

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 107**

**№ 11**

---

---

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**

**L. V. Averyanov, 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),  
**A. K. Sytin** (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),  
**R. E. Romanov** (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**D. D. Sokoloff** (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),  
**I. V. Sokolova** (Candidate 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 11, 2022

---

---

## СООБЩЕНИЯ

- Формирование травянистой подушки и структура ценопопуляции *Nepeta lipskyi* (Lamiaceae) на Туркестанском Хребте  
*А. Ю. Асташенков, В. А. Черемушкина* 1027
- Особенности гетерофиллии *Acer serrulatum* (Aceraceae)  
*С. М. Бебия, Е. Ф. Джакония, И. Ю. Титов, И. С. Антонова, М. С. Телевинова, М. В. Кременецкая* 1039
- Морфологическая изменчивость *Palimbia rediviva* s.l. и статус *P. turgaica* (Ariaceae)  
*Т. А. Остроумова* 1055
- Флуктуации эколого-ценотических характеристик растительности луговой катены (Карельский перешеек)  
*О. В. Созинов, К. В. Шукина, А. П. Кораблёв, Д. С. Кессель, Н. С. Ликсакова, М. Ю. Пукинская* 1067
- Эмбриология *Helianthus maximiliani* (Asteraceae)  
*О. Н. Воронова, М. К. Рязанова* 1083
- 

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Vaucheria litorea* (Xanthophyceae) – новый вид водорослей для Белого моря  
*В. С. Вишняков, Д. С. Мосеев* 1100
- Лихенологические находки новых и редких видов в Центральной России  
*Е. Э. Мучник, Л. А. Конорева, С. В. Чесноков, Д. А. Черепенина* 1106
- Флористические находки на юге Сибири  
*Е. Ю. Зарубина, Р. Е. Романов, Е. А. Беляков, Е. П. Саранчин* 1115
- 
-

# Contents

---

---

Vol. 107, No. 11, 2022

---

---

## COMMUNICATIONS

- Formation of herbaceous cushion and structure of coenopopulation of *Nepeta lipskyi* (Lamiaceae) on the Turkestan Range  
*A. Yu. Astashenkov, V. A. Cheryomushkina* 1027
- Peculiarities of heterophylly in *Acer serrulatum* (Aceraceae)  
*S. M. Bebiya, E. F. Dzhakoniya, I. Y. Titov, I. S. Antonova, M. S. Televinova, M. V. Kremenetskaya* 1039
- Morphological variability of *Palimbia rediviva* s.l., and status of *P. turgaica* (Apiaceae)  
*T. A. Ostroumova* 1055
- Changes in ecological and coenotic characteristics of meadow vegetation on the slope of a lake terrace (Karelian Isthmus)  
*O. V. Sozinov, K. V. Shchukina, A. P. Korablev, D. S. Kessel, N. S. Liksakova, M. Yu. Pukinskaya* 1067
- Embryology of *Helianthus maximiliani* (Asteraceae)  
*O. N. Voronova, M. K. Ryazanova* 1083
- 

## FLORISTIC RECORDS

- Vaucheria litorea* (Xanthophyceae), a new algal species for the White Sea  
*V. S. Vishnyakov, D. S. Moseev* 1100
- Lichenological findings of new and rare species in Central Russia  
*E. E. Muchnik, L. A. Konoreva, S. V. Chesnokov, D. A. Cherepenina* 1006
- Floristic novelties from Southern Siberia  
*E. Yu. Zarubina, R. E. Romanov, E. A. Belyakov, E. P. Saranchin* 1115
- 
-

## ФОРМИРОВАНИЕ ТРАВЯНИСТОЙ ПОДУШКИ И СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ *NEPETA LIPSKYI* (LAMIACEAE) НА ТУРКЕСТАНСКОМ ХРЕБТЕ

© 2022 г. А. Ю. Асташенков<sup>1,\*</sup>, В. А. Черемушкина<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

\*e-mail: astal@bk.ru

Поступила в редакцию 19.06.22 г.

После доработки 23.08.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Изучен механизм формирования травянистой подушки в онтогенезе и дана оценка состояния ценопопуляции *Nepeta lipskyi* Kudrjasch. в высокогорных условиях Туркестанского хребта (Таджикистан). Установлено, что онтогенез особей полный, сложный, растения развиваются по варианту симподиальной верхнерозеточной модели побегообразования. За счет выровненной длины резидов и одинаковой высоты плотно прижатых к субстрату интенсивно ветвящихся верхнерозеточных побегов, а также ярусного ветвления близкорасположенных осей с незначительным годичным приростом формируется приземистая плоская травянистая подушка. В побегообразовании участвуют как почки регулярного возобновления, так и спящие почки. Начиная с имматурного состояния формируется каудекс, в результате ветвления особей и сохранения резидов он становится разветвленным. В течение всего онтогенеза его базальная часть разрастается, апикальная часть надстраивается резидами побегов, возникших из почек регулярного возобновления. Тонкие ветви каудекса (каудикулы) определяют подземную многолетнюю структуру особей. С помощью архитектурного анализа установлено, что многолетние оси (каудикулы) строятся в результате линейного последовательного симподиального сочленения резидов вегетативных модулей. Первый модуль любой оси формируется из спящей почки, в дальнейшем ось строится за счет развития модулей из почек регулярного возобновления. Последний годичный прирост всегда генеративный, после чего ось разрушается. Онтогенетический спектр изученной ценопопуляции центрированный, полночленный, совпадает с характерным спектром. Индексы возрастности и эффективности ( $\Delta = 0.47$ ;  $\omega = 0.69$ ) указывают на ценопопуляцию как переходную к зрелой. Онтогенетический состав и демографические показатели отражают устойчивое нормальное состояние ценопопуляции.

**Ключевые слова:** травянистая подушка, онтогенез, *Nepeta lipskyi*, архитектурный анализ, онтогенетическая структура, Туркестанский хребет, Таджикистан

**DOI:** 10.31857/S0006813622110023

Подушковидные растения занимают особое место в системе жизненных форм высших растений (Raunkjær, 1934; Serebryakov, 1962). Они широко распространены среди цветковых растений, отличаются обширным ареалом, приурочены к горным областям и высоким поясам от Арктики до субантарктических островов (Hauri, Schröter, 1914; Körner, 2003; Butterfield et al., 2013; Aubert et al., 2014). Все местообитания подушек характеризуются крайними неблагоприятными условиями для роста надземных осей (Rauh, 1939; Stanyukovich, 1949; Steshenko, 1965; Udalova, 1978). В различных местообитаниях ограничивающими рост могут быть низкие температуры и влажность воздуха и почвы, штормовые ветра. Влияние экологических факторов сказывается на подавлении

роста надземных частей побегов (Serebryakov, 1962; Khokhryakov, 1994; Körner, 2016). Развитие подушковидных растений в различных систематических группах привело к многообразию их типов и форм (Rauh, 1939; Zajczeva, 1949; Richter, 1981; Moore, 1983). В настоящее время выделено и изучено морфологическое разнообразие основных типов подушек: травянистых, полудревесных, древесных, истинных и ложных, дерновинных и розеточных (Rauh, 1939; Serebryakov, 1962; Kul'tiasov, 1962; Mazurenko, Khokhryakov, 1977; Volkov, 2007; Körner et al., 2011; Kolegova, Cheryomushkina, 2014; Talovskaya, 2017). Если в литературе существует много сведений по биологии и механизмам формирования полудревесных и древесных подушек, то для травянистых растений

имеются частные работы (Borisova, 1962; Antropova, 1983; Nukhimovskii, 1997; Pichugina, Savinykh, 2007; Zhmylev, 2000). Травянистые подушки относятся к хамефитам и/или гемикриптофитам, почки возобновления которых находятся выше поверхности или на уровне субстрата. Для трав-подушек в общем плане их строения и развития, так же как для прочих подушек, характерно акротонное интенсивное ветвление, незначительный годичный прирост, этажированность многолетних структур, компактное расположение осей и образование придаточных корней. Разнообразие и форма трав-подушек связаны главным образом с особенностями побегообразования, типом и цикличностью побегов возобновления. Так, у различных видов рода *Saxifraga* L. травянистые подушки (Zhmylev, 2004) строятся за счет развития моно-, ди-, или полициклических побегов розеточного или полурозеточного типов побегов с орто- и/или анизотропным направлением роста.

Биоморфологический анализ травянистых растений-подушек, с одной стороны, расширит представление об этой жизненной форме и ее эволюции (Boucher et al., 2016), с другой — позволит выявить механизм адаптации этих растений к суровым природным условиям. Наши исследования сосредоточены на изучении морфологического разнообразия представителей крупного рода *Nepeta* L. (Lamiaceae), виды которого в основном формируют травянистую, реже полудревесную жизненные формы (Astashenkov, 2015; Astashenkov et al., 2021). Среди изученных к настоящему времени видов только особи *Nepeta pamirensis* Franch. в высокогорных условиях Памира образуют подушковидную биоморфу (Astashenkov, 2015). Сравнительный анализ растений-подушек в системе биоморф близкородственных таксонов поможет выявить основные морфофилогенетические связи и пути соматической эволюции видов рода. Современные работы, связанные с изучением растений-подушек в условиях высокогорий, остаются без анализа их популяционной организации и оценки их состояния. Комплексное изучение популяционной биологии позволит заполнить этот пробел. В связи с этим цель работы — изучение особенностей формирования травянистой подушки и онтогенетической структуры ценопопуляции *Nepeta lipskyi* Kudrjasch. Образование подушки у представителей *Nepeta* на базе травянистого растения описывается впервые.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал по онтогенезу и структуре ценопопуляции *Nepeta lipskyi* собран на перевале Оббурдон (хр. Туркестанский, Таджикистан) в седловине гребня хребта (39°30'40.6"N 69°08'03.6"E,

$h = 3905$  м над ур. м.) на сухом сильно ошебенном субстрате. Расположенная в криоксерофитных условиях на осевой пологой части хребта изученная популяция подвержена сильному иссушающему ветру и высокой инсоляции. Особи *N. lipskyi* образуют монодоминантную растительную группировку в составе формации альпийских низкотравных пустошей, проективное покрытие вида составляло 30%. В целом климат района исследования характеризуется как очень холодный (средняя годовая температура +0.35–1.01°C) умеренный (годовая амплитуда месячных температур 21–22°C) и с небольшим количеством осадков в течение года. Максимум осадков (не более 800 мм в год) выпадает в апреле, мае и июне. В разгар вегетации (июль, август) количество осадков резко уменьшается, и вследствие сильной инсоляции, частых ветров, сильной испаряемости и высокого нагревания каменистых почв создаются условия значительной сухости. Климат горных склонов на высотах около 4000 м сменяется суровым климатом нивальной области (Afanas'ev, 1956).

При описании жизненной формы использованы подходы, разработанные отечественными морфологами (Serebryakov, 1962; Serebryakova, 1977). Онтогенез изучен согласно представлениям Т.А. Работнова (Rabotnov, 1950), А.А. Уранова (Uranov, 1975). Организация побега охарактеризована с позиции его структурно-функциональной дифференциации, предложенной W. Troll (1964). При описании структуры растений применен архитектурный подход (Hallé, Oldeman, 1970; Serebryakova, 1977; Barthélémy, Caraglio, 2007). Для описания архитектуры подушки в работе использованы термины: модуль (Barthélémy, Caraglio, 2007), резид (Nukhimovskii, 1997). Календарный возраст особей, когда это представлялось возможным, установлен с помощью прямого подсчета сохранившихся ежегодных резидов и годичных колец на анатомическом срезе главного корня. Онтогенетическая структура ценопопуляции изучена по общепринятой методике (Tsенорopolyatsii..., 1988), применено представление о характерном онтогенетическом спектре (Zaugol'nova, 1994). В качестве счетных единиц выбраны особь семенного происхождения (p–g3) и парциальные образования (кусты и побеги) (g3–s). В ценопопуляции определено соотношение особей разных онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр построен на основе учета особей на 45 площадках размером 1 м<sup>2</sup>, заложенных регулярным способом на трансектах шириной 1 м. Трансекты располагались вдоль и поперек осевой части хребта. При характеристике ценопопуляции использованы классификации по абсолютному максимуму онтогенетических групп (Uranov, Smirnova, 1969) и “дельта-омега” Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 2001).

ОНТОГЕНЕЗ

Онтогенез особей *Nepeta lipskyi* схематично изображен на рис. 2.

Прорастание семян надземное. Проросток имеет две семядоли и два настоящих супротивных листа. За счет контрактильной деятельности корня происходит втягивание семядольного узла с коротким гипокотилем в мелкоземистый субстрат. При этом эпикотиль вытягивается (0.3–0.4 см). В год прорастания семян особи, продолжая нарастать моноподиально, переходят в ювенильное состояние. Первичный побег ортотропный, верхнерозеточный, высотой не более 1.5 см. За вегетационный период развивается 2–3 пары накрест-супротивно расположенных настоящих черешковых листьев с городчатым краем. В пазухах всех листьев закладываются почки. Обычно на одном метамере супротивные почки имеют одинаковое число зачатков, одна всегда наиболее развита. Длина главного корня не превышает 2 см. После вегетации розеточная часть побега отмирает, сохраняется семядольный узел с пазушными почками.

На второй год растения переходят в имматурное состояние. Особи однопобеговые. Моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Из одной почки семядольного узла разворачивается моноциклический ортотропный верхнерозеточный побег. Вторая почка становится спящей. У побега текущего прироста геофильная часть длиной 1.5 см. Она ориентирована ортотропно, состоит из коротких 2–3 метамеров с чешуевидными и 1–2 длинных метамеров с переходными листьями. Переходные листья сидячие, бурого цвета, листовые пластинки цельнокрайние, только верхушки слегка волнистые. Почки регулярного возобновления закладываются



Рис. 1. Травянистая подушка *Nepeta lipskyi* в условиях Туркестанского хребта.

Fig. 1. Herbaceous cushion of *Nepeta lipskyi* in the conditions of Turkestan Range.

Показатели экологической плотности ( $P_{экол}$ ) даны согласно Ю. Одуму (Odum, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ

*Nepeta lipskyi* – симподиально нарастающее многолетнее травянистое растение, эндемик Средней Азии. Гемикриптофит. Произрастает на осыпях в составе криофильной растительности в границах альпийского и субальпийского поясов (3800–4000 м над ур. м.) горной системы Гиссаро-Алая (хр. Алайский, Туркестанский, Гиссарский) (Рождаркова, 1954; Budantzev, 1993) (рис. 1).

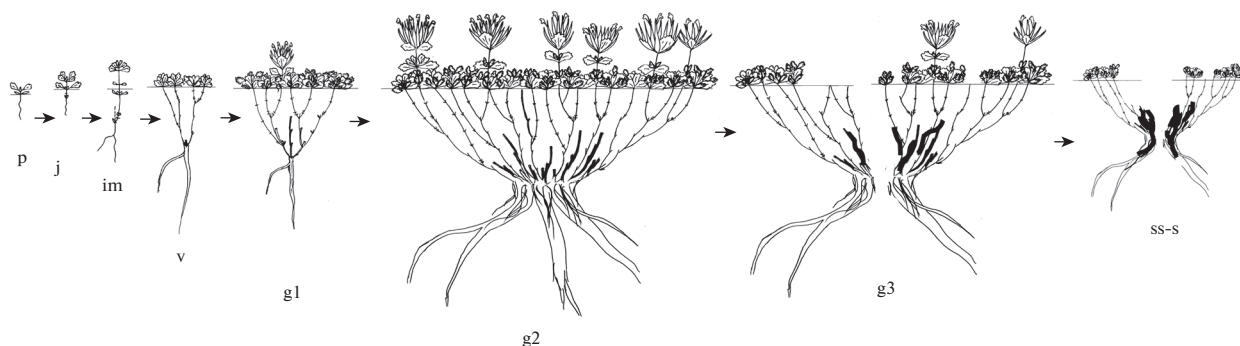


Рис. 2. Онтогенез особей *Nepeta lipskyi*.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – зрелое генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное; черта – уровень почвы, стрелки – переход из одного онтогенетического состояния в другое.

Fig. 2. Ontogeny of *Nepeta lipskyi* individuals.

Ontogenetic states: p – seedling, j – juvenile, im – immature, v – virginal, g1 – young generative, g2 – mature generative, g3 – old generative, ss – subsenile, s – senile; line – ground level, arrows – transition from one ontogenetic state to another.

ся в пазухе верхнего чешуевидного или нижнего переходного листа. Остальные почки не реализуются и становятся спящими. Надземная часть побега несет 3–4 метамера со сближенными междуузлиями. Верхнерозеточный побег прижат к поверхности субстрата, его высота не превышает 1.5 см. Побег в надземной части интенсивно ветвится. Из каждой пазушной почки развивается побег обогащения длиной 0.5–0.9 см. В конце вегетации разветвленный верхнерозеточный побег засыхает, втягивается в субстрат и постепенно отмирает до почки регулярного возобновления. Сохранившийся ортотропный резид длиной не более 0.4 см дает начало формированию каудекса и становится основой для построения его главной оси. Главный корень начинает ветвиться. Длина главного корня достигает 5 см. Длительность состояния I год.

На следующий год особи переходят в виргинильное состояние. В этом состоянии формируется первичный куст. Он состоит из двух вегетативных моноциклических верхнерозеточных побегов. Побег текущего прироста развертываются из почки, сохранившейся в семядольном узле, и почки регулярного возобновления, расположенной на резиде прошлогоднего побега. Геофильные части побегов возобновления 2.0–2.2 см дл, состоят из 1–3 коротких и 2–3 длинных метамеров с чешуевидными и переходными листьями. Начиная с этого состояния, почка регулярного возобновления формируется в пазухе нижнего переходного листа. Остальные почки не реализуются, они могут тронуться в рост при повреждении растущего побега. Розеточная часть побегов высотой 1.3–1.5 см состоит из 5–6 коротких метамеров. Из каждого узла развиваются боковые побеги обогащения длиной 1–1.5 см. После вегетации все листья засыхают. В субстрат втягивается разветвленная осевая часть каждого материнского побега, которая сохраняется в течение следующего года, затем отмирает до почки возобновления. Сохранившиеся резиды удлиненные, они имеют относительно одинаковую длину (0.8–1.0 см). Резид побега, возникшего из почки возобновления, надстраивает главную ось каудекса. Резид побега, возникшего из почки семядольного узла, дает начало боковой оси (каудикла I порядка). Базальная часть каудекса разрастается до 0.4–0.8 см в диаметре. Главный и боковой корни утолщаются (0.4–0.5 см), достигают длины 8–10 см. Покровные ткани каудекса и главного корня начинают слушаться. Длительность онтогенетического состояния I–2 года.

Первое цветение приходится на 4–5 год, особи переходят в молодое генеративное состояние. Начинает формироваться подушка. В ее основе лежат выровненная длина резидов, одинаковая высота плотно прижатых к субстрату ветвящихся верхнерозеточных побегов, тесное расположение

друг к другу ортотропных осей с незначительным годичным приростом. В молодой подушке различают вегетативные побеги разного происхождения: 1) побеги, развившиеся из почки возобновления, расположенные на каудикле I порядка; 2) побеги, развившиеся из спящих почек, сохранившихся на первом резиде главной оси и каудикле I порядка. У особой вегетативные верхнерозеточные побеги имеют облик побегов иматурных и виргинильных особей. Каждый вегетативный побег, развернувшийся из спящей почки, дает начало новой боковой оси каудекса (каудикла n+1 порядка). Так, после отмирания надземных частей таких побегов сохраняются резиды с почками регулярного возобновления. Нижележащие почки становятся спящими. На следующий год из одной перезимовавшей почки каждого резиды формируются вегетативный побег. После его вегетации сохранившийся удлиненный ортотропный резид продолжает симподиально надстраивать ось каждой каудиклы. В кусте первым зацветает побег, развившийся из почки регулярного возобновления верхнего резиды главной оси. Надземная часть генеративного побега высотой (вместе с соцветием) 5.8–6.0 см, она состоит из метамеров с удлиненными междуузлиями в отличие от вегетативных побегов. В результате этого соцветие выносится высоко над поверхностью подушки. Соцветие представляет собой открытый головчатый тирс из 4–5 близкорасположенных дихазиев, составленных из монохазиев. Геофильная часть генеративного побега не превышает 2.5 см дл., несет 2–3 коротких и 2–3 длинных метамера с чешуевидными и переходными листьями. Почки, расположенные в геофильной части побега, слабо развиты и не участвуют в побегообразовании. В конце вегетационного сезона генеративный побег засыхает и отмирает. В результате акронекроза каудикла начинает постепенно разрушаться. Ежегодно отмирает каждый последующий нижележащий резид каудиклы, живым остается только первый резид оси. Базальная часть каудекса за счет сохранения первых резидов разных каудикл со спящими почками увеличивается в диаметре (2.5–3.0 см). На ней появляются многолетние придаточные корни. Главный корень достигает длины 15 см, интенсивно ветвится, образуются однолетние эфемерные корни. В этом состоянии начинается процесс расщепления главного корня. Он разрушается с апикального конца вдоль сосудов ксилемы. В общей подземной части подушки из-за одинакового метамерного расположения почки регулярного возобновления (всегда первый метамер с переходными листьями) и выровненной длины сохраняющихся резидов (1.4–1.5 см), строится многолетняя этажированная структура. Диаметр подушки не превышает 10 см. Длительность состояния 3–4 года.



В зрелом генеративном состоянии особи *N. lipskyi* представляют собой плоскую, округлую в очертании подушку диаметром 40–50 см. Побегообразование осуществляется за счет почек возобновления и спящих почек. В подушке развиваются 30–50 генеративных и большое число вегетативных (100–150) побегов, розеточные части которых приземистые и плотно прижаты друг к другу. Развертывание спящих почек, расположенных в базальной части каудекса, приводит к появлению большого числа слаборазвитых вегетативных побегов, которые заполняют надземную сферу плоской подушки и приводят к ее радиальному разрастанию. Фотосинтезирующая часть таких побегов состоит из 3–5 коротких метамеров с зелеными листьями, геофильная часть — из 2–3 коротких и 1–3 длинных метамеров. Большая часть вегетативных побегов осенью отмирает и в дальнейшем они не участвуют в построении многолетних осей. Вегетативные побеги, появившиеся из почек возобновления, более развиты, длина их геофильной и надземной частей варьирует от 1.5 до 2.0 см и 3.0–4.0 см соответственно. Генеративные побеги развиваются только из почек возобновления последних годовых приростов каждой каудиккулы. Высота побегов — 6.5–7.5 см, длина геофильной части — 2–2.5 см. Сохранившиеся ортотропные резиды имеют выровненную длину (1.6–1.7 см), они продолжают строить ярусную подземную структуру подушки. Некроз многолетних осей приводит к накоплению в кусте большого числа отмерших остатков каудиккул. Базальная часть разрастается до 4–7 см. Главный корень длиной до 25 см, он веретенообразно перекручен, его базальная часть расширенная. Многолетние боковые и придаточные корни утолщаются до 1.0–1.5 см и достигают длины 20 см. На поверхности корней образуется большое число эфемерных корней разного порядка. Длительность состояния — 10–12 лет.

В старом генеративном состоянии формируются клон. Отмирание первых резидов старых осей и расщепление главного корня приводят к полной партикуляции особи. В результате этого обособляются первичный и парциальные кусты, имеющие собственную корневую систему. Подушка становится рыхлой и имеет неправильную в очертании форму. Клон состоит из первичного куста и неомоложенных парциальных образований, которые медленно стареют вместе с первичным кустом. Побегообразование осуществляется как за счет почек возобновления, так и спящих почек. В первичном и парциальных кустах формируется большое число вегетативных (более 50) и незначительное число генеративных (не более 10) побегов. В конце этого состояния возможно образование только одного генеративного и 5–15 вегетативных побегов. У некоторых парциальных образований последний годичный прирост

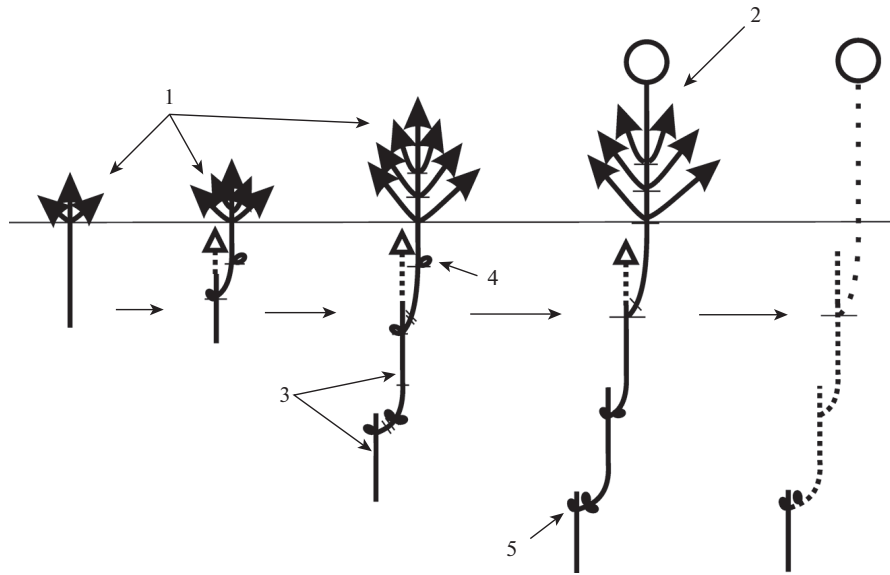
каудиккулы заканчивается побегом с неполным циклом развития, в связи с этим особи оказываются временно не цветущими. Большая часть побегов, возникших из спящих почек, не выходит на поверхность субстрата. В течение короткого вегетационного периода у них образуется только геофильная часть, несущая чешуевидные листья. Эти побеги отмирают и не участвуют в построении новых каудиккул. Из-за разрушения целостности особи в надземной сфере подушки образуются свободные пространства. Отдельные парциальные кусты могут располагаться друг от друга на расстоянии более 40–50 см. В результате полной партикуляции базальная часть каудекса также разрушается. Длительность состояния не превышает 4–6 лет.

