; Betts-Piper et al., 2004; Cabała, Piątek, 2004; Soróczki-Pintér et al., 2014; Pang, Wang, 2014, 2016). На территории России подобные исследования охватывают северо-западную часть страны (Ленинградская и Вологодская области) (Voloshko, 2016, Kapustin et al., 2016; Shadrina, 2019; Shadrina, Safronova, 2020), Приполярный, Средний и Южный Урал (Snitko et al., 2016, 2018, 2019; Kapustin et al., 2019), Восточную

Сибирь (Gilbert et al., 1997; Firsova et al., 2017, 2018), юг и юго-восток Западной Сибири (Mitrofanova, 2018; Vazhenova, Igoshkina, 2020; Vazhenova, 2021). В этой работе мы приводим новые данные о морфологическом разнообразии стоматоцист степной зоны Южного Урала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили пробы воды, обрастания камней и смывы перифитона с поверхности высших водных растений озера Журманколь (50°58'45.3"N 61°09'08.1"E), собранные в мае 2020 г. Озерная котловина Журманколь расположена на территории заповедного участка "Ащисайская степь" Государственного природного заповедника "Оренбургский" (восточная часть Оренбургской области, Южный Урал). Участок "Ащисайская степь" без крупных изменений сохранился с неогена (Chibilyov, 2014). Климат Ащисайской степи отличается резкой континентальностью и сухостью. Максимальные температуры в летний период достигают ... +38°C, минимальные в зимний ... -35°C. Озеро Журманколь является самым крупным водоемом (550 м × 700 м) участка "Ащисайская степь", занимающим котловину суффозионно-тектонического происхождения. Вода озера относится к гидро-

карбонатному классу, кальциево-натриевой группы, пресная, жесткость воды около 2.1 мг экв/л. Наполнение озера происходит талыми водами, подпитки грунтовыми водами нет. Чистоводье в летнюю межень занимает менее 1/4 площади. Преобладающие глубины 0.7–1.0 м (Chibilyov, 2014). Озеро почти полностью зарастает *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Водоем является местом гнездования водоплавающих птиц, а также используется для водопоя кабанов.

Изучение морфологии стоматоцист проводили с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Tescan Mira3 в Центре выявления и поддержки одаренных детей “Гагарин” (Оренбург). Для этого аликвоту исследуемого образца, предварительно сконцентрированного седиментационным методом, отмывали от фиксатора (40%-ный раствор формальдегида) дистиллированной водой путем трехкратного центрифугирования (при 3000 об/мин, 5 мин) с помощью центрифуги Microspin 12, наносили на обезжиренные покровные стекла и высушивали при комнатной температуре. Далее покровные стекла с высушенными образцами крепили двусторонним углеродным скотчем к столикам СЭМ и напыляли золотом с использованием ионно-плазменной напылительной установки Quorum Q150R S plus.

Стоматоцисты идентифицировали на основе атласов (Duff et al., 1995; Wilkinson et al., 2001; Firsova, Likhoshway, 2006; Bazhenova, 2021) и статей (Zeeb, Smol, 1993; Facher, Schmidt, 1996; Brown et al., 1997; Cabała, Piątek, 2004; Piątek, Piątek, 2008; Wołowski et al., 2011; Pang, Wang, 2013, 2014, 2016). Новые морфотипы описаны в соответствии с правилами международной рабочей группы ISWG (International Statospore Working Group) (Cronberg, Sandgren, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований в оз. Журманколь (Государственный природный заповедник “Оренбургский”, Оренбургская область) выявлено 14 морфотипов стоматоцист, их описание приведены ниже:

I. Неорнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993. Рис. 1, 1

Видовая принадлежность: может быть продуцирована несколькими видами Chrysophyceae, в том числе *Chrysosphaerella longispina* Lauterborn (Duff et al., 1995).

Описание: стоматоциста гладкая, сферическая, диам. 7.1 мкм. Пора вдавленная, внутренний диам. поры 0.4 мкм, внешний 1.2 мкм.

Данный морфотип имеет сходство со стоматоцистой 29 Duff et Smol, 1989 emend. Zeeb et Smol, 1993 и стоматоцистой 42 Duff et Smol, 1989, отличаясь от последних размерами: ≤ 5.9 мкм и ≥ 9.0 мкм, соответственно (Duff et al., 1995).

Распространение: широко распространенный морфотип, обнаружен в образцах мха о. Южная Георгия (Van de Vijver, Beuens, 1997), в водоемах Канады, США, Гренландии (Duff et al., 1995), западного побережья архипелага Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Польши (Cabała, Piątek, 2004), Китая (Bai et al., 2018). На территории России стоматоциста 120 отмечена на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), р. Омь и водоеме природного парка “Птичья гавань”, Омская область (Bazhenova, 2021; Bazhenova, Kapustin, 2021).

Стоматоциста 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997. Рис. 1, 2

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 6.1 мкм, с гладкой поверхностью. Воротничок выс. 0.7 мкм, конический, широкий (базальный диам. 2.8 мкм), с неровным внешним краем и закругленным апексом. Пора (диам. 0.5 мкм) окружена плоским аннулюсом.

Распространение: стоматоциста 181 имеет широкое распространение, она отмечена в Канаде, США, Гренландии, Аляске (Zeeb et al., 1996; Wilkinson et al., 2001), архипелаге Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004), Польше (Piątek, 2007), Китае (Pang, Wang, 2016; Bai et al., 2018). На территории России выявлена на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), в устье р. Кичера, Бурятия (Firsova et al., 2018), грунте на северо-западе Финского залива Балтийского моря, г. Сестрорецк, парк “Дубки” (Shadrina, 2019), в водоеме природного парка “Птичья гавань”, Омская область (Bazhenova, 2021).

Стоматоциста 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 1, 3

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 12.0 мкм, поверхность гладкая. Воротничок цилиндрический, диам. 2.8 мкм, выс. 0.56 мкм, с утолщенным, округлым, неровным апексом. Пора (диам. 0.5–0.7 мкм) окружена плоским аннулюсом диам. 0.4–0.7 мкм. Соотношение диам. воротничка к диам. цисты составляет 0.23.

Примечание: данный морфотип имеет сходство со стоматоцистой 52, Duff et Smol, 1991 emend. Duff et al., 1995, стоматоцистой 234 Duff et al., 1995 и стоматоцистой 197, Duff et Smol, 1994, отличаясь от них размерами: < 5.0 мкм, $5.0–9.9$ мкм и > 15.0 мкм, соответственно. Выявлен-

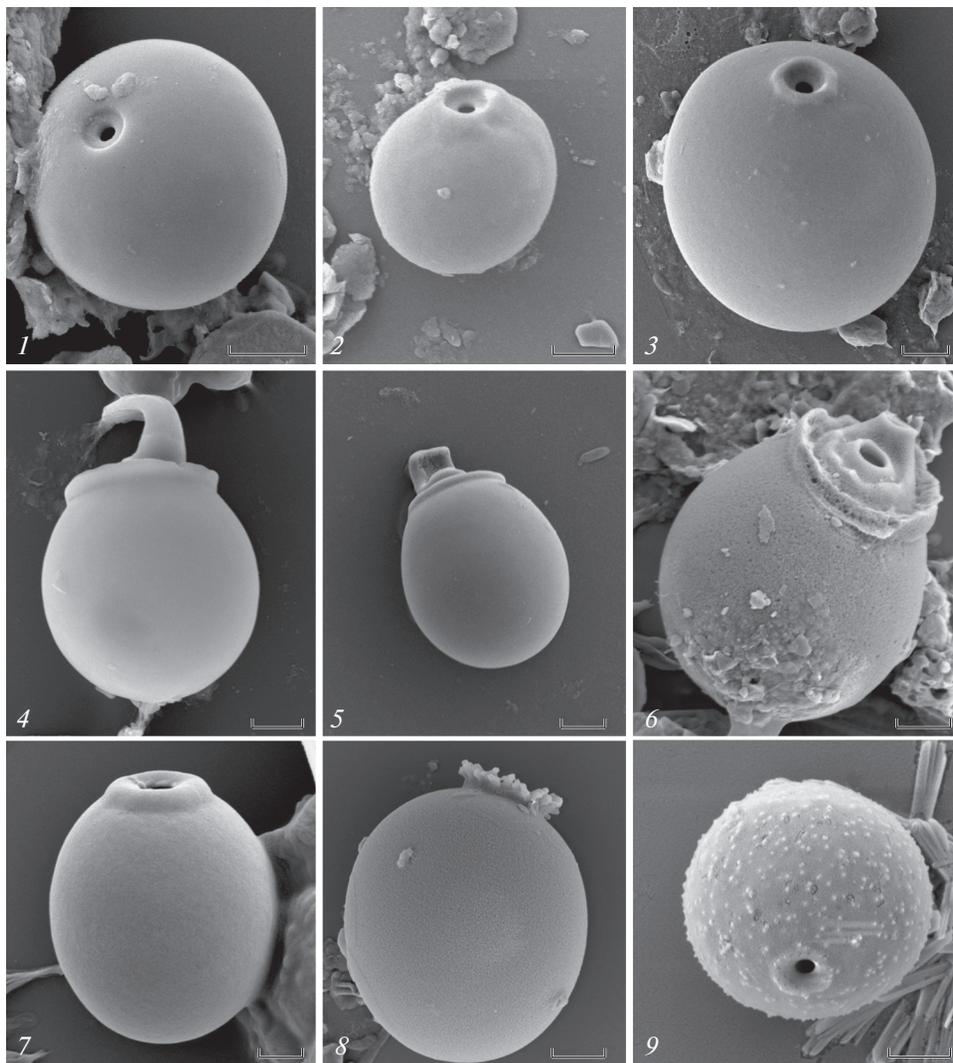


Рис. 1. Строматолиты (СЭМ). 1 – строматолит 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993; 2 – строматолит 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997; 3 – строматолит 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 4–6 – строматолит 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 7 – строматолит 47, Pang et Wang, 2014; 8 – строматолит 17, Pang et Wang, 2013; 9 – строматолит 42, Facher et Schmidt, 1996. Масштабная линейка: 2 мкм.

Fig. 1. Stromatolites (SEM). 1 – stromatolite 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993; 2 – stromatolite 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997; 3 – stromatolite 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 4–6 – stromatolite 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 7 – stromatolite 47, Pang et Wang, 2014; 8 – stromatolite 17, Pang et Wang, 2013; 9 – stromatolite 42, Facher et Schmidt, 1996. Scale bar: 2 μm .

ный нами морфотип по форме апекса отличается от первоописания (Duff et al., 1995), но аналогичен строматолиту 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992, приведенной в работе J. Piątek (Piątek, 2017).

Распространение: строматолит 127 отмечена в Канаде и США (Duff et al., 1995), Центральной Европе (Facher, Schmidt, 1996), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Китае (Pang, Wang, 2014), Африке (Piątek, 2017), на архипелаге Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004). На территории России зарегистрирована в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), Богучанском водохранилище (Firsova et al., 2019), р. Омь, водоеме природного

парка “Птичья гавань” Омской области (Bazhenova, 2021).

Строматолит 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 1, 4–6

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: строматолит от овальной, слегка яйцевидной до почти сферической формы, размером 7.7–9.9 мкм \times 8.7–10.1 мкм, поверхность гладкая или микротекстурированная. Отличается сложным строением воротничка. Пору окружает первичный конический воротничок (диам. 1.45 мкм, выс. 0.78 мкм). Вторичный воротничок (выс. 0.8–1.1 мкм) имеет выступ, загнутый внутрь и нависа-

ющий над порой. Третичный воротничок широкий (диам. 5.7–6.1 мкм, выс. 0.93–0.96 мкм), с ровным или волнистым краем, отделен от второго воротничка плоским интераннулюсом.

Распространение: один из самых распространенных морфотипов, обнаруженный практически повсеместно: США, Канада, Аргентина, Дания, Испания, Италия, Румыния, Польша, Украина, Китай, архипелаг Кергелен (Zeeb, Smol, 1993; Duff et al., 1995; Brown et al., 1997; Piątek, Piątek, 2008; Wołowski et al., 2011; Kapustin, 2013; Pang, Wang, 2014; Soróczyki-Pintér et al., 2014; Bai et al., 2018). В России зарегистрирован на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), в устье Ангаро-Кичерской дельты оз. Байкал (Firsova et al., 2018) и водоемах Омского Прииртышья (Vazhenova, 2021).

Стоматоциста 47, Pang et Wang, 2014. Рис. 1, 7

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста овальная 10.5 мкм × 11.6 мкм, поверхность гладкая. Воротничок цилиндрический, широкий (диам. 4.2 мкм, выс. 1.1 мкм).

Примечание: от первоописания (Pang, Wang, 2014) отличается незначительно меньшими размерами.

Распространение: стоматоциста 47 найдена в Китае (Jinjiangou, осоковое болото) при температуре 17°C, pH = 6.3 (Pang, Wang, 2014). В России отмечена впервые.

Стоматоциста 17, Pang et Wang, 2013. Рис. 1, 8

Видовая принадлежность: *Mallomonas eoa* E. Takahashi

Описание: стоматоциста овальная 9.4 мкм × 11.3 мкм, поверхность шероховатая. Воротничок обратноконический, базальный диам. 3.4 мкм, выс. 0.7 мкм. Край воротничка состоит из ряда выростов неправильной формы, похожих на шупальца.

Распространение: данный морфотип отмечен в озере Труммен, Южно-шведское нагорье (Lake Trummen, South Swedish Highlands) (Cronberg, 1973), а также в Китае (Pang, Wang, 2013, 2014). В России указывается впервые.

II. Орнаментированные стоматоцисты

Стоматоциста 42, Facher et Schmidt, 1996. Рис. 1, 9

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 7.7 мкм, поверхность орнаментирована многочисленными хаотично расположенными бородавчатыми выростами, расстояния между ними варьирует от 0.2 мкм до 0.6 мкм. Пора вдавленная, диам. 0.7 мкм, окружена низким воротничком (диам. 1.9 мкм), по краю которого также имеются бородавчатые выросты.

Примечание: данный морфотип имеет сходство со стоматоцистами 330 Wilkinson et Smol, 1998 и 19 Pang et Wang, 2014, отличаясь от первой отсутствием интераннулуса, окружающего пору, а от второй – меньшими размерами.

Распространение: стоматоциста 42 отмечена в озерах Центральной Европы (Facher, Schmidt, 1996), Китае (Pang, Wang, 2014), на территории России зарегистрирована впервые.

Стоматоциста 178, Duff et Smol, 1993. Рис. 2, 1

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 5.6 мкм; воротничок низкий (выс. 0.3 мкм), цилиндрический (апикальный диам. 1.6 мкм), поверхность цисты орнаментирована регулярными гексагональными лакунами диам. 0.2–0.3 мкм.

Распространение: широко распространенный морфотип, обнаружен в США, Канаде, Швеции (Duff et al., 1995), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Польше (Cabała, Piątek, 2004), Китае (Pang, Wang, 2014), образцах мха о. Южная Георгия (Van de Vijver, Beyens, 1997). В России отмечен в Ладожском озере (Voloshko, 2016), Дагарском устье Ангаро-Кичерской дельты, оз. Байкал (Firsova et al., 2018), на северо-западе Финского залива Балтийского моря, г. Сестрорецк (Shadrina, 2019).

Стоматоциста 464, Firsova et Bessudova, 2018. Рис. 2, 2

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 5.7 мкм; воротничок цилиндрический диам. 1.6 мкм, выс. 0.2 мкм. Отсутствие четкой визуализации воротничка не позволяет провести полное и корректное описание его внешней поверхности, формы апекса, а также поры. Поверхность стоматоцисты покрыта равномерным рисунком, сформированным из лакун (диам. 0.2 мкм), края которых образованы тонкими гребнями со слегка закругленными вершинами. В срединной части цисты имеются шипы длиной до 3.4 мкм, количество которых, в соответствии с первоописанием, может варьировать от 3 до 5 (Firsova et al., 2018).

Примечание: согласно А.Д. Фирсовой и др. (Firsova et al., 2018), данный морфотип сходен с *cysta equatorialis* (Gritten, 1977), основное различие между ними определяется строением воротничка; также стоматоциста 464 по типу орнаментации поверхности близка к стоматоцистам 11 Vorobyova et al., 1996 (Vorobyova et al., 1996) и 17 Cabała, 2004 (Cabała, Piątek, 2004), отличаясь от последних наличием шипов.

Распространение: на сегодняшний день выявлена только в Дагарском устье Ангаро-Кичерской дельты, оз. Байкал, Россия (Firsova et al., 2018).

Стоматоциста 1, Игнатенко, Яценко-Степанова, описана впервые. Рис. 2, 3

Видовая принадлежность: неизвестна.

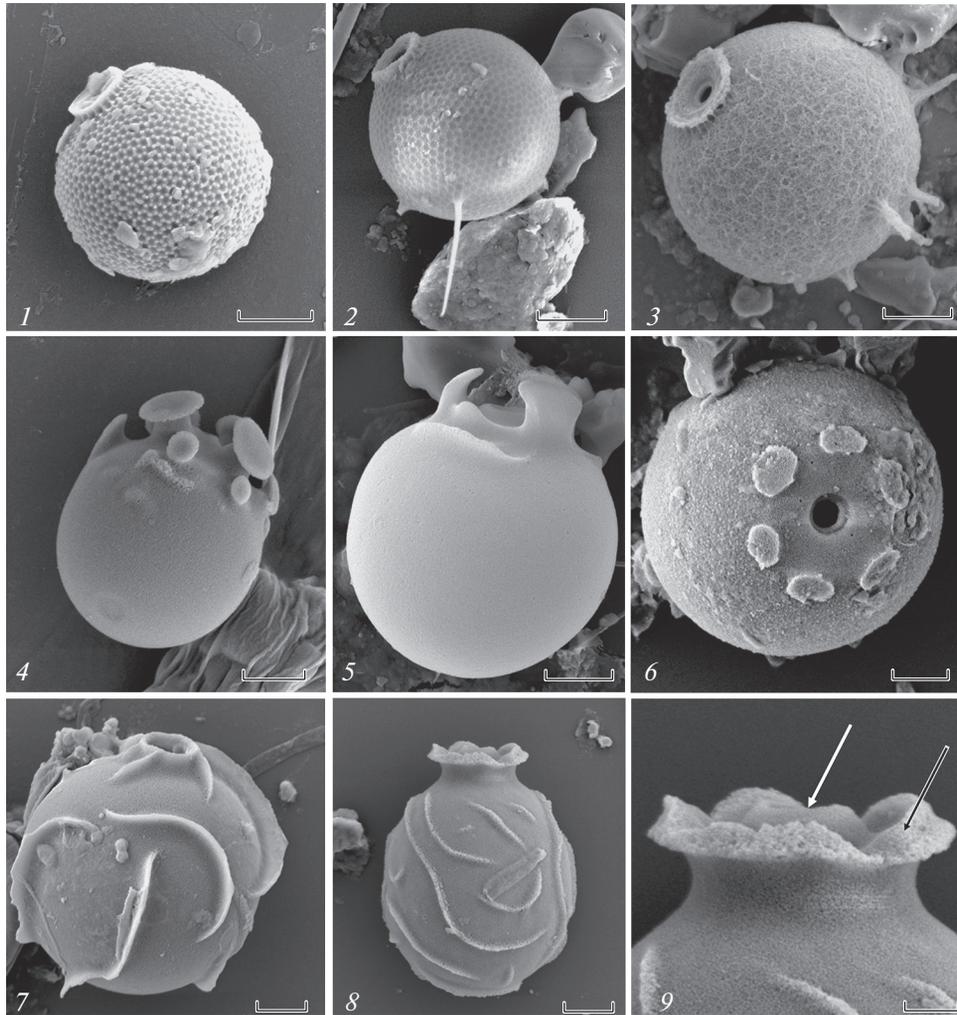


Рис. 2. Стоматоцисты (СЭМ). 1 – стоматоциста 178, Duff et Smol, 1993; 2 – стоматоциста 464, Firsova et Bessudova, 2018; 3 – стоматоциста 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 4 – стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma A*); 5 – стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma B*); 6 – стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994; 7 – стоматоциста cf. 405, Pla, 2001; 8 – стоматоциста 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 9 – стоматоциста 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, увеличенный фрагмент воротничка (белая линия – первичный воротничок, черная линия – вторичный воротничок). Масштабная линейка: 2 мкм.

Fig. 2. Stomatocysts (SEM). 1 – stomatocyst 178, Duff et Smol, 1993; 2 – stomatocyst 464, Firsova et Bessudova, 2018; 3 – stomatocyst 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 4 – stomatocyst 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma A*); 5 – stomatocyst 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma B*); 6 – stomatocyst 205, Duff et Smol, 1994; 7 – stomatocyst cf. 405, Pla, 2001; 8 – stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 9 – stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, enlarged fragment of the collar (white line – primary collar, black line – secondary collar). Scale bar: 2 μm.

Номер изображения: 20_2

Описание: стоматоциста сферическая, 7.92 мкм в диам., с рельефной, шероховатой поверхностью. Воротничок выс. 0.3 мкм, цилиндрический (апикальный диам. 2.47 мкм) с широким апексом, орнаментированный по внешней стороне близкорасположенными своеобразными распорками (вмятинами). Пора диам. 0.6 мкм, окружена вздутым аннулюсом. В нижней части стоматоцисты неравномерно располагаются 7 (возможно больше) шипов.

Примечание: стоматоциста имеет сходство со стоматоцистой 464, Firsova et Bessudova, 2018, но

отличается типом орнаментации поверхности, количеством шипов и их расположением.

Местонахождение: озеро Журманколь, Государственный природный заповедник “Оренбургский”, Оренбургская область, при температуре воды +19°C и pH = 6.82.

Stomatocyst 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, nov. Fig. 2, 3

Biological affinity: unknown.

Image number: 20_2

Description: this stomatocyst is spherical, diam. 7.92 μm , with a raised, rough surface. The collar is cylindrical (apical diam. 2.47 μm , height 0.3 μm) with a wide apex, ornamented on the outside by closely spaced peculiar struts (dents). The pore, 0.6 μm in diam., is surrounded by a swollen annulus. There are 7 (possibly more) spines are unevenly located in the lower part of the stomatocyst.

Comments: this stomatocyst is distinguished from stomatocyst 464, Firsova et Bessudova, 2018 on the basis of the type of surface ornamentation, the number of spines and their location.

Locality: Zhurmankol Lake, State Nature Reserve "Orenburgsky", Orenburg region, temperature 19°C, pH = 6.82.

Стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 2, 4 (forma A), 2, 5 (forma B).

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 6.5–7.9 мкм, поверхность гладкая. Пора окружена коническим воротничком выс. 0.26–0.46 мкм, вокруг которого расположены 4–6 выступов: *forma A* имеет ряд из 4 длинных, изогнутых, уплощенных, с круглыми вершинами выступов, а также ряд выступов аналогичной формы, но меньшего размера; *forma B* характеризуется наличием длинных, загнутых внутрь выступов, не имеющих уплощенных, круглых вершин.

Распространение: стоматоциста 136 имеет широкое распространение, отмечена в США и Канаде (Duff et al., 1995), Китае (Pang, Wang, 2016; Bai et al., 2018), Польше (Piątek, Piątek, 2008), Румынии (Soróczyki-Pintér et al., 2014). В России зарегистрирована в торфяниках в бассейне р. Лены и водоемах Омского Прииртышья (Gilbert et al., 1997; Bazhenova, 2021).

Стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994. Рис. 2, 6

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 11.8 мкм. Внутренний диам. поры 0.9–1.0 мкм, внешний 1.8 мкм. На расстоянии 1.5–1.7 мкм от поры в виде кольца расположены 6 выростов неправильной формы.

Распространение: стоматоциста 205 отмечена в водоемах США, Аргентины, Канады, Польши (Duff et al., 1995); в России зарегистрирована в водоемах Омского Прииртышья (Bazhenova, 2021).

Стоматоциста cf. 405, Pla, 2001. Рис. 2, 7

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 9.5 мкм, поверхность ornamentирована высокими гребнями (выс. 0.7–0.9 мкм) разной длины. От воротничка отходят пять (возможно больше) гребней. Часть гребней расположены в задней полусфере стоматоцисты. Гребни не соединяются друг с другом. Воротничок цилиндрический, диам. 2.0 мкм и выс. 0.7 мкм.

Примечание: данный морфотип отличается от первоописания (Pla, 2001) большими размерами, но соответствует описанию стоматоцисты cf. 405, Pla, 2001, приведенному в работе K. Wołowski et al. (Wołowski et al., 2011). Стоматоциста cf. 405 имеет сходство со стоматоцистой 295, Gilbert, Zeeb et Smol, однако у последней гребни соединяются друг с другом, формируя нерегулярный ретикулум, и непосредственно от вершины воротничка отходят до трех гребней (Gilbert et al., 1997).

Распространение: отмечена в испанской части Пиренеев (Pla, 2001) и США (Wołowski et al., 2011). На территории России зарегистрирована впервые.

Стоматоциста 2, Игнатенко, Яценко-Степанова, описана впервые. Рис. 2, 8, 9

Видовая принадлежность: неизвестна.

Номер изображения: 19

Описание: стоматоциста овальная, 7.3 мкм \times 8.0 мкм. Воротничок двойной. Первичный воротничок конический с апикальным диам. 1.1 мкм, выс. 0.5 мкм. Вторичный цилиндрический, выс. 1.3–1.6 мкм с лопастнорассеченным и несколько вывернутым апексом. Базальный диам. вторичного воротничка составляет 2.9 мкм. Пора не наблюдалась. Поверхность стоматоцисты ornamentирована гребнями, высота которых варьирует от 0.2 мкм до 0.5 мкм.

Примечание: данная стоматоциста не имеет сходства с ранее опубликованными морфотипами.

Местонахождение: озеро Журманколь, Государственный природный заповедник "Оренбургский", Оренбургская область, при температуре воды +19° С и pH = 6.82.

Stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, nov. Fig. 2, 8, 9

Biological affinity: unknown.

Image number: 19

Description: this stomatocyst is oval, 7.3 μm \times 8.0 μm . The collar is double. The primary collar is conical with apical diam. 1.1 μm . The secondary collar is cylindrical, with a height of 1.3–1.6 μm with a lobed-dissected and slightly inverted apex. The basal diam. of the secondary collar is 2.9 μm . The pore was not observed. The surface of the stomatocyst is ornamented with ridges, the height of which varies from 0.2 μm to 0.5 μm .

Comments: this stomatocyst has no similarity with previously published morphotypes.

Locality: Zhurmankol Lake, State Nature Reserve "Orenburgsky", Orenburg region, temperature 19°C, pH = 6.82.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нами обнаружено 14 морфотипов стоматоцист Chrysophyceae (6 – из группы неорнаментированных и 8 – обладающие орнаментированной поверхностью). Для 12 стоматоцист определен номер морфотипа, из них две соответствовали стоматоцистам конкретных таксонов: стоматоциста 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993 – *Chrysosphaerella longispina*; стоматоциста 17, Pang et Wang, 2013 – *Mallomonas eoa*. Два морфотипа стоматоцист описаны впервые для науки; четыре – впервые зарегистрированы на территории России. В целом, выявленное нами высокое разнообразие стоматоцист хризифитовых водорослей свидетельствует о значительном развитии данной группы автотрофных протистов в водоемах степной зоны Южного Урала и определяет актуальность и перспективность дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н., старшему научному сотруднику отдела ландшафтной экологии Института степи Оренбургского федерального исследовательского центра Ольге Геннадьевне Калмыковой за оказанную помощь в проведении полевых сборов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China. – *Mires and Peat*. 21: 1–16.
<https://doi.org/10.19189/Map.2018.OMB.350>
- [Bazhenova] Баженова О.П. 2021. Атлас стоматоцист золотистых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья. Омск. 122 с.
- [Bazhenova, Igoshkina] Баженова О.П., Игошкина И.Ю. 2020. Разнообразие и особенности формирования стоматоцист хризифит в мелководном эвтрофном водоеме на юге Западной Сибири. – *Биология внутренних вод*. 5: 458–468.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophycean stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. – *Новости сист. низш. раст.* 55 (1): 7–18.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. – *J. Paleolimnol.* 31: 467–481.
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. – *Can. J. Bot.* 75: 842–863.
<https://doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). – *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 40 (2): 149–165.
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- [Chibilyov] Чибилев А.А. 2014. Заповедник “Оренбургский”. История создания и природное разнообразие. Екатеринбург. 139 с.
- Cronberg G. 1973. Development of cysts in *Mallomonas eoa* examined by scanning electron microscopy. – *Hydrobiologia*. 43: 29–38.
- Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statospores. *Chrysophytes: aspects and problems*. Cambridge. 352 p.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Dordrecht, Netherlands. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. – *J. Paleolimnol.* 16: 275–321.
<https://doi.org/10.1007/BF00207575>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Новые данные о стоматоцистах хризифитовых из озера Байкал. – *Acta Biologica Sibirica*. 3 (4): 113–122.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризифитовых в притоках северной оконечности озера Байкал. – *Acta Biologica Sibirica*. 4 (4): 25–44.
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istomina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). – *Phytotaxa*. 424 (1): 18–32.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- [Firsova, Likhoshway] Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризифитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск. 148 с.
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. – *Nova Hedwigia*. 64: 311–352.
- Gritten M.M. 1977. On the fine structure of some Chrysophycean cysts. – *Hydrobiologia*. 53 (3): 239–252.
- [Kapustin] Капустин Д.А. 2013. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина). – *Альгология*. 23 (1): 82–95.
<https://doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. – *Phytotaxa*. 288 (3): 285–290.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. – *Phytotaxa*. 402 (6): 295–300.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- Mitrofanova E.Y. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): Features of Development and Long-

- Term Dynamics. — Russian J. Ecol. 49 (2): 180–185.
<https://doi.org/10.1134/S1067413618010101>
- Pang W., Wang Q. 2013. Chrysophycean stomatocysts from the Stone Ponds in the Aershan National Geological Park, China. — *Nova Hedwigia*. Beiheft. 142: 1–17.
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — *Phytotaxa*. 187 (1): 1–92.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2016. Chrysophycean stomatocysts from Xinjiang Province, China. — *Phytotaxa*. 288 (1): 41–50.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — *Ann. Bot. Fennici*. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — *Cryptogamie, Algologie*. 38 (2): 159–180.
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — *Polish Botanical Journal*. 53 (1): 57–67.
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- [Shadrina] Шадрина С.Н. 2019. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyta) Финского залива Балтийского моря. — *Бот. журн.* 104 (5): 684–698.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>
- [Shadrina, Safronova] Шадрина С.Н., Сафронова Т.В. 2020. Стоматоцисты золотистых водорослей (Chrysophyta) альгофлоры парков Петергофа. — *Бот. журн.* 105 (3): 253–262.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А. 2018. Формирование и морфология стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в планктоне водоемов Южного Урала. — *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 11: 114–118.
<https://doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко 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/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — *Бот. журн.* 104 (4): 587–601.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergipla-Rabes, Magyari E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — *Phytotaxa*. 170 (3): 169–186.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strernness Bay Area, South Georgia. — *Archiv Fur Protistenkunde Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze*. 148: 505–520.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Северо-Запада России. Разнообразие стоматоцист. — *Бот. журн.* 101 (11): 1257–1281.
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. Paleolimnol.* 15: 271–277.
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — *Phycologia*. 50 (5): 511–519.
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>
- Zeeb B.A., Smol J.P., Vanlandingham S.L. 1996. Pliocene chrysophycean stomatocysts from the Sonoma volcanics, Napa County, California. — *Micropaleontol.* 42: 79–91.
<https://doi.org/10.2307/1485985>

DIVERSITY OF CHRYSOPHYCEAN STOMATOCYSTS OF THE STEPPE ZONE OF THE SOUTH URALS

M. E. Ignatenko^{a,#} and T. N. Yatsenko-Stepanova^{a,##}

^a Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis RAS, Orenburg Federal Research Center
 Pionerskaya Str., 11, Orenburg, 460000, Russia

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

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

The data on the diversity of chrysophycean stomatocysts of the steppe zone of the South Urals are presented. 14 morphotypes of the stomatocysts were identified, four of which were registered for the first time in Russia. Two morphotypes are described as novel. The morphological descriptions of the cysts based on the electron

microscopical observations, micrographs and the data on geographical localities are provided for all detected stomatocysts. A high diversity of chrysophycean stomatocysts indicates a significant development of chrysophyte flora in the waterbodies of the steppe zone of the South Urals, and for this reason their further research is relevant and promising.

Keywords: stomatocysts, morphotype, Chrysophyceae, distribution, South Urals

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to O.G. Kalmykova, PhD in Biological Sciences, senior researcher of Department of Landscape Ecology of the Institute of Steppe of Ural Branch RAS of Orenburg Federal Research Center for her assistance in conducting field collection.