Особи постгенеративного периода представляют собой рыхлую подушку (клон), состоящую из первичного и одного парциального куста с небольшим числом (5–7) побегов виргинильного облика. Побегообразование осуществляется исключительно из сохранившихся спящих почек. За счет большого числа спящих почек и медленного разрушения особи долгое время могут находиться в этом состоянии. У неомоложенных парциальных образований возможна повторная партикуляция. Разрушение происходит в центральной части куста в результате отмирания многолетних резидов каудекса и повторного расщепления придаточного корня. Длительность состояния 3–4 года.

Таким образом, онтогенез особей *N. lipskyi* полный, сложный. Процесс партикуляции растянутый, полный распад особи приходится на старое генеративное состояние. В результате медленного распада образуются неомоложенные долгоживущие парциальные образования. По темпам развития средневозрастное онтогенетическое состояние самое продолжительное.

#### Архитектурный анализ

Используя архитектурный подход, мы выявили особенности строения и развития многолетней структуры *Nepeta lipskyi* в условиях высокогорий Туркестанского хребта. В качестве конструктивных единиц выбраны: модуль (Barthélémy, Caraglio, 2007) и резид (Nukhimovskii, 1997). Так, после отмирания первичного побега, возникшего из семени, из одной почки семядольного узла формируется замещающий разветвленный вегетативный модуль (рис. 3). После отмирания его надземной части сохраняется удлиненный резид, который становится основой для построения первой оси (главная ось). Первая ось развивается за счет симподиального линейного сочленения удлиненных резидов разветвленных в надземной части модулей. Каждый год формируется один модуль замещения. Развитие модуля происходит



**Рис. 3.** Архитектурный анализ особей *Nepeta lipskyi*.

1 – разветвленный в надземной части вегетативный модуль, 2 – разветвленный в надземной части генеративный модуль, 3 – сохраняющаяся подземная часть модуля (резид), 4 – почка возобновления, 5 – почка спящая. Число почек условное, узлы расставлены условно.

**Fig. 3.** Architectural analysis of *Nepeta lipskyi* individuals.

1 – vegetative module branched in the above-ground part, 2 – generative module branched in the above-ground part, 3 – preserved underground part of the module (residue), 4 – renewal bud, 5 – dormant bud. The number of buds is conditional, the nodes are arranged conditionally.

из почки длинного метамера, несущего переходные листья. Нижележащие почки (в пазухах коротких метамеров) становятся спящими. Особенность структуры многолетней оси заключается в том, что многолетняя ось строится резидами только вегетативных модулей. На 4–5 год из почки верхнего резида развивается один генеративный модуль. После его развития вся симподиальная ось начинает постепенно разрушаться. Многолетняя структура оси разрушается до первого резида с расположенными на нем спящими почками.

Основой построения боковых осей (каудикул) выступают резиды модулей, возникших из спящих почек. Механизм формирования новых осей происходит также по линейному симподиальному способу. Как и главная, любая боковая ось строится резидами только вегетативных побегов. На 3–4 год из одной (реже двух) почки последнего верхнего резида развивается один генеративный модуль. В конце вегетационного сезона, после отмирания модуля, боковая ось начинает разрушаться до первого резида. Такой паттерн построения боковых осей сохраняется в течение всего онтогенеза особей. С возрастом у растений сокращается число резидов в составе оси.

#### Онтогенетическая структура ценопопуляции

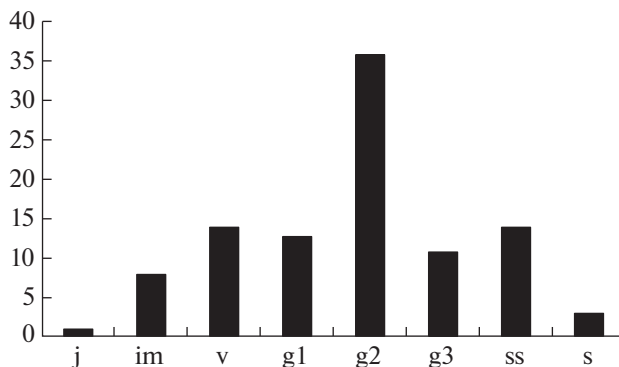
Исходя из особенностей онтогенеза и семенного способа возобновления, характерный онтогенетический спектр *Nepeta lipskyi* центрированный, полночленный. В условиях высокогорий Туркестанского хребта особи *N. lipskyi* образуют монодоминантную группировку с полным составом всех онтогенетических состояний. Онтогенетический спектр ценопопуляции совпадает с характерным спектром. Спектр центрированный, полночленный, с абсолютным максимумом на средневозрастных генеративных растениях (36%) (рис. 4). Это связано с долгим нахождением особей в зрелом генеративном состоянии и является биологической особенностью этого вида. Распределение онтогенетических фракций в левой части спектра отражает успешное семенное возобновление, выровненные темпы развития особей и перехода из одного онтогенетического состояния в другое. Правая часть спектра отражает процесс старческой партикуляции особей в конце генеративного периода. Замедленный процесс разрушения, который сопровождается образованием клона, с одной стороны, обуславливает появление старых жизнеспособных особей в ценопопуляции (g3–11; ss–14%), с другой, приводит к растянутым темпам развития старых особей и, как следствие, их накоплению. По классификации “дельта-омега” Л.А. Животовского (Zhivotovskii, 1991) цено-

популяция переходная, приближающаяся к зрелой ( $\Delta = 0.47$ ;  $\omega = 0.69$ ). В изученной ценопопуляции пространственное распределение особей вдоль осевой части хребта носит равномерный характер. Средняя экологическая плотность составляла  $4.7 \pm 2.4$  экз./м<sup>2</sup>. Наибольшая плотность (9–11 экз./м<sup>2</sup>) отмечена на площадках, где преобладали клоны, состоящие из большого числа неомоложенных парциальных образований (ss) и старых особей семенного происхождения (g3). Низкая плотность (1–3 экз./м<sup>2</sup>) отмечалась на выдуваемых буграх и складывалась преимущественно за счет растений прегенеративного периода и одиночных растений зрелого генеративного состояния.

Таким образом, онтогенетический состав, индексы возрастности и эффективности отражают успешный оборот поколений, выровненные темпы онтогенеза и нормальное устойчивое развитие ценопопуляции *N. lipskyi* в сложившихся высокогорных условиях.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Развитие особей *Nepeta lipskyi* существенно отличается от известных на сегодняшний день вариантов побегообразования многолетних каудексообразующих трав (Serebryakova, 1977, Nukhimovskii, 1997; Aktual'nye..., 2012) и описанных механизмов формирования травянистых подушек. Так, в отличие от большинства описанных каудексовых растений и трав-подушек, в побегообразовании которых обычно участвует почки возобновления, у особей *N. lipskyi*, помимо почек регулярного возобновления, в побегообразовании участвуют спящие почки. Пробуждение спящих почек у особей *N. lipskyi* дает начало построению новых многолетних осей каудекса. Такое побегообразование характерно для полудревесных и некоторых древесных растений (кустарников, кустарничков) (Mazurenko, Khokhryakov, 1977; Cheryomushkina, Guseva, 2015; Talovskaya et al., 2018), но не для трав (Serebryakov, 1962). Отличие в побегообразовании и в механизме формирования подушки отмечается у близкородственного вида *N. pamirensis*, произрастающего в условиях высокогорий Восточного Памира. Так, в отличие от особей *N. lipskyi*, подушка особей *N. pamirensis* развивается на основе полукустарничка в результате силлептического ветвления базальной части материнского побега. Побеги возобновления разворачиваются из почек, сохранившихся на базальных частях побегов II порядка прошлого года прироста. Интенсивное ветвление близкорасположенных побегов и ежегодное симподиальное надстраивание одинаковыми базальными частями приводит к формированию плотной выпуклой подушки. Разворачивание побегов из почек удлиненного метамера, находяще-



**Рис. 4.** Онтогенетический спектр ценопопуляции *Nepeta lipskyi*.

По оси X — онтогенетические состояния, по оси Y — количество особей на единицу площади, % от общего числа.

**Fig. 4.** Ontogenetic spectrum of *Nepeta lipskyi* coenopopulation.

X-axis — ontogenetic states; Y-axis — the number of individuals per area unit, % of total number.

гося выше поверхности почвы, приводит к росту подушки в высоту, а из почек укороченных метамеров — к ее разрастанию по периферии.

Помимо этого, механизм формирования травянистых и большей части древесных и полудревесных подушковидных жизненных форм связан с розеточным или полурозеточным типом побега (Rauh, 1939, Serebryakov, 1962; Körner, 2016). Для особей *N. lipskyi*, как и для большинства представителей рода *Nepeta*, характерен удлиненный тип побега. Однако влияние низких температур и сильного иссушающего ветра привели к сокращению длины междоузлий надземной части, что отразилось на структуре побегов особей *N. lipskyi* и обусловило “сжатие” верхушки побегов до розетки. Такой тип побега можно характеризовать как верхнерозеточный, и мы его рассматриваем как следствие аббревиации длины метаметров с листьями срединной формации под влиянием высокогорных условий.

В целом механизм формирования подушек у изученных ранее травянистых видов растений подобен подушкам древесных и полудревесных жизненных форм (Borisova, 1962; Nukhimovskii, 1997; Zhmylev, 2004; Pichugina, Savinykh, 2007). Построение плоской подушки у особей *N. lipskyi* — это результат выровненной длины резидов; одинаковой высоты плотно прижатых к субстрату интенсивно ветвящихся верхнерозеточных побегов; этажированного ветвления многолетних структур за счет одинакового метамерного расположения почки регулярного возобновления; близкого расположения осей с незначительным годичным приростом. В отличие от известных травянистых подушек, у которых накапливается

ветошь от годовых приростов внутри подушки, у особей *N. lipskyi* вся надземная часть ежегодно отмирает и сдувается ветром, а ветошь накапливается в субстрате между каудикалами.

В побегообразовании у *N. lipskyi* установлен эффект “усиления побегов”, описанный Т.И. Серебряковой (Serebryakova, 1977). Она отмечала, что усиление побегов у растений с удлиненным типом побега наблюдается только на начальных этапах онтогенеза особи, и после первого цветения у растений ежегодно формируются хорошо развитые генеративные побеги замещения. У особей *N. lipskyi* эффект “усиления побегов” наблюдается в процессе формирования многолетней оси (каудикалы) (рис. 3). Такой эффект повторяется каждый раз при образовании новой боковой оси и сохраняется в течение всего онтогенеза особи. Так, каждый последующий побег строящейся оси более развит, чем предыдущий. Таким образом, архитектура подушки *N. lipskyi* определяется наличием многолетних осей, формирующихся в результате линейного симподиального сочленения резидов вегетативных модулей.

Онтогенетическая структура ценопопуляции *N. lipskyi* отражает устойчивое ее развитие в условиях монодоминантного котловикового сообщества на Туркестанском хребте. Онтогенетический спектр ценопопуляции совпадает с характерным. В отсутствие фитоценотического давления динамические процессы, происходящие в ценопопуляции, обусловлены выровненными темпами развития семенных особей и парциальных образований, сбалансированным оборотом поколений в результате растянутого процесса партикуляции и постоянной инспермации. Подобное популяционное поведение отмечено у некоторых видов рода *Allium* L., образующих монодоминантные группировки на открытых перевеваемых песчаных барханах (Cheryomushkina, 2004), у которых онтогенетическая структура, как и у *Nepeta lipskyi* определяется только особенностями онтогенеза, способом возобновления и влиянием экологических факторов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Онтогенез особей *N. lipskyi* сложный, полный. Каудекс формируется на начальных этапах онтогенеза в результате симподиального сочленения резидов. По темпам развития наиболее продолжительное состояние средневозрастное. В побегообразовании принимают участие почки регулярного возобновления и спящие почки. В течение онтогенеза у особей *N. lipskyi* формируются моноциклические вегетативные верхнерозеточные побеги и генеративные побеги с удлиненными междуузлиями.

Плотно расположенные друг к другу надземные части верхнерозеточных побегов из-за одинакового метамерного расположения почки регулярного возобновления имеют выровненную высоту (3.0–4.0 см) и прижаты к субстрату, это приводит к образованию плоской травянистой подушки. Ежегодный незначительный годичный прирост (длина резиды 1.6–1.7 см) многолетних осей (каудикал) и одинаковое расположение почки регулярного возобновления сопровождается этажированным ветвлением. Удлиненные междуузлия генеративных побегов выносят верхушечное соцветие над поверхностью подушки.

Многолетние оси каудекса строятся по монохазальному типу. Длительность жизни каждой оси не превышает 3–5 лет. В построении оси участвуют резиды вегетативных побегов, заканчивается ось всегда генеративным побегом, после чего ось разрушается. Онтогенетический спектр ценопопуляции центрированный, полночленный, совпадает с характерным спектром. Индексы возрастности и эффективности ( $\Delta = 0.47$ ;  $\omega = 0.69$ ) характеризуют ценопопуляцию как переходную к зрелой. На основании онтогенетического состава и демографических показателей изученная ценопопуляция характеризуется как устойчивая, с нормальным типом развития.

## БЛАГОДАРНОСТЬ

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

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Afanas'ev] Афанасьев К.С. 1956. Растительность Туркестанского хребта. М., Л. 277 с.
- [Aktual'nye...] Актуальные проблемы современной биоморфологии. 2012. Киров. 610 с.
- [Antropova] Антропова Г.Л. 1983. Трансформация формы роста травянистых подушковидных лапчаток северо-востока СССР. — В кн.: Тезисы докл. VII делегатского съезда всесоюзного ботанического общества. Л. С. 225.
- Astashenkov A.Yu. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (*Lamiaceae*) to the conditions of the Pamir mountains. — Contemporary Problems of Ecology 8 (5): 636–646. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050029>
- Astashenkov A.Yu., Karpova E.A., Cheryomushkina V.A. 2021. Diversity patterns of life forms and phenolic profiles of endemic *Nepeta* plants along an aridity gradient of a high-mountain zone in Central Asia. — Taiwan. 66 (4): 541–556. <https://doi.org/10.6165/tai.2021.66.541>
- Aubert S., Boucher F., Lavergne S., Renaud J., Choler P. 2014: A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. — Alpine Botany.

- 124 (1): 59–70.  
<https://doi.org/10.1007/s00035-014-0127-x>
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — *Ann. Bot.* 99 (3): 375–407.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>
- [Borisova] Борисова И.В. 1962. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений Северного Казахстана. — *Проблемы ботаники.* 6: 336–345.
- Boucher F.C., Lavergne S., Basile M., Choler P., Aubert S. 2016. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics.* 20: 22–31.  
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.002>
- [Budantzev] Буданцев А.Л. 1993. Триба Nepeteae Benth. семейства Lamiaceae Lindl. (систематика, география, возможности использования): Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 33 с.
- Butterfield B.J., Cavieres L.A., Callaway R.M., Cook B.J., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R. et al. 2013. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. — *Ecol. Lett.* 16: 478–486.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12070>
- [Cheryomushkina] Черемушкина В.А. 2004. Биология луков Евразии. Новосибирск. 279 с.
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). — *Contemporary Problems of Ecology.* 8 (5): 624–635.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425515050054>
- Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hauri H., Schröter C. 1914. Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. — *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr.* 50: 618–656.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1994. “Подушки” для экстремальных условий. — *Природа.* 6: 36–41.
- [Kolegova, Cheryomushkina] Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2014. Онтогенез подушковидной жизненной формы *Thymus baicalensis* (Lamiaceae). — *Бот. журн.* 99 (10): 1109–1118.
- Körner C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems, 2nd ed. Springer, New York. 345 p.
- Körner C., Paulsen J., Spehn E.M. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. — *Alpine Botany.* 121: 73–78.  
<https://doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>
- Körner C. 2016. Plant adaptation to cold climates [version 1; peer review: 2 approved]. *F1000Research* 5 (F1000 Faculty Rev): 2769.  
<https://doi.org/10.12688/f1000research.9107.1>
- [Kul'tiasov] Культиасов И.М. 1962. Эколого-морфологические особенности подушковидных эспарцетов Средней Азии. — *Бот. журн.* 47 (5): 645–656.
- [Mazurenko, Khokhryakov] Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. 158 с.
- Moore D.M. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Missouri Botanical Garden, St-Louis. 396 p.
- [Nukhimovskii] Нухимовский Е.Л. 1997. Основы биоморфологии высших растений. Т. 1. М. 630 с.
- [Odum] Одум Ю. 1986. Экология. Т. 2. М. 376 с.
- [Pichugina, Savinykh] Пичугина Е.В., Савиных Н.П. 2006. Особенности онтогенеза *Jurineae cyanoides* (Asteraceae) на северной границе ареала. — *Раст. ресурсы.* 2006. 3: 10–25.
- [Pojarkova] Пояркова А.И. 1954. Семейство Lamiaceae. — В кн.: *Флора СССР.* Т. 20. М., Л. С. 286–360.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — *Труды БИН АН СССР. Геоботаника.* 3 (6): 176–196.
- Rauh W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. — *Nova Acta Leopold.* 7: 268–508.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford. 632 p.
- Richter M. 1981. Klimagegensätze in Südperu und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. *Erdkunde.* 35 (1): 12–30.  
<https://doi.org/10.3112/erdkunde.1981.01.02>
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 5 (82): 112–128.
- [Stanyukovich] Станюкович К.В. 1949. Растительный покров Восточного Памира. М. 159 с.
- [Steshenko] Стешенко А.П. 1965. Ритм развития растений Памира в связи с различиями условий среды. — *Проблемы современной ботаники.* 2: 111–115.
- [Talovskaya] Таловская Е.Б. 2017. Поливариантность онтогенеза *Thymus mugodzhariensis* (Lamiaceae) подушковидной жизненной формы. — *Вестник Томского гос. ун-та. Биология.* 40: 88–101.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/40/5>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morphological adaptation of species of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia. — *Contemporary Problems of Ecology.* 6: 624–634.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425518060094>
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 1. Jena. 615 p.
- [Tsenopopolyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.
- [Udalova] Удалова Р.А. 1978. Морфологический анализ некоторых подушковидных кактусов. — *Бот. журн.* 63 (2): 256–263.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — *Биол. науки.* 2: 7–34.
- [Uranov, Smirnova] Уранов А.А., Смирнова О.В. 1969. Классификация и основные особенности развития популяций многолетних растений. — *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 74 (2): 119–134.

- [Volkov] Волков И.В. 2007. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск. 412 с.
- [Zajczeva] Зайцева М.Г. 1949. О развитии формы растенной-подушек. — Сообщ. Таджик. Фил. АН СССР. Сталинобад. Т. 17. С. 16–20.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.
- [Zhmylev] Жмылев П.Ю. 2000. Жизненные формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (Saxifragaceae). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 105 (6): 32–37.
- [Zhmylev] Жмылев П.Ю. 2004. Род *Saxifraga* L. (Saxifragaceae): Биоморфология, систематика и эволюция жизненных форм: Автореф. дис. ... док. биол. наук. М. 45 с.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. (40) 4: 587–602.

## FORMATION OF HERBACEOUS CUSHION AND STRUCTURE OF COENOPULATION OF *NEPETA LIPSKYI* (LAMIACEAE) ON THE TURKESTAN RANGE

A. Yu. Astashenkov<sup>a,#</sup> and V. A. Cheryomushkina<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

#e-mail: astal@bk.ru

The mechanism of the formation of an herbaceous cushion in the ontogeny of *Nepeta lipskyi* Kudrjasch. was studied and the state of its coenopulation in the high-altitude conditions of the Turkestan Range (Tajikistan) was estimated. It is established that the ontogeny is complete and complex, and the individual development follows a sympodial upper-rosette pattern of shoot formation. A squat flat herbaceous cushion is formed due to the aligned length of the residues, an equal height of branching rosette shoots tightly pressed to the substrate, closely spaced axes with a minor annual increase. The cushion begins forming in a young generative state. Both regularly regenerating buds and dormant buds are involved in the shoot formation. Using architectural analysis, it was found that perennial axes (caudicules) are built as a result of a linear successive sympodial articulation of residues of vegetative modules. The first module of any axis is always formed from a dormant bud. Further, the axis is built through the development of modules from the buds of regular renewal. The last annual growth is always generative, after which the axis dies. The ontogenetic spectrum of the studied coenopulation is centered, complete, and coincides with the characteristic spectrum. Age and efficiency indices ( $\Delta = 0.47$ ;  $\omega = 0.69$ ) characterize the coenopulation as transitional to mature. The ontogenetic composition and demographic indicators reflect the stable normal state of the coenopulation.

**Keywords:** herbaceous cushion, ontogenesis, *Nepeta lipskyi*, architectural analysis, ontogenetic structure, Turkestan Range, Tajikistan

### ACKNOWLEDGMENTS

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

### REFERENCES

- Afanas'ev K.S. 1956. Rastitel'nost' Turkestanskogo khrebtta [Vegetation of the Turkestan Range]. Moscow, Leningrad. 277 p. (In Russ.).
- Aktual'nye problemy sovremennoy biomorfologii [Actual problems of modern biomorphology]. 2012. Kirov. 610 p. (In Russ.).
- Antropova G.L. 1983. Transformatsiya formy rosta trayanistykh podushkovidnykh lapchatok severo-vostoka SSSR [Transformation growth form of cushion-shaped cinquefoils of the north-east USSR]. — In: Tezisy dokl. VII deligatnogo s"ezda vsesoyuznogo botanicheskogo obshchestva. Leningrad. P. 225.
- Astashenkov A.Yu. 2015. Morphological adaptation of *Nepeta pamirensis* Franch. (Lamiaceae) to the conditions of the Pamir mountains. — Contemporary Problems of Ecology. 8 (5): 636–646.  
<http://dx.doi.org/10.1134/S1995425515050029>
- Astashenkov A.Yu., Karpova E.A., Cheryomushkina V.A. 2021. Diversity patterns of life forms and phenolic profiles of endemic *Nepeta* plants along an aridity gradient of a high-mountain zone in Central Asia. — Taiwan. 66 (4): 541–556.  
<http://dx.doi.org/10.6165/tai.2021.66.541>
- Aubert S., Boucher F., Lavergne S., Renaud J., Choler P. 2014. A revised worldwide catalogue of cushion plants 100 years after Hauri and Schröter. — Alpine Botany. 124 (1): 59–70.  
<http://dx.doi.org/10.1007/s00035-014-0127-x>
- Barthélémy D., Caraglio Y. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. — Ann. Bot. 99 (3): 375–407.  
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl260>

- Borisova I.B. 1962. Biological and morphological characteristics of herbaceous cushion plants of Northern Kazakhstan. — Problemy botaniki. 6: 336–345 (In Russ.).
- Boucher F.C., Lavergne S., Basile M., Choler P., Aubert S. 2016. Evolution and biogeography of the cushion life form in angiosperms. — Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. 20: 22–31.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ppees.2016.03.002>
- Budantzev A.L. 1993. Triba Nepeteae Benth. semejstva Lamiaceae Lindl. (sistematika, geografiya, vozmozhnosti ispol'zovaniya) [Tribe of *Nepeteae* Benth. Family *Lamiaceae* Lindl. (systematic, geography, possibility of use)]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci.]. St. Petersburg. 33 p. (In Russ.).
- Butterfield B.J., Cavieres L.A., Callaway R.M., Cook B.J., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R. et al. 2013. Alpine cushion plants inhibit the loss of phylogenetic diversity in severe environments. — Ecology Letter. 16: 478–486.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12070>
- Cheryomushkina V.A. 2004. Biology of *Allium* species in Eurasia. Novosibirsk. 280 p. (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). — Contemporary Problems of Ecology. 8 (5): 624–635.  
<http://dx.doi.org/10.1134/S1995425515050054>
- Hallé F., Oldeman R.A.A. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hauri H., Schröter C. 1914. Versuch einer Übersicht der siphonogamen Polsterpflanzen. Bot. Jahrb. Syst. Pflanzenges. Pflanzengeogr. 50: 618–656.
- Khokhryakov A.P. 1994. "Podushki" dlya ekstremal'nykh usloviy ["Cushion" for extreme conditions]. — Priroda. 6: 36–41 (In Russ.).
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2014. Ontogeny cushion life form of *Thymus baicalensis* (Lamiaceae). — Bot. Zhurn. 99 (10): 1109–1118 (In Russ.).
- Körner C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems, 2nd ed. Springer, New York. 345 p.
- Körner C., Paulsen J., Spehn E.M. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. — Alpine Botany. 121: 73–78.  
<http://dx.doi.org/10.1007/s00035-011-0094-4>
- Körner C. 2016. Plant adaptation to cold climates [version 1; peer review: 2 approved]. F1000Research 5 (F1000 Faculty Rev):2769.  
<https://doi.org/10.12688/f1000research.9107.1>
- Kul'tiasov I.M. 1962. Ecological and morphological features of the cushion sainfoin of Central Asia. — Bot. Zhurn. 47 (5): 645–656 (In Russ.).
- Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. 1977. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of dwarf scrubs]. Moscow. 160 p. (In Russ.).
- Moore D.M. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Missouri Botanical Garden, St-Louis. 396 p.
- Nukhimovskii E.L. 1997. Osnovy biomorfologii vysshikh rasteniy [Fundamentals of biomorphology of spermatophyte plants]. Vol. 1. Moscow. 630 p. (In Russ.).
- Odum Yu. 1986. Ekologiya [Ecology]. Vol. 2. Moscow. 376 p. (In Russ.).
- Pichugina E.V., Savinykh N.P. 2006. Features ontogeny of *Jurineae cyanoides* (Asteraceae) on the northern border range. — Rastitel'nye resursy. 3: 10–25 (In Russ.).
- Pojarkova A.I. 1954. Semeystvo Lamiaceae [Family Lamiaceae]. — In: Flora USSR. Vol. 20. Moscow, Leningrad. P. 286–360 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyi tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses]. — Trudy Botanicheskogo Instituta im. V.L. Komarova Akademii Nauk SSSR. Geobotanika. 3 (6): 179–196 (In Russ.).
- Rauh W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen. — Nova Acta Leopold. 7: 268–508.
- Raunkiaer C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford. 632 p.
- Richter M. 1981. Klimagegensätze in Südperu und ihre Auswirkungen auf die Vegetation. Erdkunde. 35 (1): 12–30. <https://doi.org/10.3112/erdkunde.1981.01.02>
- Serebryakov I.G. 1962. Ekologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of the plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1977. Ob osnovnykh "arkhitekturnykh modelyakh" travyanistykh mnogoletnikov i modusakh ikh preobrazovaniya [General "architecture models" of herbaceous perennial plants, and their transformed types]. — Byullyuten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdeleniye biologii. 5 (82): 112–128 (In Russ.).
- Stanyukovich K.V. 1949. Rastitel'nyy pokrov Vostochnogo Pamira [Vegetation cover of the Eastern Pamirs]. Moscow. 159 p. (In Russ.).
- Steshenko A.P. 1965. Ritm razvitiya rasteniy Pamira v svyazi s razlichiyami usloviy sredy [Rhythm of the development of Pamir plants in connection with differences in environmental conditions]. — Problemy sovremennoy botaniki. 2: 111–115 (In Russ.).
- Talovskaya E.B. 2017. Polyvariance of *Thymus mugodzhariensis* (Lamiaceae) ontogeny of cushion-like life form. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. 40: 88–101 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/19988591/40/5>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morphological adaptation of species of the genus *Thymus* (Lamiaceae) in Yakutia. — Contemporary Problems of Ecology. 6: 624–634.  
<http://dx.doi.org/10.1134/S1995425518060094>
- Troll W. 1964. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. 1. Jena 615 p.
- Tsenopopulyatsii rasteniy (ocherki populyatsionnoy biologii) [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. 1988. Moscow. 182 p.
- Udalova R.A. 1978. Morphological analysis of some cushion-shaped cactuses. — Bot. Zhurn. 63 (2): 256–263 (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Age spectrum of phytocoenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Biologicheskiye Nauki. 2: 7–34 (In Russ.).