REFERENCES

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China. — *Mires and Peat*. 21: 1–16.
<http://dx.doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.350>
- Bazhenova O.P. 2021. Atlas stomatotsyst zolotistykh vodorosley iz planktona vodnykh obektov Omskogo Priirtyshch'ya [Atlas of stomatocysts of golden algae from the plankton of the Omsk Priirtyshye waterbodies]. Omsk. 122 p. (In Russ.).
- Bazhenova O.P., Igoshkina B.Yu. 2020. Diversity and Peculiarities of the Formation of Stomatocysts of the Chrysophyceae in the Waterbody in the South of Western Siberia. — *Inland Water Biol.* 5: 458–468 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophycean stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. — *Novosti sist. nizsh. rast.* 55 (1): 7–18.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. — *J. Paleolimnol.* 31: 467–481.
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. — *Can. J. Bot.* 75: 842–863.
<http://dx.doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). — *Ann. Limnol. Int. J. Limnol.* 40 (2): 149–165.
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- Chibilyov A.A. 2014. Zapovednik “Orenburgskiy”. Istoria cozdaniya I prirodnoe nasledie [The “Orenburgsky” reservation: history of organization and nature diversity]. Ekaterinburg. 139 p. (In Russ.).
- Cronberg G. 1973. Development of cysts in *Mallomonas eoa* examined by scanning electron microscopy. — *Hydrobiologia*. 43: 29–38.
- Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statospores. *Chrysophytes: aspects and problems*. Cambridge. 352 p.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Dordrecht, Netherlands. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. — *J. Paleolimnol.* 16: 275–321.
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00207575>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2017. New data of chrysophycean stomatocysts from Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica*. 3 (4): 113–122 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2018. Chrysophycean stomatocysts in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — *Acta Biologica Sibirica*. 4 (4): 25–44 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istomina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). — *Phytotaxa*. 424 (1): 18–32.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- Firsova A.D., Likhoshway E.V. 2006. *Atlas of Chrysophycean cysts of Lake Baikal*. Novosibirsk. 148 p. (In Russ.).
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. — *Nova Hedwigia*. 64: 311–352.
- Gritten M.M. 1977. On the fine structure of some Chrysophycean cysts. — *Hydrobiologia*. 53 (3): 239–252.
- Kapustin A.D. 2013. Freshwater algae of the Polessian Nature Reserve (Ukraine). — *Algologia*. 23 (1): 82–95 (In Russ.).
<http://dx.doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichenskoe raised bog in Central Russia. — *Phytotaxa*. 288 (3): 285–290.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. — *Phytotaxa*. 402 (6): 295–300.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- Mitrofanova E.Y. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): Features of Development and Long-Term Dynamics. — *Russian J. Ecol.* 49 (2): 180–185.
<http://dx.doi.org/10.1134/S1067413618010101>

- Pang W., Wang Q. 2013. Chrysophycean stomatocysts from the Stone Ponds in the Aershan National Geological Park, China. — *Nova Hedwigia*. Beiheft. 142: 1–17.
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — *Phytotaxa*. 187 (1): 1–92.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2016. Chrysophycean stomatocysts from Xinjiang Province, China. — *Phytotaxa*. 288(1): 41–50.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — *Ann. Bot. Fennici*. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — *Cryptogamie, Algologie*. 38 (2): 159–180.
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — *Polish Botanical Journal*. 53 (1): 57–67.
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- Shadrina S.N. 2019. Diversity of chrysophycean (Chrysophyta)stomatocysts in the Gulf of Finland, Baltic sea. — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (5): 684–698 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>
- Shadrina S.N., Safronova T.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts (Chrysophyta) in the algal flora of the Peterhof Parks. — *Botanicheskii zhurnal*. 105 (3): 253–262 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A. 2018. The formation and morphology of stomatocysts golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the plankton of water bodies of the South Urals. — *International journal of applied and fundamental research*. 11: 114–118 (In Russ.).
<http://dx.doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- Snitko L.V., Snitko 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 — *Botanicheskii zhurnal*. 101 (12): 1361–1378 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2019. Chrysophycean algae in waterbodies of the South Urals. Genus *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (4): 587–601 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergipla-Rabes, Magyari E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — *Phytotaxa*. 170 (3): 169–186.
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strernness Bay Area, South Georgia. — *Archiv Fur Protistenkunder Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze*. 148: 505–520.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyta) in waterbodies of the Northwestern Russia. Diversity of stomatocysts. — *Botanicheskii zhurnal*. 101 (11): 1257–1281 (In Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkustsk Reservoir, Siberia. — *J. Paleolimnol*. 15: 271–277.
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — *Phycologia*. 50(5): 511–519.
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.
<https://doi.org/10.1139/b93-086>
- Zeeb B.A., Smol J.P., Vanlandingham S.L. 1996. Pliocene chrysophycean stomatocysts from the Sonoma volcanics, Napa County, California. — *Micropaleontol*. 42: 79–91.
<https://doi.org/10.2307/1485985>

ВИДЫ РОДА *PLACONEIS* (BACILLARIOPHYTA) В РОССИИ: МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ

© 2022 г. С. И. Генкал^{1,*}, М. И. Ярушина^{2,**}

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

² Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8-го Марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.ru

**e-mail: nvl@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 28.02.2020 г.

После доработки 07.11.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Изучение диатомовых водорослей из водоемов и водотоков России (европейская часть, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток) с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило получить сведения по морфологии 21 представителя диатомовых водорослей рода *Placoneis*, три из которых определены только до рода. Выявлены диапазоны изменчивости основных количественных диагностических признаков (длина и ширина створки, число штрихов и ареол в 10 мкм). Для *P. hambergii*, *P. ignorata*, *P. rostratum*, *P. undulata* впервые установлено число ареол в 10 мкм. Уточнено систематическое положение ряда представителей, в том числе, недавно описанного вида *P. nanoclementis*, и распространение исследованных видов в пределах России. Выявлены новые виды для флоры России – *P. clementispronina* и *P. lucinensis*. Уточнен список представителей рода *Placoneis* для России, который на сегодняшний день составляет 30 таксонов видового и внутривидового ранга.

Ключевые слова: водоемы и водотоки России, Bacillariophyta, *Placoneis*, электронная микроскопия, морфология, таксономия, распространение, новые находки

DOI: 10.31857/S000681362202003X

Род *Placoneis* Mereschowsky был выделен из рода *Navicula* Vory на основе строения хлоропласта (Mereschkowsky, 1903). Однако до последнего времени виды этого рода рассматривались в пределах обширного рода *Navicula* s.l. (Zabelina et al., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Genkal, 1992 и др.). Позднее род *Placoneis* был восстановлен (Cox, 1987). Характерным признаком его представителей являются однорядные штрихи из ареол, закрытых тектулюмом (Kulikovskiy et al., 2016). В работах Cox (1987, 2003) приводятся 30 таксонов этого рода, в том числе в качестве синонимов и базионимов названий представителей *Navicula* (*N. amphibola* Cleve, *N. anglica* Ralfs, *N. dicephala* var. *elginensis* (Greg.) Grunow, *N. exigua* (Greg.) O. Müll., *N. gastrum* Ehrenb., *N. placentula* (Ehrenb.) Grunow, *N. subplacentula* Hust.), которые фигурируют в одной из первых отечественных систематических сводок по диатомовым водорослям (Zabelina et al., 1951) и переведены в *Placoneis*. Позднее, во флоре России были отмечены и другие представители рода *Placoneis*: *P. abiskoensis* (Hust.) Lange-Bert. et Metzeltin, *P. clementioides* (Hust.) Cox, *P. clementis*

(Grun.) Cox, *P. constans* (Hust.) Cox, *P. elginensis* (Geg.) Cox, *P. explanata* (Hust.) Lange-Bert., *P. ignorata* (Schimanski) Lange-Bert., *P. opportuna* (Hust.) Cox, *P. placentula* (Ehrenb.) Heinzerling, *P. porifera* (Hust.) Cox, *P. pseudanglica* (Lange-Bert.) Cox, *P. symmetrica* (Hust.) Lange-Bert., *P. undulata* (Oestrup) Lange-Bert. (Genkal, 1992; Karayeva, Genkal, 1993; Genkal, Vekhov, 2007; Genkal, Trifonova, 2009; Trifonova, Genkal, 2010; Genkal et al., 2011, 2015; Genkal, Lepskaya, 2014; Chudaev, Gololobova, 2016; Kulikovskiy et al., 2016; Genkal, Yarushina, 2018). В некоторых водоемах материал был определен только до рода (Genkal, Vekhov, 2007; Genkal et al., 2012, 2015; Kulikovskiy et al., 2012), а значительное число новых видов рода *Placoneis* (13), вероятно, эндемиков, были недавно описаны из озера Байкал (Kulikovskiy et al., 2012). Вид *P. clementis* относится к широко распространенным (Karayeva, Genkal, 1993; Genkal et al., 2011, 2015; Genkal, Yarushina, 2018), и в одной из недавних публикаций из комплекса *P. clementis* выделено 3 вида: *P. clementispronina* Lange-Bert. et Wojtal, *P. nanoclementis* Lange-Bert. et Wojtal и *P. parvaponica* Lange-Bert. et Wojtal (Lange-Bertalot, Wojtal,

Таблица 1. Перечень районов сбора и статей, где ранее были опубликованы обработанные данные
Table 1. List of localities of data collecting and references to the published data were published

Регион Region	Водоемы и водотоки Reservoirs and watercourses	Публикации References
Российская Арктика Russian Arctic	Архипелаг Новая Земля и о. Вайгач Novaya Zemlya Archipelago and Vaygach Island	Genkal, Vekhov, 2007
Европейская часть России European Russia	Каскад волжских водохранилищ, низовье Волги, Нарва и Нарвское водохранилище, Невская губа, р. Ийоки, р. Лава, р. Назия, р. Морье, р. Авлога, Ладожское озеро, оз. Воицкое, оз. Судно, оз. Сямозеро, оз. Сонкусарви, оз. Крошнозеро, оз. Окунево, р. Шоба, р. Колежма, р. Лекса, р. Сума, р. Оланга, р. Нюхча, р. Шелтозерка, р. Кемь, р. Шигеренджа Cascade of the Volga River reservoirs, lower Volga River, Narva River and Narva reservoir, Neva Bay; the rivers Ijoki, Lava, Naziya, Morje, Avloga; Ladoga Lake; the lakes Voitskoe, Sudno, Syamozero, Sonkusjarvi, Kroshnozero, Okunevo; the rivers Shoba, Kollezhma, Lexa, Suma, Olanga, Nyukhcha, Sheltozerka, Kem, Shigerendzha	Genkal, 1992; Karayeva, Genkal, 1993; Genkal, Trifonova, 2007, 2009; Trifonova, Genkal, 2010; Genkal et al., 2015
Западная Сибирь (северная часть) Western Siberia (northern part)	р. Сормикэятарка, оз. Пэбтавыто, безымянное озеро в верховьях р. Няваталоваяха, р. Хурейхотарка, р. Яхыдаяха, р. Соболяха, р. Вэньяха, р. Едьяха, р. Юнуйяха, оз. Глубокое, р. Нгарка-Пойловаяха, р. Нюдя-Адлюдрьепоко, р. Монгоюрибей, протоки Нижняя Мессояха и Ерпарод Sormiketsyatarka River, Pebtavyto Lake, unnamed lake in the upper reaches of the Nyavatalovayakha River; the rivers Khureikhotarka, Yakhdayakha, Sobolyakha, Venyakha, Edyakha, Yunuyakha; Glubokoe Lake; the rivers Ngarka-Poilovayaha, Nyudya-Adlyudrepoko, Mongoyuribey; Nizhnyaya Messoyakha and Erparod channels	Genkal, Yarushina, 2018
Западная Сибирь (северо-восточная часть) Western Siberia (northeastern part)	р. Таз, р. Худосей, р. Большая Хета; The rivers Taz, Khudosey, Bolshaya Kheta	Genkal et al., 2010
Восточная Сибирь Eastern Siberia	оз. Балан-Тамур, оз. Орон, оз. Большое Токо (Якутия) The lakes Balan-Tamur; Oron, Bolshoe Toko (Yakutia)	Genkal et al., 2011; Genkal, Gabyshev, 2018
Дальний Восток Russian Far East	озера Ильчир-Гытгын, Ватыт-Гытгын, Потат-Гытгын (Камчатка); The lakes Ilchir-Gytgyn, Vatyty-Gytgyn, Potat-Gytgyn (Kamchatka)	Genkal, Lepskaya, 2014

2014). С учетом новых данных по систематическому положению *P. clementis* и того, что многие представители рода *Placoneis* относятся к редким видам, необходимы дальнейшие исследования по их морфологии, таксономии и распространению.

Цель исследования: на основе анализа изображений створок из иконотеки С.И. Генкала уточнить данные по морфологии, таксономии и распространению представителей рода *Placoneis* в водоемах и водотоках России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы фитопланктона были собраны в различных водных экосистемах России (Европейская часть, Сибирь, Дальний Восток). Материал

был обработан с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM-25S и опубликован (табл. 1). Полученные в процессе этих исследований негативы с изображением створок диатомовых водорослей хранятся в иконотеке С.И. Генкала и были использованы в этом исследовании.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных материалах выявлен 21 представитель рода *Placoneis*, три из которых определены только до рода (табл. 2).

Placoneis abiskoensis (Hust.) Lange-Bert. et Metzeltin (\equiv *Navicula abiskoensis* Hust. (рис. 1, 1–3). Наши данные по морфологии соответствуют

Таблица 2. Диапазоны изменчивости количественных морфологических признаков исследованных видов рода *Placoneis*
Table 2. Ranges of variation in morphological quantitative characteristics of some investigated species of the genus *Placoneis*

Длина створки, мкм Length of valve, μm	Ширина створки, мкм Width of valve, μm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 μm	Число ареол в 10 мкм Number of areolae in 10 μm	Источник References
<i>P. abiskoensis</i>				
35–46	9–12	8–12	20–25	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
38–44	9–11	7.5–12	26–30	Kulikovskiy et al., 2016
35.5–48.6	8.8–13.3	7–11	25–30	Original data
<i>P. amphibola</i>				
37–70	18–28	7–10	10–16	Zabelina et al., 1951
37–70	19–28	7–10	12–26	Patrick, Reimer, 1966
30–80	23–30	5–9	12–16	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
43.3–88.9	21.1–40	6–7	9–15	Original data
<i>P. clementispronina</i>				
20–40	10–14	11–14	38–41	Lange-Bertalot, Wojtal, 2014
20–40	10–14	11–14		Lange-Bertalot et al., 2017
24.3–40	11.4–18.9	7–12	30–40	Nyudya-Adlyudrepko
21.4–27.8	10–12	11–13	35–45	Sobolyakha
23.6–33.3	10–15.5	8–12	35–45	Venyakha
22–25.7	10–11.4	10–13	35–40	Yakhdayakha
25–33.3	10.3–14.4	9–12	35–40	Edyakha
21.4–37.7	10.7–14.4	9–14	35–50	Data for other aquatic ecosystems
<i>P. constans</i>				
25–44	10–14	10–14	около 30 са. 30	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
28–34	10–12	11.5–14		Kulikovskiy et al., 2016
27.8–41	10.5–16.5	8–11	25–35	Original data
<i>P. exigua</i>				
15–40	7–15	10–14	около 30 са. 30	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
20–24.3	10–11.4	9	30–32	Original data
<i>P. explanata</i>				
28–40	9–12	10–12	28–35	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
22–34	10–11	10–13		Kulikovskiy et al., 2016
17.6–32.7	9.7–11.5	11–13	34–35	Chudaev, Gololobova, 2016
38.6–44.4	13.6–15.5	8–12	26–35	Original data
<i>P. gastrum</i>				
20–60	10–20	8–13	около 25 са. 25	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
30–58	15–20	6–10	24–27	Kulikovskiy et al., 2016
40.4–56.2	17.3–19.3	7	23–25	Chudaev, Gololobova, 2016
30–60	12–18	8–10	22–24	Lange-Bertalot <i>et al.</i> , 2017
27–55.7	14.3–22.8	6–10	18–26	Original data
<i>P. hambergii</i>				
12–24	5–8	13–17		Krammer, Lange-Bertalot, 1986
17–27	7.8–10	10–12	40–45	Original data

Таблица 2. Окончание

Длина створки, мкм Length of valve, μm	Ширина створки, мкм Width of valve, μm	Число штрихов в 10 мкм Number of striae in 10 μm	Число ареол в 10 мкм Number of areolae in 10 μm	Источник References
<i>P. ignorata</i>				
12–25	7–8	11–14		Kulikovskiy et al., 2016
22.2	8	10		Chudaev, Gololobova, 2016
17.8–27.8	8.6–11.6	9–12	35–40	Original data
<i>P. interglacialis</i>				
11–26	7–9	11–14	25–27	Kulikovskiy et al., 2016
27	12.8	9	33	Original data
<i>P. lucinensis</i>				
20–40	8–14	9–12	около 30 са. 30	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
13–29	5–9	11–14		Kulikovskiy et al., 2016
15	7.7	11	45	Original data
<i>P. opportuna</i>				
11–22	6–12	13–16		Krammer, Lange-Bertalot, 1986
10–20	7–8	15.5–18		Kulikovskiy et al., 2016
7.9–14.4	5.4–7.3	13–16	43–46	Chudaev, Gololobova, 2016
11–26.4	6.4–14.	10–16	35–50	Original data
<i>P. paraelginensis</i>				
25–30	7–8	10–13		Kulikovskiy et al., 2016
22.7–31	6.8–8.3	10–12	31–35	Chudaev, Gololobova, 2016
25–30	7–8	10–13	около 30 са. 30	Lange-Bertalot et al., 2017
25–27.8	7–9	9–12	30–40	Original data
<i>P. pseudanglica</i>				
18–32	7–12	10–13	30–34	Kulikovskiy et al., 2016
18–28	7–10	10–12	30–33	Lange-Bertalot et al., 2017
19–29.3	8.2–10.7	11–10	30–35	Original data
<i>P. rostrata</i>				
33–36	10–12	9–11		Patrick, Reimer, 1966
32.2	9.4	10	30	Original data
<i>P. signata</i>				
20–60	10–20	8–13	25	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
27	14	7	25	Original data
<i>P. symmetrica</i>				
25–44	10–14	10–14	около 30 са. 30	Krammer, Lange-Bertalot, 1986
27–31	9–11	11–12	около 28 са. 28	Lange-Bertalot et al., 2017
26.4–32.2	11–13.3	12–14	25–35	Ijoki
22.8–43.3	10.7–17.2	9–12	25–35	Data for other aquatic ecosystems
<i>P. undulata</i>				
18–19	7	12		Cox, 2003
18–24	6–8	12		Lange-Bertalot et al., 2017
25	8.3	13	45	Original data

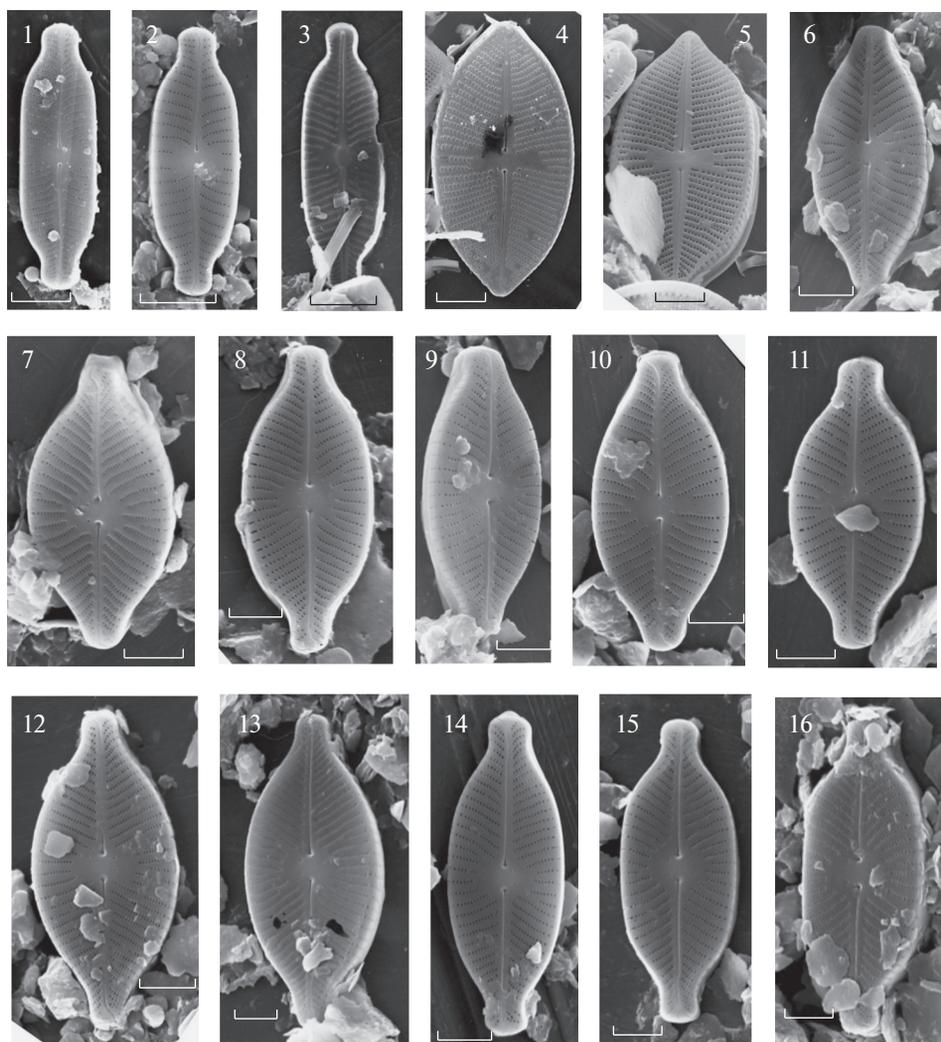


Рис. 1. 1–3 – *Placoneis abiskoensis*; 4, 5 – *P. amphibola*; 6–16 – *P. clementispronina* (СЭМ). 1, 2, 4–16 – створка с наружной поверхности; 3 – створка с внутренней поверхности. 1 – Лекса; 2 – Глубокое; 3 – Судно; 4 – Сямозеро; 5 – Большое Токо; 6–8 – Собольяха; 9–16 – Вэньяха. Масштаб: 1–5 – 10 мкм; 6–16 – 5 мкм.

Fig. 1. 1–3 – *Placoneis abiskoensis*; 4, 5 – *P. amphibola*; 6–16 – *P. clementispronina* (SEM). 1, 2, 4–16 – external view of the valve; 3 – internal view of the valve. 1 – Leksa; 2 – Glubokoe; 3 – Sudno; 4 – Syamozero; 5 – Bolshoe Toko; 6–8 – Sobolyakha; 9–16 – Venyakhа. Scale bars: 1–5 – 10 μm ; 6–16 – 5 μm .

литературным данным, однако в нашем материале встречались створки с большей длиной и шириной (табл. 2). Согласно диагнозу, у этого вида края створки линейные или слабовогнутые (Kulikovskiy et al., 2016), но в нашем материале наблюдали и слабо выпуклые створки (рис. 1, 2). *P. abiskoensis* имеет большое сходство с *P. elginensis* и *P. paraelginensis* по форме самой створки, форме ее среднего поля и расположению штрихов (Lange-Bertalot et al., 2017), что послужило причиной неточной идентификации ряда сходных таксонов (Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2011, 2015; Genkal, Yarushina, 2018). Дифференциальными признаками для этих перечисленных выше 3 видов служат длина и ширина створки, число ареол в 10 мкм (табл. 2, Lange-Bertalot et al., 2017), при

этом данные по последнему признаку для *P. elginensis* отсутствуют (Lange-Bertalot et al., 2017).

P. abiskoensis имеет наибольшее распространение в водоемах и водотоках северо-запада России (р. Авлога, оз. Судно, оз. Крошнозеро, р. Шоба, р. Лекса, р. Сума, р. Шелтозерка, р. Кемь) и редко встречается в озерах и реках Сибири (оз. Глубокое, р. Таз).

P. amphibola (Cleve) Cox (\equiv *Navicula amphibola* Cleve) (рис. 1, 4, 5). Наши данные по максимальным значениям длины и ширины створки, ее форме (менее вытянутые концы створки) отличаются от литературных данных (табл. 2).

P. amphibola относится к редким видам (Zabelina et al., 1951) и, по нашим данным, встречается

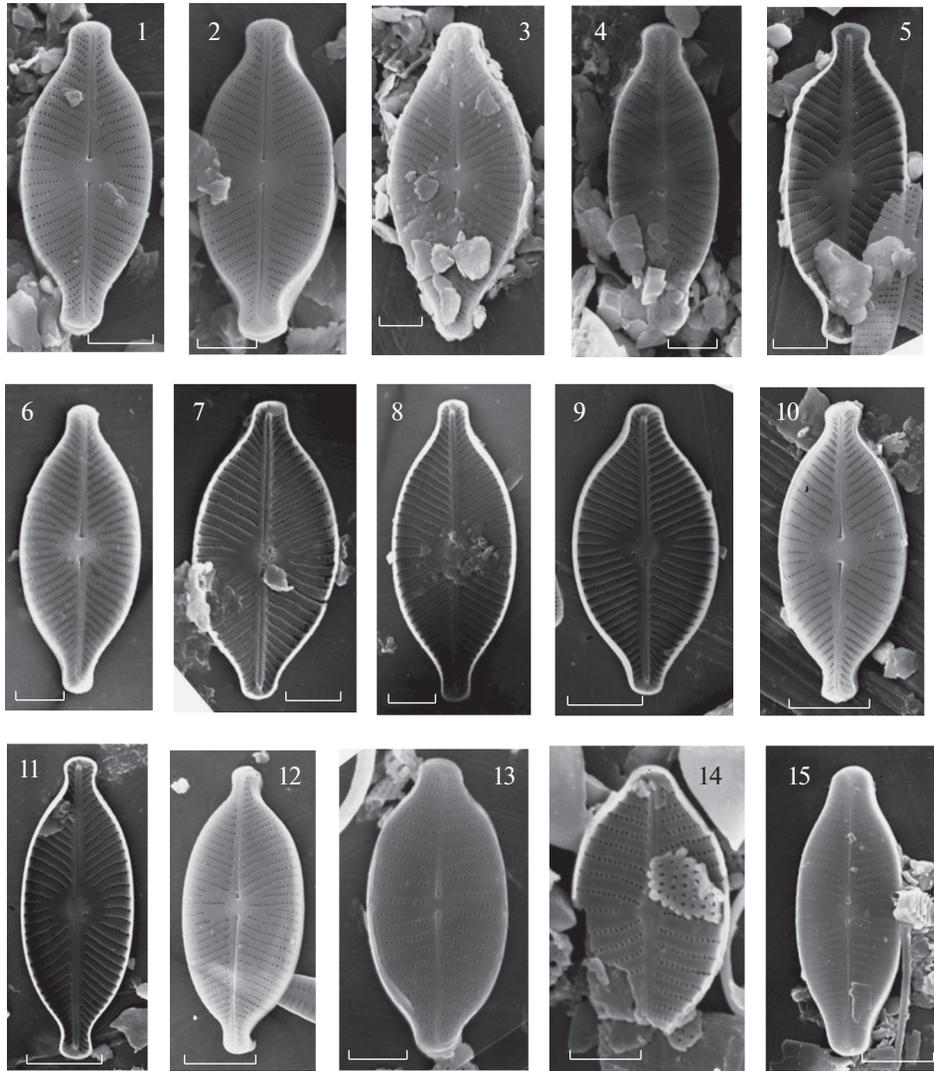


Рис. II. 1–11 – *Placoneis clementispronina*; 12 – *P. constans*; 13–14 – *P. exigna*; 15 – *P. explanata* (СЭМ). 1–4, 6, 10, 12, 13, 15 – створка с наружной поверхности; 4, 5, 7–9, 11, 14 – створка с внутренней поверхности. 1–5 – Едыаха; 6–11 – Нюдя-Адлюдрьепоко; 12 – Большое Токо; 13, 14 – Крошнозеро; 15 – Шоба. Масштаб: 1–8, 13, 14 – 5 мкм; 9–12, 15 – 10 мкм.

Fig. II. 1–11 – *Placoneis clementispronina*; 12 – *P. constans*; 13–14 – *P. exigna*; 15 – *P. explanata* (SEM). 1–4, 6, 10, 12, 13, 15 – external view of the valve; 4, 5, 7–9, 11, 14 – internal view of the valve. 1–5 – Edyakha; 6–11 – Nyudya-Adlyudrepoko; 12 – Bolshoe Toko; 13, 14 – Kroshnozero; 15 – Shoba. Scale bars: 1–8, 13, 14 – 5 μm; 9–12, 15 – 10 μm.

в водоемах и водотоках европейской части России (Горьковское вдхр.), северной части Западной Сибири (р. Нгарка-Пойловаяха, р. Монгоюрбей, протока Нижняя Мессояха), северо-востока Западной Сибири (р. Худосей), Восточной Сибири (оз. Большое Токо (Якутия)). В оз. Сямозеро (Северо-Запад России) этот вид ошибочно определен как *P. placentula* (Genkal et al., 2015), а для р. Худосей приводится как *Placoneis* sp. (Genkal et al., 2012). Для безымянного озера на острове Вайгач указывается *Navicula amphibola*, при перепределении этот вид отнесли к *Symbopleura apiculata* Krammer (Genkal, Vekhov, 2007).

Недавно были описаны три новых вида: *P. clementispronina*, *P. nanoclementis* и *P. parvapoloni-*

ca Lange-Bert. et Wojtal (Lange-Bertalot, Wojtal, 2014). Согласно первоописания, *P. clementispronina* отличается от сходного по морфологии (форма створки, расположение штрихов в среднем поле створки, строение шва) *P. nanoclementis* только по количественным признакам – большей длиной и шириной створки при частичном совпадении их диапазонов и меньшим числом ареол в 10 мкм (табл. 2) (Lange-Bertalot, Wojtal, 2014). Другие исследователи приводят для *P. nanoclementis* более широкие диапазоны длины и ширины створки и большие значения числа штрихов в 10 мкм (табл. 2) (Kulikovskiy et al., 2016). Однако, анализ количественных признаков *P. clementispronina* и *P. nanoclementis* (Lange-Bertalot, Wojtal, 2014; Ку-

likovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017) показывает их вариабельность в исследованных популяциях и перекрытие, что в совокупности с одинаковыми качественными признаками позволяет нам считать их конспецифичными, а название *P. nanoclementis* рассматривать в качестве синонима *P. clementispronina*.

Приводим расширенный диагноз вида на основе оригинальных и литературных данных.

P. clementispronina Lange-Bert. et Wojtal 2014, Nova Hedwigia, 143: 405; emend. Genkal et Yarushina (рис. I, 6–16; II, 1–11; III, 9–13).

Synonym: *Placoneis nanoclementis* Lange-Bert. et Wojtal 2014, Nova Hedwigia. 143: 407.

Створки от широко эллиптически-ланцетных до ланцетно-эллиптических, почти линейных, концы от субклювовидных до клювовидных, 8–40 мкм дл., 8–18.9 мкм шир. Шов прямой нитевидный, осевое поле узкое, почти линейное. Среднее поле поперечно-вытянутое, ограниченное стрихами разной длины с каждой стороны. Имеется два небольших стигмоида, близко расположенных к проксимальным концам шва. Штрихи радиальные, 6–16 в 10 мкм, ареол в штрихе 25–50 в 10 мкм.

Valves from broadly elliptic-lanceolate to lanceolate-elliptic, almost linear, ends from subrostrate to rostrate, 8–40 µm long, 8–18.9 µm wide. The raphe is straight, filiform, the axial field is narrow, almost linear. The middle field is transversely elongated, bounded by striae of different lengths on each side. There are two small stigmoids close to the proximal ends of the raphe. Striae are radial, 6–16 in 10 µm, areolae in a striae 25–50 in 10 µm.

P. clementispronina, новый для флоры России, имеет широкое распространение в водных экосистемах европейской части России (Нижегородская область: Чебоксарское вдхр.), северная часть Западной Сибири (Ямало-Ненецкий автономный округ: оз. Пэбтавыто (N 70°18'58" E 68°10'54"), р. Хурейхотарка (N 69°17'02" E 68°09'57"), р. Яхыдаяха (N 72°19'46" E 70°33'10"), р. Соболяха (N 71°53'42" E 72°18'56"), р. Вэньяха (N 71°32'43" E 71°04'40"), р. Едьяха (N 71°43'14" E 71°31'35"), р. Юнуйяха (N 70°40'12" E 72°13'49"), р. Нгарка-Пойловаяха (N 67°56'43" E 76°02'55"), р. Нюдя-Адлюдрьепоко (N 67°56'42" E 75°05'00"), р. Сормикэцятарка (N 71°09'58" E 66°52'17"), протока Ерпарод (N 67°53'20" E 77°40'34"), северо-востока Западной Сибири (Ямало-Ненецкий автономный округ: р. Таз, р. Худосей), Восточной Сибири (Республика Саха (Якутия): оз. Большое Токо (N 56°2'58" E 130°50'16")), Северо-Запада России (Санкт-Петербург: Невская губа; Ленинградская область: р. Лава, р. Авлога, р. Назия; Карелия: оз. Воицкое, р. Оланга). Для рек Лава, Авлога, Назия приводится как *Navicula clementioides* Hustedt (Genkal, Trifonova, 2009).