- Uranov A.A., Smirnova O.V. 1969. Classification and main features of development of populations of perennial plants. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Otdeleniye biologii. 74 (2): 119–134 (In Russ.).
- Volkov I.V. 2007. Biomorfologicheskie adaptatsii vysokogornyykh rasteniy [Biomorphological adaptations of alpine plants]. Tomsk. 412 p. (In Russ.).
- Zajczeva M.G. 1949. O razvitii formy rasteniy-podushek [About the development shape of cushion plants]. — Soobshchenie Tadzhijskogo Filiala AN SSSR. Stalino-bad. 17. P. 16–20 (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rasteniy i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant populations and problems of their monitoring]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu. 2000. Life forms of saxifrages in connection with the evolution of genus *Saxifraga* L. (Saxifragaceae). — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Otdeleniye biologii. 105 (6): 32–37 (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu. 2004. Rod *Saxifraga* L. (Saxifragaceae): Biomorfologiya, sistematika i evolyuciya zhiznennykh form [Genus of *Saxifraga* L. (Saxifragaceae): Biomorphology, taxonomy and evolution life forms]: Abstr. ... Diss. Doct. Sci. Moscow. 45 p. (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 2001. Ontogeneticheskoye sostoyaniye, effektivnaya plotnost i klassifikatsiya populyatsii [Ontogenetic state, effective density and classification of populations]. — Ekologiya. 1: 3–7 (In Russ.).



ОСОБЕННОСТИ ГЕТЕРОФИЛЛИИ *ACER SERRULATUM* (ACERACEAE)

© 2022 г. С. М. Бебия<sup>1,\*</sup>, Е. Ф. Джакония<sup>1</sup>, И. Ю. Титов<sup>1</sup>,  
И. С. Антонова<sup>2,\*\*</sup>, М. С. Телевинова<sup>2</sup>, М. В. Кременецкая<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Ботанический институт Академии наук Абхазии  
ул. Гулиа, 22, Сухум, 384900, Абхазия

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

\*e-mail: [bebia\\_serger@mail.ru](mailto:bebia_serger@mail.ru)

\*\*e-mail: [ulmaceae@mail.ru](mailto:ulmaceae@mail.ru)

Поступила в редакцию 20.04.22 г.

После доработки 19.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Освещены результаты исследования индивидуального развития особей вида *Acer serrulatum* Hayata. Проведенные многолетние фенологические и эколого-морфологические наблюдения показали, что растения сохранили ритмику и экологические особенности, присущие виду в естественных условиях местообитаний. Охарактеризовано развитие формы листовой пластинки от проростка до зрелой стадии, и основное внимание уделено гетерофиллии этого вида. Рассматривается два вида гетерофиллии: предгенеративного и генеративного периодов. У *A. serrulatum* гетерофиллия отсутствует у молодых и быстро растущих деревьев 10–12-летнего возраста. На их побегах (и ростовых, и коротких) листья строго пятилопастные. Гетерофиллия у взрослого растения *A. serrulatum* проявляется в листовой серии ростовых побегов. Изменения от пятилопастной до трехлопастной пластинки объясняется как эффект недоразвития листа в средней части многолистного ростового побега, образующего на следующий год множество боковых и большую листовую поверхность плагиотропной ветви дерева. Рассмотрено явление гетерофиллии и для других 36 видов рода *Acer* секции *Palmata* Рах. Общее количество видов с изменяющейся в онтогенезе листовой пластинкой на прегенеративном этапе составляет 90% от числа листопадных видов секции. При этом виды, имеющие гетерофиллию во взрослом генеративном состоянии, составляют 35% от листопадных видов секции. Наиболее часто встречаются виды с 9 лопастями листовой пластинки. Обсуждаются возможные эволюционные тенденции в пределах таксона, приспособительные возможности вегетативного тела древесного растения.

**Ключевые слова:** *Acer serrulatum*, онтогенез, прегенеративный и генеративный периоды, побег, гетерофиллия, листовая пластинка

**DOI:** 10.31857/S0006813622110035

Изучение индивидуального развития особей позволяет уточнить характеристику приспособительных возможностей вида и необходимо для понимания эволюционных тенденций (преобразований) в пределах таксона. У некоторых видов кленов прохождение отдельных стадий онтогенеза маркируется определенной формой листовой пластинки. Фенологические, морфологические и анатомические методы исследования побегов позволяют выявить особенности, сформированные в естественных условиях, и оценить приспособительные возможности растения.

*Acer serrulatum* Hayata относится к секции *Palmata* Рах. По литературным данным секция объединяет около 40 видов (De Jong, 1976; Xu et al., 2008; Eom et al., 2011). На систематическое положение вида существуют разные точки зрения

(De Jong, 1976; Beaulieu et al., 2003; Eom et al., 2011). F. Рах в монографическом описании рода *Acer* (1886) включает *A. serrulatum* в состав *A. oliverianum*. Другие авторы (Beaulieu et al., 2003) в обзоре рода клен также приводят только *A. oliverianum* Рах. Причем, в пределах вида они выделяют три комбинации: *A. oliverianum* f. *longistaminum* Hayata, *A. oliverianum* var. *microcarpum* Hayata, *A. oliverianum* var. *nakaharae* Hayata, и отдельно комбинацию *A. serrulatum* Hayata в качестве синонима. Во флорах Тайваня и Китая *A. serrulatum* приведен как самостоятельный эндемичный вид, произрастающий в составе дубово-лавровых лесов (Huang et al. Editorial..., 1993; Xu et al. (eds.), 2008). Название *A. serrulatum* Hayata считается приоритетным по IPNI (2019) и POWO (2019).

В настоящее время *A. serrulatum* Hayata рассматривается в качестве эндема острова Тайвань. Растения вида обладают высокой семенной продуктивностью и всхожестью семян, крупными размерами деревьев. Это характеризует вид как прогрессивный реликт, обладающий ограниченным ареалом, в силу того что он, вероятно, еще не успел расселиться.

Местообитания *A. serrulatum* сосредоточены на высотах от 1000 до 2000 м над ур. м., где 187 дней в году отмечаются дожди, вследствие чего влажность почвы и воздуха постоянно высокая (Wu, 1959; Huang et Editorial..., 1993; Bebiya et al., 2000). Это лесные массивы, расположенные в субтропическом климате, характеризующиеся стабильностью температурного режима и постоянным присутствием туманов и облачности, спускающейся с гор. Высота вечнозеленых лесных сообществ достигает 30 метров. Полог леса разделяется на три–четыре яруса. Сообщества исключительно многовидовые. *A. serrulatum* достигает до 20 м и входит во второй-третий ярус, что позволяет отнести его к теневыносливым растениям. В состав верхних ярусов входят *Beilschmiedia erythrophlora* Hayata, *Castanopsis longicaudata* (Hayata) Nakai, *Quercus stenophylloides* Hayata, *Q. morii* Hayata, *Q. tatakaensis* Tomiya, *Lithocarpus amygdalifolius* (Skan) Hayata, *L. lepidocarpus* (Hayata) Hayata, *L. kawakamii* (Hayata) Hayata, *Litsea acuminata* (Blume) Sa. Kurata, *L. akoensis* Hayata, *Machilus thunbergii* Siebold et Zucc., *M. japonica* Siebold & Zucc., *Cinnamotum insularimontanum* Hayata (Yang et al., 2010). Бриофиты и лишайники здесь покрывают стволы деревьев и кроны большими гирляндами. На поверхности почвы в таких лесах также широко представлены многовидовые сообщества настоящих мхов. Вследствие этого ювенильные особи деревьев развиваются в условиях большой влажности и значительного затенения.

Несмотря на то, что представители рода *Acer* издавна выращиваются на Кавказе, *A. serrulatum* в списках интродуцированных видов не значился (Ginkul, 1936; Pilipenko, 1978; Karpun, 2003; Fedorinova et al., 2013). В Саду Ботанического института Академии наук Абхазии (БИН АНА) этот вид появился немногим более 25 лет назад (Dzhakoniya, 2012) и проявил себя как высокодекоративное растение, потенциально способное занять заметное место в озеленении населенных пунктов республики.

Многие исследователи отмечают, что для *Acer oliverianum* Pax., *A. serrulatum*, а также некоторых других видов секции *Palmata* Pax. характерно явление гетерофиллии. Это, в немалой степени, затрудняет определение таксономической принадлежности особей (De Jong, 1976; Eom et al., 2011). При этом, гетерофиллия проявляется чаще у растений раннего возраста и в генеративном состоя-

нии. Сопоставление морфологических особенностей листьев растений в разных возрастных состояниях может раскрыть важные биологические свойства вида.

Явление гетерофиллии широко известно и у других видов рода *Acer* (Critchfield, 1970, 1971) и представляет интерес для биологов разных специальностей в вопросе общего синтетического понимания этого явления в биологии растений.

Цель данной работы – подвести итоги исследования развития листовой пластинки *A. serrulatum* от проростка до генеративной стадии и уделить особое внимание гетерофиллии этого вида.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованные растения *Acer serrulatum* выращены на территории Сада БИН АНА из семян, собранных в средней части о. Тайвань. В настоящее время особи этого вида представляют собой хорошо развитые генеративные растения, вступившие в стадию плодоношения. Фенологические наблюдения проводили с 2005 по 2021 год за растениями, произрастающими в открытом грунте и высаженными в вазоны. Растения пересаживали в вазоны в ювенильном возрастном состоянии с семядолями и двумя листовыми пластинками начиная с апреля 2005 года. Наблюдения за самосевом проводили в разных частях сада в подкroновом пространстве материнского растения и на клумбах сада. Фенологические характеристики исследованы для более 300 растений (Metodika..., 1975; Shul'ts, 1981; Zaitsev, 1981).

Проведены подробные описания листовых пластинок, их размеров и форм в разных возрастных состояниях. Возрастные состояния (проросток, ювенильное растение, иматурное растение, виргинильное растение, генеративное растение) выделены по методике О.В. Смирновой с соавторами (Smirnova et al., 2018). У растений разных возрастных состояний проведены описания побегов по методике, разработанной в СПбГУ (Antonova, Fatianova, 2016). Выполнено анатомическое исследование листовых пластинок и черешков взрослых растений по методике Фурст (Furst, 1979). На основе данных по анатомическому анализу трех- и пятилопастных листьев проведены факторный и дискриминантный анализы с использованием статистического пакета STATISTICA 10 (StatSoft, Inc.).

Проанализированы описания и изображения листовых пластинок 36 видов секции (Huang, 1993; Xu et al., 2008). По литературным данным, секция объединяет около 40 видов (De Jong, 1976; Xu et al., 2008; Eom et al., 2011). Отнесение вида к определенной градации по признаку лопастности происходило на основании преобладающего количества лопастей листьев у дерева в генератив-

**Таблица 1.** Фенологические фазы *Acer serrulatum* в условиях Ботанического сада БИН АНА  
**Table 1.** Phenological stages of *Acer serrulatum* in the conditions of the Botanical Garden of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of Abkhazia

Начало набухания почек Beginning of swelling buds	Начало распухания почек Beginning of opening buds	Начало цветения Beginning of flowering	Начало созревания плодов Beginning of fruit ripening	Конец созревания плодов End of fruit ripening	Начало осеннего окрашивания листьев Beginning of autumn leaf colour changing	Конец осеннего окрашивания листьев End of autumn leaf colour changing	Начало листопада Beginning of leaf fall	Конец листопада End of leaf fall
27.02 ± 5.1*	10.03 ± 4.2	6.04 ± 6.8	23.04 ± 3.3	20.10 ± 6.3	2.11 ± 6.0	19.11 ± 6.5	5.12 ± 3.5	18.12 ± 2.8

Примечание: \* – Дни.

Note: \* – Days.

ном возрастном состоянии. Высота дерева бра-лась по максимальной градации, приводимой в литературе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Почки у *Acer serrulatum* раннего генеративного состояния набухают в конце февраля (табл. 1). Рост побегов начинается в начале марта и продолжается около месяца. Разворачивающиеся листья и растущий побег вначале окрашены в ярко-бордовый цвет. По мере созревания листовая пластинка бледнеет до блекло-бордового цвета, затем буреет и постепенно к началу июня становится зеленой. Листовая пластинка приобретает форму, характерную для взрослого листа, к концу первой декады марта одновременно с окончанием роста побегов.

Цветение проходит параллельно с ростом побегов и продолжается около 2.5 недель. Плоды созревают в течение семи месяцев. Осеннее окрашивание листьев начинается в декабре. За две недели листья могут измениться в цвете 8 раз. Ко времени листопада листья имеют разнообразную окраску: от желто-зеленой в нижней, красновато-фиолетовой в средней и ярко-красно-оранжевой в верхней части кроны (Dzhakoniya, 2012). Листопад начинается почти через месяц после окончания окрашивания листьев, полное опадение листьев происходит поздно (к середине декабря) и продолжается около недели.

Согласно литературным данным, на Тайване *A. serrulatum* разворачивает листья в конце февраля – начале марта (Hayashida, 2015), что совпадает со сроками, наблюдаемыми в Саду БИН АНА. Аналогичная картина наблюдается и для сроков цветения, созревания плодов, осеннего окрашивания листьев и листопада (Dzhakoniya, 2012). Таким образом, несмотря на очень большую удаленность территории Абхазии от о. Тайвань и несомненно меньшее количество солнеч-

ной радиации, сроки прохождения важных фенологических фаз сходны.

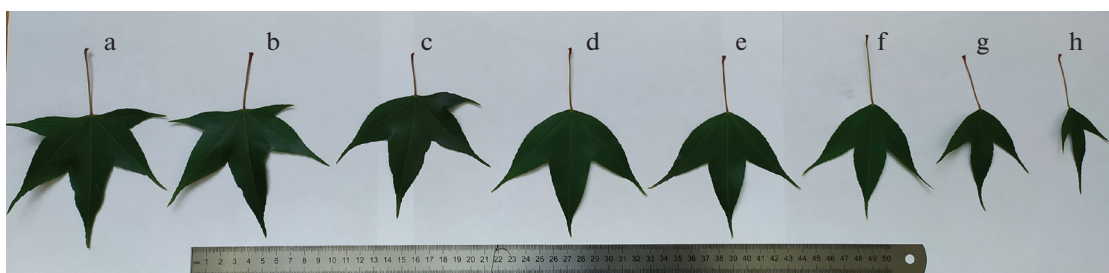
Интересно отметить, что молодые растения, привезенные из Тайваня, поначалу не сбрасывали листья, оставаясь вечнозелеными. У семенных особей, развивающихся в условиях г. Сухум, листья опадают в 20-х числах декабря, а новые начинают разворачиваться уже в начале марта.

Первое плодоношение наблюдалось у растений в 12-летнем возрасте. При этом все семена оказались стерильными. Лишь через 4 года стали формироваться полноценные семена. В Сочинском дендрарии деревья также перешли в генеративную фазу в 12–13-летнем возрасте (Dzhakoniya, 2012).

В саду БИН АНА дерево 25-летнего возраста значительно превосходит по высоте и ширине кроны экземпляры того же возраста в сочинском “Дендрарии”, где температура и влажность менее соответствуют условиям Тайваня, нежели в Сухуме.

В Сухуме *A. serrulatum* имеет очень длительный период вегетации. В конце иматурного и в виргинильном возрастном состоянии у этого вида наблюдали две волны роста. Вторая волна приходилась на осень, поэтому побеги не успевали одревеснеть и зимой подмерзали. Две волны роста связаны с более влажными весенним и осенним сезонами, по сравнению с летним. В особо влажные годы рост не прекращался и летом, и тогда отдельной осенней волны не наблюдалось.

Наши исследования показали, что у взрослого генеративного растения пятилопастные листья присущи всем генеративным побегам. У вегетативных побегов такая форма листа свойственна коротким побегам с двумя или тремя парами листьев. У всех многолистных ростовых побегов, составляющих скелет кроны, после образования двух пар листовых пластинок с пятью лопастями (рис. 1a, b) развиваются трехлопастные листовые



**Рис. 1.** Серия фотосинтезирующих листьев ростового побега дерева. Из каждой пары листьев представлен только один.

**Fig. 1.** A series of photosynthetic leaves of a growth shoot of a tree. Only one leaf of each pair is represented.

пластинки, не имеющие зачатков нижних четвертой и пятой долей (рис. 1d–h). Пятилопастные листья вполне соответствуют листьям генеративных и коротких вегетативных побегов. Иногда за пятилопастными листовыми пластинками образуются четырехлопастные пластинки, у которых отсутствуют симметричная четвертой пятой доля (рис. 1c). При этом у одного листа может быть четырехлопастная пластинка, а у другого, отходящего от того же узла – трехлопастная.

Последующие листовые пластинки ростовых побегов отчетливо трехлопастные. Количество пар трехлопастных пластинок обычно превышает количество пятилопастных или может быть равно ему. У части побегов трехлопастные листья появляются сразу за пятилопастными. Чаще такие побеги имеют несколько меньшую длину и количество листьев. Они развиваются на осях 4-го, реже 3-го порядка.

Пропорции долей трехлопастных листьев изменяются в сторону удлинения капельницы на вершине листа и сокращения ширины долей (рис. 1d–h). По консистенции эти листья более плотные, чем пятилопастные. На следующий год из почек ростовых побегов формируются многочисленные боковые побеги, образующие плос-

кую плагиотропную ветвь, подобную ветвям *Tilia cordata* Mill. и *Ulmus glabra* Huds.

Таким образом, пятилопастные листья у генеративных растений формируются на всех типах побегов. Листовая серия *A. serrulatum* полностью реализуется в благоприятных экологических условиях и лишь частично в неблагоприятных. Трехлопастные листья присутствуют на крупных ростовых побегах в их дистальной части. Такие побеги развиваются у деревьев в благоприятных условиях произрастания. У особей со сниженной жизненностью формируются только побеги средней длины с меньшим количеством листьев, из которых только верхняя пара имеет четырехлопастную, а еще реже трехлопастную листовую пластинку.

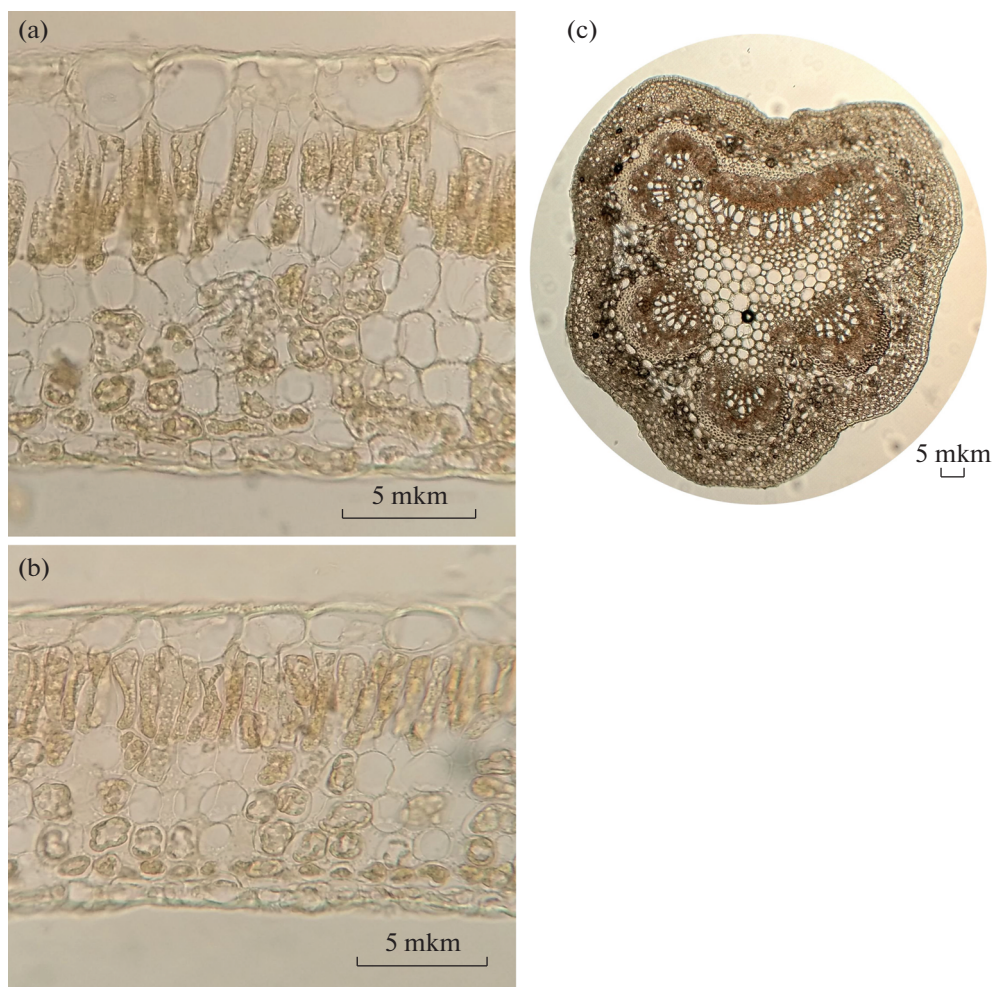
Исследование анатомического строения поперечных срезов листьев *A. serrulatum* показало, что лист может быть охарактеризован как тонкий, верхняя и нижняя поверхности листа ровные (рис. 2a, b; табл. 2). Мелкие жилки не выступают над поверхностями листа. Жилки, проходящие по центру каждой из лопастей листа, выступают над адаксиальной и абаксиальной его поверхностями. Столбчатый мезофилл плотный, составляет меньше половины толщины листа. Губчатый мезофилл умеренно рыхлый, состоит из 4 слоев, его клетки округлые, наиболее крупные межклетники не превышают среднего размера клетки соответствующего слоя мезофилла. Клетки верхней эпидермы крупные, имеют округлые очертания и при этом утоплены вглубь листа, создавая гладкую верхнюю поверхность. Слой мезофилла, прилегающий к нижней эпидерме, мелкоклеточный, отчего кажется, что он содержит большее количество хлоропластов, чем остальные слои губчатого мезофилла. Клетки нижней эпидермы на срезе мелкие, имеют прямоугольную форму.