P. constans (Hus.) Cox (≡*Navicula constans* Hust.) (рис. II, 12). Наши данные совпадают с литературными по длине створки, но отличаются по максимальному значению ширины, меньшим величинам числа штрихов в 10 мкм и более широкому диапазону числа ареол в 10 мкм (табл. 2).

P. constans относится к редким видам, отмечено всего несколько местонахождений в водных экосистемах северной части Западной Сибири (р. Нгарка-Пойловаяха.), северо-востока Западной Сибири (р. Таз, оз. Большое Токо), а также на Северо-Западе России (р. Колежма).

P. exigua (Greg.) Mereschkowsky (≡*Pinnularia exigua* Greg., *Navicula exigua* (Greg.) Grunow, *N. gastrum* var. *exigua* (Greg.) Grunow, *Placoneis gastrum* var. *exigua* (Greg.) Mereschkowsky, *P. elginensis* f. *exigua* (Greg.) Bukhtiyarova) (рис. II, 13, 14). Наши данные по морфологии совпадают с литературными (табл. 2).

Редкий вид, ошибочно отмечен в Крошнозере как *P. constans* var. *symmetrica* (Genkal et al., 2015).

P. explanata (Hust.) A. Mayama (≡*Navicula explanata* Hust., *Placoneis explanata* (Hust.) Lange-Bert.) (рис. II, 15; III, 1, 2). Наши данные по морфологии совпадают с литературными (табл. 2), за исключением больших значений длины и ширины створки и минимальных величин числа штрихов в 10 мкм.

P. explanata зафиксирован в водных экосистемах северной части Западной Сибири (протока Нижняя Мессояха), северо-востока Западной Сибири (р. Таз, оз. Большое Токо), Северо-Запада России (р. Назия, оз. Крошнозеро, р. Шоба, р. Лекса), Дальнего Востока (оз. Балан-Тамур). Для р. Назия приводится как *Placoneis elginensis* (Genkal, Trifonova, 2009, табл. XLIII, 2).

P. gastrum (Ehrenb.) Mereschkowsky (≡*Pinnularia gastrum* Ehrenb., *Navicula gastrum* (Ehrenb.) Kütz.) (рис. III, 3). Наши данные по морфологии совпадают с литературными (табл. 1), за исключением максимальных значений ширины створки и минимальных числа ареол в 10 мкм.

P. gastrum относится к широко распространенным видам (Zabelina et al., 1951). В исследованных многочисленных водотоках и водоемах России зафиксировано всего несколько находок *P. gastrum* в европейской части (низовье Волги), на Северо-Западе России (р. Лава), северо-востоке Западной Сибири (р. Таз, р. Худосей). Для Горьковского вдхр. приводится под названием *Navicula amphibola* (Genkal, 1992).

P. hambergii (Hust.) K. Bruder (≡*Navicula hambergii* Hust.) (рис. III, 4). Наши данные по максимальным значениям длины и ширины створки и минимальным по числу штрихов в 10 мкм отличаются от литературных, получены первые данные по числу ареол в 10 мкм (табл. 2).

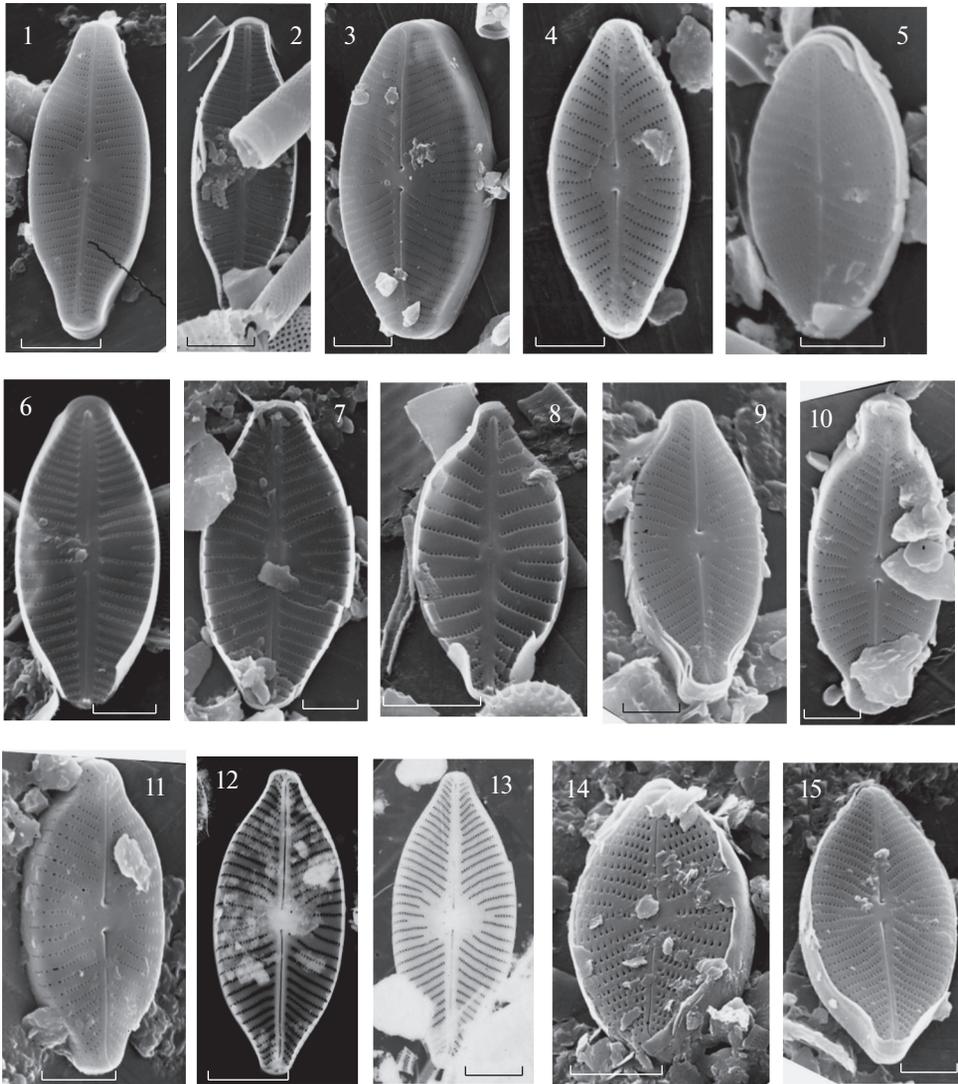


Рис. III. 1, 2 – *Placoneis explanata*; 3 – *P. hambergii*; 5, 6 – *P. ignorata*; 7 – *Placoneis* cf. *interglacialis*; 8 – *P. lucinensis*; 9–13 – *P. nanoclementis*; 14, 15 – *P. opportuna*. 1–11, 14, 15 – СЭМ. 1, 3–5, 9–11, 14, 15 – створка с наружной поверхности; 2, 6–8 – створка с внутренней поверхности; 12–13 – створка (ТЭМ). 1, 3, 6 – Таз; 2, 5 – Крошнозеро; 4 – Хурейхотарка; 7 – Глубокое; 8 – Нарва; 9–11 – Сормикэятарка; 12, 13 – Чебоксарское вдхр.; 14 – Лава; 15 – Ильчир-Гытгын. Масштаб: 1–3 – 10 мкм; 4–15 – 5 мкм.

Fig. III. 1, 2 – *Placoneis explanata*; 3 – *P. hambergii*; 5, 6 – *P. ignorata*; 7 – *Placoneis* cf. *interglacialis*; 8 – *P. lucinensis*; 9–13 – *P. nanoclementis*; 14, 15 – *P. opportuna*. 1–11, 14, 15 – SEM. 1, 3–5, 9–11, 14, 15 – external view of the valve; 2, 6–8 – internal view of the valve; 12–13 – valve (TEM). 1, 3, 6 – Taz; 2, 5 – Kroshnozero; 4 – Khureykhatarka; 7 – Glubokoe; 8 – Narva; 9–11 – Sormiketsyatarka; 12, 13 – Cheboksarskoe Reservoir.; 14 – Lava; 15 – Ilchir-Gytgyn. Scale bars: 1–3 – 10 μ m; 4–15 – 5 μ m.

Редкий вид, известны местонахождения из р. Хурейхотарка (Крайний Север Западной Сибири) и оз. Ватыт-Гытгын (Камчатка).

P. ignorata (Schimanski) Lange-Bert. (\equiv *Navicula ignorata* Schimanski, = *N. dicephala* f. *cuneata* M. Møller ex Foged, *N. elginensis* var. *cuneata* (M. Møller ex Foged) Lange-Bert.) (рис. III, 5, 6). Наши данные по длине и ширине створки, отличаются от литературных в большую сторону, а число штрихов в 10 мкм в меньшую, получены первые данные по числу ареол в 10 мкм (табл. 2).

Редкий вид, отмечен в водотоках и водоемах северной части Западной Сибири (оз. Пэбтавыто), северо-востока Западной Сибири (р. Таз), а также на северо-западе России (оз. Крошнозеро).

P. cf. interglacialis (Hust.) Cox (\equiv *Navicula interglacialis* Hust.) (рис. III, 7). Наши данные по количественным признакам совпадают с литературными только по длине створки. Наш таксон имеет большую ширину створки, меньшее число штрихов в 10 мкм и большее число ареол в 10 мкм (табл. 2).

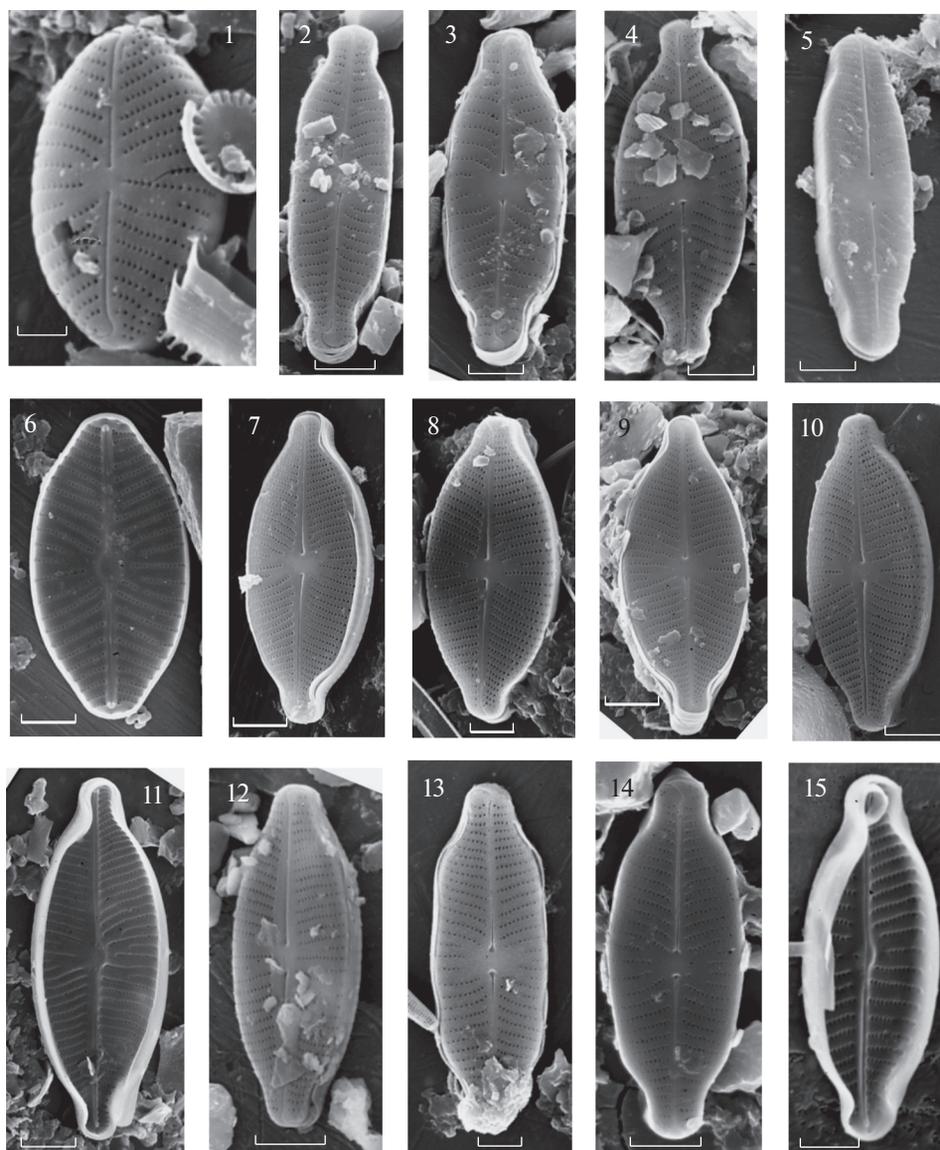


Рис. IV. 1 – *Placoneis opportuna*; 2, 3 – *P. paraelginensis*; 4 – *P. pseudanglica*; 5 – *P. rostratum*; 6 – *P. signata*; 7–11 – *P. symmetrica*; 12 – *P. undulata*; 13 – *Placoneis* sp. 1; 14 – *Placoneis* sp. 2; 15 – *Placoneis* sp. 3 (СЭМ). 1–5, 7–10, 12–14 – створка с наружной поверхности; 6, 11, 15 – створка с внутренней поверхности. 1 – Потат-Гытгын; 2, 9–11 – Ийюки; 3, 7, 8 – Таз; 4, 12, 15 – Нгарка-Пойловааяха; 5 – Сонкусярви; 6 – Волгоградское вдхр.; 13 – Нюдя-Адлюдрьепко; 14 – Назия. Масштаб: 1 – 2 мкм; 2–15 – 5 мкм.

Fig. IV. 1 – *Placoneis opportuna*; 2, 3 – *P. paraelginensis*; 4 – *P. pseudanglica*; 5 – *P. rostratum*; 6 – *P. signata*; 7–11 – *P. symmetrica*; 12 – *P. undulata*; 13 – *Placoneis* sp. 1; 14 – *Placoneis* sp. 2; 15 – *Placoneis* sp. 3 (SEM). 1–5, 7–10, 12–14 – external view of the valve; 6, 11, 15 – internal view of the valve. 1 – Potat-Gytgyn; 2, 9–11 – Ijoki; 3, 7, 8 – Taz; 4, 12, 15 – Ngarka-Poylovayakha; 5 – Sonkusjarvi; 6 – Volgogradskoe Reservoir.; 13 – Nuydya-Adlyudlyudrepko; 14 – Naziya. Scale bars: 1 – 2 μ m; 2–15 – 5 μ m.

Известно одно местонахождение в оз. Глубоком (северная часть Западной Сибири).

P. lucinensis Lange-Bert. (= *Navicula anglica* var. *signata* Hust., *N. pseudanglica* var. *signata* (Hust.) Lange-Bert.) (рис. III, 8). Наши данные по морфологии совпадают с литературными, получены первые данные по числу ареол в 10 мкм (табл. 2).

Новый для флоры России. Приводится для р. Нарвы и Нарвского водохранилища (Ленин-

градская область) как *Navicula* sp. 3 (Genkal, Trifonova, 2007).

P. opportuna (Hust.) Chudaev et Gololobova (\equiv *Navicula opportuna* Hust.) (рис. III, 14, 15; IV, 1). В нашем материале максимальные значения длины и ширины створки и числа ареол в 10 мкм превышают, а нижний предел числа штрихов в 10 мкм меньше литературных данных (табл. 2).

Редкий вид, зафиксирован в водных экосистемах северной части Западной Сибири (оз. Глубо-

кое), Северо-Запада России (р. Лава, Ладожское озеро, Невская губа), Дальнего Востока (озера Балан-Тамур, Ильчир-Гытгын, Ватыт-Гытгын). Для р. Лава и Ладожского озера приводится как *Navicula porifera* Hust. var. *porifera* (Genkal, Trifonova, 2009), оз. Ильчир-Гытгын – *Placoneis porifera* var. *porifera* (Genkal, Lepskaya, 2014), для Невской губы – *Navicula* sp. 5 (Trifonova, Genkal, 2010).

P. paraelginensis Lange-Bert. (рис. IV, 2, 3). Наши данные по морфологии совпадают с литературными, но выявлен более широкий диапазон изменчивости числа ареол в 10 мкм (табл. 2).

Редкий вид, известны находки в реках северо-востока Западной Сибири (р. Таз), Северо-Запада России (р. Ийоки), Восточной Сибири (оз. Орон).

P. pseudanglica (Lange-Bert.) Cox (≡*Navicula pseudanglica* Lange-Bert., =*N. anglophila* Lange-Bert.) (рис. IV, 4). Наши данные по морфологии совпадают с литературными (табл. 2).

Редкий вид, обнаружен в Ивановском вдхр., низовье Волги и в р. Нгарка-Пойловаяха (северная часть Западной Сибири). Этот вид приводится для р. Назия (Genkal, Trifonova, 2009, табл. XVIII, 5), однако повторная идентификация показала, что этот таксон относится к другому роду – *Cymbopleura amphicephala* (Naegeli) Krammer.

P. rostrata (A. Mayer) Cox (≡*Navicula dicephala* var. *rostrata* Mayer, *N. elginensis* var. *rostrata* (Mayer) Patrick) (рис. IV, 5). Наши данные по морфологии совпадают с литературными, получены первые данные по числу ареол в 10 мкм (табл. 2).

Редкий вид, известна одна находка на Северо-Западе России (оз. Сонкусарви).

P. signata (Hust.) A. Mayama (≡*Navicula gastrum* var. *signata* Hust., *N. gastrum* f. *signata* (Hust.) Cleve-Euler) (рис. IV, 6). Наши данные по морфологии совпадают с литературными (табл. 2).

Редкий вид, известна одна находка в Волгоградском вдхр.

P. symmetrica (Hust.) Lange-Bert. (≡*Navicula constans* var. *symmetrica* Hust., *Placoneis constans* var. *symmetrica* (Hust.) H. Kobayasi) (рис. IV, 7–11). Наши данные по морфологии совпадают с литературными, за исключением минимальных значений длины створки, и выявлен более широкий диапазон изменчивости числа ареол в 10 мкм (табл. 2).

Вид зафиксирован в водных экосистемах Западной Сибири (р. Монгоюрйебей, протока Нижняя Мессояха), северо-востока Западной Сибири (р. Таз, р. Худосей, р. Большая Хета), северо-запада России (Невская губа, р. Ийоки, р. Морье, оз. Сямозеро, оз. Крошнозеро, р. Лекса, р. Нюлча).

P. undulata (Oestrup) Lange-Bert. (≡*Navicula dicephala* var. *undulata* Oestrup) (рис. IV, 12). Наши

данные по морфологии совпадают с литературными, получены первые данные по числу ареол в 10 мкм (табл. 2).

Редкий вид, известна одна находка в р. Нгарка-Пойловаяха (северная часть Западной Сибири).

***Placoneis* sp. 1** (рис. IV, 13). Створки линейные со слегка волнистыми краями, 34–36.6 мкм дл., 11–12.7 мкм шир., штрихов 9–10 в 10 мкм, ареол 22–30 в 10 мкм.

Створку с такими очертаниями приводят Krammer, Lange-Bertalot (1986, Fig. 46: 8, 9) в качестве иллюстрации для *P. elginensis*, и мы придерживались такой трактовки этого вида при идентификации аналогичных форм (Genkal, 2018). Однако в последних систематических сводках среди иллюстраций *P. elginensis* подобные фотографии отсутствуют (Lange-Bertalot et al., 2017, Pl. 49, Figs. 23–26).

Placoneis sp. 1 обнаружен в реках Хурейхотарка и Нюдя-Адлюдрьепоко (Крайний Север Западной Сибири) и озере Судно (северо-запад России).

***Placoneis* sp. 2** (рис. IV, 14). Створка линейно-эллиптическая со слегка волнистыми краями, 23.6 мкм дл., 9.3 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм, ареол 35 в 10 мкм. Имеется один стигмоид. По форме створки и размерным признакам имеет сходство с *Navicula neglecta* Krasske (Lange-Bertalot et al., 1996, Fig. 5, Taf. 13, Fig. 6), но у последнего отсутствует стигмоид.

Placoneis sp. 2 приводится для р. Назия (Северо-Запад России) под названием *Navicula constans* (Genkal, Trifonova, 2009).

***Placoneis* sp. 3** (рис. IV, 15). Створка эллиптическая с головчатыми концами, длиной 18 мкм дл., 6 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, ареол 45 в 10 мкм. Имеется один стигмоид.

Placoneis sp. 3 зафиксирован в безымянном озере в верховьях р. Няваталоваяха (северная часть Западной Сибири). Ранее он был отнесен к *P. cf. pseudanglica* (Genkal, Yarushina, 2018).

Для многих исследованных видов выявлены отличия от литературных данных по отдельным количественным признакам или их комплексу (табл. 2), что может быть обусловлено как недостаточной изученностью, так и межпопуляционной изменчивостью, последнее наблюдается и у других представителей рода *Navicula* s.l. (Genkal, 2014; Genkal, Yarushina, 2017a, b, 2018, 2019, 2020; Genkal et al., 2019).

Вид *P. placentula* переведен в род *Placoneis* в 1908 г. (Heinzerling, 1908), но в более поздних публикациях он приводится как представитель рода *Navicula* (Zabelina et al., 1951; Patrick, Reimer, 1966; Krammer, Lange-Bertalot, 1986; Karayeva, Genkal, 1993; Genkal, Vekhov, 2007). В последующих си-

стематических сводках и отдельных работах фигурирует *Placoneis placentula* (Cox, 2003; Genkal, Trifonova, 2009; Genkal et al., 2015; Genkal, Yarushina, 2018). Этот вид ошибочно приводится для Ладожского озера (Genkal, Trifonova, 2009), поскольку этот представитель относится к другому роду – *Cymboplectra cuspidata* (Kütz.) Krammer. Для безымянного озера на острове Вайгач указан *Navicula exigua*, однако на самом деле эта водоросль относится к *Placoneis placentula*, а для другого водоема на этом острове под названием *Navicula placentula* проиллюстрирована створка, которая, возможно, принадлежит к роду *Lacustriella* (Genkal, Vekhov, 2007). В 2012 г. описан новый род *Paraplaconeis*, его представители отличаются от таковых рода *Placoneis* наличием двухрядных штрихов, и в первый перевели *P. placentula* и *P. subplacentula* (Kulikovskiy et al., 2012). Для р. Шигеренджа ошибочно приводится *P. subplacentula* (Genkal et al., 2015), переопределение этого вида показало, что этот вид относится к роду *Lacustriella* – *L. lacustris* (Greg.) Lange-Bert. et Kulikovskiy.

Для некоторых выше указанных видов рода *Navicula*, которые приводятся в определителе Забелиной (Zabelina et al., 1951), указаны внутривидовые таксоны в ранге разновидностей или форм. Для *Navicula amphibola* приводится три разновидности: var. *orientalis* (I. Kiss) Zabelina, var. *baicalensis* Skv., var. *gracilis* Skv., и две последние известны только из оз. Байкал (Zabelina et al., 1951), но в недавно вышедшей монографии по Байкалу в составе родов *Placoneis* и *Paraplaconeis* они отсутствуют (Kulikovskiy et al., 2012). *Navicula amphibola* var. *orientalis* приводится для р. Волги (Genkal, 1992), переопределение этой формы позволило отнести ее к *Sellaphora mutata* (Krasske) Lange-Bert. Точное систематическое положение указанных выше разновидностей на сегодняшний день неясно, и в международной базе по водорослям они приводятся как указанные выше представители рода *Navicula* (Guiry, Guiry, 2020).

Для *N. anglica* указано 3 разновидности: var. *minuta* Cleve, var. *subcruciata* Grunow, var. *subsalsa* (Grunow) Cleve (Zabelina et al., 1951). Две последние переведены в род *Hippodonta* как *H. lesmonensis* (Hust.) Lange-Bert., Metzeltin et Witkowski и *H. subsalsa* (Grunow) Pomazkina et Radionova. Систематическое положение *Navicula exigua* var. *elliptica* Hust. осталось пока без изменений (Guiry, Guiry, 2020).

Для *N. gastrum* приводится 3 разновидности (var. *baicalensis* Skv., var. *hankensis* Skv. и var. *limnetica* Skv.) (Zabelina et al., 1951), систематическое положение которых на сегодняшний день остается без изменений (Guiry, Guiry, 2020).

Наибольшее внутривидовое разнообразие наблюдается у *N. placentula*: f. *jenisseyensis* (Grunow)

F. Meister, f. *latiuscula* (Grunow) Meister, f. *lanceolata* Grunow, f. *minuta* Boye P., f. *rostrata* A. Mayer (Zabelina et al., 1951). Большая часть из них переведена в род *Placoneis*, соответственно, как *P. gastrum* var. *jenisseyensis* (Grunow) Mereschowsky, *P. latiuscula* (Grunow) Kulikovskiy et Genkal, *P. placentula* var. *lanceolata* (Grunow) Aboal, *P. placentula* var. *rostrata* (A. Mayer) N.A. Andresen, Stoermer et R.G. Kreis, Jr. Единственную разновидность *Navicula subplacentula* var. *baikalensis* Skv. перевели в другой род – *Paraplaconeis baikalensis* (Skv.) Kulikovskiy, Metzeltin et Lange-Bert (Kulikovskiy et al., 2012).

Всего на сегодняшний день согласно нашим исследованиям и литературным данным для водоемов и водотоков России зафиксировано 30 таксонов: *P. abiskoensis*, *P. amphibola*, *P. anglica* (Ralfs) Cox, *P. clementioides*, *P. clementispronina*, *P. clementis*, *P. constans*, *P. elginensis*, *P. exigua*, *P. explanata*, *P. gastrum* var. *gastrum*, *P. gastrum* var. *jenisseyensis*, *P. hambergii*, *P. ignorata*, *P. cf. interglacialis*, *P. latiuscula*, *P. lucinensis*, *P. opportuna*, *P. paraelginensis*, *P. placentula* var. *lanceolata*, *P. placentula* var. *rostrata*, *P. porifera*, *P. pseudanglica*, *P. rostrata*, *P. signata*, *P. symmetrica*, *P. undulata*, *Placoneis* sp. 1, *Placoneis* sp. 2, *Placoneis* sp. 3.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью сканирующей электронной микроскопии изучен обширный материал по роду *Placoneis* из водоемов и водотоков России. Исследованы качественные (форма створки и ее центрального поля, шов, расположение штрихов, наличие стигматидов) и количественные (длина и ширина створки, число штрихов и ареол в 10 мкм) у 21 представителя рода. Получены новые сведения по морфологии некоторых таксонов рода *Placoneis*, в том числе первые данные по числу ареол в 10 мкм штриха у *P. hambergii*, *P. ignorata*, *P. rostrata*, *P. undulata*. У многих представителей рода выявлены более широкие диапазоны изменчивости количественных признаков по сравнению с литературными данными, что может быть обусловлено их слабой изученностью и межпопуляционной изменчивостью. Уточнено систематическое положение ряда представителей, в том числе, недавно описанного вида *P. nanoclementis*, и ареалы исследованных видов. Выявлены новые виды для флоры России – *P. clementispronina* и *P. lucinensis*. Значительное число представителей рода относятся к редким видам, а наиболее широкое распространение в водоемах и водотоках России имеют *P. clementispronina* и *P. symmetrica*. Уточнен список представителей рода *Placoneis* для России, который на сегодняшний день составляет 30 таксонов видового и внутривидового ранга.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА-А18-118012690095-4) и “Динамика биоразнообразия и биоресурсов водных экосистем Нижней Оби и Ямала под воздействием естественных и антропогенных факторов в арктических условиях” (№ проекта: 18-9-4-24) (Комплексная программа УрО РАН).

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.
- Cox E.J. 1987. *Placoneis* Mereschkowsky: The re-evaluation of a diatom genus originally characterized by its chloroplast type. — *Diatom Research*. 2 (2): 145–157. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1987.9704994>
- Cox E.J. 2003. *Placoneis* Mereschkowsky (Bacillariophyta) revisited: resolution of several typification and nomenclatural problems, including the generitype. — *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 53–83. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00115.x>
- [Genkal] Генкал С.И. 1992. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб. 128 с.
- [Genkal] Генкал С.И. 2014. К вопросу о морфологической изменчивости некоторых широко распространенных и редких видов рода *Navicula* (Bacillariophyta). — *Новости сист. низш. раст.* 38: 38–49. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.38>
- [Genkal et al.] Генкал С.И., Бондаренко Н.А., Шур 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 S.I., Gabyshev V.A. 2018. New records of centric diatoms from Yakutia (Bolshoe Toko Lake): SEM morphology, ecology and distribution. — *Новости сист. низш. раст.* 52 (2): 245–252. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.245>
- Genkal S.I., Kapustin D.A., Stenina A.S., Sterlyagova I.N., Shabalina Yu.N. 2019. Morphological variability of some Bacillariophyta species of the genus *Kobayasiella* Lange-Bertalot (Raphales, Naviculaceae). — *Int. J. Algae*. 21 (4): 311–320. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i4.20>
- [Genkal, Lepskaya] Генкал С.И., Лепская Е.В. 2014. Флора диатомовых водорослей лососевых озер Карагаского нагорья Камчатки. — *Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана*. 35: 5–21.
- Genkal S.I., Schur L.A., Yarushina M.I. 2010. Diatom of some water bodies in Northeastern West Siberia, Communication 1. Centrophyceae. — *Contemporary problems of ecology*. 3: 386–394. <https://doi.org/10.1134/S1995425510040041>
- Genkal S.I., Schur L.A., Yarushina M.A. 2012. Diatom algae from some water bodies of Northeastern West Siberia: communication 2. Pennatophyceae. — *Contemporary Problems of Ecology*. 5 (3): 263–274. <https://doi.org/10.1134/S1995425512030055>
- [Genkal, Trifonova] Генкал С.И., Трифонова И.С. 2007. Материалы к флоре Bacillariophyta реки Нарвы и Нарвского водохранилища. 2. Pennatophyceae. — *Бот. журн.* 92 (11): 1652–1656.
- [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. 2017 а. *Sellaphora vekhovii* и *S. elorantana* (Bacillariophyta): морфология, таксономия, распространение в России. — *Новости сист. низш. раст.* 51: 23–36. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.23>
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2017 b. Taxonomy, morphology and distribution of a rare species *Navicula schmassmannii* Hust. (Bacillariophyta). — *Int. J. Algae*. 19 (3): 241–248. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i3.40>
- [Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2018. Диатомовые водоросли слабоизученных водных экосистем Крайнего Севера Западной Сибири. М. 212 с.
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018. Species of the genus *Geissleria* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. — *Inland Water Biology*. 11 (4): 387–395. <https://doi.org/10.1134/S1995082918040077>
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2019. Species of the genus *Hippodonta* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. — *Int. J. Algae*. 21 (3): 199–216. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.10>
- [Genkal, Yarushina] Генкал С.И., Ярушина М.И. 2020. Виды рода *Genkalia* (Bacillariophyta) в России: морфология, таксономия, распространение. — *Бот. журн.* 105 (1): 3–14. <https://doi.org/10.31857/S0006813620010081>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. AlgaeBase. [online]. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org> (searched on 08 February 2020).
- Heinzerling O. 1908. Der Bau der Diatomeenzelle mit besonderer Berücksichtigung der ergastischen Gebilde und der Beziehung des Baues zur Systematic. — *Bibliotheca Botanica*. 15 (69): 88, 3 pl.
- Karayeva N.I., Genkal S.I. 1993. The diatoms of the genus *Navicula* Bory (Bacillariophyta) in the Volga River. — *Limnologica*. 23 (4): 309–321.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. — *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart; New York. 876 s.

- Kulikovskiy M.S., Lange-Bertalot H., Metzeltin D., Witkowski A. 2012. Lake Baikal: Hotspot of Endemic Diatoms I. — *Iconographia Diatomologica*. 23: 1–861.
- [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., Külbst K., Lauser T., Nörpel-Schempp M., Willmann M. 1996. Diatom taxa introduced by Georg Krasske. Documentation and Revision. — *Iconographia Diatomologica*. 3: 6–358. <https://doi.org/10.1127/1438-9134/2014/021>
- Lange-Bertalot H., Wojtal A.Z. 2014. Diversity in species complexes of *Placoneis clementis* (Grunow) Cox and *Paraplaconeis placentula* (Efhrenberg) Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Metzeltin. — *Nova Hedwigia*. 143: 403–420.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. *Schmittens-Oberreifenberg*. 942 p.
- Mereschkowsky C. 1903. Über *Placoneis*, ein neues Diatomeen-Genus. — *Beih. Bot. Centralblatt*. 15: 1–30.
- 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.
- [Trifonova, Genkal] Трифонова И.С., Генкал С.И. 2010. Дополнение к флоре пеннатных диатомовых (Репнаторфусеае) Невской губы Финского залива. — *Бот. журн.* 95 (5): 682–688.
- [Zabelina et al.] Забелина М.М., Киселев И.А., Прошина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. 1951. Диатомовые водоросли. М. 619 с.

SPECIES OF THE GENUS *PLACONEIS* (BACILLARIOPHYTA) IN RUSSIA: MORPHOLOGY, TAXONOMY, DISTRIBUTION

S. I. Genkal^{a,#} and M. I. Yarushina^{b,##}

^a Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzskiy Distr., Yaroslavl Region, 152742, Russia

^b Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
8th Marta Str., 202, Yekaterinburg, 620144, Russia

[#]e-mail: genkal@ibiw.ru

^{##}e-mail: nvl@ecology.uran.ru

This scanning electron microscopy study of materials from waterbodies and watercourses in Russia (European part, Western and Eastern Siberia) provides data on the morphology of 21 representatives of the genus *Placoneis*, including three unidentified species. Ranges of variability of main quantitative diagnostic characteristics (valve length and width, number of striae and areolae in 10 µm) are evaluated in some taxa (*P. hambergii*, *P. ignorata*, *P. rostratum*, *P. undulata*) and the first data on such an important ultrastructural feature as the number of areolae in 10 µm are obtained. We also have specified taxonomic position of some representatives of the genus, including the recently described species *P. nanoclementis*, and ranges of the species under study. A new species to the flora of Russia, *P. clementispronina*, was recorded. The list of representatives of the genus *Placoneis* in Russia is refined and at present comprises 30 taxa of specific and intraspecific ranks.

Key words: waterbodies and watercourses of Russia, Bacillariophyta, *Placoneis*, electron microscopy, morphology, taxonomy, distribution, new records

ACKNOWLEDGMENTS

The work was performed as part of the state assignment “Dynamics of biodiversity and bioresources of aquatic ecosystems of the Lower Ob and Yamal under the influence of natural and anthropogenic factors in the Arctic conditions” (No. AAAA-A18-118021590103-9) (Comprehensive Program of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences) and “Systematics, Diversity and phylogeny of autotrophic aquatic organisms in Russia and other regions of the world” (No. AAAA-A18-118012690095-4).

REFERENCES

- Balonov I.M. 1975. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. — In: *Methods for the study of biocenoses*. 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 Oblast)]. Moscow. 447 p. (In Russ.).
- Cox E.J. 1987. *Placoneis* Mereschkowsky: The re-evaluation of a diatom genus originally characterized by its chloroplast type. — *Diatom Research*. 2 (2): 145–157. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1987.9704994>
- Cox E.J. 2003. *Placoneis* Mereschkowsky (Bacillariophyta) revisited resolution of several typification and nomenclatural problems, including the generitype. — *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 53–83. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.00115.x>
- 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. 2014. On morphological variability of some widespread and rare species of the genus *Navicula*

- (Bacillariophyta). — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 38: 38–49 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2014.48.38>
- Genkal S.I., Bondarenko N.A., Shchur L.A. 2011. Diatom algae in waterbodies and watercourses of Karelia. 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., Gabyshev V.A. 2018. New records of centric diatoms from Yakutia (Bolshoe Toko Lake): SEM morphology, ecology and distribution. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 52 (2): 245–252.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.245>
- Genkal S.I., Kapustin D.A., Stenina A.S., Sterlyagova I.N., Shabalina Yu.N. 2019. Morphological variability of some Bacillariophyta species of the genus *Kobayasiella* Lange-Bertalot (Raphales, Naviculaceae). — *Int. J. Algae.* 21 (4): 311–320.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i4.20>
- Genkal S.I., Lepskaya E.V. 2014. The diatom flora of Salmon Lakes of Koryak Highlands, Kamchatka. — The study of aquatic biological resources of Kamchatka and Northwest Pacific Ocean 35: 31–47 (In Russ.).
- Genkal S.I., Schur L.A., Yarushina M.I. 2010. Diatom of some water bodies in Northeastern West Siberia, Communication 1. Centrophyceae. — *Contemporary problems of ecology.* 3: 386–394.
<https://doi.org/10.1134/S1995425510040041>
- Genkal S.I., Schur L.A., Yarushina M.A. 2012. Diatom algae from some water bodies of Northeastern West Siberia: communication 2. Pennatophyceae. — *Contemporary Problems of Ecology.* 5 (3): 263–274.
<https://doi.org/10.1134/S1995425512030055>
- Genkal S.I., Trifonova I.S. 2007. Materials on the flora of Bacillariophyta in the Narva River and the Narva Reservoir (North-Western Russia). 2. Pennatophyceae. — *Botanicheskii zhurnal.* 92 (11): 1652–1656 (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 vo doemov Russkoy Arktiki: arhipelag Novaya Zemlya i ostrov Vaygach [Diatom algae of water bodies in the Russian Arctic: Novaya Zemlya Archipelago and Vaygach island]. Moscow. 64 p. (In Russ.).
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2017. *Sellaphora vekhovii* and *S. elorantana* (Bacillariophyta): taxonomy, morphology, distribution in Russia. — *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 51: 23–36 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.23>
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2017. Taxonomy, morphology and distribution of a rare species *Navicula schmassmannii* Hust. (Bacillariophyta). — *Int. J. Algae.* 19 (3): 241–248.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i3.40>
- 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.).
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2018. Species of the genus *Geissleria* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. — *Inland Water Biology.* 11 (4): 387–395.
<https://doi.org/10.1134/S1995082918040077>
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2019. Species of the genus *Hippodonta* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy and distribution. — *Int. J. Algae.* 21 (3): 199–216.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v21.i3.10>
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2020. Species of the genus *Genkalia* (Bacillariophyta) in Russia: morphology, taxonomy, distribution. — *Botanicheskii zhurnal.* 105 (1): 3–14 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813620010081>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2020. AlgaeBase. [online]. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org/>; searched on 08 February 2020.
- Heinzerling O. 1908. Der Bau der Diatomeenzelle mit besonderer Berücksichtigung der ergastischen Gebilde und der Beziehung des Baues zur Systematic. — *Bibliotheca Botanica.* 15 (69): 88, 3 pl.
- Karayeva N.I., Genkal S.I. 1993. The diatoms of the genus *Navicula* Bory (Bacillariophyta) in the Volga River. — *Limnologica.* 23 (4): 309–321.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. — *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* Stuttgart; New York. 876 s.
- Kulikovskiy M.S., Lange-Bertalot H., Metzeltin D., Witkowski A. 2012. Lake Baikal: Hotspot of Endemic Diatoms I. — *Iconographia Diatomologica.* 23: 1–861.
- Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. *Opredelitel diatomovykh vodorosley Rossii* [Identification book of Diatoms from Russia]. Yaroslavl. 804 c. (In Russ.).
- Lange-Bertalot H., Külbst K., Lauser T., Nörpel-Schempp M., Willmann M. 1996. Diatom taxa introduced by Georg Krasske. Documentation and Revision. — *Iconographia Diatomologica.* 3: 6–358.
- Lange-Bertalot H., Wojtal A.Z. 2014. Diversity in species complexes of *Placoneis clementis* (Grunow) Cox and *Paraplaconeis placentula* (Ehrenberg) Kulikovskiy, Lange-Bertalot et Metzeltin. — *Nova Hedwigia.* 143: 403–420. <https://doi.org/10.1127/1438-9134/2014/021>
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmittens-Oberreifenberg. 942 p.
- Mereschkowsky C. 1903. Über *Placoneis*, ein neues Diatomeen-Genus. — *Beih. Bot. Centralblatt.* 15: 1–30.
- 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.
- Trifonova I.S., Genkal S.I. 2010. Additions to the flora of diatoms (Pennatophyceae) of the Neva Bay (the gulf of Finland). — *Botanicheskii zhurnal.* 95 (5): 682–688. (In Russ.).
- Zabelina M.M., Kiselev I.A., Proshkina-Lavrenko A.I., Sheshukova V.S. 1951. *Diatomovye vodorosli* [Diatoms]. Moscow. 619 p. (In Russ.).

AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA (ASTERACEAE) В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ, НАТУРАЛИЗАЦИЯ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

© 2022 г. Н. Н. Панасенко

Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского
ул. Бежицкая, 14, Брянск, 241036, Россия

e-mail: panasenkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.10.2021 г.

После доработки 08.11.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Обсуждаются особенности распространения *Ambrosia artemisiifolia* в Брянской области в последние десятилетия. С момента первой находки в 1971 г. вид существенно усилил свои позиции в растительном покрове области. Большинство находок зарегистрировано в 2019–2021 гг. Рассматриваются основные пути заноса и фитоценотическая приуроченность чужеродного вида успешно натурализовавшегося на территории Брянской области. Вид внедрился не только в антропогенные местообитания, но и освоил некоторые естественные местообитания в пойме р. Десна.

Ключевые слова: *Ambrosia artemisiifolia*, сеточное картографирование, Брянская область, натурализация, фитоценотическая приуроченность

DOI: 10.31857/S0006813622020089

Амброзия полыннолистная (*Ambrosia artemisiifolia* L.) – вид открытых местообитаний Центральной и Северной Америки, где встречается вдоль берегов рек и на лугах (САВИ..., 2021). Вид успешно натурализовался на всех континентах, сформировав обширный вторичный ареал (САВИ..., 2021). В Европе входит в число 100 наиболее агрессивных чужеродных видов (DAISIE, 2009). На Украине *A. artemisiifolia* – активный инвазионный вид (Protopopova, Shevera, 2019), занесен в Черную книгу Белоруссии, где наиболее многочисленные популяции зарегистрированы на территории Гомельской области (Чернауа..., 2020), граничащей с Брянской областью. Также включен в Черные книги флоры Средней России (Vinogradova et al., 2010) и Сибири (Чернауа..., 2016). Входит в Перечень карантинных видов РФ и в ТОП-100 наиболее агрессивных инвазионных видов России (Samye..., 2018).

Успешность инвазии *A. artemisiifolia* связана с широким экологическим диапазоном, высокой семенной продуктивностью, формированием банка семян, относительной устойчивостью к гербицидам, аллелопатическим эффектом, отсутствием естественных врагов во вторичном ареале, высокой генетической изменчивостью и быстрыми темпами микроэволюции (Chun et al., 2005; Hodgins, Rieseberg, 2011; Martin et al., 2016; Milakov, Karrer, 2016; Skálová et al., 2017).

Во вторичном ареале основной способ заноса на дальние расстояния связан с деятельностью человека. Транспортные коридоры (шоссе и железные дороги) облегчают рассеивание семян воздушными потоками при кошении придорожного травостоя (Vinogradova et al., 2010; Essl et al., 2015; Mang et al., 2018).

A. artemisiifolia – теплолюбивое растение короткого дня, поэтому в Центральной Европе низкая средняя температура летних месяцев является важным климатическим фактором, ограничивающим распространение вида (Essl et al., 2015). Поздние весенние заморозки приводят к гибели проростков, а первые осенние заморозки заканчивают вегетацию (Ziska et al., 2011). Основные экологические факторы, лимитирующие распространение *A. artemisiifolia*, – недостаточная теплообеспеченность периода созревания семян и влагообеспеченность вегетационного периода (Afonin et al., 2019). Математические модели, учитывающие изменение климата, предполагают расширение ареала вида к середине XXI века в Европе до северной части Южной Скандинавии и Британских островов (Chapman et al., 2014; Namaoui-Laguel et al., 2015; Rasmussen et al., 2017).

Европейская часть России до 48–50° с.ш. считается зоной повсеместной натурализации и встречаемости *A. artemisiifolia*; примерно от 50 до 52° с.ш. располагается зона температурного пес-

симума, в которой вид встречается и натурализуется не повсеместно (Afonin et al., 2019). Южная часть Брянской области (52°–52°40' с.ш.) – территория интразональной встречаемости *A. artemisiifolia* с экстремальными для растения условиями теплообеспеченности, а северная часть области (52°40'–54° с.ш.) экологически непригодна для натурализации этого вида (Afonin et al., 2019). Потепление климата способствует раннему развитию особей, повышению эффективности позднего плодоношения вида и способствует адаптации вида на северном пределе распространения (Abramova, 2018; Gusev, 2019). В этой связи актуальным является детальное изучение распространения *A. artemisiifolia* для оценки возможности дальнейшей экспансии этого чужеродного вида.

Цель статьи – отразить особенности распространения и фитоценотической приуроченности *A. artemisiifolia* в Брянской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ распространения *Ambrosia artemisiifolia* выполнен на основе данных флористико-геоботанических исследований в Брянской области, проведенных автором в 1998–2021 гг., изучения гербарных сборов (BRSU, MW) и литературных источников, посвященных флоре и растительности региона.

Трек флористических маршрутов и координаты обнаруженных растений фиксировались с помощью GPS приемника Garmin GPSmap 62s и цифрового фотоаппарата RICOH WG-6 с GPS-модулем. Для подготовки карты распространения использована программа SAS.Планета 160707.9476 Stable.

Для оценки распространения *A. artemisiifolia* использовано картографирование на сеточной основе. Подобный подход позволяет получить объективную информацию о динамике расселения вида (Seregin, 2010, 2015). Территория Брянской области разбита на 378 ячеек в соответствии с градусной сеткой, базовая ячейка с размерами 5' по широте и 10' по долготе (используемая система координат – WGS-84), площадь ячейки около 104 км². Пограничные участки площадью менее 10 км² не выделялись в отдельные ячейки и не посещались. В 240 ячейках пешком выполнено 332 флористических маршрута протяженностью 5–15 км. 2–5 августа 2021 г. флористические наблюдения проводились на автомобиле по основным транспортным магистралям Брянской области: трасса Брянск–Смоленск (Р-120), Брянск–Гомель (А-240), Брянск–Орел (Р-120), Брянск–Курск (М-3) и второстепенным трассам: Новозыбков–Климово, Климово–Стародуб–Погар, Белая Березка–Трубчевск–Выгоничи. Карта-

схема распространения *A. artemisiifolia* подготовлена с помощью программы MapInfo 12.5.

Фитоценотическая приуроченность *A. artemisiifolia* выявлена на основе разработанной флористической классификации антропогенной растительности (Bulokhov et al., 2020) и собственных геоботанических исследований автора. Классификация проведена методом Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Westhoff, Maarel, 1978). Для разработки классификации использовано 27 полных геоботанических описаний сообществ с участием *A. artemisiifolia* на пробных площадках площадью 10–100 м².

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НАТУРАЛИЗАЦИЯ *AMBROSIA* *ARTEMISIIFOLIA* В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

Первый гербарный сбор *A. artemisiifolia* сделан анонимом, видимо студентом, 07.06.1971 г. в Новозыбковском р-не, без точных указаний местоположения и местообитания (BRSU VP 0011220). П.З. Босек (Bosek, 1986) регистрировал вид в 1982 г. на территории Брянской области по ж.д. в г. Карачев, г. Почеп, г. Унеча, пгт. Выгоничи и на газонах в Советском р-не г. Брянск. Б.С. Харитонцев (Kharitoncev, 1986) отмечал *A. artemisiifolia* по пескам в п. Хинель (Севский р-н). Но после 1980-х годов находки вида на территории региона не регистрировались, и он даже не попал в сводку по флоре региона (Bulokhov, Velichkin, 1998). Таким образом, до 2000-х гг. *A. artemisiifolia* была отмечена в 6 ячейках. Единичные находки отдельных растений были сделаны в период с 2000 по 2012 гг. (г. Брянск, по ж.д. у станции Брянск-Льговский, 22.08.2001, Панасенко Н.Н., BRSU VP 0010519; пгт. Климово, у гаражей, 30.07.2003, Булохов А.Д., BRSU VP 0010513). Но уже начиная с 2012 г. находки амброзии в регионе становятся регулярными (Панасенко, Пригаров, 2017; BRSU). Интересные наблюдения в 2013 г. были выполнены в пгт. Белая Березка (Трубчевский р-н), где одиночные растения и небольшие группировки нередко отмечались по нарушенным местообитаниям. Единично были зарегистрированы сообщества асс. *Ambrosietum artemisiifoliae* Vițălariu 1973, а единичные растения *A. artemisiifolia* были отмечены в сообществе асс. *Agrostio stoloniferae*-*Xanthietum albini* (Panasenko et al. 2015) corr. Bulokhov 2017 в пойме р. Десна по берегу старицы (Panasenko et al., 2015; Bulokhov et al., 2020). На основании флористических исследований в 2000–2013 гг. вид был отмечен в 8 ячейках, включен в “Черный список” флоры Брянской области как потенциально инвазионный вид, эфемерофит, способный к возобновлению в местах заноса (Panasenko, 2014). Самоподдерживающиеся популяции на территории региона были отмечены только в 1 ячейке – в пгт. Белая Березка.

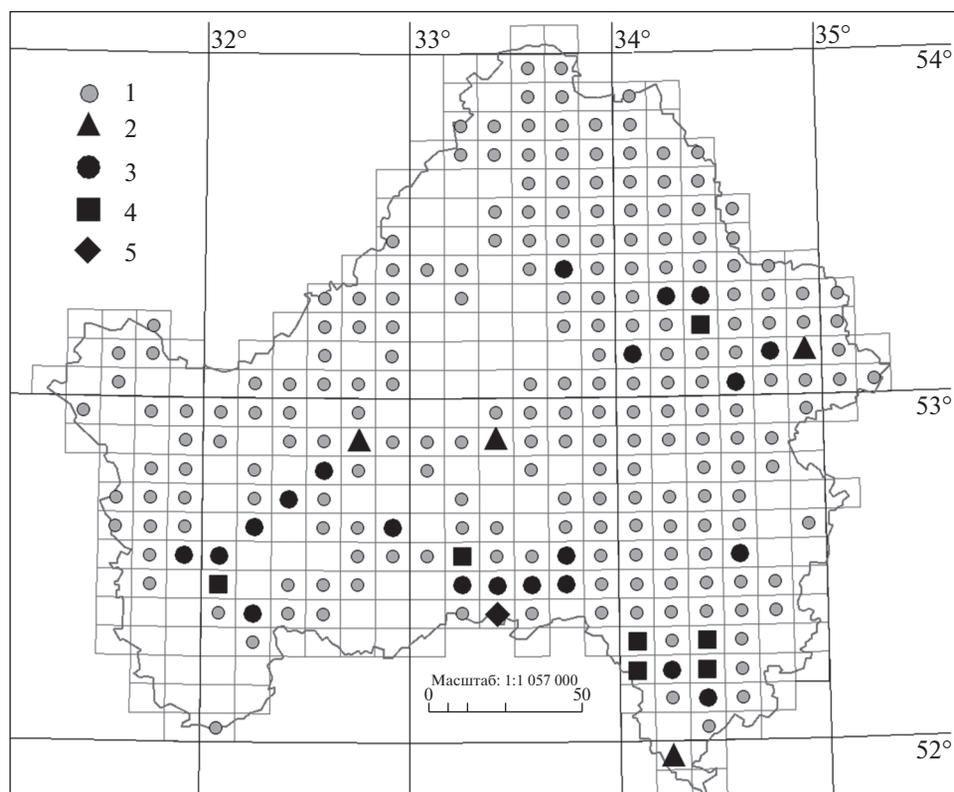


Рис. 1. Карта-схема распространения *Ambrosia artemisiifolia* в Брянской области: 1 – ячейки, в которых *A. artemisiifolia* не обнаружена; 2 – ячейки, в которых *A. artemisiifolia* была отмечена в 1980-х годах и больше не регистрировалась; 3 – ячейки, в которых находки *A. artemisiifolia* единичны и представлены одиночными растениями или небольшими группировками; 4 – ячейки, в которых *A. artemisiifolia* формирует сообщества в антропогенных местообитаниях на площади 10–100 м² и более; 5 – ячейки, в которых *A. artemisiifolia* встречается часто, доминирует в антропогенных и естественных местообитаниях. В пустых ячейках флористические исследования не выполнялись.

Fig. 1. The map of distribution of *Ambrosia artemisiifolia* in the Bryansk Region: 1 – cells where *A. artemisiifolia* was not found; 2 – cells where *A. artemisiifolia* was recorded in the 1980s and was not recorded later; 3 – cells with rare records of *A. artemisiifolia* represented by single plants or small groups; 4 – cells with *A. artemisiifolia* communities in anthropogenic habitats on an area of 10–100 m² and more; 5 – cells with *A. artemisiifolia* occurring frequently, dominating in anthropogenic and natural habitats. Empty cells – floristic studies were not performed.

За период с 2015 по 2021 гг. были выявлены новые местонахождения вида на территории Брянской области, причем большинство находок относятся к 2019–2021 гг. (местонахождения отмечены в 25 ячейках). Пик находок пришелся на 2021 г. – 16 новых ячеек (все находки сделаны у шоссе или внутригородских дорог), что мы связываем не только со специальными поисками *A. artemisiifolia* на автомобильных трассах, но и с усилением экспансии вида. Например, в 2019 г. севернее г. Севск амброзия нами не отмечалась, но уже в августе 2021 г. на трассе М-3 периодически встречались пятна и полосы самоподдерживающихся придорожных ценопопуляций. В г. Брянск в 2019–2021 гг. зафиксировано 19 находок *A. artemisiifolia* (iNaturalist, 2021; наблюдения автора), при этом в 3 местонахождениях устойчивые ценопопуляции существуют уже 3 года.

В настоящее время вид зарегистрирован в 33 ячейках (рис. 1) из 240 исследованных, что составляет 13.75%. В 4 ячейках, где вид был отмечен в 1980-х гг., повторно его обнаружить не удалось.

В 21 ячейке местонахождения вида представлены единичными растениями, небольшими группировками вдоль дорог, где проективное покрытие не превышает 5–10%. В 7 ячейках *A. artemisiifolia* формирует устойчивые сообщества с проективным покрытием вида от 50 до 100% по нарушенным местообитаниям (обочины шоссе, насыпи ж.д., отстойники). В 1 ячейке (пгт. Белая Березка и окрестности) за 8 лет с момента первого обнаружения амброзия распространилась по всему поселку, освоила антропогенные местообитания (обочины дорог, свалки, пустыри, придомовые территории), формирует монодоминантные сообщества, а также внедря-

ется в нарушенные и малонарушенные пойменные сообщества.

МЕСТООБИТАНИЯ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

На территории региона исследования *A. artemisiifolia* встречается по обочинам шоссе и грунтовых автомобильных дорог, насыпям и полотну железных дорог, на пустырях, свалках, отстойниках, в палисадниках. Принимает участие в формировании пионерных сообществ, является эксплерентом и рудералом.

В Брянской области *A. artemisiifolia* в антропогенных местообитаниях формирует сообщества *Ambrosietum artemisiifoliae*, единично отмечается в сообществах ассоциаций *Tanacetum vulgare-Artemisietum vulgare* Sissingh 1950 (Bulokhov et al., 2020), *Polygonetum arenastri* Gams 1927 corr. Láníková in Chytrý 2009. В пойме р. Десна у пгт. Белая Березка *A. artemisiifolia* встречается по песчаным отмелям и разбитым пескам в сообществах *Agrostio stoloniferae-Xanthietum albini* (проективное покрытие до 25%) и нарушенным местообитаниям, занятым сообществами асс. *Bidentetum frondosae* Bulokhov et al. 2020 (проективное покрытие 25–50%); внедряется в сообщества асс. *Agrostio stoloniferae-Beckmannietum eruciformis* Rapaics ex Soó 1930 (проективное покрытие до 25%) на затопляемых и вытаптываемых местообитаниях, отмечалась (проективное покрытие до 10%) на песчаных гривах в сообществах асс. *Agrostio capillaris-Poetum angustifoliae* (Bulokhov et al. 2020). Важно заметить, что в 2013 г. амброзия в пойме р. Десна единично была обнаружена только в сообществах *Agrostio stoloniferae-Xanthietum albini* (Panasenko et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С момента первой находки *Ambrosia artemisiifolia* в Брянской области прошло 50 лет. Большинство находок в 1980-е годы были связаны с заносом по железным дорогам. За последние 20 лет, несмотря на тщательные поиски на всех крупных ж.-д. станциях Брянской области, амброзия была обнаружена только в г. Брянск, где кроме единичных растений, отмечающихся с начала 2000-х, в 2019 г. зарегистрирована также устойчивая ценопопуляция по откосам и кюветам ж.-д. у ст. Брянск-Льговский. Большинство же находок за последнее десятилетие связаны с крупными автомагистралями. Исходя из особенностей современного распространения *A. artemisiifolia*, можно сделать следующие предположения о двух наиболее вероятных направлениях заноса:

1) западное направление – занос из Белоруссии (Гомельская область): многочисленные на-

ходки по шоссе Гомель Брянск (А-240), особенно между гг. Новозыбков и Унеча;

2) южное направление – занос из Украины (Черниговская и Сумская области):

многочисленные находки по шоссе Зерново-Суземка, Севск-Брянск (Киевская трасса М3), пгт. Белая Березка.

Происхождение растений, обнаруженных на второстепенных шоссе у городов Климово, Стародуб, Погар, может быть связано как с западным, так и с южным векторами заноса.

Весьма интересна находка 2.08.2021 группировки *A. artemisiifolia* по обочине шоссе Р-120 северо-западнее г. Брянск у д. Леденево (Жуковский р-н). Ранее севернее г. Брянск находки *A. artemisiifolia* не отмечались, поэтому данное местонахождение свидетельствует о возможной экспансии вида на север региона.

За последние 10 лет из типичного эфемерофита вид стал эпекофитом. По-видимому, следует ожидать дальнейшей экспансии *A. artemisiifolia* в юго-западных и южных районах Брянской области, а также увеличение участия амброзии в сообществах на антропогенных местообитаниях региона. Существенное усиление фитоценотической роли *A. artemisiifolia* произошло в растительном покрове пгт. Белая Березка за последние 8 лет. Внедрение этого чужеродного вида в сообщества пойменных местообитаний свидетельствует о расширении фитоценотической амплитуды *A. artemisiifolia* в регионе – чужеродным видом кроме географического и экологического барьеров преодолен еще и фитоценотический барьер.

Потепление климата и способность *A. artemisiifolia* формировать на территории Брянской области самоподдерживающиеся ценопопуляции позволяют предположить увеличение численности вида, при котором в течение ближайших 10–15 лет амброзия может стать постоянным компонентом антропогенных местообитаний Брянской области и освоить растительные сообщества естественных открытых и нарушенных местообитаний речных долин, успешно конкурируя как с аборигенными растениями, так и с инвазионными видами (например, с *Bidens frondosa* L., *Xanthium albinum* (Widd.) Scholz & Sukopp).

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю благодарность А.Н. Афонину и Ю.С. Ли за совместную экспедицию по изучению распространения *A. artemisiifolia* в Брянской области в 2021 г.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 19-05-00610.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abramova L.M. 2018. Distribution of Invasive Species of *Ambrosia* L. Genus in the South Urals (Republic of Bashkortostan). — Russian Journal of Biological Invasions. 9 (1): 5–12.
https://doi.org/10.1134/S2075111718010022
- Afonin A.N., Fedorova Y.A., Li Y.S. 2019. Characterization of the Occurrence and Abundance of the Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with Regard to Assessment of Its Expansion Potential in European Russia. — Russian Journal of Biological Invasions. 3: 220–226.
https://doi.org/10.1134/S2075111719030032
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New-York. 865 s.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2
- [Bosek] Босек П.З. 1986. О новых и редких растениях Брянской области. — Бот. журн. 71 (1): 98–101.
- [Bulokhov et al.] Булохов А.Д., Ивенкова И.М., Панасенко Н.Н. 2020. Антропогенная растительность Брянской области. Брянск. 312 с.
- [Bulokhov, Velichkin] Булохов А.Д., Величкин Э.М. 1998. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). Брянск. 380 с.
- CABI. Invasive Species Compendium. *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed).
https://www.cabi.org/isc/datasheet/4691 (Accessed: 12.08.2021).
- Chapman D.S., Haynes T., Beal S., Essl F., Bullock J.M. 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. — Global Change Biology. 20: 192–202.
- [Чернауа...] Черная Книга флоры Сибири. 2016. Новосибирск. 440 с.
- [Чернауа...] Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. 2020. Минск. 407 с.
- Chun Y.J., Fumanal B., Laitung B., Bretagnolle F. 2005. Gene flow and population admixture as the primary postinvasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. — New Phytol. 185: 1100–1107.
- DAISIE. 2009. Handbook on Alien Species in Europe. Springer. 400 p.
- Essl F., Biro K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J.M., Chapman D.S., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., Karrer G., Kazinczi G., Kueffer C., Laitung B., Lavoie C., Leitner M., Mang T., Moser D., Muller-Scharer H., Petitpierre B., Richter R., Schaffner U., Smith M., Starfinger U., Vautard R., Vogl G., von der Lippe M., Follak S. 2015. Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia*. — Journal of Ecology. 103: 1069–1098.
- Gusev A.P. 2019. Invasion of *Ambrosia artemisiifolia* L. into the landscapes of the Southeastern Belarus. — Russian Journal of Biological Invasions. 10 (2): 129–135.
https://doi.org/10.1134/S2075111719020061
- Hamaoui-Laguel L., Vautard R., Liu L., Solmon F., Viovy N., Khvorostyanov D., Essl F., Chuine I., Colette A., Semenov M.A., Schaffhauser A., Storkey J., Thibaudon M., Epstein M.M. 2015. Effects of climate change and seed dispersal on airborne ragweed pollen loads in Europe. — Nature Climate Change. 5: 766–771.
https://doi.org/10.1038/nclimate2652
- Hodgins K.A., Rieseberg L. 2011. Genetic differentiation in life-history traits of introduced and native common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations. — J. Evol. Biol. 24: 2731–2749.
- iNaturalist, 2021. https://www.inaturalist.org/observations?place_id=134600&subview=map&taxon_id=53587 (Accessed: 12.08.2021).
- [Kharitonov] Харитонов Б.С. 1986. Флора левобережья р. Десна в пределах Брянской области: Дис. ... канд. биол. наук. М. 392 с.
- Mang T., Essl F., Moser D., Dullinger S. 2018. Climate warming drives invasion history of *Ambrosia artemisiifolia* in central Europe. — Preslia. 90: 59–81.
- Martin M., Olsen M., Samaniego C.J., Zimmer E., Gilbert M. 2016. The population genomic basis of geographic differentiation in North American common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). — Ecology and Evolution. 6.
https://doi.org/10.1002/ece3.2143
- Milakovic I., Karrer G. 2016. The influence of mowing regime on the soil seed bank of the invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. — NeoBiota. 28: 39–49.
- [Panasenکو et al.] Панасенко Н.Н., Коростелева Т.П., Романова Ю.Н. 2015. Распространение *Xanthium albinum* (Widder) Scholz et Sukopp и его сообщества в Брянской области. — Бюл. Брянского отд. Русского бот. общества. 1 (5): 48–4.
- Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. — Russian Journal of Biological Invasions. 5 (3): 203–205.
https://doi.org/10.1134/s2075111714030102
- [Panasenکو, Prigarov] Панасенко Н.Н., Пригаров М.А. 2018. Дополнение к флоре города Брянска. — Бюл. Брянского отд. Русского бот. общества. 2 (14): 56–62.
https://doi.org/10.22281/2307-4353-2018-2-56-62
- [Проторопова, Shevera] Протопопова В.В., Шевера М.В. 2019. Інвазійні види у флорі України. I. Група високо активних видів. — GEO&BIO. 17: 116–135.
https://doi.org/10.15407/gb.2019.17.116
- Rasmussen K., Thyrring J., Muscarella R., Borchsenius F. 2017. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. — PeerJ. 5: e3104.
https://doi.org/10.7717/peerj.3104
- [Samye...] Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018. М. 688 с.
- [Seregin] Серегин А. П. 2010. Экспансии видов во флору Владимирской области в последнее десятилетие. — Бот. журн. 95 (9): 1254–1267.
- Seregin A.P. 2015. Expansions of plant species to the flora of Vladimir oblast (Russia) in the last decade. Second report. — Russian Journal of Biological Invasions. 6 (3): 202–221.
https://doi.org/10.1134/S2075111715030066
- Skálová H., Guo W.Y., Wild J., Pyšek P. 2017. *Ambrosia artemisiifolia* in the Czech Republic: history of invasion,

- current distribution and prediction of future spread. — *Preslia*. 89: 1–16.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Майоров С.П., Хорун Л.В. 2010. Черная книга флоры Средней России. М. 512 с.
- Westhoff V., Maarel E. van der. 1978. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague. P. 287–399. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9
- Ziska L.H., Gebhard D.E., Frenz D.A., Faulkner S., Singer B.D., Straka J.G. 2003. Cities as harbingers of climate change: common ragweed, urbanization, and public health. — *J. Allergy Clin. Immunol.* 111 (2): 290–295.