Поперечный срез черешка имеет овальную форму, край черешка укреплен шестью рядами клеток колленхимы. Механические ткани, окружающие проводящий пучок сверху, выражены слабо и составляют 2 слоя клеток. Проводящие пучки черешка разделены крупными паренхим-

**Таблица 2.** Характеристики анатомического строения пятилопастного листа

**Table 2.** Characteristics of anatomic structure of five-lobed leaf

Структура/Structure	Толщина (мкм) ± станд. откл./ Thickness (µm) ± standard deviation
Мезофилл/Mesophyll	116.4 ± 11.4
Столбчатый мезофилл/Palisade mesophyll	55.8 ± 7.0
Верхняя эпидерма/Upper epidermis	22.5 ± 4.0
Нижняя эпидерма/Lower epidermis	11.1 ± 0.8
Кутикула/Cuticle	4.5 ± 0.9



**Рис. 2.** Поперечные срезы листовой пластинки и черешка особи *Acer serrulatum* генеративного возрастного состояния (a – поперечный срез пятилопастного листа, b – поперечный срез трехлопастного листа, c – поперечный срез черешка в средней части).

**Fig. 2.** Cross sections of leaf blades and petioles of an *Acer serrulatum* specimen of a generative age state (a – cross section of a five-lobed leaf, b – cross section of a three-lobed leaf, c – cross section of a petiole in the middle part).

ными промежутками. Самый крупный пучок находится на адаксиальной стороне черешка. Всего на срезе черешка в средней его части 10 проводящих пучков. На адаксиальной стороне черешка выражена ложбинка (рис. 2c).

Сравнение анатомического строения трех- и пятилопастных листьев из средней части кроны показало статистически значимые различия толщины (F-критерий,  $p < 0.00001$ ). Проведенный дискриминантный анализ показал, что с точностью классификации 93% трех- и пятилопастные листовые пластинки *A. serrulatum* различаются (табл. 3).

В дискриминантную функцию вошли признаки толщины столбчатого и губчатого мезофилла, нижней эпидермы и кутикулы. Факторный анализ выделил 4 фактора, объясняющих дисперсию с точностью 90% (табл. 4).

Выявлена общая тенденция к увеличению показателей толщины столбчатого и губчатого мезофилла, верхней и нижней эпидермы, кутикулы у трехлопастных листьев, что соответствует представлению об их большем светолюбии (рис. 2a, b).

В монографии “An Illustrated Guide to Maples” (Beaulieu et al., 2003) для *A. oliverianum* отмечено наличие гетерофиллии, то есть присутствие пяти, четырех и трехлопастных листьев, однако подробности строения листьев и их расположения на коротких и удлиненных побегах у виргинильных и генеративных растений не приводятся.

У *A. serrulatum* особи из самосева в открытом грунте имеют только один прирост в год. Для проростка *A. serrulatum* характерны зеленые фотосинтезирующие семядоли с тремя параллельно идущими жилками, видимыми на просвет. Продолжительность жизни семядолей около трех

**Таблица 3.** Результаты дискриминантного анализа для трехлопастных и пятилопастных листьев *Acer serrulatum*  
**Table 3.** The results of the discriminant analysis for the three-lobed and five-lobed leaves of *Acer serrulatum*

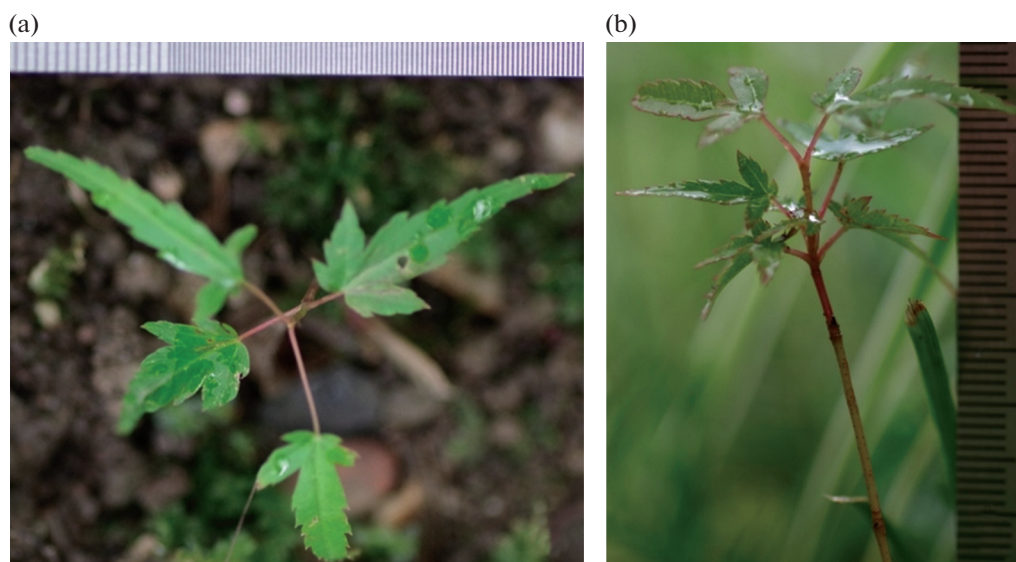
Признаки/Traits		Коэффициенты/Coefficients	Факторные нагрузки/Factor loadings
Толщина/ Thickness of	кутикулы/cuticle	−1.110	−0.59
	нижней эпидермы/ lower epidermis	0.612	0.28
	столбчатого мезофилла/ palisade mesophyll	−0.180	−0.23
	мезофилла/mesophyll	0.077	0.08
Constant		−2.567	—

**Таблица 4.** Результаты факторного анализа для трехлопастных и пятилопастных листьев *Acer serrulatum*  
**Table 4.** Results of factor analysis for three-lobed and five-lobed leaves of *Acer serrulatum*

Признаки/Traits	F1	F2	F3	F4
Мезофилл/Mesophyll	<b>−0.67</b>	<b>0.68</b>	−0.14	−0.17
Столбчатый мезофилл/Palisade mesophyll	0.02	<b>0.93</b>	−0.14	0.16
Верхняя эпидерма/Upper epidermis	<b>−0.62</b>	−0.38	−0.30	<b>0.50</b>
Нижняя эпидерма/Lower epidermis	−0.20	0.18	<b>0.79</b>	<b>0.48</b>
Кутикула/Cuticle	<b>0.49</b>	0.12	<b>−0.67</b>	0.38
Губчатый мезофилл/Spongy mesophyll	<b>−0.86</b>	−0.21	−0.24	−0.11
Накопленная объясненная дисперсия, %/ Cumulative explained variance, %	31	57	78	90

месяцев. Выше по оси побега развиваются две пары ювенильных листьев. Форма листовой пластинки первой пары листьев вытянутая, с заостренной вершиной и тремя лопастями (рис. 3а, б), причем боковые лопасти значительно меньше верхней.

Вторая и особенно третья пара листьев отличается от первой лучшим развитием “капельницы” (рис. 4d), характерной для тропических растений (Richards, 1957). Вытянутая верхняя лопасть листа преобладает и у последующих пар листьев (рис. 4е–h).



**Рис. 3.** Внешний вид листьев однолетней и трехлетней особей самосева *Acer serrulatum* (а – однолетняя особь, б – трехлетняя особь).

**Fig. 3.** Appearance of leaves of annual (a) and three-year-old (b) self-sown plants of *Acer serrulatum*.



**Рис. 4.** Примеры листовых пластинок первого и второго годов жизни *Acer serrulatum* (a – внешний вид проростка с семядолями; b, c, d, e, f – последовательное изменение формы листа у растений первого года жизни; g, h – форма листовой пластинки растения второго–третьего года жизни).

**Fig. 4.** Examples of leaf blades of *Acer serrulatum* of the 1st and 2nd years of life (a – seedling with cotyledons; b, c, d, e, f – sequential changes of the leaf shape in the plants of the 1st year of life; g, h – leaf blade shape of a plant of the 2nd–3rd year of life).

Из-за недостатка влаги у растений, произрастающих под материнской особью, вскоре за отмиранием семядолей усыхает и часть нижних настоящих листьев. У растений, пересаженных в вазоны, этого не наблюдается. Напротив, при выращивании в затенении с регулярным поливом растения первого года образуют второй прирост, состоящий из двух пар чешуй и одной, двух или даже трех пар листовых пластинок. При этом расстояние между почечными чешуями может сильно варьировать – от 1 мм до 25 мм (рис. 5a–c).

В сухие жаркие годы семена *A. serrulatum* наиболее успешно прорастали между плитками мощения дорожек Ботанического сада в глубокой тени здания, там, где влажность воздуха и почвы поддерживается растущими в углублениях мхами. Моховые куртины поддерживали жизнь проростков в течение одного сезона, а затем проростки отмирали. Листовые пластинки в количестве не более двух листовых пар имели те же очертания, что и в открытом грунте.

Нередко у растений в вазонах вторая пара листьев на втором приросте имеет недоразвитый лист с расширенным основанием и очень мелкой листовой пластинкой. Другой лист в такой паре развивается нормально. Все это указывает на то, что определение характера трансформации листового зачатка (в чешуевидный или настоящий лист), происходит в ходе развития на поздних стадиях его формирования и, вероятно, некоторую роль здесь играют внешние условия. Угол расхождения между первой центральной, удлиняющейся в капельницу лопастью, и формирующейся второй парой лопастей у молодых растений

больше, чем у листьев взрослого генеративного возраста (табл. 5).

На второй и третий годы в открытом грунте длина годовых приростов составляет 5–6 мм. На побегах образуются две-три пары листьев с мелкими, едва заметными четырьмя и пятью лопастями.

Установлено, что у особей *A. serrulatum*, произрастающих на сухих и открытых клумбах Ботанического сада, в течение трех лет развивались листья с очень короткими листовыми “капельницами” (Richards, 1957), сходными с капельницами первых листьев проростков. Растение как бы задерживалось на стадии проростка. Междоузлия между такими листьями составляли доли миллиметра. В связи с этим, приросты побегов были очень малы.

На четвертый-пятый год жизни дерева у листьев хорошо выражены пять лопастей. Пяти- и десятилетние растения отличаются от более молодых углом отхождения крупных боковых долей и вытянутостью верхней доли, а также общей шириной листа. У растений активизируется рост побегов в длину. При этом прирост может составлять 30–50 см в год. Ведущим экологическим фактором для быстрого роста является влажность воздуха и почвы. Напротив, иссушение, возникающее под действием света, тормозит развитие проростков и имматурных растений.

У имматурных и виргинильных растений при достаточном увлажнении за один вегетационный сезон могут развиваться очень длинные ростовые побеги – от 1.5 до 2.3 м, но становление окончательной формы листовых пластинок удлиненных



**Рис. 5.** Расположение листовых органов в начале второго прироста при выращивании *Acer serrulatum* в культуре (а – две пары не фотосинтезирующих чешуй сближены; б – две пары почечных чешуй разнесены; с – верхняя пара почечных чешуй удалена на расстояние 25 мм от начала побега).

**Fig. 5.** The location of leaf organs at the beginning of the second growth of *Acer serrulatum* grown in culture (a – two pairs of non-photosynthetic scales close together; b – two pairs of bud scales spaced; c – upper pair of bud scales spaced 25 mm from the shoot base).

побегов у *A. serrulatum* происходит очень медленно – только к десятому году жизни и позже.

При пересадке проростков в вазоны, а, следовательно, удалении конкуренции с травянистыми и материнскими растениями, изменение формы листьев происходит быстрее. Возрастные состояния протекают в более короткие отрезки времени.

Следует отметить, что хотя листья четырех-пятiletних растений имеют хорошо выраженные пять лопастей, их пропорции отличаются от пя-

тилопастных листьев взрослых генеративных растений по нескольким параметрам. Во-первых, отчетливо длиннее остальных верхняя лопасть. Во-вторых, нижние лопасти существенно меньше верхних, и угол их отклонения от верхней лопасти больше, чем 90 градусов. Это определяет соотношение длины и ширины листа в сторону большей вытянутости. Вырезы между лопастями глубокие (табл. 5).

Характерной особенностью ювенильных листьев *A. serrulatum* является так же более выражен-

**Таблица 5.** Характеристики изменения формы листовой пластинки и ее площади у *Acer serrulatum* в разные возрастные периоды

**Table 5.** Characteristics of changes in the leaf blade shape and area in *Acer serrulatum* in different age periods

Возраст (год) Age (years)	Площадь листовой пластинки, (мм <sup>2</sup> ) ± станд. откл. Leaf blade area (mm <sup>2</sup> ) ± standard deviation	Угол расхождения 1–2 жилки (°) Angle of divergence between 1st–2nd veins (°)	Угол расхождения 2–3 жилки (°) Angle of divergence between 2nd–3rd veins (°)	Соотношение длины и ширины Length to width ratio	Расстояние до выемки между 1 и 2 жилками, (мм) Distance to sinus between 1st and 2nd veins (mm)	Высота особи, (м) Plant height (m)
4	9 ± 0.25	40–45	50	7:1	9–11	0.1
5	22 ± 0.29	47–49	49–50	5:1	15–20	0.5
10	30 ± 0.34	43–44	44–45	4.6:1	22–26	2
25	50 ± 1.0	34–35	36–38	3.4:1	50–52	12



ный двоякозубчатый край листа. По мере взросления растения образуются листья с пильчатым краем. В ходе развития особи увеличивается площадь листовой пластинки, при этом размер черешка не меняется. Удлиненность верхней лопасти и большой угол между второй и третьей парами лопастей сохраняется до 11–12-летнего возраста дерева, по достижении которого листовые пластинки растения приобретают форму листа, характерного для виргинильного и последующих возрастных состояний (рис. 4). Угол расхождения между второй и третьей парами лопастей уменьшается на 12–14°. Соотношение длины и ширины листовой пластинки меняется, так как у растений в 5–10-летнем возрасте максимальная ширина определяется второй, а у зрелого листа – третьей парой лопастей. Расстояние от черешка до выемки между первой и второй лопастями увеличивается от 10 до 51 мм, что делает лист более широким и менее изрезанным. Площадь листа при этом увеличивается в 6 раз (табл. 5).

Интересно, что у 6–7-летних растений иногда образуются семилопастные листовые пластинки. В 10-летнем возрасте таких листьев уже нет.

При пересадке проростков в вазоны, а, следовательно, удаления конкуренции с травянистыми и материнскими растениями, изменение формы листьев происходит быстрее. Возрастные состояния протекают в более короткие отрезки времени.

Проведенное исследование показало: в ходе онтогенеза у *A. serrulatum* происходит переход от нерасчлененной листовой пластинки с зубчатым краем к трехлопастной, а затем к пяти- и даже семилопастной пластинке. Еще одной важной особенностью гетерофиллии *A. serrulatum* является то, что боковые побеги, развивающиеся из пазушных почек трехлопастных листьев ростового побега, несут только пятилопастные листовые пластинки.

У *A. serrulatum* гетерофиллия отсутствует у проростков, а также у молодых и интенсивно растущих деревьев 10–12-летнего возраста. У иматурных и виргинильных растений все побеги (и ростовые, и короткие) имеют строго пятилопастные листья. Гетерофиллия наиболее отчетливо проявляется у зрелых генеративных растений, у которых строение листьев различается в зависимости от того, на каких побегах они расположены. На генеративных 2–4 (6)-листных побегах все листья пятилопастные, также как и на коротких вегетативных 2–4 (6)-листных побегах. На ростовых побегах *A. serrulatum* обычно за двумя парами пятилопастных пластинок развиваются одна пара четырехлопастных и 4–7 пар трехлопастных листьев. При этом отсутствуют побеги, у которых листовая серия заканчивается четырехлопастной пластинкой. За четырехлопастными всегда следу-

ют трехлопастные листья, причем их количество больше, чем количество четырехлопастных. В листовой серии трехлопастные листовые пластинки постепенно уменьшаются в размерах. Важно, что по характеру зубчатости края листа, консистенции и форме лопастей трехлопастные листья близки к пятилопастным и совсем не похожи на ювенильные трехлопастные листья, в том числе и наличием внезапно оттянутой верхушки (рис. 1, 6).

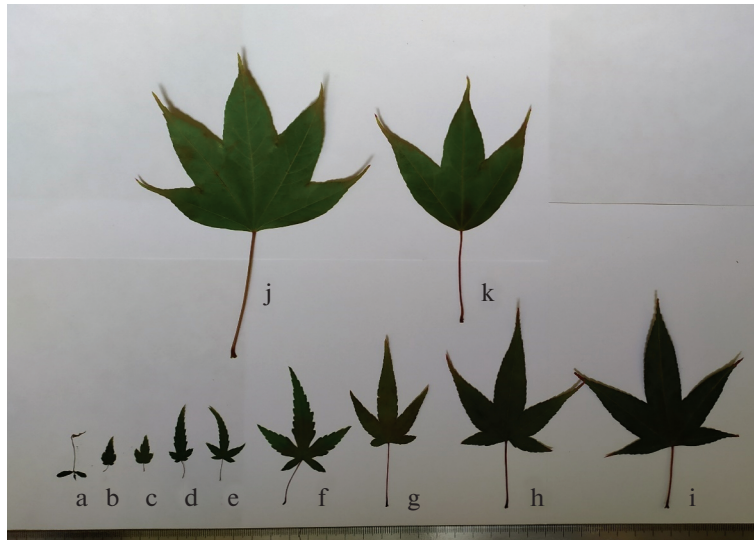
При рассмотрении характера изменения параметров метамеров вдоль оси ростового побега у *A. serrulatum* наблюдается отклонение от типичного. Обычно у деревьев в средней части ростового побега метамеры с самыми крупными листьями имеют и самые длинные междоузлия. У *A. serrulatum* на ростовых побегах самые длинные междоузлия сочетаются с небольшими трехлопастными листьями. На основе мощной оси ростовых побегов в будущем году развивается много боковых побегов с пятилопастными листьями, образующими значительную фотосинтезирующую поверхность.

Такие эффекты (несоответствие самого крупного междоузлия самому крупному листу на ростовых побегах, формирование мелких листовых пластинок в дистальной части ростового побега имеющей крупные междоузлия) наблюдаются в том числе у ростовых побегов *Fagus orientalis* Lipsky, произрастающего на Кавказе.

Было установлено, что среди вечнозеленых видов клена (в секции – 20%) только у *A. kwangnanense* Hu et W.C. Cheng имеются трехлопастные листья. Для этого вида не характерна гетерофиллия. У остальных вечнозеленых видов листья не расчленены на доли (*A. laevigatum* Wall., *A. fabri* Hance, *A. wangchii* W.P. Fang, *A. hilaense* Hu et W.C. Cheng, *A. crissum* Hu et W.C. Cheng, *A. sino-oblongum* F.P. Metcalf). По высоте особи вечнозеленых видов представлены от совсем низких растений (до 5 м) до 15-ти метровых.

Общее количество видов с изменяющейся в онтогенезе листовой пластинкой на прегенеративном этапе составляет 90% от числа листопадных видов секции.

У 65% листопадных видов гетерофиллия во взрослом генеративном состоянии не встречается. Наибольшее количество видов с неизменными листовыми пластинками имеют 9 лопастей (De Jong, 1976; Xu et al., 2008; Eom et al., 2011), что составляет 39% от числа видов с неизменными листовыми пластинками. Остальные виды с неизменными листьями имеют три, пять, семь лопастей. Многолопастные листовые пластинки характерны для видов с высотой от 7 до 10 метров (*A. duplicatoserratum* Hayata, *A. japonicum* Thunb., *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom., *A. linganense* Hayata, *A. sinense* Pax, *A. erianthum* Schwer., *A. tenuifolium* (Koidz.) Koidz.). Только виды *A. campbellii*



**Рис. 6.** Форма листовой пластинки от первого года жизни до генеративного возрастного состояния. а – семядоли и первый лист проростка; b, c, d, e – ювенильные листья первого года развития; f, g – ювенильные листья второго–третьего года развития; h – лист имматурного возрастного состояния пятого года развития; i – лист виргинильного возрастного состояния десятого года развития особи; j, k – листья взрослой особи первого генеративного возрастного состояния.

**Fig. 6.** Leaf blade shape from the 1st year of life to a generative age state. a – cotyledons and the 1st seedling leaf; b, c, d, e – juvenile leaves of the 1st year of development; f, g – juvenile leaves of the 2nd–3rd year of development; h – leaf of the immature age state of the 5th year of development; i – leaf of the virginal age state of the 10th year of development of a plant; j, k – leaves of an adult plant at the first generative age state.

Hook.f. et Thomson ex Hiern и *A. shirasawanum* Koidz. имеют высоту 15 метров.

В группе листопадных видов с неизменными листовыми пластинками представителей с 3-лопастными листьями всего два (*A. fenzelianum* и *A. confertifolium* Merr. et F.P. Metcalf.). Листопадные виды с неизменными цельными листовыми пластинками представлены деревьями высотой 10–12 м (*A. oligocarpum* W.P. Fang et L.C. Hu, *A. coriaceifolium* H. Lev).

Изменяющаяся на генеративном этапе онтогенеза листовая пластинка характерна для видов с 3, 5 и 9 лопастями, причем 5-лопастные виды преобладают. Именно к этой группе относится *A. serrulatum*. Высота деревьев этой группы в основном меняется от 7 до 12 метров.

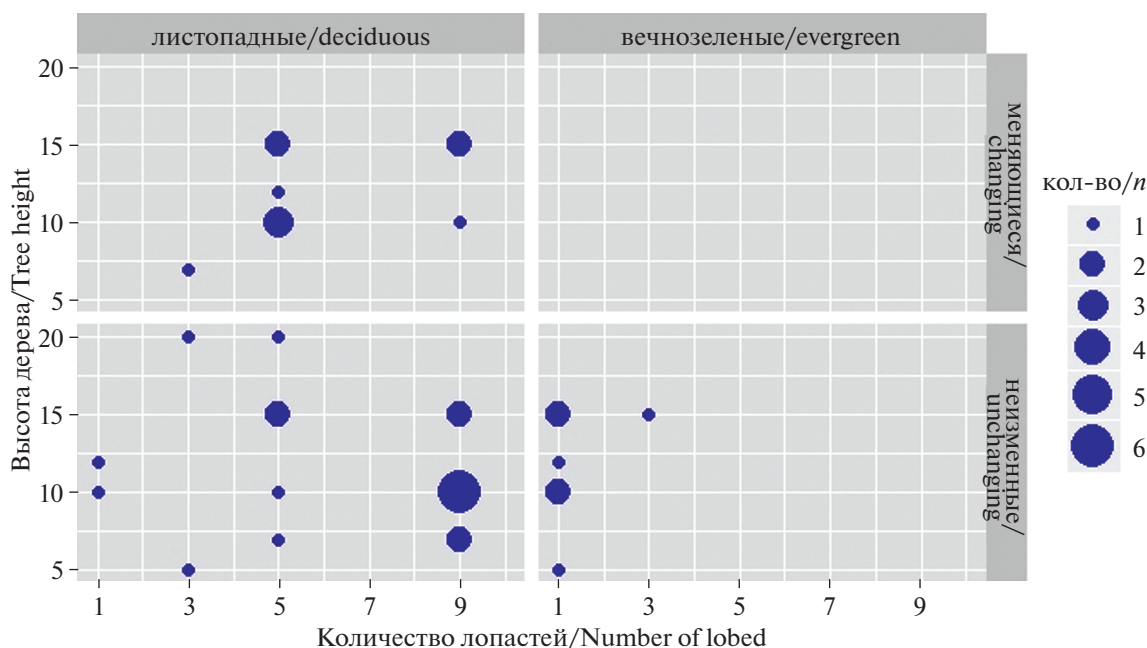
Анализ полученных данных показывает, что намечается тенденция к увеличению количества лопастей у растений, имеющих высоту 10 метров и ниже. Следует отметить, что график (рис. 7) построен по максимальной высоте деревьев, значит, в природе они имеют меньшие размеры. Лист с большим количеством лопастей имеет меньшую потерю площади на вырезы, для фотосинтеза используется вся площадь листовой пластинки, приближающаяся по форме к кругу. Это характерно, в основном, для растений нижних ярусов леса. Более высокие растения (15–20 м) составляют в группе растений с неизменным строением листа 34%, а более низкие – 66%.

## ОБСУЖДЕНИЕ

*Acer serrulatum*, интродуцированный на Черноморском побережье Кавказа, сохраняет целый ряд тропических черт строения побега и листа. К ним относятся, длина “капельницы” листьев, продолжительность ростовых процессов, окраска листьев и т.д.

Сбрасывание лишней воды с поверхности листа – важная задача выживания, особенно во влажных тропиках. У ряда тропических деревьев при формировании листа формируется длинная “капельница” – заостренный конец, называемый еще капельным наконечником, что ускоряет сток воды. Т.И. Серебрякова (Serebryakova, 1948) показала, что при выращивании в тропической оранжерее *Tilia cordata* Mill., у листьев резко увеличивается “капельница”, за счет которой лист удлиняется. При этом известно то, что род *Tilia* L. и семейство Tiliaceae имеют тропическое происхождение, и в тепле оранжереи появление оттянутой верхушки можно рассматривать как проявление анцестрального признака.