AMBROSIA ARTEMISIIFOLIA (ASTERACEAE) IN THE BRYANSK REGION: DISTRIBUTION, NATURALIZATION AND PHYTOCENOTIC CONNECTIONS

N. N. Panasenko

*Academician I.G. Petrovsky Bryansk State University
Bezhitskaya Str., 14, Bryansk, 241036, Russia
e-mail: panasenkobot@yandex.ru*

The article discusses the distribution of *Ambrosia artemisiifolia* in the Bryansk Region in recent decades. Since its first discovery in 1971, *A. artemisiifolia* has significantly strengthened its position in the vegetation cover of the Bryansk Region. Most of the findings were registered in 2019–2021. The main ways of introduction and phytocenotic connections of this alien species are considered. *A. artemisiifolia* has successfully naturalized in the Bryansk Region, and has invaded not only anthropogenic habitats, but also some natural biotopes in the floodplain of the Desna River.

Keywords: Ambrosia artemisiifolia, grid mapping, Bryansk Region, naturalization, phytocenotic connections

ACKNOWLEDGEMENTS

I express my sincere gratitude to A.N. Afonin and Yu.S. Lee for the joint expedition to study the distribution of *A. artemisiifolia* in the Bryansk Region in 2021.

The work is performed with support of a grant of the Russian Foundation for Basic Research within project no. 19-05-00610.

REFERENCES

- Abramova L.M. 2018. Distribution of Invasive Species of *Ambrosia* L. Genus in the South Urals (Republic of Bashkortostan). — *Russian Journal of Biological Invasions*. 9 (1): 5–12. <https://doi.org/10.1134/S2075111718010022>
- Afonin A.N., Fedorova Y.A., Li Y.S. 2019. Characterization of the Occurrence and Abundance of the Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.) with Regard to Assessment of Its Expansion Potential in European Russia. — *Russian Journal of Biological Invasions*. 3: 220–226. <https://doi.org/10.1134/S2075111719030032>
- Bosek P.Z. 1986. On new and rare plants of the Bryansk region. — *Bot. Zhurn.* 71 (1): 98–101 (In Russ.).
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New-York. 865 S. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2>
- Bulokhov A.D., Ivenkova I.M., Panasenko N.N. 2020. Anthropogenic vegetation of the Bryansk region]. Bryansk. 312 p. (In Russ.).
- Bulokhov A.D., Velichkin E.M. 1998. Opredelitel' rasteniy Iugo-Zapadnogo Nechernozem'ia Rossii (Brianskaya, Kaluzhskaya, Smolenskaya oblasti) [Plant guide of the South-Western Nechernozemye of Russia (Bryansk, Kaluga, Smolensk Regions)]. Bryansk. 380 p. (In Russ.).
- CABI. Invasive Species Compendium. *Ambrosia artemisiifolia* (common ragweed). <https://www.cabi.org/isc/datasheet/4691> (Accessed: 12.08.2021).
- Chapman D.S., Haynes T., Beal S., Essl F., Bullock J.M. 2014. Phenology predicts the native and invasive range limits of common ragweed. — *Global Change Biology*. 20: 192–202.
- Chernaya Kniga flory Sibiri. [Black Book of the flora of Siberia]. 2016. Novosibirsk. 440 с.
- Chernaya kniga flory Belarusi: chuzherodnyye vredenostnyye rasteniya. 2020. [The Black Book of the flora of Belarus: alien harmful plants]. Minsk. 407 p. (In Russ.).
- Chun Y.J., Fumanal B., Laitung B., Bretagnolle F. 2005. Gene flow and population admixture as the primary postinvasion processes in common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations in France. — *New Phytol.* 185: 1100–1107.
- DAISIE. 2009. Handbook on Alien Species in Europe. Springer. 400 p.
- Essl F., Biro K., Brandes D., Broennimann O., Bullock J.M., Chapman D.S., Chauvel B., Dullinger S., Fumanal B., Guisan A., Karrer G., Kazinczi G., Kueffer C., Laitung B., Lavoie C., Leitner M., Mang T., Moser D., Muller-Scharer H., Petitpierre B., Rich-

- ter R., Schaffner U., Smith M., Starfinger U., Vautard R., Vogl G., von der Lippe M., Follak S. 2015. Biological Flora of the British Isles: *Ambrosia artemisiifolia*. – Journal of Ecology. 103: 1069–1098.
- Gusev A.P. 2019. Invasion of *Ambrosia artemisiifolia* L. into the landscapes of the Southeastern Belarus. – Russian Journal of Biological Invasions. 10 (2): 129–135. <https://doi.org/10.1134/S2075111719020061>
- Hamaoui-Laguel L., Vautard R., Liu L., Solmon F., Viovy N., Khvorosthyanyan D., Essl F., Chuine I., Colette A., Semenov M. A., Schaffhauser A., Storkey J., Thibaudon M., Epstein M.M. 2015. Effects of climate change and seed dispersal on airborne ragweed pollen loads in Europe. – Nature Climate Change. 5: 766–771. <https://doi.org/10.1038/nclimate2652>
- Hodgins K.A., Rieseberg L. 2011. Genetic differentiation in life-history traits of introduced and native common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*) populations. – J. Evol. Biol. 24: 2731–2749.
- iNaturalist, 2021. https://www.inaturalist.org/observations?place_id=134600&subview=map&taxon_id=53587 (Accessed: 12.08.2021).
- Kharitontsev B.S. 1986. Flora levoberezh'ya r. Desna v predelakh Bryanskoy oblasti [Flora of the left bank of the river. Desna within the Bryansk region]: Diss. ... Kand. Sci. St. Moscow. 392 p. (In Russ.).
- Mang T., Essl F., Moser D., Dullinger S. 2018. Climate warming drives invasion history of *Ambrosia artemisiifolia* in central Europe. – Preslia. 90: 59–81.
- Martin M., Olsen M., Samaniego C.J., Zimmer E., Gilbert M. 2016. The population genomic basis of geographic differentiation in North American common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). – Ecology and Evolution. 6. <https://doi.org/10.1002/ece3.2143>.
- Milakovic I., Karrer G. 2016. The influence of mowing regime on the soil seed bank of the invasive plant *Ambrosia artemisiifolia* L. – NeoBiota. 28: 39–49.
- Panasenko N.N., Korosteleva T.P., Romanova A.N. 2015. Distribution of *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz & Sukopp and its communities in the Bryansk region. – Bulletin of Bryansk dpt. of RBS. 1 (5): 48–4 (In Russ.).
- Panasenko N.N. 2014. Blacklist of flora of Bryansk oblast. – Russian Journal of Biological Invasions. 5 (3): 203–205. <https://doi.org/10.1134/s2075111714030102>
- Panasenko N.N., Prigarov M.A. 2018. Addition to the flora of the city of Bryansk. – Bulletin of Bryansk dpt. of RBS. 2 (14): 56–62. <https://doi.org/10.22281/2307-4353-2018-2-56-62>
- Protopopova V.V., Shevera M.V. 2019. Group of highly invasive species of Ukraine. – GEO&BIO. 17: 116–135 (In Ukr.) <https://doi.org/10.15407/gb.2019.17.116>
- Rasmussen K., Thyrring J., Muscarella R., Borchsenius F. 2017. Climate-change-induced range shifts of three allergenic ragweeds (*Ambrosia* L.) in Europe and their potential impact on human health. – PeerJ. 5:e3104. <https://doi.org/10.7717/peerj.3104>
- Samye opasnye invazionnye vidy Rossii (TOP-100). 2018. [The most dangerous invasive species in Russia (TOP-100)]. Moscow. 688 p. (In Russ.).
- Seregin A.P. 2010. Expansions of plant species to the flora of Vladimir region in the last ten years. – Bot. Zhurn. 95 (9): 1254–1267 (In Russ.).
- Seregin A.P. 2015. Expansions of plant species to the flora of Vladimir oblast (Russia) in the last decade. Second report. – Russian Journal of Biological Invasions. 6 (3): 202–221. <https://doi.org/10.1134/S2075111715030066>
- Skálová H., Guo W.Y., Wild J., Pyšek P. 2017. *Ambrosia artemisiifolia* in the Czech Republic: history of invasion, current distribution and prediction of future spread. – Preslia. 89: 1–16.
- Vinogradova Yu.K., Mayorov S.R., Khorun L.V. 2010. Chernaya kniga flory Sredney Rossii [Black Book of Flora of Central Russia]. Moscow. 512 p. (In Russ.).
- Westhoff V., Maarel E. van der. 1978. The Braun-Blanquet approach // Classification of plant communities. The Hague. P. 287–399. https://doi.org/10.1007/978-94-009-9183-5_9
- Ziska L.H., Gebhard D.E., Frenz D.A., Faulkner S., Singer B.D., Straka J.G. 2003. Cities as harbingers of climate change: common ragweed, urbanization, and public health. – J. Allergy Clin. Immunol. 111 (2): 290–295.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *IRIS PUMILA* (IRIDACEAE) В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ И НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

© 2022 г. А. С. Кашин^{1,*}, А. С. Пархоменко¹, Л. М. Абрамова²,
А. О. Кондратьева, А. В. Богослов¹, И. В. Шилова¹, А. В. Крюкова²

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского
ул. Астраханская, 83, г. Саратов, 410012, Россия

² Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН
ул. Менделеева, 195, корпус 3, г. Уфа, 450080, Россия

*e-mail: kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.08.2021 г.

После доработки 15.11.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Изучены 22 популяции ириса карликового (*Iris pumila* L.) из двух регионов – Южный Урал (Республика Башкортостан) и Нижнее Поволжье (Саратовская область). Установлено, что растения популяций *I. pumila* из двух географических локалитетов заметно отличаются друг от друга. Особи из популяций Южного Урала были крупнее по высоте генеративного побега, структурным элементам цветка и, в особенности, по длине и ширине листа. В свою очередь, растения популяций Нижнего Поволжья были крупнее по показателям диаметра цветка и диаметра клона. Ординация методами главных компонент и неметрического многомерного шкалирования также убедительно демонстрирует разделение популяционных выборок из двух географических локалитетов. При этом больший разброс точек, соответствующих совокупности средних значений морфологических признаков растений в популяциях Нижнего Поволжья, указывает на большую неоднородность условий произрастания вида в этой географической области по сравнению с Южным Уралом. На распределении изменчивости морфологических признаков по географическому градиенту в Нижнем Поволжье сказывается, прежде всего, большая амплитуда температур. Этому способствует и высота над уровнем моря мест произрастания популяций в данном регионе. На Южном Урале большее сходство морфологических параметров растений вида, независимо от пространственного положения популяций в данной географической области, обусловлено, прежде всего, меньшей амплитудой температур.

Ключевые слова: *Iris pumila*, Iridaceae, географическая изменчивость, морфометрические параметры, Нижнее Поволжье, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813622020065

Изучение внутривидовой изменчивости редких растений имеет большое значение в популяционной биологии и экологии, поскольку позволяет оценить уровень фенотипической изменчивости, установить границы популяций, охарактеризовать микроэволюционные процессы и выявить экологические факторы, влияющие на формирование структуры популяций, что в конечном итоге способствует разработке мер по сохранению генофонда редких видов (Yoccoz, 2012; Kruyukova, Abramova, 2018; Kruyukova et al., 2018).

Гетерогенность окружающей среды в пространстве и времени обычно хорошо ощущается популяциями растений, которые по-разному приспосабливаются к этой неоднородности. Приспособление растений популяций конкретного вида к тем или иным условиям – как одного,

так и разных в географическом отношении местообитаний – в естественных условиях реализуется посредством фенотипической пластичности. Фенотипической пластичностью называют способность одного и того же генотипа производить разные фенотипы в зависимости от условий среды. Диапазон фенотипов для данного признака, который может возникать в различных условиях среды, известен как “норма реакции”. Фенотипической пластичности в той или иной мере подвержены практически все признаки. В этом отношении фенотип является результатом взаимодействия генами и окружающей средой, в которой происходило конкретное развитие организма. При этом, краткосрочные эволюционные реакции на неоднородность экологических факторов могут привести к генетической специализации, которая, в свою очередь, приводит к диф-

ференциации популяций (Pemas, Tucić, 1998; Tucić et al., 2003; Tarasjev et al., 2009; Markov, Ivnitskiy, 2016; Avramov et al., 2017).

В соответствии с типами пластических реакций, проявляемых организмами, пластичность можно разделить на два основных вида: предвосхищающие модификации развития, опережающие те или иные изменения окружающей среды, и неизбежные изменения в результате непосредственного воздействия окружающей среды на фенотип. Предвосхищающая пластичность возникает в ответ на определенные экологические сигналы, характеризующие различные изменения в окружающей среде в ближайшем будущем. Считается, что пластичные фенотипические ответы на сигналы окружающей среды усиливают функции организма и, следовательно, приспособленность к среде, в которой этот организм обитает. В свою очередь, неизбежная (пассивная) пластичность характеризуется влиянием окружающей среды, вызванным неоптимальным уровнем ресурсов, на фенотип. В данном случае фенотипические изменения пропорциональны степени экологических воздействий. Таким образом, пластичность у растений может быть результатом прямой реакции признака на сигналы окружающей среды во время развития или пассивным результатом изменения скорости роста растений из-за различных внешних факторов (Tucić et al., 2003; Barišić Klisarić et al., 2012).

В настоящем исследовании предпринята попытка выявления морфологической дифференциации популяций *Iris pumila* L. на основании количественных признаков, измеряемых в период массового цветения растений. Исследование особенно актуально в связи с тем, что изучаемый вид относится к категории редких. *I. pumila* включен в Красную книгу РФ (Krasnaуа..., 2008) с категорией и статусом редкости: 3 – редкий вид; а также Красные книги всех регионов РФ, где он произрастает, – в частности и на территориях исследованных регионов – Саратовской обл. (Krasnaуа..., 2021) и Республики Башкортостан (Krasnaуа..., 2011). Полученные результаты могут быть использованы для более объективной оценки состояния популяций вида на территории изученных регионов.

Ирис карликовый, *I. pumila*, представитель семейства Iridaceae, – травянистый короткокорневищный гемиэфемероидный поликарпик, 10–15 см высотой с желтыми или лиловыми цветками (при этом растения в популяциях часто сильно различаются по окраске цветка). В естественных местообитаниях вид образует клоны округлой формы разного размера в зависимости от возраста. Клоны *I. pumila* являются результатом развития горизонтально растущих и плотно упакованных сегментов (звеньев) корневища, которые

распространяются радиально от центра каждого клона к периферии. Вид является ксерофитом и степным геофитом, произрастает в каменистых и луговых степях, на остепененных лугах; по щебнистым и каменистым склонам степных холмов западной, восточной и, в большей степени, южной экспозиции, на обнажениях. Предпочитает участки с разреженной растительностью. Имеет обширный ареал, охватывающий Центральную и Юго-восточную Европу. В России встречается в Астраханской, Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Оренбургской, Ростовской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской, Челябинской областях, в Краснодарском и Ставропольском краях, в Республиках Башкортостан, Чеченская, Кабардино-Балкарская, Карачаево-Черкесская, Северная Осетия–Алания, Ингушетия, Дагестан (Tucić et al., 2003; Alekseyeva, 2008; Yefimov et al., 2012; Yuritsyna, Vasyukov, 2014; Kryukova et al., 2014, 2018; Kryukova, Abramova, 2018; Abramova et al., 2019; Boltenkov, 2019).

В ряде исследований отмечается, что *I. pumila* является подходящим объектом для изучения фенотипической пластичности, а также пространственной и временной межпопуляционной дифференциации (Tarasjev et al., 2009, 2012; Barišić Klisarić et al., 2012; Avramov et al., 2017).

Данным исследованием охвачены два района произрастания *I. pumila* – Южный Урал (в границах Р. Башкортостан) и север Нижнего Поволжья (в границах Саратовской обл.). Первый район исследования находится на северо-восточной границе ареала и характеризуется менее засушливыми условиями произрастания вида, а второй – в центральной его части с более аридным климатом. Целью исследования было выявление особенностей морфологической изменчивости в центральной части ареала вида и на его границе в разных климатических условиях произрастания. Ожидалось, что на границе ареала в силу большей однородности условий произрастания полиморфизм должен быть уже, а, учитывая более влажный и менее континентальный климат степного Предуралья, значения морфологических параметров выше, чем в центральной, более аридной части ареала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовано 22 популяции *I. pumila* при одинаковом их числе для каждого из выбранных районов, т.е. 11 (275 растений) популяций исследовано в Нижнем Поволжье и 11 (1100 растений) – на Южном Урале (табл. 1, рис. 1). Так как ареал вида на севере Нижнего Поволжья охватывает фактически всю территорию Саратовской обл., для исследования отобрали популяции, более или менее равномерно распределенные по всей территории области. На Южном Урале ареал вида

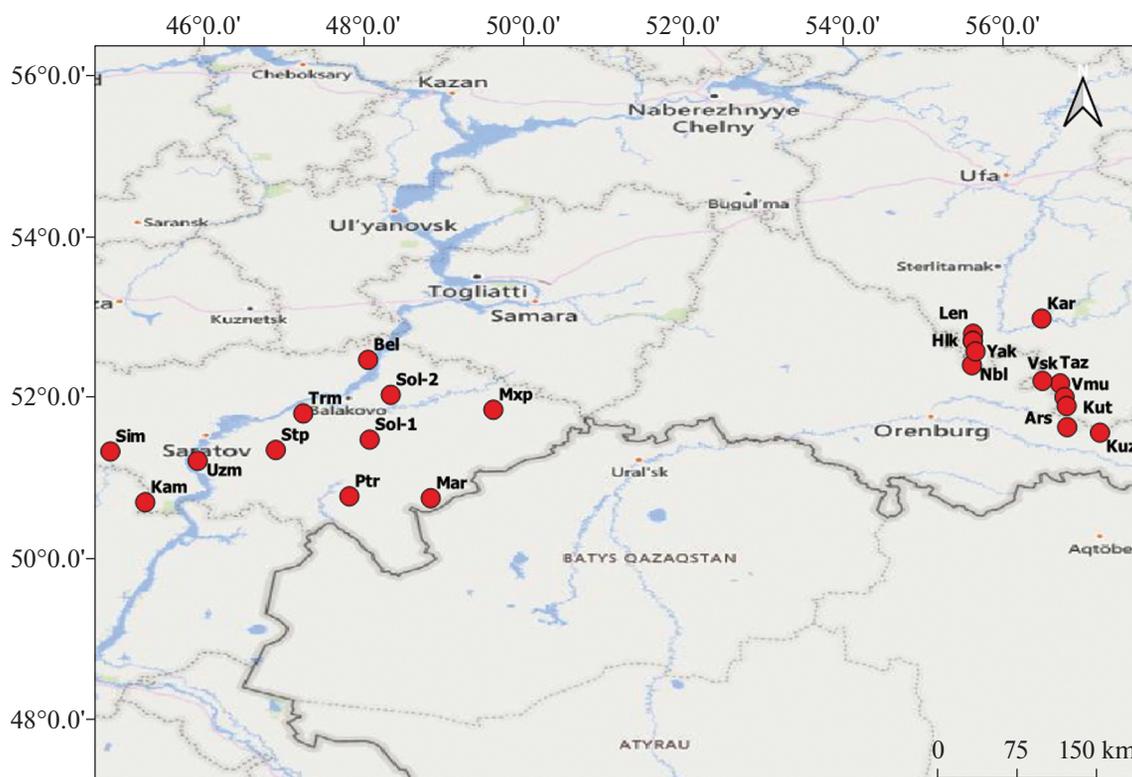


Рис. 1. Местоположение исследованных популяций *Iris pumila*. Условные обозначения популяций те же, что в табл. 1.
Fig. 1. Location of the studied populations of *Iris pumila*. See Table 1 for the population symbols.

ограничен только юго-западными районами Республики Башкортостан (степное Предуралье). Соответственно исследованные популяции территориально произрастают гораздо ближе друг к другу, чем отобранные в Саратовской обл. На территории Предуралья исследование проводили в течение четырех лет, в то время как на территории севера Нижнего Поволжья – в течение одного года. Отчасти это было связано с тем, чтобы нивелировать разницу в размерах исследуемых территорий в сравниваемых частях ареала. Исходили также из того, что если проверяемая гипотеза верна, то даже при многолетнем мониторинге популяций с более однородными условиями произрастания диапазон изменчивости будет меньше, чем при однолетнем изучении популяций с большей неоднородностью условий произрастания вида.

Морфологические характеристики с целью поддержания единообразия в их оценке учитывались только у растений генеративного состояния (Sharma, Pandit, 2011). В каждой популяции в один год наблюдения признаки измерялись у 25 особей. В качестве особи для морфометрических измерений считали клон. Всего было измерено 12 морфологических показателей (рис. 2): диаметр клона, число вегетативных побегов (лопаток), число листьев на вегетативный побег,

длина второго листа, ширина второго листа, число генеративных побегов, длина генеративного побега, длина внешней доли околоцветника, ширина внешней доли околоцветника, длина внутренней доли околоцветника, ширина внутренней доли околоцветника, диаметр цветка.

Анализ изменчивости морфологических показателей проводили с использованием описательной статистики (минимум и максимум показателя и его 95% доверительный интервал, коэффициент вариации), диаграмм размаха (среднее значение \pm ошибка средней и стандартное отклонение) (Metody..., 2015), а также непараметрического анализа Манна–Уитни для сравнения средних двух независимых выборок (Khar'kova, Grzhibovskiy, 2014). На основе матрицы корреляций был проведен факторный анализ методом главных компонент (PCA) (Jolliffe, 2002; Zuur et al., 2009). Кроме того, были рассчитаны непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена (Zar, 2010): в случае, если коэффициенты корреляции для коррелированных пар переменных превышали 0.90, один признак из пары исключался из факторного анализа (Nobis et al., 2016; Osampo, d'Eeckenbrugge, 2017; Spaniel et al., 2017; Maia, Goldenberg, 2019).

Дополнительно выявлена и визуализирована взаимосвязь наблюдаемого паттерна морфологи-

Таблица 1. Местонахождение исследованных популяций *Iris pumila*
Table 1. Location of the studied populations of *Iris pumila*

Условное обозначение популяции Conventional symbol for population	Местонахождение популяции Population locality	Координаты/Coordinates	
		N	E
Республика Башкортостан/Republic of Bashkortostan			
Taz	Зианчуринский район, окр. с. Тазларово Zianchurinsky district, vicinity of Tazlarovo village	52.185807	56.699793
Vmu	Зианчуринский район, окр. д. Верхний Муйнак Zianchurinsky district, vicinity of Verkhniy Muynak village	52.017090	56.754400
Kuz	Зианчуринский район, окр. д. Кужанак Zianchurinsky district, vicinity of Kuzhanak village	51.574653	57.197240
Ars	Зианчуринский район, окр. с. Арсенево Zianchurinsky district, vicinity of Arsenevo village	51.643555	56.787757
Kut	Зианчуринский район, ур. Куйтапкан Zianchurinsky district, Kuytapkan tract	51.905430	56.780569
Vsk	Кугарчинский район, гора Высокая Kugarchinsky district, Vysokaya Mt.	52.217500	56.479074
Len	Куюргазинский район, окр. д. Лена Kuyurgazinsky district, vicinity of Lena village	52.801797	55.611802
Nbl	Куюргазинский район, окр. с. Нижнее Бабаларово Kuyurgazinsky district, vicinity of Nizhneye Babalarovo village	52.411747	55.598153
Hlk	Куюргазинский район, окр. д. Холодный ключ Kuyurgazinsky district, vicinity of Kholodny Klyuch village	52.712637	55.609113
Yak	Куюргазинский район, окр. с. Якшимбетово Kuyurgazinsky district, vicinity of Yaksimbetovo village	52.582541	55.643009
Kar	Мелеузовский район, гора Караултау Meleuzovsky district, Karaultau Mt.	52.989546	56.468915
Саратовская область/Saratov Region			
Ptr	Питерский район, граница с Новоузенским районом Pitersky district, border with Novouzensky district	50.785110	47.824395
Stp	Советский район, окр. п. Степное Sovetsky district, vicinity of Steпноye village	51.36015	46.90591
Bel	Хвалынский район, восточнее г. Хвалынска, гора Беленькая Khvalynsky district, east of Khvalynsk, Belenkaya Mt.	52.47863	48.05778
Mar	Дергачевский район, окр. х. Песчаный Мар Dergachevsky district, vicinity of Peschany Mar farm	50.761518	48.840204
Sol-1	Ершовский район, окр. с. Новоряженка Ershovsky district, vicinity of Novoryazhenka village	51.488845	48.078042
Kam	Красноармейский район, окр. с. Каменка Krasnoarmeisky district, vicinity of Kamenka village	50.71152	45.27483
Sim	Лысогорский район, окр. с. Симоновка Lysogorsky district, vicinity of Simonovka village	51.34137	44.83986
Mxp	Пугачевский район, окр. с. Максютово Pugachevsky district, vicinity of Maksyutovo village	51.85929	49.62207
Sol-2	Пугачевский район, окр. с. Солянка Pugachevsky district, vicinity of Solyanka village	52.04402	48.34098
Uzm	Энгельсский район, окр. с. Узморье Engels district, vicinity of Uzmorye village	51.22534	45.93035
Trm	Марковский район, урочище Три Мара Marksovsky district, Tri Mara tract	51.813144	47.248446

ческой изменчивости с некоторыми факторами окружающей среды (климатическими, географическими). Для этого был применен метод неметрического многомерного шкалирования (NMDS) с последующим наложением на плоскость ординации векторов, указывающих направление климатических или географических градиентов, а также силу их связи с наблюдаемым паттерном морфологической изменчивости.

Входные данные для NMDS представляли собой средние значения морфометрических показателей для каждой популяции из Нижнего Поволжья и Южного Урала, предварительно прошедшие процедуру стандартизации. Так как исследовались только количественные морфологические признаки, в качестве меры различия использовалось евклидово расстояние. Для каждого из 22 местоположений популяций ириса из открытой базы WorldClim ver. 2.0 (Fick, Hijmans, 2017) были взяты данные с пространственным разрешением 2.5 минуты (5 км), содержащие значения 19 биоклиматических характеристик и альтитуды (табл. 2). Кроме того, учитывались значения географической широты и долготы мест произрастания популяций. Полученные значения использовались в качестве переменных окружающей среды и были спроецированы на плоскость ординации в виде векторов, указывающих направление наиболее быстрого изменения значений соответствующей переменной (направление градиента), и имеющих длину, пропорциональную корреляции между переменной окружающей среды и осями ординации (сила градиента). Процедура расчета уровня значимости выявленных связей основывалась на применении метода случайных перестановок с числом итераций равным 999. Данный анализ был проведен в среде статистического программирования R ver. 4.1.0 (R Core Team, 2021).

Морфометрические данные перед проведением факторного анализа, а также неметрического многомерного шкалирования подвергались процедуре стандартизации (Torrecilla et al., 2013; Biye et al., 2016; Finot et al., 2018; Cruz-Lustre et al., 2020).

Для расчетов и визуализации результатов использовались программы “Statistica 6.0” (STATISTICA, 2001) и “Past 3.26” (Hammer et al., 2001; Hammer, Harper, 2005), а также пакеты vegan (Oksanen et al., 2020) и ggplot2 (Wickham et al., 2016), реализованные в статистической среде R.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение выборок популяций *Iris pumila* из Нижнего Поволжья и Южного Урала методом описательной статистики показало, что у преобладающего большинства признаков средние зна-

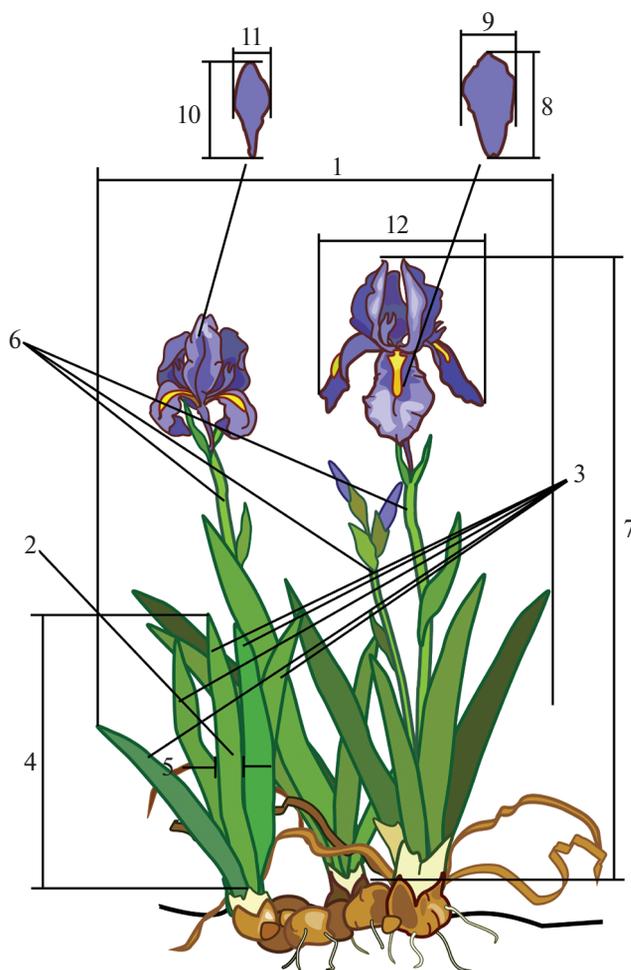


Рис. 2. Морфологические показатели *Iris pumila*, использованные в анализе: 1 – диаметр клона, 2 – число вегетативных побегов (лопаток), 3 – число листьев на вегетативный побег, 4 – длина второго листа вегетативного побега, 5 – ширина второго листа вегетативного побега, 6 – число генеративных побегов, 7 – длина генеративного побега, 8 – длина внешней доли околоцветника, 9 – ширина внешней доли околоцветника, 10 – длина внутренней доли околоцветника, 11 – ширина внутренней доли околоцветника, 12 – диаметр цветка.

Fig. 2. Morphological parameters of *Iris pumila* used in the analysis: 1 – clone diameter, 2 – number of vegetative shoots (blades), 3 – number of leaves per vegetative shoot, 4 – length of the second leaf on the vegetative shoot, 5 – width of the second leaf on the vegetative shoot, 6 – number of generative shoots, 7 – length of the generative shoot, 8 – length of the outer perianth lobe, 9 – width of the outer perianth lobe, 10 – length of the inner perianth lobe, 11 – width of the inner perianth lobe, 12 – flower diameter.

чения, включая ошибку среднего, не перекрываются (табл. 3). По большинству морфологических признаков минимальные и максимальные значения в обеих группах также различались. Исключение составил показатель числа генеративных побегов, у которого перекрывались минимальные и средние значения. Средние значения большинства

Таблица 2. Параметры векторов переменных окружающей среды, проецируемых на плоскость ординации
Table 2. Parameters of vectors of environmental variables projected onto the ordination plane

Переменная окружающей среды Environmental variable	Условное обозначение переменной окружающей среды Environment variable symbol	Направляющие косинусы векторов Direction cosines of the vectors		Квадрат коэффициента корреляции (r ²) Squared correlation coefficient (r ²)	p-значение (Pr(>r)) p-value (Pr(>r))
		NMDS1	NMDS2		
Среднегодовая температура, °C Average annual temperature, °C	bio1	0.99747	0.07115	0.6830	0.001***
Среднемесячная суточная амплитуда температуры, °C Monthly average daily temperature range, °C	bio2	-0.99908	-0.04295	0.6822	0.001***
Изотермальность Isothermal	bio3	-0.99981	-0.01943	0.6713	0.001***
Сезонность температуры (коэффициент вариации) Seasonality of temperature (coefficient of variation)	bio4	-0.99661	-0.08230	0.5637	0.001***
Максимальная температура наиболее теплого месяца, °C Maximum temperature of the warmest month, °C	bio5	0.99896	0.04569	0.1817	0.140
Минимальная температура наиболее холодного месяца, °C Minimum temperature of the coldest month, °C	bio6	0.99875	0.05004	0.6955	0.001***
Среднегодовая амплитуда колебания температуры, °C Annual average amplitude of temperature fluctuations, °C	bio7	-0.99871	-0.05082	0.6256	0.001***
Средняя температура наиболее влажного квартала, °C Average temperature of the wettest quarter, °C	bio8	-0.99730	-0.07341	0.0784	0.454
Средняя температура наиболее сухого квартала, °C Average temperature of the driest quarter, °C	bio9	0.94424	0.32926	0.5596	0.001***
Средняя температура наиболее теплого квартала, °C Average temperature of the warmest quarter, °C	bio10	0.99870	0.05101	0.5756	0.002**
Средняя температура самого холодного квартала, °C Average temperature of the coldest quarter, °C	bio11	0.99789	0.06487	0.6965	0.001***

Таблица 2. Окончание

Переменная окружающей среды Environmental variable	Условное обозначение переменной окружающей среды Environment variable symbol	Направляющие косинусы векторов Direction cosines of the vectors		Квадрат коэффициента корреляции (r ²) Squared correlation coefficient (r ²)	p-значение (Pr(>r)) p-value (Pr(>r))
		NMDS1	NMDS2		
Среднегодовое количество осадков, мм Average annual rainfall, mm	bio12	0.99884	0.04808	0.0952	0.401
Количество осадков самого влажного месяца, мм Rainfall of the wettest month, mm	bio13	0.99048	-0.13765	0.0274	0.763
Количество осадков самого сухого месяца, мм Rainfall of the driest month, mm	bio14	0.99657	-0.08279	0.1119	0.307
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации) Seasonality of precipitation (coefficient of variation)	bio15	-0.99725	0.07412	0.0947	0.362
Количество осадков самого влажного квартала, мм Rainfall of the wettest quarter, mm	bio16	0.99393	-0.10998	0.0157	0.842
Количество осадков самого сухого квартала, мм Rainfall of the driest quarter, mm	bio17	0.99759	-0.06935	0.1241	0.283
Количество осадков самого теплого квартала, мм Rainfall of the warmest quarter, mm	bio18	0.95800	-0.28678	0.0035	0.956
Количество осадков самого холодного квартала, мм Rainfall of the coldest quarter, mm	bio19	0.99696	0.07795	0.2759	0.047*
Высота над уровнем моря, м Altitude above sea level, m	Altitude	-0.98369	-0.17988	0.5520	0.002***
Географическая широта Latitude	Latitude	0.99998	-0.00566	0.4921	0.002***
Географическая долгота Longitude	Longitude	0.99234	-0.12357	0.6731	0.001***

Примечание. Коды уровня значимости: *** – ≤ 0.001, ** – ≤ 0.01, * – ≤ 0.05.

Note. Significance codes: *** – ≤ 0.001, ** – ≤ 0.01, * – ≤ 0.05.

Таблица 3. Диапазон изменчивости морфологических параметров *I. pumila* в Нижнем Поволжье и на Южном Урале
Table 3. The range of variability of the morphological parameters of *I. pumila* in the Lower Volga region and in the South Urals

Морфологический признак Morphological trait	Диапазон изменчивости морфологического признака* The range of variability of morphological trait*		Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %
	Нижнее Поволжье Lower Volga region	Южный Урал South Urals	
Диаметр клона, см Clone diameter, cm	4.00—(27.41 ± 0.86)—81.00	2.00—(21.55 ± 0.36)—78.00	51.86
Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots	1.00—(23.59 ± 1.61)—262.00	2.00—(18.78 ± 0.42)—102.00	112.98
Число листьев на побег, шт. Number of leaves per shoot	3.00—(4.69 ± 0.04)—7.00	3.00—(5.03 ± 0.02)—7.00	14.03
Длина второго листа, см Length of the second leaf, cm	2.60—(5.38 ± 0.08)—10.50	4.00—(14.25 ± 0.10)—26.00	26.12
Ширина второго листа, см Width of the second leaf, cm	0.30—(0.66 ± 0.01)—1.20	0.60—(1.36 ± 0.01)—2.60	29.25
Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots	1.00—(6.00 ± 0.42)—48.00	1.00—(5.43 ± 0.16)—74.00	115.13
Длина генеративного побега, см Length of generative shoot, cm	7.00—(12.69 ± 0.17)—21.00	4.50—(15.78 ± 0.08)—25.00	22.09
Длина внешней доли околоцветника, см Length of the outer perianth lobe, cm	2.49—(4.26 ± 0.04)—6.48	3.00—(4.83 ± 0.02)—8.00	15.47
Ширина внешней доли околоцветника, см Width of the outer perianth lobe, cm	0.51—(1.28 ± 0.02)—2.14	0.80—(1.42 ± 0.01)—2.80	19.66
Длина внутренней доли околоцветника, см Length of the inner perianth lobe, cm	1.93—(3.92 ± 0.04)—5.53	2.10—(4.67 ± 0.02)—7.00	17.74
Ширина внутренней доли околоцветника, см Width of the inner lobe of the perianth, cm	0.46—(1.27 ± 0.02)—4.26	0.70—(1.47 ± 0.01)—2.60	26.71
Диаметр цветка, см Flower diameter, cm	3.00—(6.36 ± 0.07)—10.00	2.60—(5.26 ± 0.03)—9.30	17.41

Примечание: * — В каждой ячейке приведенные цифры означают минимальное значение (среднее арифметическое ± ошибка среднего) максимальное значение признака.
 Note: * — The numbers in each cell are: the minimum value (arithmetic mean ± error of the mean) maximum value of the trait.

исследованных морфологических параметров были выше в выборке популяций с Южного Урала. Максимальное различие имело место между средними значениями длины и ширины второго листа: популяционная выборка с Южного Урала в два с лишним раза превосходила таковую из Нижнего Поволжья. У трех признаков — диаметр клона, число вегетативных побегов, и диаметр цветка — средние, а также минимальные и максимальные значения в популяциях Нижнего Поволжья были выше, чем в популяциях Южного Урала.

Коэффициент вариации был заметно выше в выборке популяций из Нижнего Поволжья по пяти признакам: числу вегетативных побегов, ширине второго листа, числу и длине генеративных побегов, ширине внутренней доли околоцветника. По остальным признакам (диаметру клона, числу листьев на вегетативный побег, длине второго листа, длине и ширине внешней доли околоцветника, длине внутренней доли околоцветника и диаметру цветка) был близок по обеим выборкам популяций (табл. 3). Максимальные значения коэффициентов вариации в обеих выборках популяций отмечены для трех морфологических признаков: числа генеративных и вегетативных побегов и диаметра клона. В целом популяции Нижнего Поволжья имели более широкий диапазон изменчивости основной части исследованных морфологических признаков.

Диаграммы размаха (рис. 3) также наглядно демонстрируют, что средние значения и ошибки средних по большинству признаков в двух сравниваемых географических выборках заметно отличаются между собой. Лишь по числу генеративных и вегетативных побегов сравниваемые выборки достоверно, согласно тесту Манна—Уитни, не различаются (табл. 4). При этом величины дисперсии по большинству показателей для каждого отдельного признака между выборками популяций практически одинаковы. Исключение составили следующие показатели: число вегетативных побегов, число генеративных побегов, длина и ширина второго листа, а также ширина внутренней доли околоцветника. По первому из перечисленных признаков различие в дисперсии между рассматриваемыми выборками наиболее заметно.

По большинству признаков величины их средних значений выше в выборке растений из популяций Южного Урала. В частности, по показателям листьев (длине и ширине второго листа) и структурных частей цветка (длине и ширине внешней и внутренних долей околоцветника) растения популяций Южного Урала значительно превосходят популяции Нижнего Поволжья. По длине генеративного побега растения из популяций Южного Урала также значительно превосхо-

дили таковые из Нижнего Поволжья. Последние лишь по двум параметрам заметно превышали популяции Южного Урала: диаметр клона и диаметр цветка. По показателям числа генеративных и вегетативных побегов выборка из Нижнего Поволжья очень незначительно, но все же превышала выборку растений из популяций Южного Урала.

Таким образом, растения *I. pumila* из популяций Южного Урала, как по вегетативным, так и по генеративным признакам — цветки и листья, а также генеративные побеги — были крупнее, нежели растения популяций Нижнего Поволжья.

Как уже упоминалось, согласно непараметрическому анализу сравнения средних значений по тесту Манна—Уитни (табл. 4) исследуемые выборки также различались по большинству показателей, кроме числа генеративных побегов и числа вегетативных побегов.

Интересно, что по показателям, которые не выявили достоверного различия между группами, выборки имели наибольшие значения коэффициента вариации, что указывает на высокую внутригрупповую неоднородность особей именно по этим показателям. Неоднородность, в свою очередь, может быть вызвана различными, прежде всего экологическими причинами.

По результатам факторного анализа выделены две главные компоненты, имеющие наибольшие значения собственных чисел и объясняющие наибольший процент дисперсии, как по отдельности (относительно других компонент), так и по общей сумме объясненной дисперсии. Наибольшими нагрузками на первую главную компоненту характеризовались длина второго листа (0.66), ширина второго листа (0.70), длина генеративного побега (0.70), длина внешней доли околоцветника (0.66), длина внутренней доли околоцветника (0.68); по второй главной компоненте наибольшие значения нагрузок имели: диаметр клона (0.82), число генеративных побегов (0.74) (табл. 5). Таким образом, наибольшие нагрузки на выделенные компоненты в более или менее равной степени имели как генеративные, так и вегетативные показатели.

При ординации в пространстве первых двух главных компонент (РСА) (рис. 4) показано разделение исследуемых выборок растений *I. pumila* из Нижнего Поволжья, с одной стороны, и Южного Урала — с другой, при относительно незначительном перекрытии их облаков рассеяния. При этом обособление облаков рассеяния наиболее выражено относительно горизонтальной оси, характеризующей первую главную компоненту. По этой компоненте обособление точек и их распределение в пространстве в наибольшей степени, как уже было сказано, определяется длиной и шириной второго листа, длиной генеративного

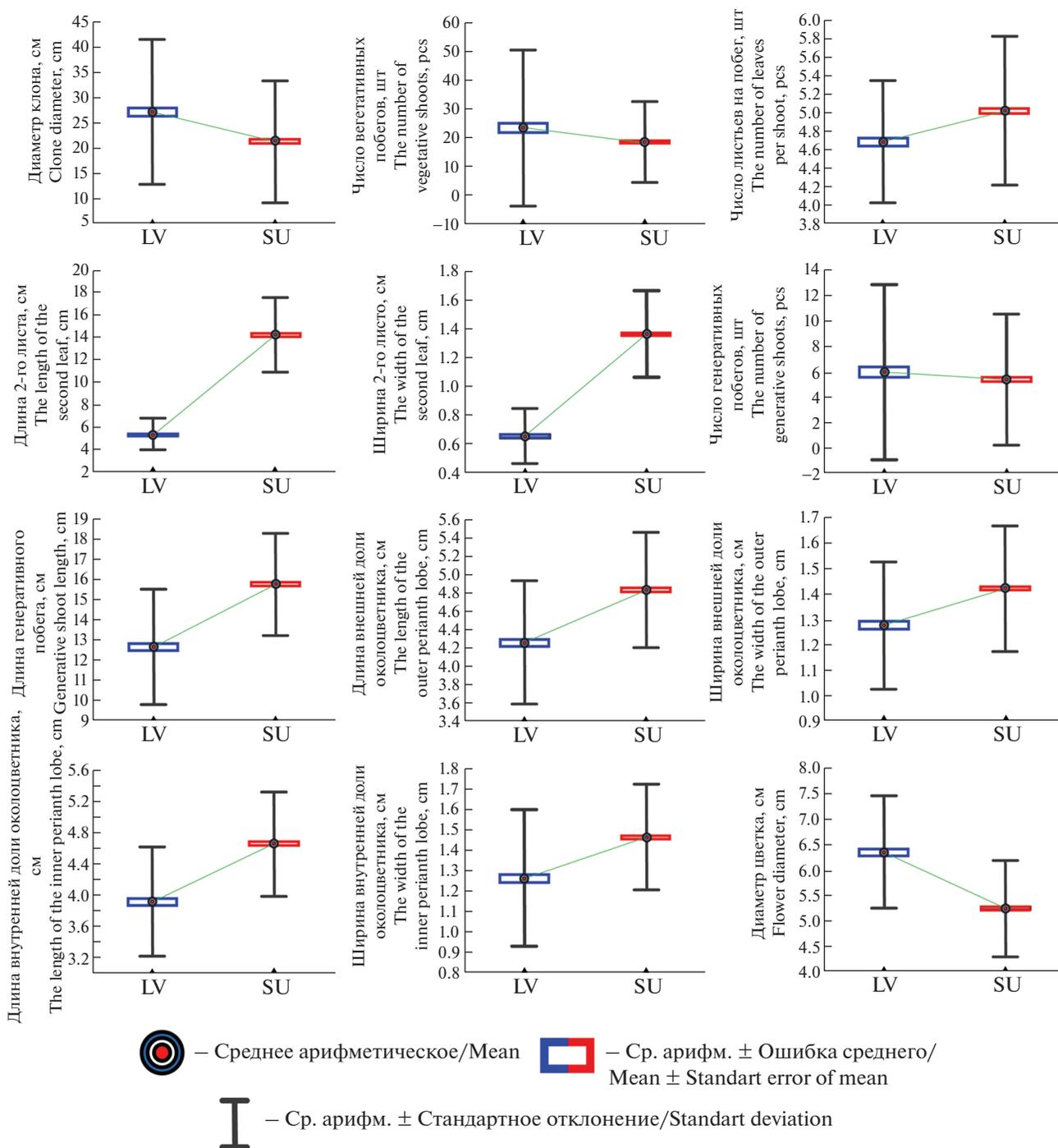


Рис. 3. Диаграммы размаха морфологических показателей *Iris pumila*: SU – популяционная выборка из Республики Башкортостан; LV – популяционная выборка из Саратовской области.

Fig. 3. Diagrams of the range of morphological parameters of *Iris pumila*: SU – population sample from the Republic of Bashkortostan; LV – population sample from the Saratov Region.

побега, а также длинами внешней и внутренней долей околоцветника. В целом, по этим же признакам наблюдалось наибольшее различие исследуемых выборок по диаграммам размаха и описательным статистикам. Именно эти признаки во многом обуславливают различие растений из двух

географических регионов и являются ключевыми, т.е. характеризующими общее состояние растений относительно внешних условий. При этом по второй компоненте наблюдается менее заметное обособление точек, обусловленное в большей мере показателями диаметра клона и длины гене-

Таблица 4. Тест Манна–Уитни для двух независимых выборок популяций *I. pumila* Южного Урала и Нижнего Поволжья**Table 4.** Mann–Whitney test for two independent samples of *I. pumila* populations of the South Urals and the Lower Volga region

Морфологический признак / Morphological trait	p-level
Диаметр клона, см / Clone diameter, cm	0.000
Число вегетативных побегов, шт. / Number of vegetative shoots	0.938
Число листьев на побег, шт. / Number of leaves per shoot	0.000
Длина второго листа, см / Length of the second leaf, cm	0.000
Ширина второго листа, см / Width of the second leaf, cm	0.000
Число генеративных побегов, шт. / Number of generative shoots	0.271
Длина генеративного побега, см / Length of generative shoot, cm	0.000
Длина внешней доли околоцветника, см / Length of the outer perianth lobe, cm	0.000
Ширина внешней доли околоцветника, см / Width of the outer perianth lobe, cm	0.000
Длина внутренней доли околоцветника, см / Length of the inner perianth lobe, cm	0.000
Ширина внутренней доли околоцветника, см / Width of the inner lobe of the perianth, cm	0.000
Диаметр цветка, см / Flower diameter, cm	0.000

Таблица 5. Факторный анализ морфологических показателей *I. pumila* Южного Урала и Нижнего Поволжья**Table 5.** Factor analysis of morphological parameters of *I. pumila* of the South Urals and the Lower Volga region

№	Признак/Trait	Компоненты/Components	
		PC 1	PC 2
1	Диаметр клона, см / Clone diameter, cm	–0.03	0.82
2	Число вегетативных побегов, шт. / Number of vegetative shoots	–0.06	0.60
3	Число листьев на побег, шт. / Number of leaves per shoot	0.23	0.06
4	Длина второго листа, см / Length of the second leaf, cm	0.66	–0.41
5	Ширина второго листа, см / Width of the second leaf, cm	0.70	–0.09
6	Число генеративных побегов, шт. / Number of generative shoots	0.05	0.74
7	Длина генеративного побега, см / Length of generative shoot, cm	0.70	0.05
8	Длина внешней доли околоцветника, см / Length of the outer perianth lobe, cm	0.66	0.09
9	Ширина внешней доли околоцветника, см / Width of the outer perianth lobe, cm	0.56	0.17
10	Длина внутренней доли околоцветника, см / Length of the inner perianth lobe, cm	0.68	0.14
11	Ширина внутренней доли околоцветника, см / Width of the inner lobe of the perianth, cm	0.60	0.15
12	Диаметр цветка, см / Flower diameter, cm	–0.07	0.60
Свойства компонент / Component properties			
1	Собственное число / Proper number	3.05	2.22
2	Дисперсия, % / Dispersion, %	25.39	18.51

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значения факторных нагрузок ≥ 0.65 и соответствующих признаков. PC – главная компонента.

Note. The values of factor loadings ≥ 0.65 and the corresponding traits are highlighted in bold. PC – main component.

ративного побега согласно их значениям факторных нагрузок. По диаметру клона и по результатам теста Манна–Уитни, и по диаграммам размаха наблюдается достоверное различие сравниваемых выборок. Что касается длины генеративного побега, то различие выборок по этому

параметру не достоверно, как по тесту Манна–Уитни, так и по диаграммам размаха. Дисперсия точек в пространстве области ординации по второй компоненте в большей степени характеризует различие особей внутри анализируемых выборок. Последнее утверждение подтверждается и

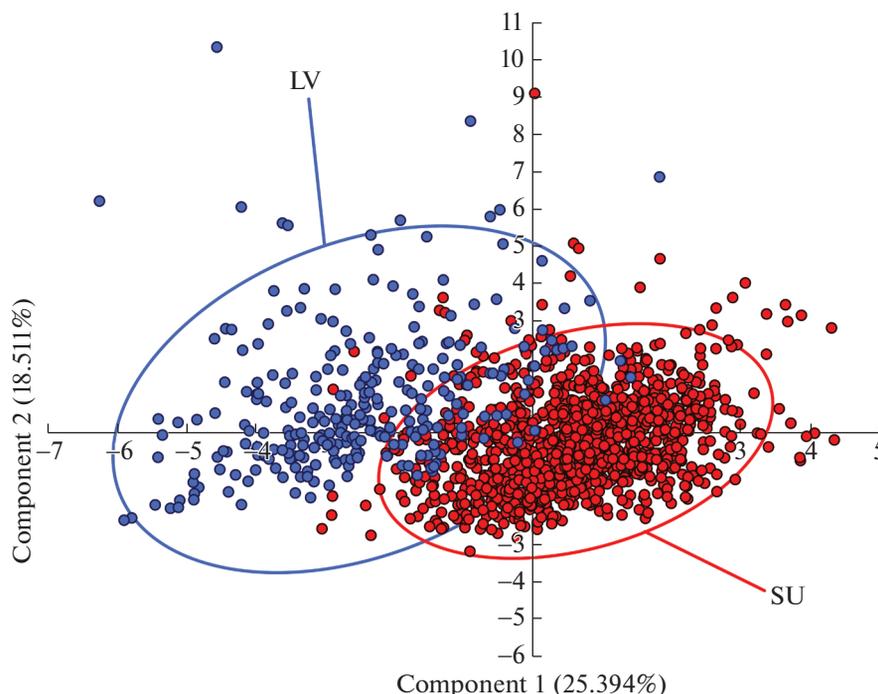


Рис. 4. Ординация *Iris pumila* методом главных компонент (PCA): SU – популяционная выборка из Республики Башкортостан; LV – популяционная выборка из Саратовской области.

Fig. 4. Ordination of *Iris pumila* by the principal component analysis (PCA): SU – population sample from the Republic of Bashkortostan; LV – population sample from the Saratov Region.

фактически максимальными значениями коэффициентов вариации описываемых показателей внутри исследуемых групп среди всех морфометрических показателей.

На диаграмме рассеяния, полученной методом неметрического многомерного шкалирования, помимо точек, обозначающих местоположение исследованных популяций в пространстве двух главных осей, отмечены векторы, соответствующие наиболее скоррелированным с осями переменным окружающей среды, а именно среднегодовой температуре (bio1), среднемесячной суточной амплитуде температуры (bio2), изотермальности (bio3), сезонности температуры (коэффициент вариации) (bio4), минимальной температуре наиболее холодного месяца (bio6), среднегодовой амплитуде колебания температуры (bio7), средней температуре наиболее сухого квартала (bio9), средней температуре наиболее теплого квартала (bio10), средней температуре самого холодного квартала (bio11), а также высоте над уровнем моря (Altitude), широте (lat) и долготе (long) места произрастания популяций (табл. 2; рис. 5). При этом в анализе влияния биоклиматических характеристик на распределение точек в пространстве осей неметрического многомерного шкалирования учитывались только направление и относительная длина соответствующих векторов.

На рис. 5 видно хорошее расхождение точек, соответствующих популяциям различных географических групп. При этом в правой части области ординации расположились точки, отвечающие популяциям Южного Урала, в левой – популяциям Нижнего Поволжья. Обособление этих двух агрегаций точек более ярко выражено вдоль горизонтальной оси. Характерно, что разброс точек, соответствующих популяциям из Нижнего Поволжья, велик, как вдоль горизонтальной, так и вдоль вертикальной осей неметрического многомерного шкалирования, в то время как точки, соответствующие популяциям Южного Урала, располагаются одной компактной группой в правой части плоскости ординации. Заметно отделилась от них только точка, соответствующая популяции с горы Караултау из Мелеузовского р-на (Kar), являющаяся самой северной как для Южного Урала, так и для всей выборки в целом (рис. 5). В целом это указывает на большую неоднородность условий произрастания популяций *I. pumila* в Нижнем Поволжье и относительную однородность таковых на Южном Урале. Нельзя не отметить и тот факт, что в пространстве координат разброс точек, соответствующих совокупности средних значений морфологических признаков в популяциях Нижнего Поволжья, подчиняется определенной закономерности. Вдоль горизонтальной оси точки, соответствующие популяции-

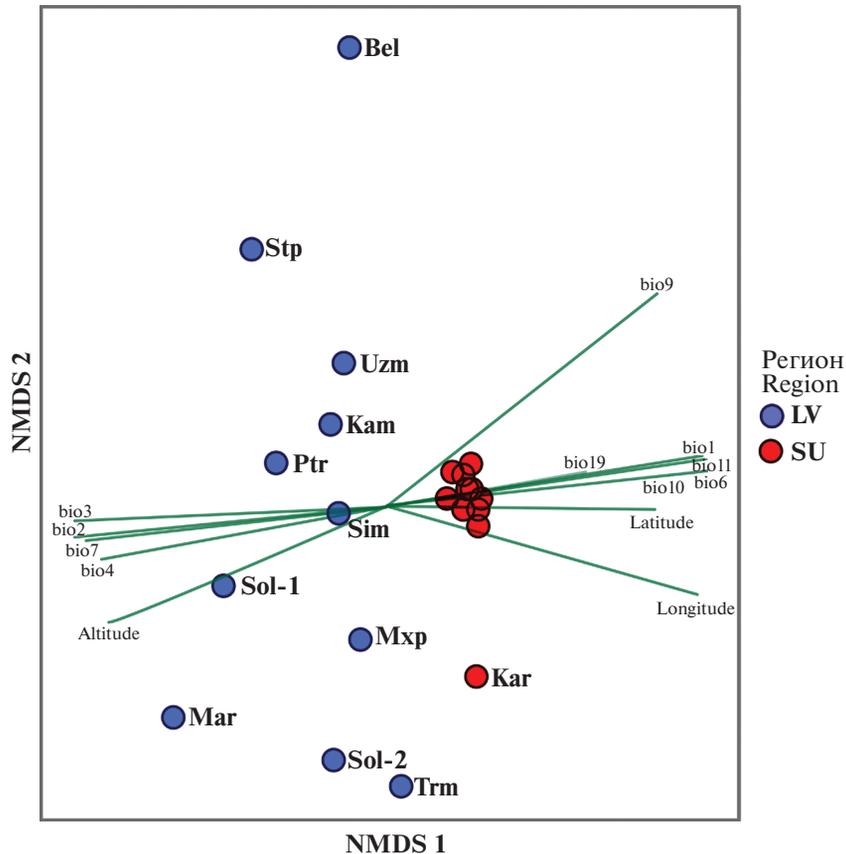


Рис. 5. Ординация методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Мера различий – евклидово расстояние; стресс-значение – 0.06. Условные обозначения популяций те же, что в табл. 1. Условные обозначения биоклиматических факторов те же, что в табл. 2. SU – популяции с Южного Урала, LV – популяции из Нижнего Поволжья.

Fig. 5. Ordination by non-metric multidimensional scaling (NMDS). The measure of the differences is Euclidean distance; stress value – 0.06. For the symbols of the populations see Table 1. For the symbols of bioclimatic factors see Table 2. SU – populations from the South Urals, LV – populations from the Lower Volga region.

ям юга Заволжья, расположились слева (Mar, Sol-1, Ptr, Stp), а точки, соответствующие популяциям Правобережья и севера Заволжья, – справа (ближе к точкам, соответствующим популяциям Южного Урала), причем среди последних вдоль вертикальной оси выше нулевой отметки расположились точки, соответствующие популяциям Правобережья (Bel, Kam, Sim) и самой западной из левобережных популяций, находящейся на излучине Волги (Uzm), а ниже – популяциям севера Заволжья (Mxp, Trm, Sol-2). При этом к последним ближе всего расположены точки, соответствующие южным популяциям Правобережья (Sim, Kam). Выше расположилась точка, соответствующая самой западной из левобережных популяций, произрастающей в излучине Волги (Uzm), а еще выше – точка, соответствующая популяции севера Правобережья (Bel). То есть, в целом расположение точек в пространстве осей неметрического многомерного шкалирования соответствует географическому

градиенту распределения популяций, которым эти точки соответствуют.

Из графика хорошо видно, что переменные окружающей среды достаточно сильно скоррелированы с горизонтальной осью – о чем свидетельствует их длина и соответствующее направление. Напрашивается вывод о том, что за обособление вдоль горизонтальной оси популяций Нижнего Поволжья ответственны: среднемесячная суточная амплитуда температуры (bio2), изотермальность (bio3), сезонность температуры (коэффициент вариации) (bio4), среднегодовая амплитуда колебания температуры (bio7) и высота над уровнем моря (Altitude), а за обособление популяций Южного Урала – среднегодовая температура (bio1), минимальная температура наиболее холодного месяца (bio6), средняя температура наиболее теплого квартала (bio9), средняя температура наиболее теплого квартала (bio10), средняя температура самого холодного квартала (bio11), количество осадков самого холодного квартала

Таблица 6. Значения переменных окружающей среды, высоты над уровнем моря, широты и долготы, векторы которых спроецированы на оси ординации NMDS, согласно местам нахождения популяций в Нижнем Поволжье и Южном Урале

Table 6. Values of environmental variables, altitude, latitude, and longitude, the vectors of which are projected onto NMDS ordination axes, in accordance with the locations of the populations in the Lower Volga region and in the South Urals

Reg	ID	bio1	bio2	bio3	bio4	bio6	bio7	bio9	bio10	bio11	bio19	Altitude	Latitude	Longitude
SU	Taz	5.43	9.70	21.85	1312.60	-16.20	44.40	5.97	20.92	-10.87	102	49	52.185807	56.699793
SU	Vmu	5.59	9.38	21.60	1286.35	-15.40	43.40	-3.00	20.85	-10.32	116	66	52.017090	56.754400
SU	Kuz	5.83	9.65	21.98	1291.87	-15.40	43.90	-2.85	21.15	-10.13	112	84	51.574653	57.197240
SU	Ars	6.36	9.95	22.46	1293.96	-15.00	44.30	-2.37	21.75	-9.62	76	58	51.643555	56.787757
SU	Kut	5.79	10.28	22.48	1322.83	-16.40	45.70	-3.17	21.47	-10.58	90	87	51.905430	56.780569
SU	Vsk	6.79	9.32	22.08	1241.56	-13.40	42.20	-1.45	21.63	-8.48	98	42	52.217500	56.479074
SU	Len	5.62	9.48	22.53	1231.84	-14.50	42.10	-2.65	20.32	-9.55	94	267	52.801797	55.611802
SU	Nbl	5.69	9.37	22.46	1220.07	-14.50	41.70	-2.50	20.15	-9.40	92	137	52.411747	55.598153
SU	Hlk	6.51	9.43	21.99	1263.73	-14.00	42.90	-1.92	21.60	-9.05	114	62	52.712637	55.609113
SU	Yak	6.07	9.33	21.79	1266.41	-14.50	42.80	6.40	21.17	-9.55	148	73	52.582541	55.643009
SU	Kar	4.89	9.18	21.41	1270.86	-15.90	42.90	-3.55	19.98	-10.83	125	181	52.989546	56.468915
LV	Ptr	3.39	11.25	23.78	1358.69	-19.70	47.30	-12.40	19.28	-13.67	84	266	50.785110	47.824395
LV	Stp	3.47	10.83	23.33	1335.56	-19.30	46.40	-5.18	19.08	-13.33	97	255	51.36015	46.90591
LV	Bel	3.66	10.88	23.39	1342.18	-19.10	46.50	-5.08	19.35	-13.22	94	229	52.47863	48.05778
LV	Mar	3.22	11.35	23.89	1363.78	-20.00	47.50	-12.65	19.13	-13.93	82	291	50.761518	48.840204
LV	Sol-1	3.30	11.44	23.99	1367.68	-20.00	47.70	-12.62	19.30	-13.87	80	286	51.488845	48.078042
LV	Kam	3.76	11.50	24.01	1374.05	-19.60	47.90	-12.27	19.85	-13.48	76	234	50.71152	45.27483
LV	Sim	3.44	11.70	24.22	1381.33	-20.10	48.30	-12.67	19.60	-13.88	74	274	51.34137	44.83986
LV	Mxp	3.18	10.83	23.35	1335.92	-19.60	46.40	-5.48	18.78	-13.63	100	301	51.85929	49.62207
LV	Sol-2	4.13	10.86	23.35	1343.48	-18.60	46.50	-4.63	19.83	-12.77	89	158	52.04402	48.34098
LV	Uzm	3.25	11.12	23.80	1340.90	-19.70	46.70	-5.42	18.88	-13.65	91	227	51.22534	45.93035
LV	Trm	3.21	11.48	24.01	1372.04	-20.10	47.80	-12.78	19.27	-14.00	79	311	51.813144	47.248446

(bio19), географическая широта (Latitude) и географическая долгота (Longitude). При этом первые пять переменных, ответственных за обособление популяций Нижнего Поволжья, скоррелированы с горизонтальной осью отрицательно, а из оставшихся восьми переменных, связанных с обособлением популяций Южного Урала, шесть – положительно, а две – отрицательно. Нельзя не заметить, что все биоклиматические характеристики, ответственные за обособление популяций Нижнего Поволжья, по сути, отражают амплитуду колебаний температуры, т.е. диапазон изменчивости этого параметра, в то время как биоклиматические характеристики, ответственные за обособление популяций Южного Урала, отражают средние, и лишь по одному параметру минимальные температуры в регионе, а также – количество осадков в холодный квартал.

Разброс точек по вертикальной оси неметрического многомерного шкалирования определяет, в большей мере, средняя температура наиболее сухого квартала, географическая долгота и высота над уровнем моря. Это следует из того, что

направления векторов именно этих биоклиматических и географических факторов отклоняются в пространстве неметрического многомерного шкалирования в сторону вертикальной оси.

Таким образом, большой разброс точек, соответствующих совокупности средних значений морфологических признаков растений в популяциях Нижнего Поволжья, подтверждает большую неоднородность условий произрастания вида в этой географической области по сравнению с Южным Уралом. Наиболее различными по параметрам средней температуры самого сухого квартала (bio9) и высоты над уровнем моря мест произрастания (Altitude) являются места произрастаний популяций Bel (bio9 = -5.08°C, Altitude = 229 м) и Trm (bio9 = -12.78°C, Altitude = 311 м) (табл. 6). Следовательно, из всех климатических и географических характеристик, участвующих в анализе, именно данные параметры оказывают наибольшее влияние на распределение изменчивости морфологических признаков популяций Нижнего Поволжья. Соответственно, в местообитаниях на Южном Урале, прежде всего,

меньшая амплитуда температур и не столь значительный, как в Поволжье, разброс по географической долготе и высоте над уровнем моря мест произрастания приводят к близости морфологических параметров растений изучаемого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения популяций *Iris pumila* Южного Урала по большинству исследованных морфологических признаков достоверно отличаются от растений этого вида, произрастающих в Нижнем Поволжье. Растения Южного Урала крупнее по высоте генеративного побега, структурным элементам цветка и, в особенности, по параметрам листа. В свою очередь, растения из популяций Нижнего Поволжья превосходят по показателям диаметра цветка и диаметра клона. Последний признак характеризуется высокой вариативностью. Лишь по двум показателям, — количеству вегетативных и генеративных побегов, — различия между двумя географическими выборками популяций не были установлены. Эти два параметра, также как и диаметр клона, обладали высоким, по сравнению с остальными показателями, уровнем варьирования.

Ординация методом главных компонент, выделенных в ходе факторного анализа, также убедительно демонстрирует разделение популяционных выборок из двух географических регионов. При этом, наиболее показательно обособление по первой компоненте, которое, согласно значениям факторных нагрузок, определяется длиной и шириной второго листа, длиной генеративного побега, а также длинами внешней и внутренней долей околоцветника. По этим признакам отмечено наибольшее различие исследуемых выборок согласно диаграммам размаха и описательным статистикам. По второй компоненте наблюдается менее заметное обособление точек, обусловленное в большей мере показателями диаметра клона и длины генеративного побега.