Яркая окраска молодых листьев при разворачивании, присущая представителям разных систематических групп, по мнению П.У. Ричардса (Richards, 1961), является тропической чертой, так как в тропиках световой поток значительно сильнее, а это свойство позволяет защитить молодые листья. Существуют и современные, в том



**Рис. 7.** Соотношение высоты дерева и количества лопастей листьев во взрослом состоянии для листьев с неизменным и меняющимся в онтогенезе количеством лопастей. Представлен результат для 36 видов на основе Флоры Китая и Флоры Тайваня (Huang et Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 1993, Xu et al., 2008).

**Fig. 7.** The ratio of the tree height to the number of leaf lobes in the adult state for the leaves with the lobe number unchanged and changing in ontogenesis. The result is presented for 36 species on the base of *Flora of China* and *Flora of Taiwan* (Huang et Editorial Committee of the Flora of Taiwan, 1993, Xu et al., 2008).

Количество лопастей – Number of lobes.

числе физиологические, подтверждения этому факту. Например, в работе W.C. Gong с соавторами обсуждается, как красная окраска молодых листьев соотносится с адаптивными свойствами древесных тропических растений (Gong et al., 2020). Таким образом тропической чертой *A. serrulatum* можно считать очень яркую окраску молодых листьев – почти алых, по внешнему виду напоминающих бархатистые лепестки роз, что защищает молодые листовые пластинки от избытка солнечного света.

В тропическом теплом и важном климате формирование новых элементов ксилемы продолжается в течение длительного времени. При продвижении растения на север длительное образование и созревание (одревеснение) элементов ксилемы – одна из важнейших причин, тормозящих успешное продвижение в более высокие широты. Чем позже заканчивается рост побега, тем больше вероятность его гибели зимой. Таким образом, способность *A. serrulatum* формировать многолистные долго растущие и медленно одревесневающие побеги длиной до 2.3 м является чертой, сохраненной видом от своего тропического прошлого.

В Сухуме у *A. serrulatum* становление окончательной формы листовых пластинок происходит в течение 10 лет, что характерно для видов, у кото-

рых онтогенез протекает медленно. Адаптация к влажному субтропическому климату Черноморского побережья Кавказа у *A. serrulatum* еще не произошла в достаточной степени.

Ранее была исследована зависимость развития проростков *Acer negundo* L. в условиях Белгородской области от факторов влажности и освещенности (Efimova, Antonova, 2012). Было установлено, что на проростки *A. negundo*, а именно, на количество пар листьев, длину междоузлий и общую высоту проростка, а значит и на переход в следующую фазу онтогенеза, освещенность влияет в большей мере, чем увлажненность. Сравнение условий существования проростков *A. serrulatum* в вазонах и под деревом показывает, что в вазонах почвенные условия несколько суше, освещенность больше, тогда как под материнским растением освещенность меньше, а влажность больше. Данное исследование показало, что у *A. serrulatum* в условиях интродукции главным экологическим фактором быстрого роста и перехода к следующему этапу онтогенеза является влажность воздуха и почвы.

Достоверно известна разница между морфологическими, анатомическими и физиологическими характеристиками листьев в разных частях кроны и в дистальной и проксимальной частях ветвей, как у покрытосеменных, так и у голосе-

менных растений (Huzulak, Elias, 1975; Chin, Sillett, 2019). Гетерофиллия на уровне срединных листьев побегов для растений Северо-Запада России проявляется обычно в увеличении расчлененности листовой пластинки на отдельные доли. Это наблюдается у растений со сложными листьями, таких как *Acer negundo*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus aucuparia*. Данное явление описано многими авторами (Serebryakov, 1962; Zaugol'nova, 1971; Korona, Vasilev, 2007).

У *Acer platanoides* L. в верхней части ростовых побегов иммаатурного возрастного состояния три верхние лопасти листа получают преобладающее развитие. Нижние доли развиты слабо. У зрелых генеративных растений (g2) все листья пятилопастные.

По мнению Curtis, Lestern (1978), для *Populus grandidentata* и ряда других деревьев характерно явление гетерофиллии, заключающееся в том, что форма и размер листовых пластинок, образующихся в результате разворачивания зимующих почек (преформация), существенно отличаются от формы и размера листьев, образующихся в ходе открытого роста (неоформация). Листья различаются также по количеству зубцов, размеру и расположению смолистых железок и экстрафлоральных нектарников, которые при этом имеют сходное анатомическое строение. Zimmerman и Brown (1971) отмечают, что большинство северных деревьев на укороченных и коротких побегах разворачивают только преформированные листья. На ростовых побегах эта группа “ранних листьев” может быть дополнена группой “поздних листьев”, отличающихся морфологически. При этом, первые один-два листа могут развиваться из примордия, инициированного в конце предыдущего периода роста, в связи с чем они габитуально похожи на ранние листья.

Гетерофиллия листьев на побеге рассматривается как стратегия, используемая растениями для приспособления к окружающей среде. Относительно недавно описана морфометрическая модель и создана вычислительная платформа на основе R, которая подтверждена для *Prunus tume Siebold et Zucc.* Это новый подход к исследованиям, направленным на анализ запрограммированной регуляции развития растений (Sun et al., 2018).

Морфологический анализ представителей рода *Berberis* L. из тропической и умеренной зон показал гетерофиллию трех вариантов: листья длинных побегов, листья коротких побегов и катафиллы в пазушных почках. Выявлены рудиментарные перисто-сложные листовые пластинки у *Mahonia Nutt.* Гетерофиллия у Berberidaceae генетически фиксирована и не зависит от окружающей среды (Pabon-Mora, Gonzalez, 2012).

Нами было проанализировано явление гетерофиллии у различных представителей секции *Pal-mata*. При рассмотрении двух видов гетерофиллии, онтогенетической и гетерофиллии зрелого возрастного состояния, у *A. serrulatum* необходимо учитывать, насколько это явление характерно для других видов секции. Для этого проанализированы описания и изображения листовых пластинок 36 видов секции (Huang, 1993; Xu et al., 2008). По литературным данным, секция объединяет около 40 видов (De Jong, 1976; Xu et al., 2008; Eom et al., 2011).

Изменение листовой пластинки в сторону уменьшения или увеличения количества лопастей всегда позиционировалось как присущая виду изменчивость. Формирование большего или меньшего количества лопастей листовой пластинки не связывалось у *A. serrulatum* с качественными функциональными характеристиками побегов (их удлинённостью и укороченностью). Проведенное исследование показывает, что у *A. serrulatum* эти признаки отчетливо коррелируют. Основная часть побегов имеет пятилопастные листья. Только на удлинённых ростовых побегах “захвата пространства” образуются трехлопастные листья, отличные по форме от таковых, формирующихся в ранних возрастных состояниях. Образование таких листьев происходит в дистальных частях удлинённых побегов после разворачивания, по крайней мере, двух пар пятилопастных листьев. Важно, что это явление имеет место только у генеративных особей и отсутствует у более молодых. У вида *A. mioshanicum* наблюдается сходная картина (Xu et al., 2008).

Полученные результаты по анатомическому строению разных по признакам лопастности и расположения в кроне листьев *A. serrulatum* сопоставимы с исследованием пластичности листьев на разных типах побегов трех видов хвойных, проведенных Chin, Sillett (2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование особенностей фенологических и отчасти ценотических свойств *Acer serrulatum* в условиях интродукции на Черноморском побережье Кавказа показало, что вид сохраняет многие свойства, сформированные в условиях естественного произрастания. Это наличие “капельницы”, красный цвет молодых листьев, осеннее окрашивание, высокая влаголюбивость взрослого организма и сильная зависимость от влажности воздуха и почвы на ранних стадиях развития, медленная скорость онтогенеза и др.

Морфологический аспект явления гетерофиллии рассмотрен у генеративных растений и в ранних онтогенетических состояниях. Гетерофиллию взрослых растений можно рассматривать

с разных позиций: во-первых, филогенетически, т.е. сравнивая эволюционно более и менее продвинутые виды. Во-вторых, с учетом экологических свойств вида – более лопастные пластинки обладают большей фотосинтетической поверхностью и предпочтительнее в условиях сильного затенения.

Пятилопастной лист *A. serrulatum* лучше приспособлен к условиям затенения, чем трехлопастной. Это подтверждается морфолого-анатомическим строением листа, а именно, его большей площадью, малой толщиной столчатого мезофилла.

Выявлено, что у *A. serrulatum* в средней части ростового побега соотношение крупное междуузлие–крупный лист не соблюдается, что связано с недоразвитием нижних лопастей пятилопастного листа. На основе такого побега на следующий год формируется плагиотропная ветвь с большой фотосинтетической поверхностью.

Сравнение высоты деревьев вечнозеленых и листопадных представителей секции *Palmata* показало, что у вечнозеленых кленов гетерофиллия в генеративном возрастном состоянии не обнаруживается. Выявлена тенденция формирования многолопастных листовых пластинок листопадных видов, имеющих наименьшую высоту в сообществах, по сравнению с другими кленами секции.

Гетерофиллия, выявленная у *A. serrulatum* на ранних стадиях онтогенеза, напрямую не связана с гетерофиллией зрелого возрастного состояния, что подтверждается иными пропорциями и формой листа, особенностями края листовой пластинки и “капельницы”. Для некоторых 8 видов секции *Palmata* гетерофиллия на ранних стадиях онтогенеза так же подтверждена. У *A. palmatum* эта разновидность гетерофиллии выражена слабее, и лист почти сразу приобретает форму зрелого. Однако, подробных материалов по описанию листовой серии в онтогенезе представителей секции *Palmata* очень мало. Поэтому, провести хотя бы первичное сравнение пока затруднительно.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Fatianova] Антонова И.С., Фатьянова Е.В. 2016. О системе иерархических уровней строения крон древесных растений умеренной зоны. – Бот. журн. 101 (6): 628–649.
- Beaulieu A.L.H. de, Mechelynck A.L., Timacheff M. 2003. An Illustrated Guide to Maples. – Portland. Cambridge. 464 p.
- [Bebiya et al.] Бебия С.М., Дебреци Ж., Рац И. 2000. Эколого-географические особенности голосеменных растений о. Тайвань. – Бюл. МОИП. Отд. биология. 105 (3): 45–51.
- Chin A.R.O., Sillett S.C. 2019. Within crown plasticity in leaf traits among the tallest conifers. – Am. J. Bot. 106 (2): 174–186.
- Critchfield W.B. 1970. Shoot growth and leaf dimorphism in Boston ivy (*Parthenocissus tricuspidata*). – Am. J. Bot. 57: 535–542.
- Critchfield W.B. 1971. Shoot growth and heterophylly in *Acer*. – Journal of the Arnold Arboretum. 52: 248–266.
- Curtis J.D., Lersten N.R. 1978. Heterophylly in *Populus grandidentata* (Salicaceae) with emphasis on resin glands and extrafloral nectaries. – Am. J. Bot. 65 (9): 1003–1010.
- [Dzhakoniya] Джакония Е.Ф. 2012. Клен мелкопильчатый – эндемик о. Тайвань как ценный древесный и декоративный вид на Черноморском побережье Кавказа. – Вестник Московского гос. ун-та леса. – Лесной вестник. 1: 139–142.
- [Efimova, Antonova] Ефимова И.В., Антонова И.С. 2012. Развитие однолетних проростков *Acer negundo* L. в разных климатических и экологических условиях. – Вестник СПбГУ. Сер. 3. С. 31–37.
- Eom H.J., Jong P.C. de, Chang C.S. 2011. A reappraisal of the *Acer wilsonii* complex and Related Species in China. – Korean Journal of Plant Taxonomy. 41 (4): 329–337.
- [Fedorinova et al.] Федоринова О.И., Козловский Б.Л., Куропятников М.В. 2013. Результаты интродукции видов рода *Acer* L. в Ботаническом саду ЮФУ. – Изв. высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 4: 55–58.
- [Furst] Фурст Г.Г. 1979. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М. 155 с.
- [Ginkul] Гинкул С.Г. 1936. Интродукция и натурализация растений во влажных субтропиках СССР. – Изв. Батумского субтроп. бот. сада. 1: 12–26.
- Gong W.C., Liu Y.H., Wang C.M., Chen Y.Q., Martin K., Meng L.Z. 2020. Why are there so many plant species that transiently flush young leaves red in the tropics? // Frontiers in Plant Science. V. 11. P. 83.
- Hayashida H. 2015. Maples and Japanese Culture. Available from: <http://mohsho.image.coocan.jp/2006springE1.html>. Last accessed 24.08.2019.
- Huang T.-C., Editorial Committee of the Flora of Taiwan. (eds.). 1993. Flora of Taiwan. Vol. 3. 2-nd ed. Taipei, Taiwan.
- Huzulak J., Elias P. 1975. Within-crown pattern of ecophysiological features in leaves of *Acer campestre* and *Carpinus betulus*. – Folia geobot. phytotax. 10 (4): 337–350.
- IPNI 2019. International Plant Names Index. <https://beta.ipni.org>. Last accessed: 10 October 2019.
- Jong P.C. de. 1976. Flowering and Sex Expression in *Acer* L. – A Biosystematic Study. Nederland. 202 p.
- Jong P.C. de. 1994. Taxonomy and reproductive biology of maples. – In: Maples of the World. Portland. P. 69–103.
- [Karpun et al.] Карпун Ю.Н., Адамов М.Г., Арнауттов Н.Н., Бардакова С.А., Бибкова Е.П., Бобров А.В., Бочкарева К.Н. и др. 2003. Каталог культивируемых древесных растений Северного Кавказа. Сочи. 100 с.
- [Korona, Vasiliev] Корона В.В., Васильев А.Г. 2007. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург. 280 с.
- [Metodika...] Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. 1975. М. 27 с.

- Ogata K. 1967. A systematic study of the genus *Acer*. — Bull. Tokyo Univ. Forest. 63: 89–206.
- Pabon-Mora N., Gonzalez F. 2012. Leaf Development, Metamorphic Heteroblasty and Heterophylly in *Berberis* s.l. (Berberidaceae). — Botanical Review. 78 (4): 463–489.
- Pax F. 1886. Monographie der Gattung *Acer*. — Bot. Jahrb. Syst. 7: 177–263.
- [Piliipenko] Пилипенко Ф.С. 1978. Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа. Итоги и перспективы интродукции. Л. 293 с.
- POWO 2019. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org>. Last accessed: 10 October 2019.
- [Рояркова] Пояркова А.И. 1933. Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. — Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. I. С. 225–274.
- [Richards] Ричардс П.У. 1961. Дождевой тропический лес. М. 448 с.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1948. О ритме сезонного развития некоторых оранжерейных растений Ботанического сада Московского университета. — Вестн. Моск. ун-та. 3: 106–118.
- [Shul'ts] Шульц Г.Э. 1981. Общая фенология. Л. 188 с.
- Sun L., Wang J., Zhu X., Jiang L., Gosik K., Sang M., Sun F., Cheng T., Zhang Q., Wu R. 2018. HpQTL: a geometric morphometric platform to compute the genetic architecture of heterophylly. — Briefings in Bioinformatics. 19 (4): 603–612.
- [Takhtajan] Тахтаджан А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии растений. М.-Л. 236 с.
- [Wu] У Чжуан-да. 1959. Тайвань: Географический очерк. М. 329 с.
- Xu T.Z., Chen Y.S., Jong P.C. de, Oterdoom H.J. 2008. Aceraceae. — In: Flora of China. Vol. 11. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. P. 515–553.
- Yang K.C., Lin J.K., Hsieh C.F., Huang C.L., Chang Y.M., Kuan L.H., Su J.F., S.T. Chiu. 2008. Vegetation pattern and woody species composition of a broad-leaved forest at the upstream basin of Nantzuhsienhsi in mid-southern Taiwan. — Taiwan. 53: 325–37.
- Yang K.C., Lin J.K., Wang Y.H., Hsieh C.F., Kuan L.H. 2010. Vegetation composition and structure in the ecotone between deciduous and evergreen broadleaf forests in an upstream region of Nantzuhsiensi, South-Central Taiwan. — Taiwan J. For. Sci. 25 (1): 39–50.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1981. Фенология древесных растений. М. 122 с.
- [Zaugolnova] Заугольнова Л.Б. 1971. Анатомо-морфологическое строение листьев и почек у разных возрастных групп ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.). — Биологические науки. 9: 56–64.
- Zimmerman M.H., Brown C.L. 1971. Trees: Structure and function. New York. 336 p.

## PECULIARITIES OF HETEROPHYLLY IN *ACER SERRULATUM* (ACERACEAE)

S. M. Bebiya<sup>a,#</sup>, E. F. Dzhakoniya<sup>a</sup>, I. Y. Titov<sup>a</sup>, I. S. Antonova<sup>b,##</sup>,  
M. S. Televinova<sup>b</sup>, and M. V. Kremenetskaya<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Botanical Institute of the Academy of Sciences of Abkhazia  
Gulia Str., 22, Sukhum, 384900, Abkhazia

<sup>b</sup> St. Petersburg State University  
Universitetskaya Emb., 7/9, St. Petersburg, 199034, Russia

<sup>#</sup>e-mail: [bebiya\\_sergei@mail.ru](mailto:bebiya_sergei@mail.ru)

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

The article highlights the results of a study of the individual development of *Acer serrulatum* Hayata plants during ontogenesis. The development of the leaf blade shape from the seedling to the mature stage is characterized and special attention is paid to heterophylly of the species. Two types of heterophylly, that of the pre-generative and of the generative period, are considered. In *A. serrulatum*, the heterophylly is absent in young and fast growing trees 10–12 years old. There, the leaves on all the shoots of the tree (both growth and short shoots) are strictly 5-lobed. The phenomenon of heterophylly of adult plants is considered from the position of phylogenetics, i. e., comparisons of evolutionarily more and less advanced species, and from the ecological point of view — more lobed blades have a greater photosynthetic surface. The changes from 5-lobed to 3-lobed leaves are explained as the effect of underdevelopment of the leaf blade in order to form the stem part of the shoot, the latter being capable to develop a larger leaf surface next year. The phenomenon of heterophylly was also considered for the other 36 maple species of the section *Palmata* Pax. The total number of species with a leaf blade changing in ontogenesis is 90% of deciduous species of the section. Moreover, the species having heterophylly in the adult generative state account for 35% of deciduous species of the section. The vast majority of them have 9-lobed blades. The results of our studies allow us to clarify the characteristics of the adaptive capabilities of the species and, along with genetic studies, are important for understanding evolutionary trends (transformations) within a taxon. They are also important for emendation the taxonomy of the members of the genus *Acer* within the section.

**Keywords:** *Acer serrulatum*, ontogenesis, pre-generative and generative periods, shoot, heterophylly, leaf blade

## REFERENCES

- Antonova I.S., Fatianova E.V. 2016. About the system of hierarchical levels of the structure trees of the temperate zone. — *Bot. Zhurn.* 101 (6): 628–649 (In Russ.).
- Beaulieu A.L.H. de, Mechelynck A.L., Timacheff M. 2003. *An Illustrated Guide to Maples*. Portland. Cambridge. 464 p.
- Bebiya S.M., Debreysi Zh., Rats I. 2000. Ekologo-geograficheskie osobennosti golosemennykh rasteniy o. Taiwan [Ecological and geographical features of gymnosperms of the island of Taiwan]. — *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskoy.* 105 (3): 45–51 (In Russ.).
- Chin A.R.O., Sillett S.C. 2019. Within crown plasticity in leaf traits among the tallest conifers. — *Am. J. Bot.* 106 (2): 174–186.
- Critchfield W.B. 1970. Shoot growth and leaf dimorphism in Boston ivy (*Parthenocissus tricuspidata*). — *Am. J. Bot.* 57: 535–542.
- Critchfield W.B. 1971. Shoot growth and heterophylly in *Acer*. — *Journal of the Arnold Arboretum.* 52: 248–266.
- Curtis J.D., Lersten N.R. 1978. Heterophylly in *Populus grandidentata* (Salicaceae) with emphasis on resin glands and extrafloral nectaries. — *Am. J. Bot.* 65 (9): 1003–1010.
- Dzhakoniyaya E. F. 2012. Klen melkopil'chatyy — endemik o. Taiwan kak tsenny drevesnyy i dekorativnyy vid na Chernomorskom poberezh'e Kavkaza [Serratulate maple is an endemic of the island of Taiwan as a valuable woody and decorative species on the Black Sea coast of the Caucasus]. — *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa — Lesnoy vestnik.* 1: 139–142 (In Russ.).
- Efimova I.V., Antonova I.S. 2012. Development of annual seedlings of *Acer negundo* L. in different climatic and ecological conditions. — *Vestnik Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo universiteta.* 3 (3): 31–37 (In Russ.).
- Eom H.J., Jong P.C. de, Chang C.S. 2011. A reappraisal of the *Acer wilsonii* complex and Related Species in China. — *Korean Journal of Plant Taxonomy.* 41 (4): 329–337.
- Fedorinova O.I., Kozlovskiy B.L., Kyropyatnikov M.V. 2013. Rezultaty introduktsii vidov roda *Acer* L. v Botanicheskom sadu YuFU [The results of the introduction of species of the genus *Acer* L. in the Botanical Garden of the Southern Federal University]. — *Izvestiya Vysshich uchebnykh zavedeniy. Severo-Kavkazskiy region. Estestvennyye nauki.* 4: 55–58 (In Russ.).
- Furst G.G. 1979. Metody anatomo-gistochimicheskogo issledovaniya rastitel'nykh tkaney [Methods of anatomical and histochemical study of plant tissues]. Moscow. 155 p. (In Russ.).
- Ginkul S.G. 1936. Introduktsiya i naturalizatsiya rasteniy vo vlazhnykh subtropikakh SSSR [Introduction and naturalization of plants in the humid subtropics of the USSR]. — *Izvestiya Batumskogo subtropicheskogo Botanicheskogo sada.* 1: 12–26 (In Russ.).
- Gong W.C., Liu Y.H., Wang C.M., Chen Y.Q., Martin K., Meng L.Z. 2020. Why are there so many plant species that transiently flush young leaves red in the tropics? // *Frontiers in Plant Science.* V. 11. P. 83.
- Hayashida H. 2015. *Maples and Japanese Culture*. Available from: <http://mohsho.image.coocan.jp/2006springE1.html>. Last accessed 24.08.2019
- Huang T.-C. et Editorial Committee of the Flora of Taiwan. (eds.). 1993. *Flora of Taiwan*. Vol. 3. Second ed. Editorial Committee of the Flora of Taiwan, Department of Botany, National Taiwan University, Taipei, Taiwan. 386 p.
- Huzulak J., Elias P. 1975. Within-crown pattern of eco-physiological features in leaves of *Acer campestre* and *Carpinus betulus*. — *Folia geobot. phytotax.* 10 (4): 337–350.
- IPNI. 2019. International Plant Names Index. <https://beta.ipni.org>. Last accessed: 10 October 2019.
- Jong P.C. de. 1976. *Flowering and Sex Expression in Acer L. — A Biosystematic Study*. Nederland. 202 p.
- Karpun Yu.N., Adamov M.G., Arnautov N.N., Bardakova S.V., Bibkova E.P., Bobrov A.V., Bochkaryova K.N. et al. 2003. *Katalog kul'tiviruemykh drevesnykh rasteniy Severnogo Kavkaza*. [Catalog of cultivated woody plants of the North Caucasus]. Sochi. 100 p. (In Russ.).
- Korona V.V., Vasilev A.G. 2007. Stroenie i izmenchivost list'ev rasteniy: osnovy modul'noy teorii [The structure and variability of plant leaves: the foundations of the modular theory]. Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Yekaterinburg. 280 p. (In Russ.).
- Leigh A., Zwieniecki M.A., Rockwell F.E., Boyce C.K., Nicotra A.B., Holbrook N.M. 2011. Structural and hydraulic correlates of heterophylly in *Ginkgo biloba*. — *New Phytologist.* 189 (2): 459–470.
- Metodika fenologicheskikh nablyudeniy v botanicheskikh sadakh SSSR. [Methods of phenological observations in the botanical gardens of the USSR]. 1975. Moscow. 27 p. (In Russ.).
- Ogata K. 1967. A systematic study of the genus *Acer*. — *Bull. Tokyo Univ. Forest.* 63: 89–206.
- Pabon-Mora N., Gonzalez F. 2012. Leaf development, metamorphic heteroblasty and heterophylly in *Berberis s.l.* (Berberidaceae). — *Bot. Rev.* 78 (4): 463–489.
- Pax F. 1886. *Monographie der Gattung Acer*. — *Bot. Jahrb. Syst.* 7: 177–263.
- Pilipenko F.S. 1978. Inozemnyye derev'ya i kustarniki na Chernomorskom poberezh'e Kavkaza. [Foreign trees and shrubs on the Black Sea coast of the Caucasus]. Leningrad. 293 p. (In Russ.).
- POWO. 2019. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org>. Last accessed: 10 October 2019.
- Poyarkova A.I. 1933. *Botaniko-geograficheskiy obzor klenov SSSR v svyazi s istoriey vsego roda Acer L.* [Botanical and geographical review of maples of the USSR in connection with the history of the entire genus *Acer* L.]. — *Tr. Bot. in-ta AN SSSR.* P. 225–274 (In Russ.).
- Richards P.W. 1957. *The tropical rain forest, an ecological study*. Ed. 2. 450 p.
- Rutishauser R., Moline P. 2005. Evo-devo and the search for homology (“sameness”) in biological systems. — *Theory Biosci.* 124 (2): 213–242.