Анализ непараметрического многомерного шкалирования также показал сильное разделение точек, отвечающих той или иной географической группе популяций в пространстве ординации. Большой разброс точек, соответствующих совокупности средних значений морфологических признаков растений в популяциях Нижнего Поволжья, указывает на большую неоднородность условий произрастания вида в этой географической области по сравнению с Южным Уралом. В Нижнем Поволжье на распределении изменчивости морфологических признаков, прежде всего, сказывается большая амплитуда температур (в крайних границах, вероятно, приводящая в летний сезон к засухе и в зимний — к глубокому промерзанию почвы). Этому способствует и высота над уровнем моря мест произрастания популяций

в данном географическом регионе. На Южном Урале сходство морфологических параметров растений вида обусловлено, прежде всего, небольшой амплитудой температур, как в отдельные месяцы, так и между сезонами, независимо от пространственного положения популяций в данной географической области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramova et al.] Абрамова Л.М., Широких П.С., Голованов Я.М., Мустафина А.Н., Крюкова А.В. 2019. К экологии редких степных видов рода *Iris* на Южном Урале. — Вестник Томского государственного университета. Биология. 48: 56–72. <https://doi.org/10.17223/19988591/48/3>
- [Aleksyeva] Алексеева Н.Б. 2008. Род *Iris* (Iridaceae) в России. — Turczaninowia. 11 (2): 5–68.
- Avramov S., Miljković D., Barišić Klisarić N., Živković U., Tarasjev A. 2017. Ontogenetic plasticity of anatomical and ecophysiological traits and their correlations in *Iris pumila* plants grown in contrasting light conditions. — Plant Species Biol. 32 (4): 392–402. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12171>
- Barišić Klisarić N., Avramov S., Miljković D., Živković U., Tarasjev A. 2012. Ontogeny of flower parts on naturally growing *Iris pumila* clones: implications for population differentiation and phenotypic plasticity studies. — Russian Journal of Genetics. 48 (4): 556–560.
- Biye E.H., Cron G.V., Balkwill K. 2016. Morphometric delimitation of *Gnetum* species in Africa. — Plant Syst. Evol. 302: 1067–1082. <https://doi.org/10.1007/s00606-016-1317-3>
- Boltenkov E.V. 2019. Typification of the Linnaean name *Iris pumila* (Iridaceae). — Willdenowia. 49 (2): 147–150. <https://doi.org/10.3372/wi.49.49202>
- Cruz-Lustre G., Batista J.A.N., Radins J.A., Gonzalez A., Borba E.L. 2020. Morphometric analysis of the *Habenaria parviflora* complex (Orchidaceae). — Plant Syst. Evol. 306. Published online. <https://doi.org/10.1007/s00606-020-01634-2>
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. — International Journal of Climatology. 37 (12): 4302–4315.
- Finot V.L., Soreng R.J., Giussani L.M., Munoz R.G. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poaceae). — Plant Syst. Evol. 304: 679–697. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1499-y>
- Jolliffe I.T. 2002. Principal Component Analysis, 2nd edn. New York. 487.
- [Khar'kova, Grzhibovskiy] Харьковская О.А., Гржибовский А.М. 2014. Сравнение двух несвязанных выборок с использованием пакета статистических программ Stata: непараметрические критерии. — Экология человека. 4: 60–64.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1. Растения и грибы. 2011. Уфа. 384 с.

- [Krasnaya...] Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2021. Саратов. 496 с.
- [Kryukova et al.] Крюкова А.В., Абрамова Л.М., Мустафина А.Н. 2018. К биологии и экологии редких видов ирисов в степях Южного Урала. — Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 27 (4–1): 271–275. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10126>
- [Kryukova et al.] Крюкова А.В., Мулдашев А.А., Голованов Я.М., Абрамова Л.М. 2014. Распространение и фитоценотическая приуроченность редких видов рода *Iris* L. на Южном Урале. — Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 23 (29): 5–11.
- [Kryukova, Abramova] Крюкова А.В., Абрамова Л.М. 2018. Влияние экологических факторов на изменчивость морфометрических параметров редкого вида *Iris pumila* L. — Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 18 (2): 232–236. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2018-18-2-232-236>
- Maia F.R., Goldenberg R. 2019. Morphometric analysis and the distinction between *Tibouchina hatschbachii* and *T. marumbiensis*: morphological differentiation driven from the past. — *Plant Syst. Evol.* 305: 169–180. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1560-x>
- [Markov, Ivnitkiy] Марков А.В., Ивницкий С.Б. 2016. Эволюционная роль фенотипической пластичности. — Вест. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 4: 3–11.
- [Metody...] Методы изучения ценопопуляций цветковых растений. 2015. Саратов. 127 с.
- Nobis M., Klichowska E., Nowak A., Gudkova P.D., Rola K. 2016. Multivariate morphometric analysis of the *Stipa turkestanica* group (Poaceae: *Stipa* sect. *Stipa*). — *Plant Syst. Evol.* 302: 137–153. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1243-9>
- Ocampo J., d'Eeckenbrugge G. 2017. Morphological characterization in the genus *Passiflora* L.: an approach to understanding its complex variability. — *Plant Syst. Evol.* 303: 531–558. <https://doi.org/1007/s00606-017-1390-2>
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2020. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (дата обращения 15.03.2021).
- Pemac D., Tucić B. 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): A comparison of populations from exposed and shaded habitats. — *Plant Syst. Evol.* 209: 159–176.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (дата обращения 15.03.2021).
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. A morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. — *Plant Syst. Evol.* 297: 87–98. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0501-8>
- Spaniel S., Zozomova-Lihova J., Marhold K. 2017. Revised taxonomic treatment of the *Alyssum montanum*-*A. repens* complex in the Balkans: a multivariate morphometric analysis. — *Plant Syst. Evol.* 303: 1413–1442. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1468-x>
- STATISTICA (data analysis software system), version 13 // StatSoft, Inc., 2001. <http://www.statsoft.com> (дата обращения 15.03.2021).
- Tarasjev A., Avramov S. & Miljković D. 2012. Evolutionary biology studies on the *Iris pumila* clonal plant: advantages of a good model system, main findings and directions for further research. — *Archives of Biological Sciences.* 64: 159–174.
- Tarasjev A., Barisić Klisarić N., Stojković B., Avramov S. 2009. Phenotypic plasticity and between population differentiation in *Iris pumila* transplants between native open and anthropogenic shade habitats. — *Генетика.* 45 (8): 1078–1086.
- Torreçilla P., Acedo C., Marques I., Diaz-Pérez A. J., López-Rodríguez J. A., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Pérez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo Sancho M. D., Komac B., Manso J. A., Segarra-Moragues J. G., Draper D., Villar L., Catalán P. 2013. Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae). — *Bot. J. Linn. Soc.* 173: 676–706. <https://doi.org/10.1111/boj.12103>
- Tucić B., Pemac D., Avramov S. 2003. Plasticity to daylength of *Iris pumila* leaf phenological traits. — *Popul. Ecol.* 45: 31–39. <https://doi.org/10.1007/s10144-003-0137-9>
- Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York. 268 p.
- [Yefimov et al.] Ефимов С.В., Чернышенко О.В., Кирпичева Л.Ф., Дацюк Е.И. 2012. Крымские популяции ириса карликового (*Iris pumila* L.): распространение и морфологические особенности. — *Лесной вестник.* 4: 7–12.
- Yoccoz N.G. 2012. Ecological monitoring. — In: *Encyclopedia of Life Sciences.* Published online. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023571>
- [Yuritsyna, Vasyukov] Юрицына Н.А., Васюков В.М. 2014. Новое местонахождение *Iris pumila* L. (Iridaceae) на юге Приволжской возвышенности. — *Известия Самарского научного центра Российской академии наук.* 16 (5): 143–144.
- Zar J.H. 2010. Biostatistical analysis. New Jersey. 944 p.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S. 2009. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. — *Methods in Ecology and Evolution.* 1: 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *IRIS PUMILA* (IRIDACEAE) IN THE LOWER VOLGA REGION AND THE SOUTH URALS

A. S. Kashin^{a, #}, A. S. Parkhomenko^a, L. M. Abramova^b, A. O. Kondratyeva^a,
A. V. Bogoslov^a, I. V. Shilova^a, and A. V. Kryukova^b

^a *Saratov National Research State University named after N.G. Chernyshevsky*
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia

^b *South Ural Botanical Garden-Institute of the Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences*
Mendeleev Str., 195 Bld. 3, Ufa, 450080, Russia

[#] *e-mail: kashinas2@yandex.ru*

The article presents the results of the analysis of 22 populations of dwarf iris (*Iris pumila* L.) from two regions – the South Urals (Republic of Bashkortostan) and the Lower Volga region (Saratov Region). It is found that the plants of *I. pumila* populations from the two geographical localities differ markedly from each other. The plants from the South Urals have taller generative shoots, larger structural elements of the flower and, in particular, longer and wider leaves. In turn, the plants from the Lower Volga region have larger diameter of the flower and diameter of the clone. Ordination by the methods of principal components and non-metric multidimensional scaling also convincingly separates the population samples from the two geographical areas. At the same time, a larger spread of points corresponding to the set of average values of morphological characteristics of the plants from the Lower Volga region indicates a greater heterogeneity of growing conditions of the species in this geographical area compared to the South Urals. In the Lower Volga region, the distribution of the morphological features variation along the geographical gradient is primarily affected by broad temperature amplitude. It is also aided by the altitude above sea level of the places where populations grow in this region. In the South Urals, the greater similarity of morphological parameters of the plants, regardless of the spatial position of populations in this geographical area, is primarily due to narrower temperature amplitude.

Key words: *Iris pumila*, Iridaceae, geographic variability, morphometric parameters, Lower Volga region, South Urals

REFERENCES

- Abramova L.M., Shirokikh P.S., Golovanov YA.M., Mustafina A.N., Kryukova A.V. 2019. K ekologii redkikh stepnykh vidov roda *Iris* na Yuzhnom Urale. [To the ecology of rare steppe species of the genus *Iris* in the Southern Urals]. – Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 48: 56–72 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/48/3>.
- Alekseyeva N.B. 2008. Rod *Iris* (Iridaceae) v Rossii. [Genus *Iris* (Iridaceae) in Russia]. – Turczaninowia. 11 (2): 5–68 (In Russ.).
- Avramov S., Miljković D., Barišić Klisarić N., Živković U., Tarasjev A. 2017. Ontogenetic plasticity of anatomical and ecophysiological traits and their correlations in *Iris pumila* plants grown in contrasting light conditions. – Plant Species Biology. 32 (4): 392–402.
<https://doi.org/10.1111/1442-1984.12171>
- Barišić Klisarić N., Avramov S., Miljković D., Živković U., Tarasjev A. 2012. Ontogeny of flower parts on naturally growing *Iris pumila* clones: implications for population differentiation and phenotypic plasticity studies. – Russian Journal of Genetics. 48 (4): 556–560.
- Biye E.H., Cron G.V., Balkwill K. 2016. Morphometric delimitation of *Gnetum* species in Africa. – Plant Syst. Evol. 302: 1067–1082.
<https://doi.org/10.1007/s00606-016-1317-3>
- Boltenkov E.V. 2019. Typification of the Linnaean name *Iris pumila* (Iridaceae). – Willdenowia. 49 (2): 147–150.
<https://doi.org/10.3372/wi.49.49202>
- Cruz-Lustre G., Batista J.A.N., Radins J.A., Gonzalez A., Borba E.L. 2020. Morphometric analysis of the *Habenaria parviflora* complex (Orchidaceae). – Plant Syst. Evol. 306. Published online.
<https://doi.org/10.1007/s00606-020-01634-2>
- Fick S.E., Hijmans R.J. 2017. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. – International Journal of Climatology. 37 (12): 4302–4315.
- Finot V.L., Soreng R.J., Giussani L.M., Munoz R.G. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poeae). – Plant Syst. Evol. 304: 679–697.
<https://doi.org/10.1007/s00606-018-1499-y>
- Hammer O., Harper D.A.T. 2005. Paleontological data analysis. Oxford. 351.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – Palaeontol. Electron. 4 (1): 1–9.
- Jolliffe I.T. 2002. Principal Component Analysis, 2nd edn. New York. 487.
- Khar'kova O.A., Grzhibovskiy A.M. 2014. Sravneniye dvukh nesvyazannykh vyborok s ispol'zovaniyem paketa statisticheskikh programm Stata: neparametricheskkiye kriterii. [Comparison of two unrelated samples using the Stata statistical software package: nonparametric tests]. – Ekologiya cheloveka. 4: 60–64 (In Russ.)
- Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan: v 2 t. T. 1. Rasteniya i griby. [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan: in 2 volumes. Vol. 1. Plants and mushrooms]. 2011. Ufa. 384 p. (In Russ.)

- Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby). [Red Data Book of the Russian Federation (plants and mushrooms)]. 2008. M. 855 p. (In Russ.)
- Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnyye. [Red Data Book of the Saratov Region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals.]. 2021. Saratov. 496 p. (In Russ.)
- Kryukova A.V., Abramova L.M., Mustafina A.N. 2018. K biologii i ekologii redkikh vidov irisov v stepyakh Yuzhnogo Urala [On the biology and ecology of rare species of irises in the steppes of the Southern Urals]. – Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. 27 (4–1): 271–275 (In Russ.). <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2018-10126>
- Kryukova A.V., Muldashev A.A., Golovanov Ya.M., Abramova L.M. 2014. Rasprostraneniye i fitotsenoticheskaya priurochennost' redkikh vidov roda *Iris* L. na Yuzhnom Urale [Distribution and phytocenotic confinement of rare species of the genus *Iris* L. in the Southern Urals]. – Nauchnyye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Yestestvennyye nauki. 23 (29): 5–11 (In Russ.).
- Kryukova A.V., Abramova L.M. 2018. Vliyaniye ekologicheskikh faktorov na izmenchivost' morfometricheskikh parametrov redkogo vida *Iris pumila* L. [The influence of environmental factors on the variability of the morphometric parameters of the rare species *Iris pumila* L.]. – Izv. Sarat. un-ta. Nov. ser. Ser. Khimiya. Biologiya. Ekologiya. 18 (2): 232–236 (In Russ.). <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2018-18-2-232-236>
- Maia F.R., Goldenberg R. 2019. Morphometric analysis and the distinction between *Tibouchina hatschbachii* and *T. marumbiensis*: morphological differentiation driven from the past. – Plant Syst. Evol. 305: 169–180. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1560-x>
- Markov A.V., Ivniitskiy S.B. 2016. Evolyutsionnaya rol' fenotipicheskoy plastichnosti [the evolutionary role of phenotypic plasticity]. – Vest. Mosk. un-ta. Ser. 16. Biologiya. 4: 3–11 (In Russ.).
- Metody izucheniya tsenopopulyatsiy tsvetkovykh rasteniy. [Methods for studying cenopopulations of flowering plants. 2015. Saratov. 127 p. (In Russ.).
- Nobis M., Klichowska E., Nowak A., Gudkova P.D., Rola K. 2016. Multivariate morphometric analysis of the *Stipa turkestanica* group (Poaceae: Stipa sect. Stipa). – Plant Syst. Evol. 302: 137–153. <https://doi.org/10.1007/s00606-015-1243-9>
- Ocampo J., d'Eeckenbrugge G. 2017. Morphological characterization in the genus *Passiflora* L.: an approach to understanding its complex variability. – Plant Syst. Evol. 303: 531–558. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1390-2>
- Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szoecs E., Wagner H. 2020. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5–7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (Accessed 15.03.2021).
- Pemac D., Tucić B. 1998. Reaction norms of juvenile traits to light intensity in *Iris pumila* (Iridaceae): A comparison of populations from exposed and shaded habitats. – Plant Syst. Evol. 209: 159–176.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2020. Available at: <http://www.R-project.org>. (Accessed 15.03.2021).
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. A morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. – Plant Syst. Evol. 297: 87–98. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0501-8>
- Spaniel S., Zozomova-Lihova J., Marhold K. 2017. Revised taxonomic treatment of the *Alyssum montanum*-*A. repens* complex in the Balkans: a multivariate morphometric analysis. – Plant Syst. Evol. 303: 1413–1442. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1468-x>
- STATISTICA (data analysis software system), version 13 // StatSoft, Inc., 2001. <http://www.statsoft.com> (Accessed 15.03.2021).
- Tarasjev A., Avramov S. & Miljković D. 2012. Evolutionary biology studies on the *Iris pumila* clonal plant: advantages of a good model system, main findings and directions for further research. – Archives of Biological Sciences. 64: 159–174.
- Tarasjev A., Barisić Klisarić N., Stojković B., Avramov S. 2009. Phenotypic plasticity and between population differentiation in *Iris pumila* transplants between native open and anthropogenic shade habitats. – Genetika. 45 (8): 1078–1086.
- Torreçilla P., Acedo C., Marques I., Diaz-Pérez A.J., López-Rodríguez J.A., Mirones V., Sus A., Llamas F., Alonso A., Pérez-Collazos E., Viruel J., Sahuquillo Sancho M.D., Komac B., Manso J.A., Segarra-Moragues J.G., Draper D., Villar L., Catalán P. 2013. Morphometric and molecular variation in concert: taxonomy and genetics of the reticulate Pyrenean and Iberian alpine spiny fescues (*Festuca eskia* complex Poaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 173: 676–706. <https://doi.org/10.1111/boj.12103>
- Tucić B., Pemac D., Avramov S. 2003. Plasticity to daylength of *Iris pumila* leaf phenological traits. – Popul. Ecol. 45: 31–39. <https://doi.org/10.1007/s10144-003-0137-9>
- Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York. 268 p.
- Yefimov S.V., Chernyshenko O.V., Kirpicheva L.F., Datsyuk Ye.I. 2012. Krymskiye populyatsii irisa karlikovogo (*Iris pumila* L.): rasprostraneniye i morfologicheskiye osobennosti [Crimean populations of dwarf iris (*Iris pumila* L.): distribution and morphological features]. – Lesnoy vestnik. 4: 7–12 (In Russ.).
- Yoccoz N.G. 2012. Ecological monitoring. – In: Encyclopedia of Life Sciences. Published online. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023571>
- Yuritsyna N.A., Vasyukov V.M. 2014. New location of *Iris pumila* L. (Iridaceae) in the south of Privolzhskaya Hills. – Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 16 (5): 143–144 (In Russ.)
- Zar J.H. 2010. Biostatistical analysis. New Jersey. 944 p.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S. 2009. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. – Methods in Ecology and Evolution. 1: 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>

МИКРОГАМЕТОФИТОГЕНЕЗ У *PINGUICULA VULGARIS* (LENTIBULARIACEAE)

© 2022 г. Л. А. Николаева (Пушкарева)^{1,*}, Г. Е. Титова¹

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

*e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2021 г.

После доработки 15.11.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

В результате анализа микрогаметофитогенеза у *Pinguicula vulgaris*, произрастающей на территории Северо-Запада России (Ленинградская обл.), уточнен тип строения пыльцевого зерна – 3-клеточный. В то же время, наряду с 3-клеточными пыльцевыми зёрнами в зрелых пыльниках выявлено наличие 2-клеточной пыльцы, возможно, с незавершенным циклом развития. Показано, что в 3-клеточных пыльцевых зёрнах *P. vulgaris* (как и у некоторых *Utricularia* из сем. Lentibulariaceae) веретеновидные клетки спермиев энантиоморфны по строению.

Ключевые слова: *Pinguicula vulgaris* L., Lentibulariaceae, пыльцевое зерно, генеративная клетка, спермии, энантиоморфизм

DOI: 10.31857/S0006813622020077

Pinguicula vulgaris L. (жирянка обыкновенная) – многолетнее травянистое растение, являющееся, как и все остальные виды сем. Lentibulariaceae Rich., плотоядными организмами (Lloyd, 1942; Casper, 1963; Zemskova, 1981, и др.). По системе S. Casper (1966), *P. vulgaris* относится к секции *Pinguicula* Casper подрода *Pinguicula* Casper рода *Pinguicula* – по данным молекулярно-филогенетического анализа, монофилетичного по происхождению (Jobson et al., 2003; Cieslak et al., 2005; Degtjareva et al., 2006, и др.). Произрастание вида приурочено главным образом к северным районам (или к районам с холодным климатом) Европы, Азии и Америки, где он обычно обитает во влажных и обедненных питанием условиях. В России встречается в различных регионах, в том числе, в Ленинградской области, где относится к категории редких и уязвимых видов с небольшим количеством локалитетов и половозрелых особей (Red..., 2018). Разработка стратегии сохранения *P. vulgaris* нуждается в изучении различных аспектов ее репродуктивной биологии в условиях конкретных популяций, включая биологию цветения, опыления и семенного размножения, полное понимание которых невозможно без знаний о специфике протекания эмбриологических процессов.

Эмбриология *P. vulgaris* (развитие семязачатка, женского гаметофита, семени, эмбриогенез, прорастание семян) исследована достаточно полно

(Naccius, Harlte-Baude, 1957; Koczyńska, 1964; Degtjareva et al., 2004; Titova, 2012, и др.; см. также сводки по сравнительной эмбриологии и анатомии семян сем. Lentibulariaceae: Khan, 1970; Poddubnaya-Arnoldi, 1982; Nikiticheva, 1987; Johri et al., 1992; Kamelina, 2009; Yakovleva et al., 2013). В то же время, ряд процессов, в частности, формирование мужского гаметофита, являются недостаточно изученными, вследствие чего данные о типе строения зрелого пыльцевого зерна у этого растения противоречивы – 3-клеточный (Rodondi et al., 2010) или 2-клеточный (Pushkareva et al., 2018). Следует отметить, что у большинства остальных жирынок этот процесс также не изучен, исключая *P. crenatiloba* DC, подробная иллюстрация микрогаметофитогенеза которой представлена Casper (1966). Вместе с тем, знания об особенностях этого процесса у разных видов жирынок – в большинстве своем также являющихся редкими и охраняемыми видами (Molano-Flores, 2018, и др.), важны для понимания закономерностей прохождения процесса их двойного оплодотворения, успешность которого во многом определяет формирование особями полноценного потомства.

Исходя из этого, цель настоящей работы состояла в выявлении закономерностей процесса микрогаметофитогенеза у *Pinguicula vulgaris* L. из Ленинградской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала по *Pinguicula vulgaris* (бутоны и цветки на разных стадиях развития) производили в окрестностях поселков Пудость и Глядино Ленинградской области (Гатчинский и Ломоносовский р-ны, соответственно) в июне 2019–2021 гг.

Материал фиксировали в смеси FAA (70%-ный этанол : формалин : концентрированная уксусная кислота = 100 : 7 : 7). Постоянные препараты готовили по общепринятой цитозембриологической методике (Pausheva, 1980). Срезы толщиной 12 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Germany) и окрашивали основным фуксином по Фельгену с подкраской алциановым синим. Дополнительно использовали давленные препараты пыльников. Анализ препаратов и микротофотосъемку осуществляли на микроскопе AxioPlan 2 с ПО AxioVision (Carl Zeiss, Germany).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ процесса микрогаметофитогенеза у *Pinguicula vulgaris* показал, что развитие мужского гаметофита у этого вида происходит в два этапа — (1) деление микроспоры с образованием вегетативной и генеративной клеток, (2) деление генеративной клетки с образованием двух клеток-спермиев.

Отделение генеративной клетки происходит в сильновакуолизированной микроспоре, приобретающей к этому времени полярное строение (с размещением ядра в пристенном положении). В микроспоре на этой стадии уже отчетливо дифференцированы интина и экзина (с формированием 6–8 борозд), ее ядро неправильной формы, с крупным ядрышком, а цитоплазма почти без запасных питательных веществ (рис. 1, 1). Вследствие асимметричного митоза и последующего цитокинеза, генеративная клетка меньше по размерам, чем вегетативная клетка; в то же время, она достаточно крупная, сначала располагается пристенно, имеет линзовидную форму и содержит ядро с большим ядрышком. Крупное ядро вегетативной клетки (также с большим ядрышком) имеет лопастную форму, а в цитоплазме этой клетки отмечается активная аккумуляция запасных веществ (рис. 1, 2, 3). Деления в микроспорах происходят асинхронно, вследствие чего в гнездах пыльников на этой стадии развития присутствуют и микроспоры, и двуклеточные пыльцевые зерна.

Далее ядро вегетативной клетки смещается в центр пыльцевого зерна, а генеративная клетка отделяется от его стенки и перемещается внутрь вегетативной клетки, первоначально располагаясь на некотором удалении от ее ядра и приобретая при этом веретеновидную форму. Пыльцевые

зерна к этой стадии значительно увеличиваются в размерах, при этом в цитоплазме их вегетативной клетки продолжается накопление запасных веществ (рис. 1, 4).

Деление генеративной клетки происходит на поздних этапах развития цветка — в бутонах, близких к раскрытию или при распускании цветка. Перед делением генеративная клетка сближается с ядром вегетативной клетки, вследствие чего образующиеся спермии расположены в том же положении, но на некотором удалении друг от друга. Клетки спермиев имеют слегка веретеновидную (“треугольную”) форму, энантиоморфны и содержат относительно крупное ядро (без отчетливого ядрышка), окруженное тонким слоем цитоплазмы (рис. 1, 5–7). Следует отметить, что процесс образования спермиев в пыльцевых зернах также происходит асинхронно и, возможно, скоррелирован с началом прорастания последних, которое, по данным нашего предыдущего исследования, обычно осуществляется в пыльниках еще нераскрывшихся цветков (на стадии позднего или “рыхлого” бутона — бутонная автогамия; Pushkareva (Nikolaeva) et al., 2018). В гнездах пыльника на этих стадиях развития можно также наблюдать пыльцевые зерна, еще находящиеся в двуклеточном состоянии, часто лишь с начальными признаками набухания апертур или без набухания (рис. 1, 8).

Таким образом, проведенное исследование показало, что зрелые пыльцевые зерна у *P. vulgaris*, произрастающей в Ленинградской области, являются 3-клеточными, что согласуется с данными о наличии 3-клеточной пыльцы у *P. vulgaris* из Альпийской области Италии и Франции (Rondoni et al., 2010). Наше раннее сообщение о наличии у этого вида 2-клеточной пыльцы (Pushkareva et al., 2018) является не точным, что связано с примененной методикой окраски препаратов (гематоксилин по Эрлиху) и гетерогенностью строения пыльцы в пыльниках. Использование окраски препаратов основным фуксином по Фельгену (более четко идентифицирующего ядра спермиев в цитоплазме вегетативной клетки с обильными запасными веществами) позволило установить, что большинство пыльцевых зерен в пыльниках являются 3-клеточными, но некоторая их часть находится в 2-клеточном состоянии, что возможно связано с частичной задержкой их развития в условиях Ленинградской области. Вопрос о способности 2-клеточных пыльцевых зерен к последующему образованию спермиев (по мере набухания апертур и формирования пыльцевых трубок) нуждается в специальном исследовании. Асинхронность формирования пыльцевых зерен в пыльниках — не редкое явление, и в этом случае половые клетки позднее завершают цикл развития. Однако, по предварительным данным, у *P. vulgaris* из Ленинградской области часть пыльцы (несмотря

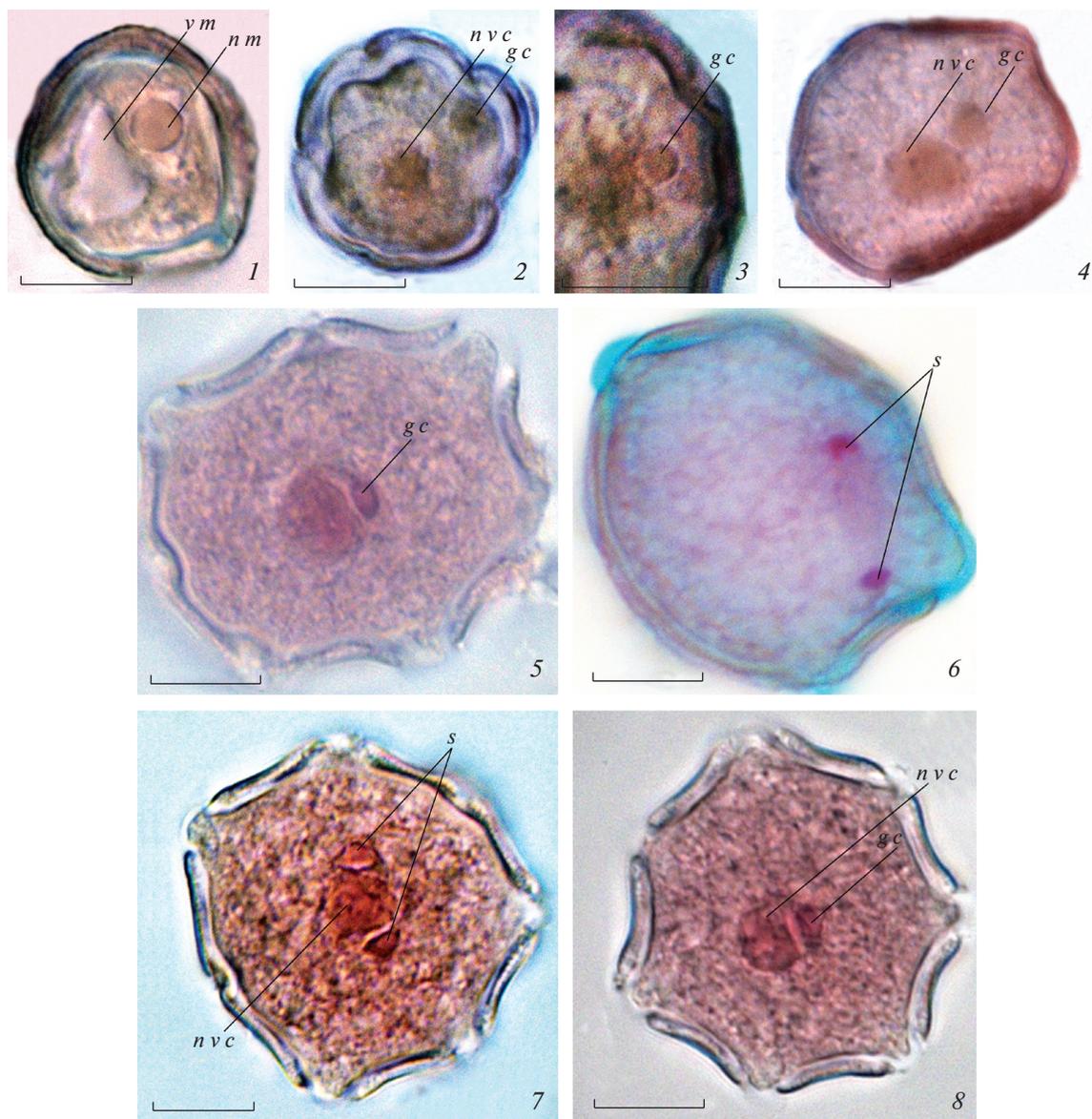


Рис. 1. Микрогаметофитогенез у *Pinguicula vulgaris*.

1 – сильновакуолизированная микроспора, 2 – отделение генеративной клетки, 3 – фрагмент пыльцевого зерна с генеративной клеткой в пристенном положении, увеличено, 4, 5 – 2-клеточные пыльцевые зерна с генеративной клеткой внутри вегетативной клетки (5 – ее контакт с ядром вегетативной клетки); 6 – деление генеративной клетки с образованием спермиев (поздняя телофаза), 7 – 3-клеточное пыльцевое зерно с энантиоморфными спермиями, 8 – 2-клеточное пыльцевое зерно в том же пыльнике; *gc* – генеративная клетка, *nm* – ядро микроспоры, *nvc* – ядро вегетативной клетки, *s* – спермии, *vt* – вакуоль микроспоры. Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 1. Microgametophytogenesis in *Pinguicula vulgaris*.

1 – highly-vacuolized microspore, 2 – separation of the generative cell, 3 – the part of pollen grain with generative cell in wall-mounted position (magnified), 4, 5 – 2-celled pollen grains with generative cell inside vegetative cell (5 – its contact with nucleus of vegetative cell), 6 – division of generative cell with formation of sperms (late telophase), 7 – 3-celled pollen grain with enantiomorphic sperms, 8 – 2-celled pollen grain from the same anther; *gc* – generative cell, *nm* – nucleus of microspore, *nvc* – nucleus of vegetative cell, *s* – sperms, *vt* – vacuole of microspore. Scale bars – 10 μ m.

на внешнюю выпуклость) не прорастает даже в полностью раскрытых цветках, а у некоторых особей ее прорастание в пыльниках полностью отсутствует. Возможно, полное отсутствие прорастания пыльцы в пыльниках связано с отсутствием поступления стимула из рыльца, поверх-

ность которого обычно находится в контакте с пыльниками и становится восприимчивым к пыльце еще в бутоне (Pushkareva et al., 2018).