- Serebryakov I.G. 1962. Ecologicheskaya morfologiya rasteniy [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1948. O ritme sezonnogo razvitiya nekotorykh oranzhereynykh rasteniy Botanicheskogo sada Moskovskogo universiteta [On the rhythm of the seasonal development of some greenhouse plants of the Botanical Garden of Moscow University]. — Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. 3: 106–118 (In Russ.).
- Shul'ts G.E. 1981. Obshchaya fenologia [General phenology]. AN SSSR. Leningrad. 188 p. (In Russ.).
- Sun L., Wang J., Zhu X., Jiang L., Gosik K., Sang M., Sun F., Cheng T., Zhang Q., Wu R.. 2018. HpQTL: a geometric morphometric platform to compute the genetic architecture of heterophylly. — Briefings in Bioinformatics. 19 (4): 603–612.
- Takhtajan A.L. 1964. Osnovy evolyutsionnoy morfologiy rasteniy [Fundamentals of evolutionary plant morphology]. Moscow, Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Wu Z.D. 1959. Taiwan': Geograficheskii ocherk. [Taiwan: Geographical outline] Moscow. 329 p. (In Russ.).
- Xu T.Z., Chen Y.S., Jong P.C. de, Oterdoom H.J. 2008. Aceraceae. — In: Flora of China. Vol. 11. St. Louis, USA. P. 515–553.
- Yang K.C., Lin J.K., Wang Y.H., Hsieh C.F., Kuan L.H. 2010. Vegetation Composition and Structure in the Ecotone between Deciduous and Evergreen Broadleaf Forests in an Upstream Region of Nantzuhsiensi, South-Central Taiwan. — Taiwan J. For. Sci. 25 (1): 39–50.
- Yang K.C., Lin J.K., Hsieh C.F., Huang C.L., Chang Y.M., Kuan L.H., Su J.F., Chiu S.T. 2008. Vegetation pattern and woody species composition of a broad-leaved forest at the upstream basin of Nantzuhsienhsi in mid-southern Taiwan. — Taiwania. 53: 325–37.
- Zaitsev G.N. 1981. Fenologiya drevesnykh rasteniy [Phenology of woody plants]. Moscow. 122 p. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 1971. Anatomо-morfologicheskoe stroenie list'ev i pochek u raznykh vozrastnykh grupp yasenya obyknovennogo (*Fraxinus excelsior* L.) [Anatomical and morphological structure of leaves and buds in different age groups of common ash (*Fraxinus excelsior* L.)]. P. 56–64 (In Russ.).
- Zimmerman M.H., Brown C.L. 1971. Trees: Structure and function. New York. 336 p.



## СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *PALIMBIA REDIVIVA* s.l.  
И СТАТУС *P. TURGAICA* (APIACEAE)

© 2022 г. Т. А. Остроумова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, ботанический сад  
Ленинские Горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россияe-mail: [ostro\\_t\\_a@mail.ru](mailto:ostro_t_a@mail.ru)

Поступила в редакцию 17.02.2022 г.

После доработки 13.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Проведен критический анализ применимости предложенных ранее разными авторами морфологических диагностических признаков для разграничения наиболее распространенных видов *Palimbia*, *P. rediviva* и *P. turgaica* (число лучей терминального зонтика, угол между главным стеблем и ветвями, характер соцветия, порядок ветвления, длина плодоножек, ширина сегментов листа, число междоузлий на стебле). Изучены типовые образцы *Palimbia rediviva* и *P. turgaica* и коллекции обоих видов из гербариев LE, МНА и MW (всего 934 особи) методами одномерной и многомерной статистики. Показано, что указанные признаки имеют одновершинное распределение и не годятся для разграничения видов, следовательно, название *P. turgaica* следует считать синонимом *P. rediviva*. Вместе с тем отмечена некоторая географическая дифференциация *Palimbia*. В северной части ареала распространены растения, в соцветии которых имеются только ветви первого и второго порядка (синфлоресценцию в целом можно охарактеризовать как щитковидную), а соцветия с ветвями третьего порядка (в ключах для определения из называют раскидистыми метелками) практически отсутствуют. Западнее Волги почти не встречаются растения с ветвями только первого порядка. В Казахстане и Оренбургской области распространены все три варианта. Показаны корреляции на уровне 0.4–0.5 между признаками, которые предлагались в качестве диагностических.

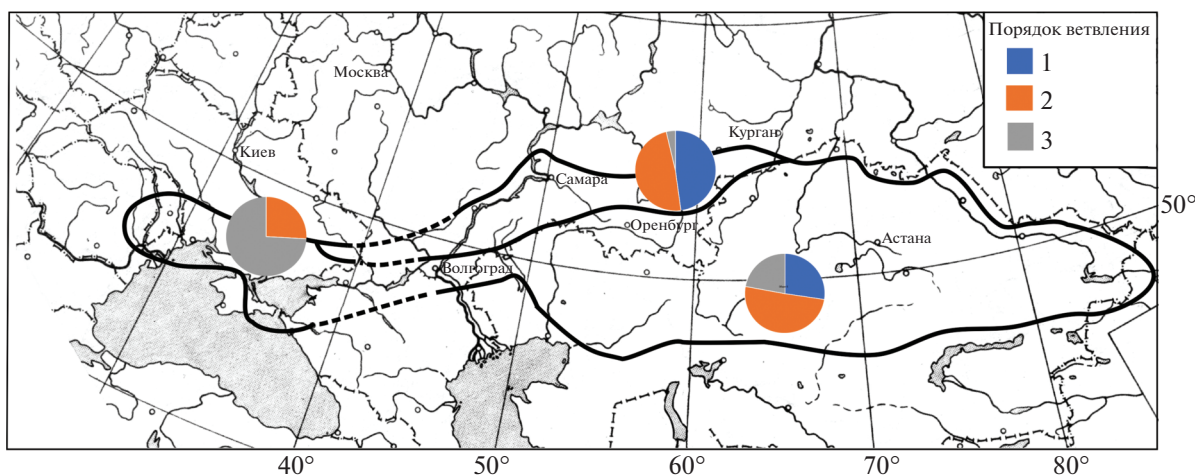
**Ключевые слова:** Апиасеае, систематика, морфология, изменчивость

**DOI:** 10.31857/S0006813622110059

*Palimbia* Besser ex DC. — олиготипный или даже монотипный род Восточной Европы и Западной Азии; его виды (1–3) растут в зоне сухих засоленных степей и т.н. полупустынь от западного Китая до восточной Румынии. Для территории России и некоторых сопредельных стран долгое время указывался один вид рода *Palimbia* Besser ex DC. — *P. rediviva* (Pall.) Thell. (*P. salsa* (L.f.) Besser), распространенный в западном Китае (Синьцзян — Pimenov, 2017), восточной и северной части Казахстана (Kogovin, 1963, Pimenov, 2020), Западной Сибири (юг Курганской обл.), Южном Урале, Поволжье, Северном Кавказе (Таманский полуостров) (Pimenov, Ostroumova, 2012), в Крыму (Yena, 2012), причерноморской части Украины (Kotov, 1955, Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), Молдове (Negru, 2007), восточной Румынии (Яссы — Todor, 1958) в ковыльных и типчаковых степях, на сухих щебнистых склонах и на солонцах (рис. 1). В Ростовской области, Калмыкии и Ставропольском крае палимбия не была найдена, в этой области дизъюнкция границ ареала показана прерывистой линией.

В 1931 году был описан новый вид *P. turgaica* Lipsky ex Woronov (Woronov, 1931). Лектотип — LE 01121243 из Башкортостана, Кучеровская № 281. В качестве признаков отличия от *P. rediviva* (Pall.) Thell. были указаны направленные вверх веточки, 6–20 лучей зонтика, более широкие листочки обертки, тогда как у *P. rediviva* (*P. salsa*) оттопыренные веточки и 5–7 лучей зонтика. На рисунке 535 (стр. 819) *P. turgaica* изображена с направленными вверх ветвями, терминальный зонтик с 4 лучами, зонтики на ветвях первого порядка с 4–8 лучами, что не вполне соответствует диагнозу (6–20 лучей). Воронов отметил, что “некоторые образцы затруднительно с уверенностью отнести к тому или иному виду” (стр. 818).

Другие ботаники предлагали для разграничения двух видов некоторые дополнительные признаки: характер общего соцветия — щитковидная или раскидистая метелка (Kotov, 1955; Kogovin, 1963), порядок ветвления (Kogovin, 1963), длина плодоножек, число междоузлий от розетки до первой ветви, ширина сегментов листа (Ryabina, Knyazev, 2009)



**Рис. 1.** Карта ареала *Palimbia rediviva* s.l. и соотношение морфотипов с первым, вторым и третьим порядком ветвления в северной, западной и юго-восточной частях ареала.

**Fig. 1.** Map of *Palimbia rediviva* s.l. range and the ratio of morphotypes with the first, second, and third branching order in the northern, western, and southeastern parts of the range.

Среди авторов нет единой точки зрения об ареалах видов. Рябинина, Князев (Ryabinina, Knyazev, 2009) считали, что *P. rediviva* распространена только к западу от Волги. Коровин (Korovin, 1963), Пименов (Pimenov, 1983, 2020), Пименов и Остроумова (Pimenov, Ostroumova, 2012) полагают, что *P. rediviva* и *P. turgaica* встречаются как в западной, так и в восточной частях ареала *Palimbia*.

Б.К. Шишкин (Shishkin, 1951) и его последователи (Vinogradova, 2004; Yelenevskii et al., 2009) не соглашались с самостоятельностью *P. turgaica* и включали это название в синонимику *P. rediviva* (*P. salsa*).

Учитывая сохраняющиеся в литературе различия в таксономической трактовке *P. rediviva* и *P. turgaica*, мы решили переисследовать этот вопрос, с использованием, впервые для этого таксона, методов молекулярной таксономии (Degtyareva et al., 2021), и одномерной и многомерной статистики (данное сообщение).

В первой работе отношения трех видов (*P. rediviva*, *P. turgaica* и *P. defoliata* (Ledeb.) Korovin) изучались методами ядерной (ITS яд-р ДНК) и хлоропластной (*psbA-trnH* хр ДНК) филогеномики. Все три вида по молекулярным данным относятся к одной кладе, причем образцы, определенные как *P. turgaica* (4 образца из Казахстана), нашли свое место среди более многочисленных образцов *P. rediviva*, т.е. с молекулярной точки зрения виды не отличаются. Одновременно была показана довольно значительная молекулярная вариабельность *P. rediviva*.

Задача настоящей статьи — использовать одномерный и многомерный анализ морфологических диагностических признаков для оценки воз-

можности различения двух видов по этим признакам; оценить статус *P. turgaica*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были измерены все образцы *Palimbia* из гербариев LE, MHA и MW (Seregin, 2022), типовые образцы *P. rediviva* (B-W05860-01, B-W05860-02, B-W05860-03, LINN-HL356-11, M0173089 (Global plants..., 2000–2022) и *P. turgaica* (LE 01121242-01121249), всего 934 особи. Растения имели разную степень сохранности, были собраны в разные фенофазы, так что далеко не на каждой особи удавалось выявить все признаки.

Порядок ветвления побегов определяли с учетом мелких ветвей, зонтики на которых иногда засыхают, не приступая к цветению. Подсчитывали число лучей терминального зонтика, число междоузлий на стебле от розетки листьев до первой ветви и в области соцветия до терминального зонтика. Измеряли длину 5 цветоножек в терминальном зонтике, определяли среднее значение. Было замечено, что после цветения цветоножки удлиняются, пока плоды не достигнут длины около 2 мм. Для сравнения длин цветоножек взяты особи со зрелыми плодами и молодыми плодами длиной 2 и более миллиметров. На ранних этапах развития соцветия боковые ветви плотно прижаты к главному стеблю; ветви занимают свое окончательное положение и приобретают жесткость ко времени распускания цветков на ветвях первого порядка. Углы отхождения ветвей первого порядка измеряли на полностью развитых растениях без явных механических повреждений, по 1–3 ветви на каждом растении, вычисляли среднее для особи. Измеряли длину стебля от розетки ли-

ствев до первой ветви и от первой ветви до терминального зонтика, длину ветвей. В области общего соцветия стебель извилистый, мы определяли его длину как сумму междоузлий. Прикорневые листья у палимбий трижды перисторассеченные на линейные или нитевидные сегменты, ко времени цветения засыхают, а в период плодоношения растения обычно вообще не имеют пластинок прикорневых листьев; стеблевые листья редуцированы до чешуевидных влагалищ. Ширину конечных сегментов листьев розетки удалось измерить у вегетативных особей и у немногих генеративных. Листочки оберточка ко времени цветения начинают засыхать и теряют форму, впоследствии часто опадают; ширину листочков удалось измерить только у 22 особей, материала для оценки этого признака недостаточно.

Число лучей терминального зонтика, порядок ветвления, число междоузлий в гербариях LE и МНА подсчитывали непосредственно на гербарных листах, а из MW использовали сканированные изображения на сайте гербария (Seregín, 2022).

Для измерений линейных размеров и углов использовали фотографии гербарных образцов и программу ImageScore S в режиме ручных измерений с помощью “мыши”.

Эти данные использованы для построения диаграмм распределения значений признаков и для вычисления корреляций между признаками с помощью программы Microsoft Excel 2016.

Число лучей терминального зонтика определено для 695 особей, углы между ветвями и главным стеблем на 778 особях, длину плодоножек на 354, число междоузлий между розеткой и первой ветвью на 587, длину этого участка стебля на 665, ширину сегментов листа на 131 особи, порядок ветвления на 834, число междоузлий и длину главного стебля в соцветии на 649, длину ветвей на 499 особях.

Для изучения изменчивости объектов по многим признакам широко используются (отнюдь не только в биологии) многомерные методы ординации, такие как метод главных компонент. Цель этих методов – визуализация взаимоотношений объектов (таксонов) в пространстве меньшей размерности с сохранением максимума информации об их сходстве и различии. На три первые главные компоненты приходится большая часть изменчивости. Проекция объектов на плоскости, образуемые этими компонентами, позволяют убедительно судить об отношениях объектов (в данном случае о близости двух видов) по многим признакам.

Анализ главных компонент основан на материалах 186 особей, у которых удалось измерить все 6 признаков: общую длину стебля, число лучей терминального зонтика, число междоузлий

главного стебля от розетки до первой ветви и в области инфлоресценции, углы между ветвями и главным стеблем, длину плодоножек<sup>1</sup>. Ширину сегментов листа не использовали, так как в выборке почти не было плодоносящих растений с сохранившимися листьями. Обработка данных проведена с помощью пакета программ PaSt (Hammer et al., 2001) по нормализованным значениям переменных. Точки разбиты по регионам: 1 – северный (Курганская и Челябинская области, республика Башкортостан, Саратовская, Самарская и Ульяновская области); 2 – Крым и Таманский полуостров; 3 – Волгоградская область; 4 – Казахстан и Оренбургская область. Анализ крымско-таманских и волгоградских растений проведен отдельно, потому что в Воронежской и Ростовской областях, Калмыкии и Ставропольском крае палимбия до сих пор не найдена, наблюдается значительная дизъюнкция ареала.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфометрические данные изученных типовых образцов представлены в табл. 1.

**Типовой материал *Palimbium redivivum*.** В работе П.С. Палласа (Pallas, 1783), где описан *Peucedanum redivivum*, на таблице VIII изображено растение с ветвями 1, 2 и 3-го порядка, терминальный зонтик с 2 лучами. Образцы этого вида, собранные Палласом, имеются в гербариях В-Wildd, ВМ, К, LINN, М, в качестве лектотипа был выбран образец В-W05860 02 (Pimenov, 2020: 202). На сайте plants.JSTOR.org (Global plants ... 2000–2022) имеются высококачественные изображения 5 гербарных листов: М 0173089 (2 особи – справа *P. rediviva*, слева растение с клубнем – *Elaeosticta lutea*); LINN-HL 356-11 (2 особи *P. rediviva* – вегетативная и фрагмент генеративной); В-W 05860-01 (2 особи – справа *P. rediviva*, а слева, видимо, фрагмент *E. lutea*), В-W 0586 0-02 (2 особи *P. rediviva* – прикорневой лист и фрагмент крупного генеративного растения без терминального зонтика); В-W 05860-03 (3 особи – фрагменты двух генеративных растений и одна вегетативная). Растения ветвятся до второго или третьего порядка, терминальные зонтики с 3–6 лучами, зонтики первого порядка с 3–8 лучами. Число междоузлий от основания стебля до первой ветви 4–14, длина этой части стебля 14–37 см. Число междоузлий от первой ветви до терминального зонтика 5–9, длина этой части стебля 11–20 см. Средние для особи углы отхождения ветвей от 45 до 77°. Ширина сегментов листа от 0.22 до 0.37 мм.

**Типовой материал *P. turgaica*.** Все сборы, процитированные во “Флоре Юго-Востока” (Woronow, 1931), хранятся в гербарии Ботанического ин-та РАН (LE). В качестве лектотипа В.М. Ви-

<sup>1</sup> Список образцов представлен в электронном приложении.

**Таблица 1.** Морфометрические признаки типовых образцов *Palimbia rediviva* и *P. turgaica*  
**Table 1.** Morphometric characters of type specimens of *Palimbia rediviva* and *P. turgaica*

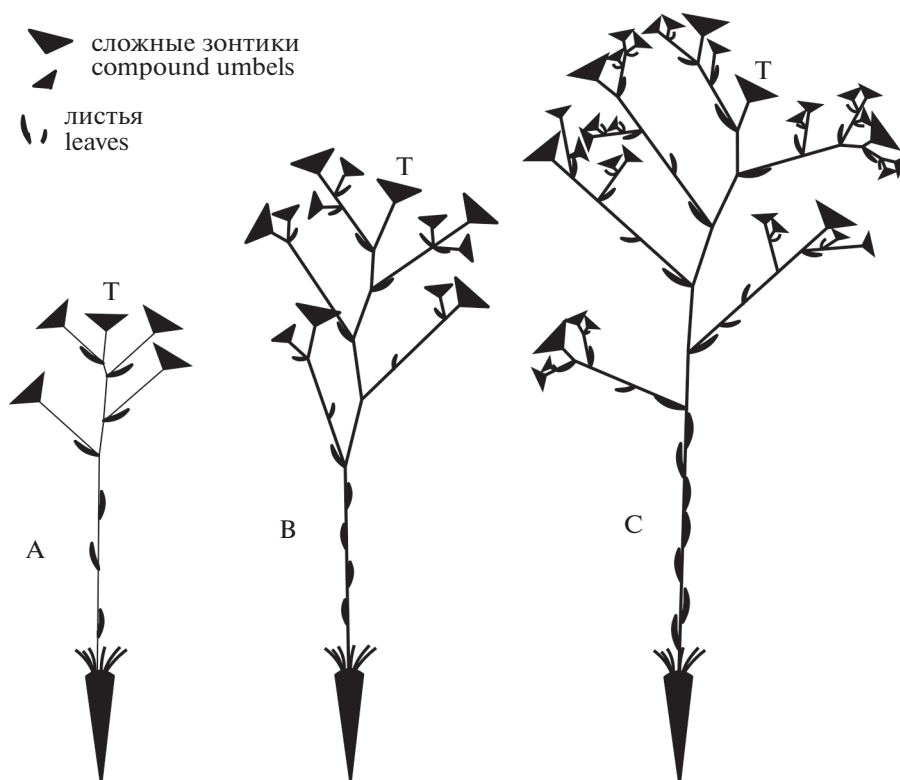
Образец/Specimen	Тип/Type	Признаки/Characters										
		01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11
<i>Palimbia rediviva</i>												
M0173089b	isolecto	34.9	3	3	65	3.1	4	9	14.6	20.3	7.3	0.37
LINN-HL356-11a	isolecto		2	4	68	4.1		7		19.4	5.4	
LINN-HL356-11b												
B-W05860-01b	isolecto	32.8	2	3	75	3.7	7	7	18.7	14.1	5.4	0.22
<b>B-W05860-02a</b>	<b>lecto</b>											
<b>B-W05860-02b</b>												
B-W05860-03a	isolecto		3		57	2.1					8.7	0.37
B-W05860-03b		50.4	3	6	77	3.9	14	8	33.5	16.9	5.1	
B-W05860-03c												
<i>Palimbia turgaica</i>												
LE 01121242a	isolecto	51.2	2	8	43	3.0	1	6	7.3	44.0	15.5	0.51
LE 01121242b	isolecto	43.0	1					4	3	31.3	11.7	0.35
<b>LE 01121243</b>	<b>lecto</b>	55.6	2	11		4.2		5	30.7	24.8	7.8	0.46
LE 01121244a	isolecto		2		36		2		11.2			0.43
LE 01121244b	isolecto	64.4	2	9	44	3.9	4	7	30.7	33.6	8.4	0.48
LE 01121245a	syn	28.3	2	6	40	3.1	2	4	11.9	16.3	3.9	
LE 01121245b	syn	26.3	2	6	45	4.2	3	5	12.2	14.1	4.9	
LE 01121246	syn								37.0			0.48
LE 01121247a	syn		3			5.5	2		8.6			
LE 01121247b	syn	30.7	2	5	64	3.8		5	15.8	14.9		
LE 01121248a	syn		2	3	76	3.0		5		10.0	3.7	0.48
LE 01121248b	syn		2	3	84	2.0		5		11.3	2.2	
LE 01121248c	syn		2	3	51	2.1		5		6.6	4.4	
LE 01121248d	syn		2	4	71	2.2		6		12.5	3.5	0.48
LE 01121248e	syn		2	3	80	1.8		4		12.4	1.7	
LE 01121249a	syn	30.4	2	4	38	2.8	6	8	11.4	19.0	7.0	
LE 01121249b	syn	22.0	3		59	3.7	4		10.1	11.9	6.7	0.48
LE 01121249c	syn	25.6	3		38	3.2	4		9.4	16.2		

Примечание. Признаки: 01 – общая длина главного стебля, см; 02 – порядок ветвления; 03 – число лучей терминального зонтика; 04 – углы между главным стеблем и ветвями, градусы; 05 – плодоножки, мм; 06 – стебель ниже синфлоресценции, число междоузлий; 07 – синфлоресценция, число междоузлий; 08 – стебель ниже синфлоресценции, длина, см; 09 – синфлоресценция, длина главного стебля, см; 10 – крупные ветви, длина, см; 11 – ширина сегментов листа, мм.

Note. Characters: 01 – main stem, total length, cm; 02 – branching order; 03 – terminal umbel, ray number; 04 – angles between main stem and branches, degrees; 05 – pedicel length, mm; 06 – stem below synflorescence, number of internodes; 07 – synflorescence, number of internodes; 08 – stem below synflorescence, length, cm; 09 – synflorescence, main stem length, cm; 10 – larger branches length, cm; 11 – width of leaf segments, mm.

ноградова (Vinogradova, 2003) выделила лист LE 01121243: одно растение с розеткой листьев, терминальным зонтиком с 11 лучами и зонтиками на ветвях 1-го порядка с 8–9 лучами, что соответствует диагнозу вида. Угол отхождения ветвей определить невозможно, так как растения находятся в самом начале цветения, общее соцветие

еще не приобрело окончательной структуры. Изолектотипы LE 01121242 и LE 01121244 относятся к тому же сбору (Башкортостан, Кучеровская 283) и имеют 6–9 лучей зонтиков. LE 01121245 из Саратовской области соответствует диагнозу: терминальные зонтики с 6 лучами, углы отхождения ветвей 40–45°. LE 01121246 из Саратовской обла-



**Рис. 2.** Схемы расположения побегов и сложных зонтиков у морфотипов *Palimbium redivivum* s.l.: А – синфлоресценция с ветвями только первого порядка; В – с ветвями первого и второго порядка; С – с ветвями первого, второго и третьего порядка.

**Fig. 2.** Arrangements of shoots and compound umbels in the morphotypes of *Palimbium redivivum* s.l.: А – synflorescence with branches of the first order only; В – with branches of the first and second order; С – with branches of the first, second and third order.

сти – крупное растение с еще не сформировавшимся соцветием. Растения из Оренбургской области, процитированные во “Флоре Юго-Востока”, не соответствуют диагнозу *P. turgaica*. LE 01121247 – одно растение с корнем, поврежденным главным стеблем и двумя крупными боковыми ветвями, фрагмент другого растения (возможно, главный стебель с терминальным зонтиком и ветвями) расположен между этими ветвями. Число лучей зонтиков 4–7, углы 64°. На листе LE 01121248 расположены 5 небольших растений без корней, у которых зонтики с 3–5 лучами, углы отхождения ветвей 71–84°, что никак не ассоциируется с “направленными вверх веточками”, только у одной особи (средней) углы 51°, но зонтики с 3 лучами. LE 01121249 – три растения с корнями, веточки направлены вверх (37–58°), зонтики с 3–4, у правой особи с 3–6 лучами. Таким образом, даже автор вида *P. turgaica* процитировал ряд экземпляров, не соответствующих диагнозу этого вида.