Последовательность событий, связанных с формированием мужских половых клеток в пыльцевом зерне *P. vulgaris* (асимметричный ци-

токинез, отделение генеративной клетки с ее первоначальным пристенным положением и характерной линзовидной формой, характер ее перемещения в вегетативной клетке с окончательным расположением возле ядра последней, последующее деление с образованием спермиев) в целом соответствуют общим закономерностям их формирования у других видов цветковых растений (Russell, 1997; Yermakov et al., 2018). В то же время, эти закономерности у *P. vulgaris* почти полностью идентичны таковым *P. crenatiloba*, микрогаметофитогенез которой подробно проиллюстрирован (в виде рисунков) Casper (1966). Некоторое исключение составляют различия в форме генеративных клеток (веретеновидной у *P. vulgaris*, овальной у *P. crenatiloba*) и клеток спермиев (слегка веретеновидной у *P. vulgaris*, но округлой у *P. crenatiloba*). Примечательно также, что спермии *P. vulgaris* являются четко энантиоморфными (зеркально симметричными), что впервые отмечено в роде *Pinguicula*, хотя на изображении пыльцевого зерна *P. crenatiloba* (Casper, 1966: стр. 28 – рис. 11) они также выглядят зеркально-симметричными. Ранее в сем. Lentibulariaceae энантиоморфизм спермиев был описан лишь у видов *Utricularia* L. (Kamelina, 2009). Однако, у других изученных видов *Pinguicula* структура спермиев детально не охарактеризована, хотя и отмечено наличие 3-клеточной пыльцы (*P. alpina* L., *P. arvetii* Genty, *P. grandiflora* Lam. subsp. *grandiflora*, *P. grandiflora* subsp. *rosea* (Mutel) Casper, *P. hirtiflora* Ten., *P. leptoceras* Rchb., *P. poldinii* Steiger et Casper, *P. reichenbachiana* Schindl., и др., Espinosa-Matias et al., 2005; Shuka et al., 2007; Rodondi et al., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование подтвердило наличие у *Pinguicula vulgaris* пыльцевых зерен 3-клеточного типа строения (Rodondi et al., 2010). В то же время в зрелых пыльниках этого вида выявлено присутствие 2-клеточной пыльцы, возможно, не завершившей цикл развития в условиях Ленинградской области. Детальный анализ генезиса мужских половых клеток показал, что общие закономерности их формирования (характер деления микроспоры, движения генеративной клетки внутри вегетативной клетки и положения спермиев в последней) полностью соответствуют таковым других видов цветковых растений (Russell, 1997; Yermakov et al., 2018), при этом выявленный нами энантиоморфизм спермиев *P. vulgaris* также свойственен некоторым видам *Utricularia* из сем. Lentibulariaceae (Kamelina, 2009).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны ведущему научному сотруднику лаборатории анатомии и морфологии растений

БИН РАН, д.б.н. И.И. Шамрову за консультации по вопросам развития мужского гаметофита у растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90134 Аспиранты) и частично в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (регистрационный номер АААА-А18-118051590112-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Casper S.J. 1963. Gedanken zur Gliederung der Gattung *Pinguicula* L. – Bot. Jahrb. 82 (3): 321–335.
- Casper S.J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. – Biblioth. Bot. 127 (128): 1–209.
- Cieslak T., Polepall J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A. & Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. – Am. J. Bot. 92: 1723–1736.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F. & Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. – Bot. Jahrb. Syst. 125: 431–452.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Schmidt A.R., Steiger J. & Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. – Plant Biol. 8: 778–790.
- Espinosa-Matías S., Zamudio S. & Márquez-Guzmán J. 2005. Embriología de las estructuras reproductoras masculinas del género *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae). – Bol. Soc. Bot. Méx. 76: 43–52.
- Haccius B., Hartle-Baude E. 1957. Embryologische und histogenetische Studien an “monocotylen Dikotylen” II. *Pinguicula vulgaris* L. und *P. alpina* L. – Österr. bot. Zeitschr. 103: 567–587.
- Jobson R.W., Playford J., Cameron K.M., Albert V.A. 2003. Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid *rps16* intron and *trnL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. – Syst. Bot. 28: 157–171.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. – Springer. Berlin: 1221 p.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Т. 1. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Khan R. 1970. Lentibulariaceae. – Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 41.: 290–291.
- Kopczyńska K. 1964. Embryo sac development in *Pinguicula vulgaris* L. – Acta Soc. Bot. Pol. 33: 141–156.
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. – Waltham, Mass. USA. 262 p.
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M. A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare

- North American *Pinguicula* species. — *Plant Species Biol.* 33 (2): 129–139.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1987. Семейство Lentibulariaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae — Asteraceae. Л.: 283–288.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 255 с.
- [Poddubnaya-Arnoldi] Поддубная-Арнольди В.А. 1982. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М. 351 с.
- [Pushkareva et al.] Пушкарева Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 103 (12): 1501–1513.
- [Red...] Красная книга природы Ленинградской области: объекты растительного мира. 2018. СПб. 848 с.
- Rodondi G., Beretta M. & Andreis C. 2010. Pollen morphology of alpine butterworts (*Pinguicula* L., Lentibulariaceae). — *Review of Palaeobotany and Palynology.* 162: 1–10.
- Russell S. D. 1997. Male germ unite. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2. Seed. St. Petersburg. P. 127–135.
- Shuka L., Xhulaj M., Kashta L., & Casper S.J. 2007. The genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) in Albania — a critical review. — *Wulfenia.* 14: 15–65.
- [Titova] Титова Г.Е. 2012. Биология прорастания *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — *Бот. журн.* 97 (9): 1137–1162.
- [Yakovleva et al.] Яковлева О.В., Титова Г.Е., Иванова А.Н. 2013. Семейство Lentibulariaceae. Сравнительная анатомия семян. Т. 7 (дополнения). Двудольные. Lamiidae.: 201–252.
- [Yermakov et al.] Ермаков И.П., Матвеева Н.П., Брейгина М.А. 2009. Физиология гаплоидного поколения семенных растений. Учебное пособие. М. 276 с.
- [Zemskova] Земскова Е.А. 1981. Семейство Пузырчатковые (Lentibulariaceae). — В кн.: Жизнь растений Т. 5. Ч. 2. Цветковые растения. М.: 460–462.

MICROGAMETOPHYTOGENESIS IN *PINGUICULA VULGARIS* (LENTIBULARIACEAE)

L. A. Nikolaeva (Pushkareva)^{a,#} and G. E. Titova^a

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

[#]e-mail: pushkareva-lubov@mail.ru

As a result of the analysis of microgametophytogenesis process in *Pinguicula vulgaris* occurring on the North-West of Russia (Leningrad Region), the type of its pollen grain structure was clarified, and it is 3-celled. At the same time, together with the 3-celled pollen grains, the presence of 2-celled pollen (probably, with uncompleted development cycle) was revealed in the anthers. It was shown that the spindle-like sperms of 3-celled pollen grains in *P. vulgaris* (as in the some *Utricularia* from Lentibulariaceae) have the enanthiomorphic structure.

Keywords: *Pinguicula vulgaris*, Lentibulariaceae, pollen grain, generative cell, sperms, enanthiomorphism

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are very grateful to Dr. I.I. Shamrov, the Leading Researcher of Laboratory of Plant Morphology and Anatomy of the Komarov Botanical Institute RAS, for the valuable advice on the questions of plant male gametophyte development.

The support of the work was provided by the Russian Foundation for Basic Research (project N 20-34-90134), and partially by the Project of the state assignment “Polyvariety of morphogenetical programs of plant reproductive structures development, natural and artificial models of their realization” (N AAAA-A18-118051590112-8).

REFERENCES

- Casper S.J. 1963. Gedanken zur Gliederung der Gattung *Pinguicula* L. — *Bot. Jahrb.* 82 (3): 321–335.
- Casper S. J. 1966. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. — *Biblioth. Bot.* 127 (128): 1–209.
- Cieslak T., Polepall J.S., White A., Müller K., Borsch T., Barthlott W., Steiger J., Marchant A. & Legendre L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. — *Am. J. Bot.* 92: 1723–1736.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F. & Sokoloff D. 2004. Seed morphology in the genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) and its relation to taxonomy and phylogeny. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125: 431–452.
- Degtjareva G.V., Casper S.J., Hellwig F., Schmidt A.R., Steiger J. & Sokoloff D.D. 2006. Morphology and nrITS phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. — *Plant Biology.* 8: 778–790.
- Espinosa-Matías S., Zamudio S. & Márquez-Guzmán J. 2005. Embriología de las estructuras reproductoras

- masculinas del género *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae). — Bol. Soc. Bot. Méx. 76: 43–52.
- Haccius B., Hartle–Baude E. 1957. Embryologische und histogenetische Studien an “monocotylen Dikotylen” II. *Pinguicula vulgaris* L. und *P. alpina* L. — Österr. bot. Zeitschr. 103: 567–587.
- Jobson R.W., Playford J., Cameron K.M., Albert V.A. 2003. Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid *rps16* intron and *trnL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. — Syst. Bot. 28: 157–171.
- Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. — Springer. Berlin. 1221 p.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. T. 1. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Khan R. 1970. Lentibulariaceae. — Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 41.: 290–291.
- Kopczyńska K. 1964. Embryo sac development in *Pinguicula vulgaris* L. — Acta Soc. Bot. Pol. 33: 141–156.
- Lloyd F.E. 1942. The carnivorous plants. — Waltham, Mass. USA. 262 p.
- Molano-Flores B., Primer S., Annis J., Feist M.A., Coons J., Digges R. 2018. Reproductive ecology of three rare North American *Pinguicula* species. — Plant Species Biol. 33 (2): 129–139.
- Nikiticheva Z.I. 1987. Semeistvo Lentibulariaceae [Lentibulariaceae] — In: Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae — Juglandaceae. Leningrad.: 283–288 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1980. Praktikum po tsitologii rastenii [Manuals for plant cytology]. Moscow. 255 p. (In Russ.).
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1982. Kharakteristika semeistv porytosemennykh rastenii po tsytoembriologicheskim priznakam [Characteristic of Angiosperms families by the cytoembryological features]. Moscow. 351 p. (In Russ.).
- Pushkareva L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region — Bot. Zhurn. 103 (12): 1501–1513 (In Russ.).
- Red data book of nature of Leningrad region: flora objects. 2000. St. Petersburg. 845 s. (In Russ.).
- Rodondi G., Beretta M. & Andreis C. 2010. Pollen morphology of alpine butterworts (*Pinguicula* L., Lentibulariaceae). — Review of Palaeobotany and Palynology. 162: 1–10.
- Russell S.D. 1997. Male germ unite. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2. Seed. St. Petersburg. P. 127–135.
- Shuka L., Xhulaj M., Kashta L., & Casper S.J. 2007. The genus *Pinguicula* (Lentibulariaceae) in Albania — a critical review. — Wulfenia. 14: 15–65.
- Titova G.E. 2012. Germination biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae). — Bot. Zhurn. 97 (9): 1137–1162 (In Russ.).
- Yakovleva O.V., Titova G.E., Ivanova A.N. 2013. Semeistvo Lentibulariaceae. Sravnitel'naya anatomiya semyan. T. 7 (dopolneniya). Dvudol'nyye. Lamiidae: 201–252 (In Russ.).
- Yermakov I.P., Matveyeva N.P., Breygina M.A. 2009. Fiziologiya gaploidnogo pokoleniya semennykh rasteniy. Uchebnoye posobiye. M. 276 p. (In Russ.).
- Zemskova E.A. 1981. Semeistvo Puzырchatkovye (Lentibulariaceae) [Lentibulariaceae]. — In: Zhizn rastenii. V. 5. Part 2. Tsvetkovye rasteniya. Moscow.: 460–462 (In Russ.).

ЧЕРЕМУШКИНА ВЕРА АЛЕКСЕЕВНА (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2022 г. В. Н. Годин^{1,*}, А. Ю. Асташенков², Г. Р. Денисова², Е. Б. Таловская², А. А. Гусева²

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

² *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия*

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

Поступила в редакцию 09.11.2021 г.

После доработки 14.11.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

DOI: 10.31857/S0006813622020041

30 сентября 2021 года исполнилось 70 лет Вере Алексеевне Черемушкиной — доктору биологических наук, профессору, известному специалисту в области биоморфологии, структурной ботаники, популяционной биологии и экологии растений, автору и соавтору более 300 научных работ.

Вера Алексеевна родилась в г. Электросталь Московской области. В 1952 году семья переехала г. Обнинск (Калужская область), когда отца Веры Алексеевны направили на строительство атомной электростанции. Отец, Алексей Иванович, всю жизнь проработал в строительной лаборатории и занимал должность заведующего отделом. Мать, Нина Кондратьевна, учитель начальных классов, большую часть жизни посвятила благополучию семьи, всегда была ее поддержкой, а в последние годы вела бухгалтерский учет в Госстрахе. Семья Веры Алексеевны в то время считалось многодетной. Старшая сестра, Татьяна Алексеевна, получив образование, работала химиком-аналитиком в филиале НИИ ФХИ им. В.Л. Карпова. Брат, Николай Алексеевич, закончив политехникум, работал старшим оператором реакторного цеха на Кольской атомной станции. Вера Алексеевна после окончания средней школы № 2 г. Обнинска поступает на биолого-химический факультет Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина (МГПИ). С первого курса Вера Алексеевна начала интересоваться наукой. Первый ее наставник — Ольга Всеволодовна Смирнова, доктор биологических наук, профессор, в то время научный сотрудник Проблемной биологической лаборатории при МГПИ. Вера Алексеевна становится активным участником ботанического кружка, которым руководил профессор, кандидат биологических наук Алексей Александрович Уранов. В рамках работы

кружка Вера Алексеевна во время каникул посещает Батумский ботанический сад. Большой интерес Веры Алексеевны к ботанике также сформировался под влиянием незабываемых лекций профессора А.А. Уранова и профессора, доктора биологических наук Татьяны Ивановны Серебряковой, а также в процессе общения с ними и сотрудниками Проблемной биологической лаборатории. Во время обучения в институте Вера Алексеевна проявила себя как инициативный,



Вера Алексеевна Черемушкина
Vera Alekseevna Cheryomushkina

интересующийся и добросовестный студент. Под руководством О.В. Смирновой она ежегодно выезжала в экспедиции и принимала участие в изучении структуры ценопопуляций растений широколиственных лесов. За время экспедиционных работ Вера Алексеевна посещала Карпаты, Северный Кавказ, Воронежскую область, Татарстан, Поволжье, Урал (Висимский заповедник), Горный Алтай, Кемеровскую область, где совместно с другими студентами собирала материал для изучения онтогенеза и структуры ценопопуляций видов рода *Corydalis*. В 1974 г. Вера Алексеевна успешно защитила дипломную работу по теме “Морфогенез, возрастной состав популяций и особенности вегетативного размножения представителей секции *Radix-cava* и *Pes-gallinaceus* рода *Corydalis*”.

После окончания института Вера Алексеевна была распределена в среднюю школу учителем биологии и химии в Кемеровскую область, село I Бенжереп, где она проработала до 1977 г. В течение этого времени В.А. поддерживала непрерывное общение с О.В. Смирновой, и совместно с ней в 1975 году была опубликована первая печатная статья в “Биологической флоре Московской области”, основой для которой послужили материалы дипломной работы.

Становление Веры Алексеевны как ученого неразрывно связано с двумя учреждениями: ее первым альма-матер – Московским государственным педагогическим институтом им. В.И. Ленина и Центральным сибирским ботаническим садом, куда она была принята в 1977 г. в качестве старшего лаборанта и прошла путь до заведующего лабораторией и главного научного сотрудника.

Не прекращая свою научную деятельность, в 1978 г. Вера Алексеевна поступает в заочную аспирантуру при ЦСБС СО РАН, где ее научными руководителями становятся профессор, доктор биологических наук Татьяна Ивановна Серебрякова (МГПИ) и старший научный сотрудник, кандидат биологических наук Юрий Михайлович Днепровский (Центральный сибирский ботанический сад). В это время Вера Алексеевна в ходе многочисленных научных экспедиций собирает материал на Салаирском кряже, в Горной Шории, Центральном, Северо-Западном и Южном Алтае, в Зайсанской котловине, на хребтах Саур, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Заилийский Алатау и Чу-Илийских горах. Обучение в аспирантуре было завершено с представлением диссертации. 10 февраля 1986 г. на заседании специализированного совета Московского государственного педагогического института им. В.И. Ленина состоялась успешная защита кандидатской диссертации по специальности 03.00.05 “Ботаника” на тему “Морфогенез и жизненные формы корневищных луков”. Верой Алексеевной впервые была составлена монографическая сводка жизненных форм подрода *Rhiziridium* рода *Allium*, выделены типы

онтоморфогенеза, описаны варианты малого жизненного цикла и ритмы морфогенеза побегов, а также намечены основные пути эволюции жизненных форм в пределах подрода.

С 1985 по 1992 год Вера Алексеевна была сотрудником лаборатории экологии, которой в то время руководил доктор биологических наук Николай Николаевич Лашинский. На стационаре лаборатории, расположенном в черневой тайге на Салаирском кряже, Вера Алексеевна изучала ритм сезонного развития растений черневой тайги по методике И.Г. Серебрякова. Экспедиции длились по нескольку месяцев, а исследования проводили даже зимой. Они обогащали молодых сотрудников опытом работы и были школой жизни. К сожалению, по разным причинам эти исследования оказались незавершенными и неопубликованными.

С 1989 года началось сотрудничество Веры Алексеевны с кафедрой ботаники Новосибирского государственного педагогического института, а позднее университета. Вплоть до 2019 года она читала курс лекций по учебным дисциплинам “Анатомия и морфология растений” и “Популяционная биология растений”. Рядом с Верой Алексеевной всегда собирается круг интересующихся студентов, она руководит их научной работой, и вместе с ней они выезжают в экспедиции. Заражая своей увлеченностью и преданностью науке, Вера Алексеевна привила любовь к ботанике многим студентам, часть из которых впоследствии стали ее учениками. За время работы Веру Алексеевну неоднократно приглашали для чтения лекций по спецкурсам “Популяционная биология растений” и “Учение о жизненных формах” в разные институты и университеты (Кемеровский государственный университет, Новосибирский государственный университет и Хакасский государственный университет).

В 1992 году Вера Алексеевна переходит в лабораторию интродукции лекарственных и пряно-ароматических растений, а с 2000 по 2018 г. она возглавляет эту лабораторию, впоследствии переименованную в лабораторию популяционной биологии и биоморфологии. Будучи заведующей лабораторией, она продолжает исследования представителей рода *Allium* Азиатской части России. Для сбора материала посещает различные районы Сибири, Казахстана и Средней Азии. Биоморфология видов рода *Allium* L. Евразии и структура их ценопопуляций стала темой докторской диссертации, которая была успешно защищена в 2001 году. В своей диссертации Вера Алексеевна впервые составила монографическую сводку по биоморфологии видов рода *Allium* L. Евразии, выявила основные закономерности ритма развития и предложила схему возможных путей ритмогенеза. На основе системного подхода ею разработана оригинальная схема биоморф луков и намечены предполагаемые направления трансформации жизненных форм в пределах это-

го рода. После защиты начался следующий этап научной деятельности. Появились не только знания и опыт, но и уверенность в своих силах. В 2004 году была опубликована монография “Биология луков Евразии”.

Вера Алексеевна активно принимает участие в научно-просветительской деятельности, проводит открытые лекции, семинары, обладая природными педагогическими качествами. Ее лекции всегда увлекательны и интересны не только для студентов и аспирантов, но и для преподавателей. Вера Алексеевна постоянно выступает с докладами на различных всероссийских и международных конференциях и конгрессах. Ее доклады, затрагивающие актуальные проблемы биоморфологии и популяционной биологии, всегда активно обсуждаются. В качестве руководителя и основного исполнителя она ведет крупные направления лаборатории, проекты, поддержанные РАН, РФФИ. Вера Алексеевна – руководитель и организатор многих экспедиций, в том числе международных. Ежегодно вместе с коллегами, студентами и аспирантами Вера Алексеевна выезжает в экспедиции в разные районы Западной Сибири, Забайкалье. Особое место занимают поездки в Среднюю Азию, в которых она посещает Казахстан, Таджикистан, Узбекистан, Киргизию. Несмотря на труднодоступные районы исследования, такие как Памир и Тянь-Шань, суровые природные условия – высокогорья и сухие пустыни, она без усталости собирает материал и ведет свой полевой дневник.

Вера Алексеевна – преданный последователь основ популяционной биологии и биоморфологии, заложенных ее великими учителями. Колоссальный багаж знаний, опыт и любовь к своему делу позволили Вере Алексеевне создать на базе ЦСБС СО РАН крупнейшую и единственную за Уралом школу биоморфологии и популяционной биологии. Верой Алексеевной и ее учениками успешно развиваются представления о механизмах адаптации растений на разных уровнях организации. Под ее руководством исследована популяционная биология растений многовидовых таксонов Северной Азии (*Thymus*, *Dracocephalum*, *Scutellaria*, *Nepeta*, *Phlomis* и др.). Высокую научную значимость имеют работы Веры Алексеевны и ее коллектива по исследованию слабоизученных жизненных форм, таких как полукустарники, полукустарнички и кустарнички. Полученные данные не только расширяют представление об этих биоморфах, но и служат основой для решения актуальных вопросов их адаптации, широком распространении, популяционной стратегии, пространственном размещении и возможных путях эволюционного развития. Особое место в работе Веры Алексеевны занимает поиск функциональных признаков растений разных жизненных форм, которые можно использовать в качестве индикаторов в оценке состояния цено-

популяций и изменения окружающей среды. Человек творческий и постоянно ищущий новых знаний и впечатлений, Вера Алексеевна не ограничивается обязательной тематикой и всегда ведет поиск актуальных проблем исследования, новых объектов.

Вера Алексеевна имеет активную жизненную позицию, ее профессионализм и богатейший жизненный опыт помогают в становлении начинающим исследователям. Вера Алексеевна уже более 20 лет входит в состав ученого совета ЦСБС, является членом диссертационного совета Д 003.058.01 при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН и Д 220.028.04 при Новосибирском государственном аграрном университете. Вера Алексеевна – член редколлегии нескольких журналов: “Сибирский экологический журнал”, “Растительные ресурсы”, “Растительный мир Азиатской России”. Под руководством Веры Алексеевны защищены 11 кандидатских и одна докторская диссертации и подготовлены к защите еще две кандидатские диссертации.

Трудно представить, что мы отмечаем 70-летний юбилей Веры Алексеевны, столь интенсивно она работает. За свою трудовую деятельность Веры Алексеевны неоднократно награждалась почетными грамотами и благодарственными письмами за большие достижения в изучении растительного мира Сибири: Благодарность РАН, Почетная грамота СО РАН; награждена почетным знаком отличия “Серебряная Сигма” и Почетной грамотой мэрии г. Новосибирска.

Вера Алексеевна – ученый, профессионал своего дела. Добрый, отзывчивый человек с чистым сердцем, она легко сходится с людьми, у нее много друзей по всему миру. Вера Алексеевна – прекрасный учитель, мудрый наставник и надежный друг. Трудно оценить ту роль, которую Вера Алексеевна играет в жизни каждого из нас. От имени всех друзей, коллег и учеников искренне желаем Вере Алексеевне успехов во всех ее начинаниях, неиссякаемой энергии, здоровья и оптимизма.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ВЕРЫ АЛЕКСЕЕВНЫ ЧЕРЕМУШКИНОЙ

Смирнова О.В., Черемушкина В.А. 1975. Род Хохлатка – *Corydalis* Medic. – В кн.: Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М. С. 48–72.

Черемушкина В.А. 1984. Онторморфогенези возрастной состав ценопопуляций лука стареющего в Центральном Алтае. – Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 3 (18): 67–70.

Смирнова О.В., Тимченко В.Н., Черемушкина В.А. 1985. Поведение видов и структура синузиды эфемероидов лесов Липового острова. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 90 (2): 3–15.

- Черемушкина В.А. 1985. Особенности ритма сезонного развития и варианты малого жизненного цикла корневищных луков. — Там же. 90 (4): 96–106.
- Черемушкина В.А. 1992. Эволюция жизненных форм в подроде *Rhizirideum* рода *Allium*. — Бот. журн. 77 (8): 107–116.
- Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Гранкина В.П., Судобина В.П. 1992. Корневищные луки Северной Азии (экология, биология, интродукция). Новосибирск. 159 с.
- Черемушкина В.А. 1993. Корневищные виды рода *Allium* (Alliaceae) — сравнительно-морфологический анализ. — Бот. журн. 78 (1): 12–21.
- Черемушкина В.А. 2002. Экологическая и фитоценотическая приуроченность видов рода *Allium* L. в горных экосистемах Евразии. — Сиб. экол. журн. 4: 565–570.
- Дымина Г.Д., Черемушкина В.А. 2003. Практикум по анатомии и морфологии высших растений: Учебно-методическое пособие. Новосибирск. 138 с.
- Черемушкина В.А. 2004. Биология луков Евразии. Новосибирск. 277 с.
- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2006. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Panzerina lanata* subsp. *argyracea* и *P. canescens* (Lamiaceae). — Раст. ресурсы. 42 (3): 1–9.
- Отмахов Ю.С., Черемушкина В.А. 2007. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Schizonepeta multifida* (L.) Vriq. на Алтае. — Там же. 43 (1): 88–96.
- Черемушкина В.А., Шереметова С.А., Буко Т.Е. 2008. Ценопопуляции *Dracocephalum krylovii* в Горной Шории. — Бот. журн. 93 (10): 1565–1577.
- Денисова Г.Р., Черемушкина В.А. 2009. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Dracocephalum grandiflorum* в Сибири. — Раст. мир Азиатской России. 3: 83–87.
- Леонова Т.В., Водолазова С.В., Черемушкина В.А. 2010. Эколого-ценотическая характеристика и онтогенез *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. в Хакасии. — Бот. журн. 95 (1): 48–58.
- Водолазова С.В., Черемушкина В.А., Колегова Е.Б., Мяделец М.А. 2010. Онтогенез, структура ценопопуляций и эколого-ценотическая характеристика *Nepeta sibirica* L. в Хакасии. — Раст. ресурсы. 46 (1): 3–15.
- Леонова Т.В., Черемушкина В.А., Водолазова С.В. 2010. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. в Хакасии. — Там же. 46 (2): 24–32.
- Черемушкина В.А., Королюк Е.А., Королюк А.Ю. 2011. Особенности биологии *Rhinac tinidia eremophila* (Asteraceae). — Раст. мир Азиатской России. 2: 54–60.
- Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2012. Структура побеговых систем видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae) в Хакасии. — Бот. журн. 97 (2): 173–183.
- Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2013. Онтогенез вегетативно подвижных кустарничков из рода *Thymus* (Lamiaceae) в Хакасии. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 118 (2): 70–75.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю. 2014. Морфологическая адаптация видов рода *Panzerina* (Bunge) Sojak (Lamiaceae) к различным условиям обитания. — Сиб. экол. журн. 21 (5): 689–695.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю. 2014. Морфогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta podostachys* Benth. в условиях Таджикистана. — Раст. мир Азиатской части России. 3: 32–38.
- Черемушкина В.А., Колегова Е.Б. 2014. Онтогенез подушковидной жизненной формы *Thymus baicalensis* (Lamiaceae). — Бот. журн. 99 (10): 1109–1118.
- Ахмедов А.К., Черемушкина В.А., Шомуродов Х.Ф. 2015. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Lagochilus gypsaceus* (Lamiaceae) в Кызылкуме (Узбекистан). — Раст. мир Азиатской части России. 2: 32–38.
- Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2015. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus mongolicus* (Lamiaceae) на юге Сибири. — Сиб. экол. журн. 22 (2): 194–203.
- Савиных Н.П., Черемушкина В.А. 2015. Биоморфология: современное состояние и перспективы. — Сиб. экол. журн. 22 (5): 659–670.
- Черемушкина В.А., Гусева А.А. 2015. Жизненные формы *Scutellaria supina* (Lamiaceae). — Там же. 22 (5): 756–769.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А., Денисова Г.Р. 2016. Характеристика *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) в краевых популяциях Тувы. — Раст. ресурсы. 52 (3): 381–396.
- Комаревцева Е.К., Черемушкина В.А. 2016. Развитие *Filipendula ulmaria* (Rosaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций на юге Западной Сибири. — Раст. мир Азиатской России. 1: 35–41.
- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2016. Архитектурная модель *Nepeta mariae* (Lamiaceae). — Там же. 4: 22–29.
- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А., Гребенюк А.В., Джуманов С.Д. 2017. Трансформация жизненных форм и онтогенетическая структура ценопопуляций *Nepeta pulchella* Rojark. в условиях Аксу-Жабаглинского заповедника. — Сиб. экол. журн. 24 (6): 758–771.

- Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 122 (2): 68–77.
- Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А. 2017. Морфологическая адаптация *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — Бот. журн. 102 (9): 1232–1248.
- Черемушкина В.А., Гусева А.А. 2017. Морфогенез особей *Scutellaria grandiflora* (Lamiaceae) и онтогенетическая структура его ценопопуляций. — Раст. ресурсы. 53 (3): 380–393.
- Astashenkov A., Cheryomushkina V., Chisariyev S.H. 2017. Development of *Nepeta glutinosa* Benth. (Lamiaceae) in Pamirs. — Slovak Inter. Sci. J. 6: 11–15. Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Денисова Г.Р. 2018. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии. — Сиб. экол. журн. 25 (6): 746–749.
- Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2018. Онтоморфогенез и оценка состояния ценопопуляций *Dracoscephalum argunense* Fisch. et Link. на границе ареала. — Бот. журн. 103 (4): 427–440.
- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А., Гребенюк А.В. 2018. Онтогенез, структурный анализ особей и оценка состояния ценопопуляции *Nepeta kokamirica* (Lamiaceae). — Там же. 103 (10): 1203–1209.
- Барсукова И.И., Черемушкина В.А. 2018. Состояние ценопопуляций *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в Хакасии. — Раст. ресурсы. 54 (4): 506–525.
- Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А. 2019. Роль спящих почек в трансформации травянистых биоморф (на примере видов рода *Nepeta* L. sect. *Spicatae* (Benth.) Pojark.). — Изв. АН. Сер. биол. 46 (6): 598–606.
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A., Nayzabekova E. 2019. Biology of *Thymus karatavicus* (Lamiaceae), an endemic plant of the West Tian Shan. — J. Asia-Pacific Biodiv. 12 (4): 668–673.
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Myrzagalieva A., Medeubaeva B. 2019. Ontogenesis, estimation of coenopopulation state and component composition in *Nepeta densiflora* individuals of East. — Inter. J. Envir. Stud. 76 (4): 634–647.
- Черемушкина В.А., Таловская Е.Б., Асташенков А.Ю., Джуманов С. 2019. Биология *Thymus dmitrievae* (Lamiaceae) на заповедной территории (Аксу-Жабаглы). — Вест. Томского гос. ун-та. Биол. 47: 103–122.
- Черемушкина В.А., Таловская Е.Б. 2019. Жизненные формы видов рода *Thymus* (Lamiaceae): архитектурный подход. — Бот. журн. 104 (3): 377–390.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Бобоев М.Т. 2019. Особенности биоморфологии эндемика Памиро-Алая *Nepeta consanguinea* Pojark. (Lamiaceae). — Там же. 104 (7): 47–59.
- Cheryomushkina V.A., Talovskaya E.A., Astashenkov A.Yu. 2019. Diversity of architectural units of *Thymus* (Lamiaceae) dwarf shrubs. — Biharean Biol. 13 (2): 61–65.
- Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2019. Развитие особей и состояние популяции *Scutellaria sieversii* (Lamiaceae) в Чу-Илийских горах. — Раст. мир Азиатской России. 3: 47–52.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Саидов Д.С. 2020. Параллелизм в развитии жизненных форм видов рода *Kudryaschevia* (Lamiaceae): онтогенез и архитектурный анализ. — Сиб. экол. журн. 27 (1): 322–333.
- Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Барсукова И.Н. 2020. Архитектура кустарничка *Thymus petraeus* (Lamiaceae) в условиях Южной Сибири. — Там же. 27 (1): 107–117.
- Черемушкина В.А., Гусева А.А., Макунина Н.И., Асташенков А.Ю., Денисова Г.Р. 2020. Фитоценологическая характеристика, онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Scutellaria scordiifolia* (Lamiaceae) в Сибири. — Раст. ресурсы. 2: 138–150.
- Черемушкина В.А., Бобокалонов К.А. 2020. Развитие *Ziziphora pamiroalaica* в экстремальных условиях Памира. — Раст. мир Азиатской России. 3: 81–87.
- Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю. 2021. Эндемик Кавказа *Scutellaria oreophila*: жизненная форма, побегообразование, онтогенез. — Бот. журн. 106 (3): 229–238.

VERA ALEKSEEVNA CHERYOMUSHKINA (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

V. N. Godin^{a, #}, A. Yu. Astashenkov^b, G. R. Denisova^b, E. B. Talovskaya^b, and A. A. Guseva^b

^a Moscow Pedagogical State University
Malaya Pirogovskaya Str., 1, Bldg. 1, Moscow, 119991, Russia

^b Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

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