**Другие образцы из гербариев LE, МНА и MW.** В попытках различить *P. turgaica* и *P. rediviva* большое значение придавали облику синфлоресценции (щитковидное – раскидистая метелка); объ-

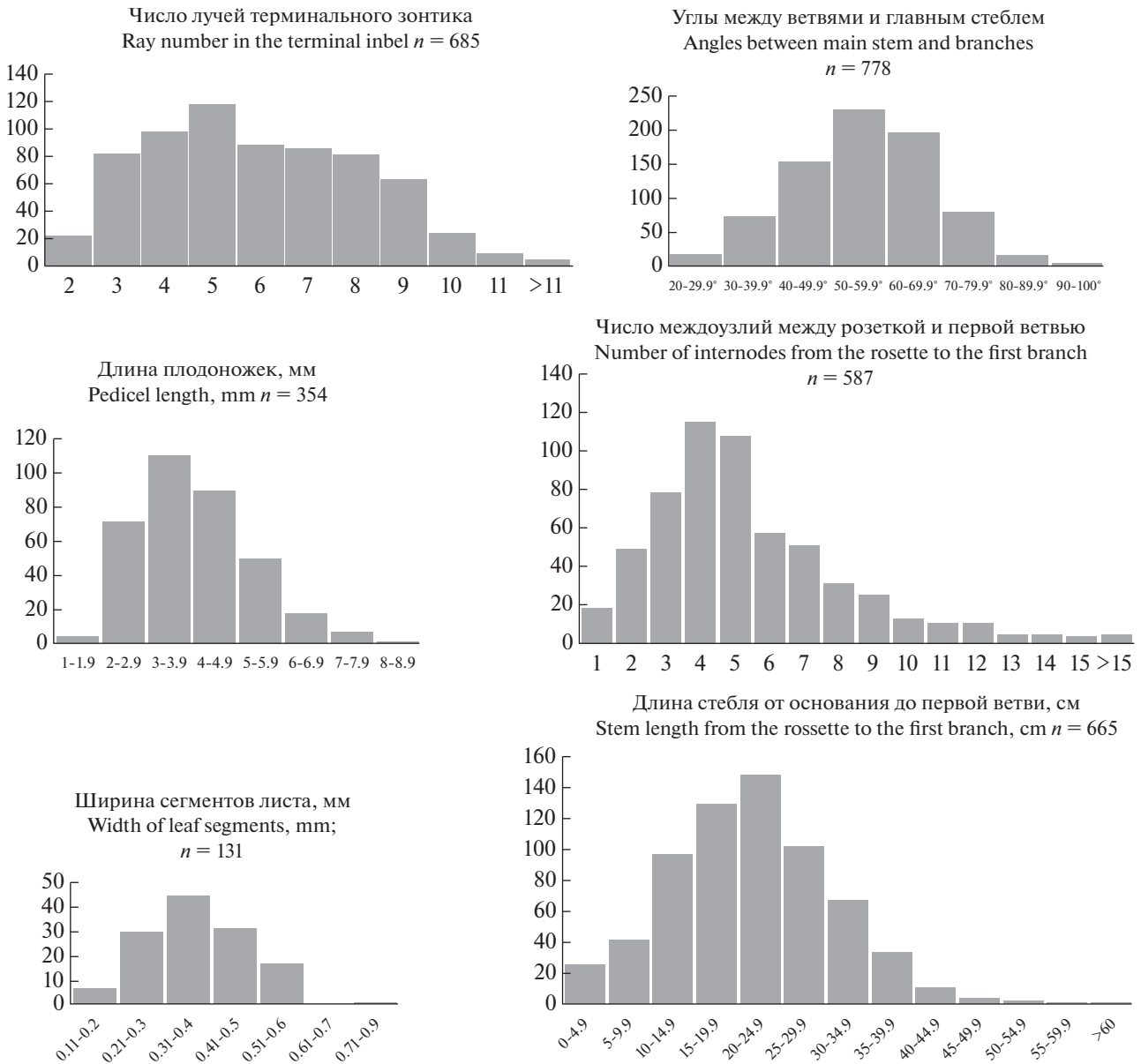
ективным показателем облика соцветия можно считать порядок ветвления, по этому признаку мы выделили три группы (морфотипа) А, В и С (рис. 2).

Морфотип А – растения с ветвями только первого порядка, 203 особи.

Морфотип В – растения с ветвями первого и второго порядка, 349 особей.

Морфотип С – растения с ветвями первого, второго и третьего (редко четвертого) порядка, 217 особей.

Цветки терминального зонтика всегда распускаются первыми. Верхние 1–2 ветви в большинстве случаев перевершинивают терминальный зонтик, они длиннее расстояния от соответствующего узла до терминального зонтика, независимо от порядка ветвления. Самые длинные ветви первого порядка обычно располагаются в нижней трети синфлоресценции, независимо от порядка ветвления. У достаточно мощных растений морфотипа С веточки второго порядка также перерастают концы материнских ветвей. В общем соцветии у морфотипов А и В наиболее заметны терминальный зонтик и боковые зонтики перво-



**Рис. 3.** Распределения значений количественных признаков *Palimbia rediviva* s.l., предлагавшихся для выделения *P. turgaica*. По оси Y – число особей.

**Fig. 3.** Distributions of quantitative trait values of *Palimbia rediviva* s.l. proposed for the identification of *P. turgaica*. Y-axis – number of individuals.

го порядка. Крупные экземпляры морфотипа С имеют сильно разветвленное соцветие, терминальный зонтик нередко мельче боковых зонтиков первого порядка, находится в глубине общего соцветия и не доминирует в растении. Облик соцветия зависит от фенологической фазы.

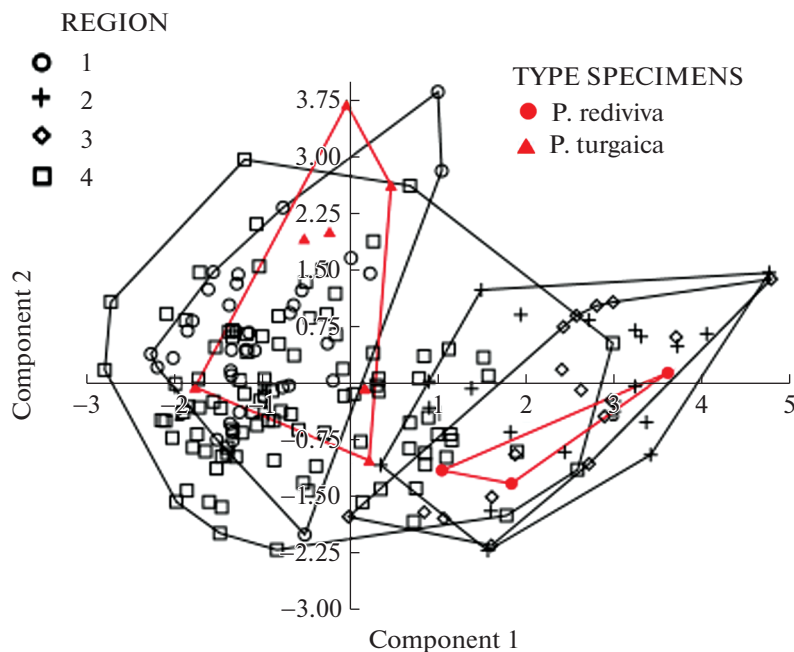
На рис. 3 представлены распределения значений признаков, предлагавшихся для диагностики видов: число лучей зонтика, угол отхождения боковых ветвей, длина плодоножек, число междоузлий между розеткой и первой ветвью и длина этого участка, ширина сегментов листа. Все распре-

деления одновершинные, хотя не все могут быть названы нормальными (гауссовскими). Уже эта одновершинность распределений позволяет усомниться в наличии в выборке особей разных таксонов, особенно видов. Ни один признак не имеет хиатусов и не годится для диагностики.

В то же время наблюдается некоторая географическая дифференциация (рис. 1). В северной части ареала (Курганская и Челябинская области, республика Башкортостан, Саратовская, Самарская и Ульяновская области и, вероятно, донецкая лесостепь, где растения были определены как

Таблица 2. Корреляции между признаками *Palimbia rediviva* s. l. Жирным шрифтом выделены значения >0.5, серой заливкой от 0.4 до 0.5  
 Table 2. Correlations between characters of *Palimbia rediviva* s. l. Values >0.5 are highlighted in bold, values from 0.4 to 0.5 are filled gray

	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 Общая длина главного стебля Length of main stem	0.39945	-0.00959	0.13598	0.47759	0.40629	0.48453	<b>0.73557</b>	<b>0.70605</b>	<b>0.60978</b>
2 Порядок ветвления Branching order		-0.4759	0.30321	0.20024	0.49303	<b>0.66309</b>	0.092148	<b>0.50621</b>	0.48281
3 Число лучей терминального зонтика Ray number of the terminal umbel			-0.35167	-0.05195	-0.47306	-0.41057	0.083556	-0.07788	-0.01901
4 Углы отхождения ветвей Angles between main stem and branches				0.13084	0.49073	0.2896	0.14704	0.021622	-0.07782
5 Длина плодоножек Pedicel length					0.18032	0.3268	-0.00737	0.45833	0.2549
6 Число междоузлий от розетки до первой ветви Number of internodes from rosette to the first branch						0.35813	<b>0.57156</b>	0.069452	0.040561
7 Число междоузлий в соцветии Number of internodes in inflorescence							-0.01232	<b>0.72284</b>	<b>0.50029</b>
8 Длина стебля от розетки до первой ветви Length of stem from rosette to the first branch								0.039624	0.0971
9 Длина главного стебля в синфлоресценции Length of the main stem in synflorescence									<b>0.80371</b>
10 Длина самой крупной ветви Length of the largest branch									



**Рис. 4.** Результаты анализа главных компонент по 6 морфологическим признакам. Регионы: 1 ○ – северная часть ареала – Курганская и Челябинская области, республика Башкортостан, Саратовская, Самарская и Ульяновская области; 2 + – Крым и Таманский полуостров; 3 ◇ – Волгоградская обл.; 4 □ – Казахстан и Оренбургская обл.

**Fig. 4.** Results of principal component analysis for 7 morphological characters. Regions: 1 ○ – northern part of the range: Kurgan and Chelyabinsk regions, Republic of Bashkortostan, Saratov, Samara and Ulyanovsk regions; 2 + – Crimea and Taman peninsulas; 3 ◇ – Volgograd Region; 4 □ – Kazakhstan and Orenburg Region.

*P. turgaica* (Kotov, 1955), встречаются преимущественно растения с ветвями первого и второго порядка (морфотипы А и В), а сильно разветвленные растения практически отсутствуют. Западнее Волги очень мало растений с ветвями только первого порядка, встречаются преимущественно морфотипы В и С, а в Казахстане и Оренбургской области встречаются все три морфотипа. Самый многочисленный морфотип В встречается по всему ареалу. Растения с очень большим числом междоузлий на стебле между розеткой листьев и первой ветвью (15–18) встречаются в Крыму, наряду с 8–14 междоузлиями; самые узкие сегменты листьев (0.15–0.29 мм) отмечены в Волгоградской области, наряду с 0.30–0.37 мм; самые широкие сегменты отмечены у одного растения в Саратовской области (0.66 мм) и одного в Самарской (0.88 мм), у других растений из северной части ареала ширина сегментов 0.34–0.53 мм.

Были определены корреляции между количественными признаками (табл. 2). Значения более 0.5 показаны для показателей общей мощности растений (общая длина стебля, длина стебля ниже первой ветви и в соцветии, длина ветвей, число междоузлий), а также между признаками синфлоресценции (порядок ветвления, число междоузлий и длина главного стебля в области соцветия, длина ветвей).

Порядок ветвления, число лучей терминального зонтика, углы отхождения ветвей, число междоузлий от розетки до первой ветви скоррелированы слабее, значения от 0.4 до 0.5 выделены в таблице серой заливкой. Связь этих признаков уже была замечена составителями ключей для определения растений (Woronow, 1931; Kotov, 1955; Korovin, 1963; Pimenov, 1983; Ryabinina, Knyazev, 2009 и др.), но на деле корреляция не очень высока.

Для порядка ветвления и числа лучей терминального зонтика показана отрицательная корреляция -0.4759. Тенденция к редукции терминального зонтика известна и у других зонтичных. У некоторых видов с многократно разветвленными соцветиями терминальный зонтик отсутствует, например, *Dorema aitchisonii*, *Seseli tortuosum*, *Ferula tatarica*, *F. tuberifera*. Известны случаи, когда терминальный зонтик содержит меньше лучей, чем боковые. У *Anthriscus sylvestris* и *Falcaria vulgaris* встречаются варианты как со слабо развитым терминальным зонтиком, так и совсем без него (Reuther, Classen-Bockhoff, 2010; Kusnetzova, Timonin, 2017).

Число междоузлий стебля от розетки до первой ветви скоррелировано не только с длиной этого участка, но и с порядком ветвления, числом лучей зонтика (отрицательно) и с углом отхождения боковых ветвей. Интересно, что порядок



**Таблица 3.** Характеристики главных компонент  
**Table 3.** Summary of the principal components (PC)

Главные компоненты PC	Собственные значения Eigenvalue	Доля объясненной дисперсии, % Proportion of the explained variance, %
1	2.81861	46.977
2	1.24602	20.767
3	0.67055	11.176
4	0.601419	10.024
5	0.413789	6.8965
6	0.249617	4.1603

ветвления практически не коррелирует (0.092148) с длиной стебля до первой ветви, но имеет корреляцию 0.49303 с числом междоузлий этого участка. Длина плодоножек связана только с длиной стебля и длиной соцветия, а с известными диагностическими признаками скоррелирована слабо (0.007–0.326).

При анализе главных компонент (рис. 4, табл. 3 и 4) первая компонента включает 46.98% дисперсии, вторая – 20.77%, в сумме 67.7% (табл. 3); таким образом, проекция точек на плоскость первой и второй компонент довольно точно отражает положение точек в многомерном про-

странстве. Коэффициенты проекций точек на первую компоненту для разных признаков от 0.36 до 0.48 по абсолютной величине, ни одна из переменных не преобладает (табл. 4). Точки на диаграмме образуют сплошное облако, изученные особи не разделяются на изолированные группы, хотя области типовых образцов в многомерном пространстве не перекрываются. Области точек Волгоградской области и крымско-таманских в значительной степени совпадают, несмотря на дизъюнкцию. Области западного региона (Крым, Тамань и Волгоградская обл.) не перекрываются с растениями из северной части ареала. Точки растений из Казахстана и Оренбургской области показывают наибольший разброс и перекрываются со всеми остальными регионами (рис. 4).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вид *Palimbia turgaica* невозможно надежно отличить по морфологическим признакам от *Palimbia rediviva*. Первый был описан как крайний морфологический вариант из северной части ареала, но он связан непрерывными переходами с остальными особями. Среди процитированных автором образцов (Woronow, 1931) далеко не все соответствуют предложенному диагнозу. Все авторы ключей предлагали в качестве важного диагностического признака угол отхождения ветвей от главного стебля, но этот признак зависит от фенологической фазы, на ранних стадиях развития соцветия углы всегда острые. *Palimbia rediviva* s.l. – это полиморфная группа с широким

**Таблица 4.** Нагрузки на главные компоненты (коэффициенты)  
**Table 4.** Loadings of variables into principal components (coefficients)

Признаки/Characters	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4	PC 5	PC 6
Общая длина главного стебля Length of main stem	0.40817	0.52731	0.070169	0.31366	-0.22948	-0.63196
Число лучей терминального зонтика Ray number of the terminal umbel	-0.35877	0.50251	0.45461	0.46593	0.1697	0.40768
Число междоузлий от розетки до первой ветви Number of internodes from rosette to first branch	0.48453	-0.17751	0.34049	0.05889	-0.63327	0.46183
Число междоузлий в соцветии Number of internodes in inflorescence	0.43958	0.15112	-0.64696	0.34719	0.27728	0.40981
Углы отхождения ветвей Angles between main stem and branches	0.37408	-0.47322	0.44501	0.29888	0.56798	-0.16174
Длина плодоножек Pedicel length	0.36978	0.4372	0.23639	-0.68643	0.34355	0.16442

ареалом, которая нуждается в дальнейшем изучении.

*Palimbia rediviva* (Pall.) Thell., 1926, in Hegi, III. Fl. Mittel-Eur. 5, 2: 1364.

≡ *Peucedanum redivivum* Pall., 1779, in Acta Acad. Sci. Imp. Petrop. 2: 252, tab. VIII.

≡ *Sison salsum* L.f., 1781, in Suppl. Pl.: 181.

Тип: Россия “In salsis limosis aridissimis circa Wolgam [In aridis deserti caspiae]. P.S. Pallas” Лектотип: В-W05860-02!, выделен М.Г. Пименовым (Pimenov, 2020: 202); изолектотипы: В-W05860-01!, В-W05860-03!, LINN-HL356-11!, M0173089!.

= *Palimbia turgaica* Lipsky ex Woronow, 1931, Trudy Bot. Sada Akad. Nauk SSSR 43, 2 (Fl. Ross. Austro-Or. 5): 818, fig. 535.

Тип: Россия “Bashkiria, kanton Sterlitamak, Chekchenevskoe, pag. Jakschimbetova. 03.07.1928. S.E. Kucherovskaia 281” LE 01121243! – лектотип, выделен В.М. Виноградовой (Vinogradova, 2003: 109); изолектотипы: LE 01121242!, LE 01121244!; синтипы LE 01121245!, LE 01121246!, LE 01121247!, LE 01121248!, LE 01121249!

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта 08-1-21 “Зонтичные Старого Света: таксономия, молекулярная филогения, география, экология” государственного задания № 121031600196-8. Исследования частично поддержаны грантом РФФИ 19-04-00370А. Мы благодарим кураторов гербариев В, LE, LINN, М, МНА, MW за предоставление возможности изучать их фонды. Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Degtjareva et al.] Дегтярева Г.В., Остроумова Т.А., Самигуллин Т.Х., Пименов М.Г. 2021. Положение рода *Palimbia* в системе семейства Umbelliferae. – Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии 20, 1: 156–159.  
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2021029>
- Global Plants on JSTOR. 2000–2022. Available from: <https://plants.jstor.org/> (last accessed: 30.06.2022).
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PaSt: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – Paleontologia Electronica. 4 (1): 9. Free software available at <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/index.html>
- [Korovin] Коровин Е.П. 1963. Зонтичные – Umbelliferae Moris. – В кн.: Флора Казахстана. Т. 6. Алма-Ата. С. 258–428.
- Kotov M.I. 1966. Umbelliferae Moris. – В кн.: Флора УРСР. Т. VII. Київ. С. 460–618.
- [Kusnetzova, Timonin] Кузнецова Т.А., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev. 345 p.
- Negru A. 2007. Determinator de plante din flora Republicii Moldova. Chişinău. 391 p.
- Pallas P.S. 1779. Descriptiones plantarum sibiriae peculiarium. – Acta Acad. Sci. Imp. Petrop. 1779 (2): 247–272. Available from: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/10127809#page/285/mode/1up>
- [Pimenov] Пименов М.Г. 1983. Umbelliferae – Зонтичные. – В кн.: Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 7. Ташкент. С. 167–322.
- [Pimenov, Ostroumova] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 477 с.
- Pimenov M.G. 2017. Updated checklist of Chinese Umbelliferae: nomenclature, synonymy, typification, distribution. – Turczaninowia 20 (2): 106–239.  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.2.9>
- Pimenov M.G. 2020 Updated checklist of the Umbelliferae of Middle Asia and Kazakhstan: nomenclature, synonymy, typification, distribution. – Turczaninowia. 23 (4): 127–257.  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.4.12>
- Reuther K., Classen-Bockhoff R. 2009. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae – Apioidae. – Plant Div. Evol. 128: 181–220.
- [Ryabinina, Knyazev] Рябинина З.Н., Князев М.С. 2009. Определитель сосудистых растений Оренбургской области. М. 760 с.
- [Schischkin] Шишкин Б.К. 1950. Umbelliferae. – В кн.: Флора СССР. Т. 16. М.; Л. С. 36–604.
- Seregin A.P. (Ed.). 2022. Moscow Digital Herbarium: Electronic resource. – Moscow State University, Moscow. – Available at: <https://plant.depo.msu.ru/> (accessed 21.06.2022).
- Todor I. 1958. Umbelliferae. – In: Flora Republicii Populare Române. Vol. VI. Bucureşti. P. 316–660.
- [Vinogradova] Виноградова В.М. 2003. Типовые образцы таксонов семейства Апиáceе Восточной Европы, хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). *Anthriscus – Trinia*. – Бот. журн. 88 (8): 105–111.
- [Vinogradova] Виноградова В.М. 2004. Апиáceе Lindl. (Umbelliferae Juss.) – Сельдереевые (Зонтичные). – В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 11. М.–СПб. С. 331–437.
- [Woronov] Воронов Ю.М. 1931. Umbelliferae (Moris.) Juss. – В кн.: Флора Юго-Востока европейской части СССР. Вып. 5. Л. С. 759–838.
- [Yelenevskii et al.] Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. 2009. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов. 248 с.
- [Yena] Ена А.Е. 2012. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь. 231 с.

**MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *PALIMBIA REDIVIVA* s.l.,  
AND STATUS OF *P. TURGAICA* (APIACEAE)****T. A. Ostroumova***Botanical Garden of Biological Department of Lomonosov Moscow State University  
Leninskie Gory, 1, Bld. 12, Moscow, 119991, Russia  
e-mail: ostro\_t\_a@mail.ru*

To distinguish *Palimbium redivivum* and *P. turgaicum* species, several authors (Lipsky in Woronow, 1931; Korovin, 1963; Pimenov, 1983; Ryabinina, Khyazev, 2009; Pimenov, Ostroumova, 2012; Pimenov, 2020) used the following traits: general appearance of inflorescence, number of rays in the terminal umbel, angle between the stem and branches of the first order, branching order, number of internodes on the stem from the rosette to the first branch, and the width of the leaf segments. Other authors considered *P. turgaicum* a synonym of *P. redivivum* (Schischkin, 1950; Vinogradova, 2004; Yelenevskii et al., 2008).

Type specimens of the both species (Table 1) and materials from LE, MHA, and MW herbaria were studied (totally 934 specimens). Inflorescence appearance is associated with the order of branching; plants can branch only to the first order (morphotype A), or to the second (morphotype B), or to the third (morphotype C), and occasionally there are individuals without branches or with branches of the fourth order (Fig. 1). It was shown that all the proposed diagnostic characters have a unimodal distribution and are not suitable for the species distinguishing (Fig. 3).

At the same time, some geographical differentiation was noted. Morphotypes A and B predominate in the northern part of the range, while morphotypes B and C predominate in the western part, and all three forms are widely represented in Kazakhstan.

The most significant correlations (Table 2) were noted between indicators of the total vigour of plants (total stem length, stem length below the first branch and in inflorescence, length of branches, number of internodes), and between the traits of synflorescence (branching order, number of internodes and length of the main stem in the inflorescence area, length of branches).

For the branching order and the number of rays of the terminal umbel, a negative correlation of  $-0.4759$  is shown. The tendency to reduction of the terminal umbel is also known in other Apiaceae (Reuther, Classen-Bockhoff, 2010; Kusnetzova, Timonin, 2017).

The number of stem internodes from the rosette to the first branch is correlated not only with the length of this section, but also with the branching order, the number of umbel rays (negatively), and with the angle of origin of the lateral branches. The relationship of these traits has already been noticed by the compilers of keys for plant identification (Woronow, 1931; Korovin, 1963; Pimenov, 1983; Ryabinina, Knyazev, 2009), but in fact the correlation is not very high. It is interesting that the branching order is practically not correlated ( $0.092148$ ) with the length of the stem below the first branch, but has a correlation of  $0.49303$  with the number of internodes in this section.

When analyzing the principal components (Fig. 4, Tables 3, 4), the first component explains 46.98% of the variance, the second – 20.77%, in the amount of 67.7% (Table 3); thus, the projection of points onto the plane of the first and second components rather accurately reflects the position of dots in multidimensional space. The dots on the diagram form a continuous cloud; the studied individuals were not divided into isolated groups, although the areas of type specimens in multidimensional space do not overlap. The areas of dots of the Volgograd Region and the Crimean-Taman ones largely coincide, despite the disjunction. The areas of the western region (Crimea, Taman and Volgograd Region) do not overlap with plants from the northern part of the range. The dots for the plants from Kazakhstan and the Orenburg Region show the greatest scatter and overlap with all other regions (Fig. 4).

Thus, *Palimbium turgaicum* cannot be reliably distinguished morphologically from *P. redivivum*. The former was described as an extreme morphological variant from the northern part of the range, but it is connected by continuous transitions with the rest of the individuals, and should be considered a synonym of *P. redivivum*.

*Keywords:* Apiaceae, morphology, taxonomy, variability

**ACKNOWLEDGEMENTS**

The study was carried out within the framework of the state assignment “Umbelliferae of the Old World: Taxonomy, Molecular Phylogeny, Geography, and Ecology” No. 121031600196-8 of the Botanical Garden of MSU. The

work was partially supported by RFBR grant 19-04-00370A. I am grateful to the curators of B, LE, LINN, M, MHA, and MW Herbaria for use of their facilities. I thank the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for support of CCU “MBG RAS Herbarium (MHA)”.

## REFERENCES

- Degtjareva G.V., Ostroumova T.A., Samigullin T.H., Pimenov M.G. 2021. Systematic position of the genus *Palimbia* (Umbelliferae). – Problems of botany of South Siberia and Mongolia. 20 (1): 156–159. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2021029>
- Global Plants on JSTOR. 2000–2022. Available from: <https://plants.jstor.org/> (last accessed: 30.06.2022).
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PaSt: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Paleontologia Electronica. 4 (1): 9. Free software available at <https://www.nhm.uio.no/english/research/resources/past/index.html>
- Korovin E.P. 1963. Zontichnye – Umbelliferae Moris. [Carrot family – Umbelliferae Moris.]. – In: Flora Kazakhstana [Flora of the Kazakhstan]. Vol. 6. Alma-Ata. P. 258–428 (In Russ.).
- Kotov M.I. 1966. Umbelliferae Moris. – In: Flora URSS [Flora of the Ukraine SSR] Vol. VII. Kyiv. P. 460–618 (In Ukr.).
- Kusnetzova T.V., Timonin A.C. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementary). Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kyiv. 345 p.
- Negru A. 2007. Determinatör de plante din flora Republicii Moldova. Chişinău. 391 p.
- Pallas P.S. 1779. Descriptiones plantarum sibiriae peculiarium. Acta Acad. Sci. Imp. Petrop. 1779 (2): 247–272. Available from: <https://www.biodiversitylibrary.org/page/10127809#page/285/mode/1up>
- Pimenov M.G. 1983. Umbelliferae. – In: Conspectus florum Asiae Mediae. Vol. 7. Tashkent. P. 167–322 (In Russ.).
- Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Umbelliferae of Russia. Moscow. 477 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G. 2017. Updated checklist of Chinese Umbelliferae: nomenclature, synonymy, typification, distribution. – Turczaninowia. 20 (2): 106–239. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.2.9>
- Pimenov M.G. 2020. Updated checklist of the Umbelliferae of Middle Asia and Kazakhstan: nomenclature, synonymy, typification, distribution. – Turczaninowia. 23 (4): 127–257. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.4.12>
- Reuther K., Classen-Bockhoff R. 2009. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae – Apioideae. – Plant Div. Evol. 128: 181–220.
- Ryabinina Z.N., Knyazev M.S. 2009. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Orenburgskoy oblasti. [Key to vascular plants of Orenburg region]. Moscow. 760 p. (In Russ.).
- Schischkin B.K. 1950. Umbelliferae. – In: Flora URSS. Vol. 16. Moscow–Leningrad. P. 36–604 (In Russ.).
- Seregin A.P. (Ed.). 2022. Moscow Digital Herbarium: Electronic resource. – Moscow State University, Moscow. – Available at: <https://plant.depo.msu.ru/> (accessed 21.06.2022).
- Vinogradova V.M. 2003. Type specimens of Apiaceae taxa from the East Europe kept in the herbarium of Komarov Botanical Institute (LE). *Anthriscus – Trinia*. – Bot. Zhurn. 88 (8): 89–96 (In Russ.).
- Vinogradova V.M. 2004. Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Juss.). – In: Flora Europae Orientalis. Vol. 11. Moscow–St. Petersburg. P. 331–437 (In Russ.).
- Woronow Yu.N. 1931. Umbelliferae (Moris.) Juss. – In: Flora S.F.S. Reipubl. Rossicae Austro-Orientalis. Vol. 5. Leningrad. P. 759–838 (In Russ.).
- Yelenevskii A.G., Bulanyi Yu.I., Radygina V.I. 2009. Opredelitel' sosudistykh rasteniy Saratovskoy oblasti. [Key to vascular plants of the Saratov region]. Saratov. 248 p. (In Russ.).
- Yena A.V. 2012. Spontaneous flora of the Crimean Peninsula. Simferopol. 232 p. (In Russ.).

## СООБЩЕНИЯ

ФЛУКТУАЦИИ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК  
РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛУГОВОЙ КАТЕНЫ (КАРЕЛЬСКИЙ ПЕРЕШЕЕК)© 2022 г. О. В. Созинов<sup>1,\*</sup>, К. В. Щукина<sup>2,\*\*</sup>, А. П. Кораблёв<sup>2,\*\*\*</sup>,  
Д. С. Кессель<sup>2</sup>, Н. С. Ликсакова<sup>2</sup>, М. Ю. Пукинская<sup>2</sup><sup>1</sup> Гродненский государственный университет им. Янки Купалы  
ул. Ожешко, 22, Гродно, 230023, Республика Беларусь<sup>2</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

\*e-mail: ledum@list.ru

\*\*e-mail: vyatka\_ks\_72@mail.ru

\*\*\*e-mail: korablev.anton@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.05.2022 г.

После доработки 29.08.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

На территории научно-опытной станции “Отрадное” БИН РАН в 2018–2021 гг. проведены геоботанические исследования изменчивости состава и структуры луговых сообществ на пологом склоне террасы озера Отрадное (Приозерский район, Ленинградская область, Россия).

Изученные луговые сообщества относятся к пяти ассоциациям. Вверх по склону террасы сообщества этих ассоциаций закономерно сменяют друг друга: **Filipenduletum ulmariae alopecurosum**, **Phalaridetum arundinaceae filipendulosum**, **Alopecuretum pratensis anthriscosum**, **Arrhenatheretum elatioris geranium**, **Calamagrostietum epigeji**.

Общее количество выявленных высших растений на профиле за 4 года составило 84 вида при доминирующем участии травянистых растений (68 видов). В среднем видовое богатство луговых фитоценозов составило  $20 \pm 5$  видов/100 м<sup>2</sup>. Относительно высокая выравненность и видовое богатство формируются в сообществах середины катены. Выявлены следующие закономерности: увеличение роли доминирующих видов в сложении фитоценоза ведет к снижению выравненности ( $r_p = -0.79$ ); увеличение суммарного проективного покрытия ведет к снижению видового богатства сообществ ( $r_p = -0.63$ ). Для изученных сообществ характерна высокая сезонная и разногодичная изменчивость суммарного проективного покрытия и высоты травостоя: коэффициент вариабельности >20%. Количество диагностических видов ассоциаций увеличивается от вершины склона к подножию с 3 до 8. Спектр эколого-ценотических групп диагностических видов луговой катены зависит от положения сообществ на склоне, и, соответственно, от почвенно-грунтовых условий, а также от территориальной близости к фитоценозу определенного типа леса (черноольшанику или сосняку). В целом 60% всех видов травянистых растений в сообществах принадлежат к луговому экоцено типу. Выявлено, что ведущими факторами дифференциации луговых сообществ являются плодородие и увлажнение почв по орографическому градиенту.

**Ключевые слова:** луг, катена, луговые сообщества, **Filipenduletum ulmariae alopecurosum**, **Phalaridetum arundinaceae filipendulosum**, **Alopecuretum pratensis anthriscosum**, **Arrhenatheretum elatioris geranium**, **Calamagrostietum epigeji**, Карельский перешеек, Отрадное

DOI: 10.31857/S0006813622110060

Научно-опытная станция Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Отрадное” (далее – станция) расположена в Приозерском районе Ленинградской области (60°50' с.ш. и 30°15' в.д.). Она находится на Карельском перешейке в 100 км к северу от г. Санкт-Петербурга, в 25 км к югу от г. Приозерска и в 12 км к западу от Ладожского озера.

Земельный участок станции расположен на полуострове, глубоко вдающемся в оз. Отрадное (Пюхе-Ярви). Он неширокой полосой вытянут вдоль берега озера по пологому склону юго-западной экспозиции. В восточной части станции “Отрадное” находится луговой массив, ограниченный с одной стороны сосновым лесом, а с другой – прибрежными черноольшаниками. На базе станции “Отрадное” со второй половины

50-х годов XX века проводились интенсивные экспериментальные геоботанические исследования луговой растительности (Shennikov, 1963; Makarevich, 1963; 1970). В то время основная задача заключалась в проработке теоретических вопросов и научных обоснований основных положений фитоценологии. Программа исследований шла по двум основным направлениям: изучение взаимодействий между растениями при их сосуществовании в ценозе и изучение влияния ценозов и их отдельных компонентов на исходную среду (Makarevich, 1970; Vasilevich, Yurkovskaya, 2007). Наиболее активная фаза работ на луговом стационаре пришлась на 60-е–70-е гг. прошлого века. За период исследований было опубликовано более 70 научных статей по экспериментальной геоботанике (Latmanizova, 2017). Работы в этом направлении продолжались в Отрадном до середины 1990-х годов (Vasilevich, Yurkovskaya, 2007).

С 2018 года сотрудниками лаборатории общей геоботаники БИН РАН возобновлено изучение лугов – заложен эколого-ценотический профиль с 5 пробными площадями (100 м<sup>2</sup>) на пологом склоне террасы оз. Отрадное юго-западной экспозиции, занятом луговой растительностью.

Исторически луга станции “Отрадное” возникли на месте лесов на озерных террасах; данные по строению почвенного профиля за разные годы (1963–1970), наличие частых дренажных канав на опытном участке, мозаика лесной растительности сравнительно молодого возраста позволяют говорить о длительной истории окультуривания рассматриваемой территории (Shennikov, Makarevich, 1963). До 1938–1940 гг. луга распахивались и засеивались многолетними ценными кормовыми растениями, некоторые участки были заняты огородами (Makarevich, 1963). В конце 90-х – начале 2000-х на этих лугах велся активный выпас скота (овец). Интенсивное использование данных лугов прекратилось в начале 2000-х гг.

Луга являются азональными экосистемами, их ценотические особенности определяются локальными, в первую очередь, почвенно-грунтовыми условиями биотопа и режимом антропогенного использования (Rabotnov, 1984; Znamenskiy, 2015). Наиболее эффективный подход к изучению эколого-ценотических характеристик лугов во времени и пространстве основан на использовании понятия “катена”. Катеной считают последовательность взаимозависимых местообитаний, вытянутых цепочкой вдоль геоморфологического профиля с закономерным изменением экологических условий, определяемым рельефом местности (Mordkovich, 1985; Zhukov et al., 2016). Таким образом, катена (= цепочка местообитаний) формируется на градиенте экологических

факторов геоморфологического профиля. Рельеф относится к орографической комплексной группе факторов (Walter, 1982). Рельеф меняет режим увлажнения, трофности почвы и иные экологические показатели (эти изменения проявляются на уровне отдельных ландшафтов), и, зачастую, выступает основным комплексным фактором, приводящим к локальной дифференциации растительного покрова (Ramenskiy, 1971). В растительном покрове соответствующие хорологические единицы называют “фитокатенами” (Katenin, 1988; Kholod, 1991; Zaugol’nova, 2001). Использование понятия “катена” в геоботанических исследованиях позволяет в полной мере выразить естественные пространственные и временные свойства экосистем, которые характеризуют их разнообразие и динамику (Didukh, 2008). Катенная организация местообитаний широко распространена на суше: на равнинах, занимающих 2/3 земной суши, 90% площади составляют склоны, в том числе 60% с уклоном поверхности менее 10°. Этого минимального уклона достаточно для локального перераспределения вдоль склона потоков припочвенного воздуха, тепла, атмосферных осадков и грунтовых вод вместе с растворенными в них биогенами, в результате чего формируется катена (Mordkovich, 2017). Поэтому катена является удобной моделью территории, с помощью которой можно оценить изменение видов и экосистем вдоль избранного градиента среды (Kargus, 2011).

Для изучаемой территории характерен элювиально-аккумулятивный (делювиальный) тип увлажнения. В связи с этим, а также по причине преобладания глинистых и суглинистых почв, при освоении данной территории было проведено поверхностное осушение (мелиоративная сеть по всему склону долины перпендикулярно берегу озера) (Shennikov, Makarevich, 1963). Соответственно, в данных условиях должен проявляться катенный эффект – это реакция растительных сообществ на фактор рельефа, в результате перераспределения влаги и биогенов почв по мезорельефу в рамках конкретной местности.

Многие исследования луговой растительности на различных формах рельефа посвящены многолетнему изучению (мониторингу): временной и пространственной динамики растительных сообществ, оценке состояния и степени загрязнения эдафотопы травяных сообществ; характера внешнего воздействия и степени угроз существованию лугов (Rabotnov, 1987; Guzova, Tikhodeeva, 2016; Stepanovich et al., 2019). Представленная работа раскрывает новые аспекты влияния катенного градиента на состав и структуру луговых экосистем на фоне разногодичной и сезонной изменчивости метеорологических условий с использованием комплекса статистических методов на

**Таблица 1.** Метеорологические условия района исследования  
**Table 1.** Meteorological conditions of the research area

Параметр/Parameter	Год/Year			
	2018	2019	2020	2021
Сумма осадков за год, мм Annual amount of precipitation, mm	790	708	753	792
Кол-во дней с осадками Number of days with precipitation	225	247	234	241
Кол-во осадков в период со среднесуточной температурой $\geq +10^{\circ}\text{C}$ , мм Amount of precipitation in the period with an average daily temperature $\geq +10^{\circ}\text{C}$ , mm	256	177	338.8	407.4
Сумма осадков за три месяца до проведения описаний, мм Amount of precipitation for three months before the relevés, mm	184	81	135	190
Кол-во дней с осадками за 3 месяца до проведения описаний Number of days with precipitation for 3 months before the relevés	42	35	48	46
Среднегодовая температура, $^{\circ}\text{C}$ Average annual temperature, $^{\circ}\text{C}$	+5.4	+5.7	+6.7	+4.9
Средняя температура за 3 месяца до проведения описаний, $^{\circ}\text{C}$ Average temperature for 3 months before the relevés, $^{\circ}\text{C}$	+17.1	+10.9	+9.2	+11
Сумма температур за период со среднесуточной температурой $\geq +10^{\circ}\text{C}$ , $^{\circ}\text{C}$ Sum of temperatures for the period with an average daily temperature $\geq +10^{\circ}\text{C}$ , $^{\circ}\text{C}$	2262	1922	2048	2102
Кол-во дней со среднесуточной температурой $\geq +10^{\circ}\text{C}$ Number of days with an average daily temperature $\geq +10^{\circ}\text{C}$	140	128	139	127
ГТК (по Селянину) Hydrothermal coefficient (according to Selyaninov)	1.13	0.92	1.65	1.94

территории с многолетней историей стационарных наблюдений.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились авторами в течение 2018–2021 гг. в разные периоды вегетационного сезона на территории станции “Отрадное”. По геоботаническому районированию (Геоботаническое..., 1989) территория станции расположена в Балтийско-Ладожском округе среднетаежной подзоны, для растительности которого характерно преобладание сосняков на песчаных водно-ледниковых отложениях. Позднее положение территории было пересмотрено – теперь она относится к южной тайге (Safronova, Yurkovskaya, 2015).

Для характеристики погодных условий с сайтов <https://rp5.ru/> и метеостанции Сосново (расположена на  $60^{\circ}33'$  с.ш.,  $30^{\circ}15'$  в.д.) нами взяты общие (среднегодовые) показатели и показатели для вегетационных сезонов 2018–2021 гг. Для оценки изменения теплообеспеченности территории использовали сумму активных температур (температур воздуха  $\geq +10^{\circ}\text{C}$ ) и гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) (Selyaninov, 1930) (табл. 1).

Изучена изменчивость показателей  $\alpha$ - и  $\beta$ -разнообразия луговых сообществ на пологом склоне озерной террасы за 4-летний период (2018–2021 гг.). Для этого на склоне юго-западной экспозиции (азимут  $208^{\circ}$ ) на второй приозерной террасе был заложен профиль длиной 150 м. Вдоль профиля расположены 5 пробных площадей  $10 \times 10$  м ( $100 \text{ м}^2$ ). Почвы на склоне дерново-слабобподзолистые суглинистые на безвалунных пылеватых суглинках (Baranovskaya, 1963). Ежегодно на каждой пробной площади проводили по одному геоботаническому описанию (сентябрь 2018, июль 2019, июнь 2020, июнь и июль 2021 – всего по 5 описаний на каждой из 5 площадок) с учетом проективного покрытия всех высших растений. Анализ изменчивости видового богатства был проведен по обилию и встречаемости только травянистых видов растений. Мохообразные и древесные виды в оценке строения растительности не использованы вследствие их малочисленности.

Для оценки репрезентативности выборки видов растений на пробных площадях применялся метод (эстиматор) Jackknife2 (bootstrapping:  $n = 1000$ ) (Sushko, 2021).

Индекс Маргалефа (видового богатства), индекс Пиелу (выравненности) и индекс Бергера–Паркера (доминирования) рассчитывали на ос-

нове обилия всех выявленных видов травянистых растений (Magurran, 2004).

Эколого-ценотические группы понимаются нами в соответствии с работой О.В. Смирновой с соавторами (Smirnova et al., 2004) для таежной зоны.

Фитоиндикация экологических режимов биотопов проводилась по шкалам Г. Элленберга (Ellenberg, 1996).

Измерение высот особей доминирующих видов травостоя проводили выборочно на каждой пробной площади с высокой повторностью (от 25 и более) линейкой ( $\pm 1$  мм).

Кислотность почвенного раствора корнеобитаемого горизонта измеряли с помощью Rapitest Digital № 1835 ( $\pm 0.1$ ) в трехкратной повторности на каждой пробной площади.

Анализ сходства и различий растительных сообществ проводили с помощью Analysis of similarities (ANOSIM) и Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) на основе расстояния Брея–Кёртиса (Sushko, 2021). Для выявления диагностических видов сообществ применяли Indicator Value (IndVal) – метод индикаторных видов М. Дюфрена и П. Лежандра (Dufrene, Legendre, 1997).

Ординация сообществ в системе экологических координат проведена по методу неметрического многомерного шкалирования (nMDS) на основе расстояния Брея–Кёртиса (Hammer et al., 2001). Ординационные оси интерпретированы с помощью анализа корреляций с факторами среды.

Статистическую обработку геоботанических описаний и морфометрических параметров проводили в программе: PAST 4.10 (Hammer et al., 2001) и R v. 4.1.1 (R Core Team, 2021).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В период начала экспериментальных исследований на станции “Отрадное” в 1955 г. здесь были распространены полидоминантные мелкозлаково-разнотравные луга с доминированием *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis*, *Alchemilla monticola*. Было отмечено большое сходство флористического состава по всему профилю луга, от основания склона до его вершины (Shennikov, Makarevich, 1963). Причину этого исследователи видели в сглаживании эдафических различий при распашке территории под сеянные луга (Shennikov, Makarevich, 1963).

За прошедшие с начала исследований 60 лет травостой кардинально изменился. На основании анализа полученных данных геоботанических описаний 2018–2021 гг. по луговому фрагменту катены (от опушки прибрежного черноольшаника к вершине склона, занятой сосняком

зеленомошным) на основе принципов эколого-фитоценотической классификации (Shennikov, 1941) мы выделили 5 ассоциаций: 1) *Filipenduletum ulmariae alopecurosum*, 2) *Phalaridetum arundinaceae filipendulosum*, 3) *Alopecuretum pratensis anthriscosum*, 4) *Arrhenatheretum elatioris geraniosum*, 5) *Calamagrostietum epigeji*, относящихся соответственно к формациям: 1) *Filipenduleta ulmariae*, 2) *Phalarideta arundinaceae*, 3) *Alopecureta pratensis*, 4) *Arrhenathereta elatioris*, 5) *Calamagrostieta epigeji*. Эти формации принадлежат к группам формаций: крупнозлаковые (*Magnogramineta*) (2–5) и крупноразнотравные луга (*Magnoherbeta*) (1).

Сообщества первых 3 формаций, относящихся к классу болотистых (*Filipenduleta ulmariae*, *Phalarideta arundinaceae*) и настоящих (*Alopecureta pratensis*) лугов, на территории Северо-Запада не занимают больших площадей, но встречаются часто (Ramenskaya, 1958; Matveeva, 1967; Lopatin, 1971; Vasilevich, Belyaev, 2005). Сообщества этих формаций предпочитают богатые почвы с проточным увлажнением. Таволговые луга возникают на месте вырубленных заболоченных лесов, но являются очень устойчивыми длительно производными сообществами (Vasilevich, Belyaev, 2005). В настоящее время из прежних доминирующих видов свое обилие на части склона сохранил только *Alopecurus pratensis* L. На обследуемой территории лисохвост луговой мог остаться в травостое от прежних сеяных лугов, поскольку в естественных сообществах он характерен преимущественно для речных пойм (Shennikov, Makarevich, 1963; Vasilevich, Bibikova, 2007). Фитоценозы с таволгой формируются в случае постоянного избытка застойной воды (Matveeva, 1967). Еще один доминант – *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl et C. Presl, скорее всего, был занесен на территорию станции “Отрадное” позднее, в результате его посева на экспериментальных площадках (Shennikov, Serafimovich, 1963). *Arrhenatherum elatius* – европейский вид, внедрялся в качестве кормового и пастбищного растения во многих странах, в 14 регионах на европейской части России вид имеет инвазионный статус (Vinogradova et al., 2015). Тем не менее, ассоциации с доминированием *Arrhenatherum elatius* достаточно давно описаны в литературе для севера Карельского перешейка (Serafimovich, 1960; Matveeva, 1967). Сообщества с доминированием райграса отличаются достаточно высоким видовым разнообразием (Panassenko, 2019). Формацию *Calamagrostieta epigeji* описывают на территории Северо-Запада, как типичную при зарастании опушек, вырубок и гарей сосновых лесов (Nitsenko, 1961; Matveeva, 1967). Отмечено, что *Calamagrostis epigeios* появляется в составе травостоя на лугах при прекращении их хозяйственного использования (Somodi et al., 2008; Samsonova et al., 2016). Таким образом, на обследуемом участке вверх по склону идет смена сообществ бо-



**Таблица 2.** Экологические характеристики биотопов ассоциаций (2018–2021 гг.)  
**Table 2.** Ecological characteristics of biotopes of the distinguished associations (2018–2021)

Ассоциация Association	F		N		R		L	
	Балл/Point	Cv	Балл/Point	Cv	Балл/Point	Cv	Балл/Point	Cv
1	5.9 ± 0.05	1.9	4.3 ± 0.13	6.8	2.6 ± 0.18	14.5	5.9 ± 0.08	2.9
2	5.1 ± 0.1	4.5	3.3 ± 0.08	5.7	2.5 ± 0.14	12.5	5.5 ± 0.16	6.6
3	5.3 ± 0.09	3.7	4.6 ± 0.23	11.5	2.9 ± 0.16	11.8	6.6 ± 0.11	3.6
4	5.3 ± 0.11	4.6	4.8 ± 0.14	6.5	3.7 ± 0.29	17.5	6.6 ± 0.16	5.3
5	4.5 ± 0.14	6.7	3.2 ± 0.24	16.8	3.1 ± 0.15	10.8	5.4 ± 0.13	5.3

Примечание. Ассоциации: 1 – *Filipenduletum ulmariae alopecurosum*; 2 – *Phalaridetum arundinaceae filipendulosum*; 3 – *Alopecuretum pratensis anthriscosum*; 4 – *Arrhenatheretum elatioris geranium*; 5 – *Calamagrostietum epigeji*.

Cv – коэффициент вариальности, %; F – увлажнение; N – трофность по азоту; R – кислотность; L – освещенность (по Г. Элленбергу).

Note. Associations: 1 – *Filipenduletum ulmariae alopecurosum*; 2 – *Phalaridetum arundinaceae filipendulosum*; 3 – *Alopecuretum pratensis anthriscosum*; 4 – *Arrhenatheretum elatioris geranium*; 5 – *Calamagrostietum epigeji*.

Cv – coefficient of variation, %; F – moisture; N – soil nitrogen; R – acidity; L – illumination (according to G. Ellenberg).

лотистых лугов фитоценозами настоящих мезофитных, а выше – бедных мезопсаммофитных лугов.

Порядок смены ассоциаций отражает экологический градиент по склону террасы озера (табл. 2). Вверх по склону отмечено снижение увлажнения и кислотности почвы (рН почвенного раствора изменялось от 6.3 до 6.7); для уровня освещенности и трофности (по азоту) отмечено возрастание показателей в середине профиля. Отмечен невысокий уровень разногодичной изменчивости градаций экологических факторов с тенденцией возрастания их коэффициента вариальности вверх по склону (табл. 2).

В среднем на одно геоботаническое описание приходилось  $20 \pm 5$  видов травянистых растений, тогда как на всем профиле отмечено в 3 раза больше видов (табл. 3). Метод Jackknife2 (bootstrapping:  $n = 1000$ ) показал, что наша выборка выявленных видов растений достаточно репрезентативна и отличается от потенциально возможной в среднем на 2–3 вида, что, скорее всего, связано с сезонной изменчивостью выявляемого видового состава луговых фитоценозов (табл. 3).

Всего за 4 года выявлено 68 видов травянистых растений. Из видов деревьев отмечены у периметра пробных площадей: *Pinus sylvestris* L. (1 ед.,  $h = 5$  м), из кустарников – *Salix phylicifolia* L. ( $h = 2.5$  м; проективное покрытие – 12%) в асс. *Arrhenatheretum elatioris geranium* и *Salix myrsinifolia* Salisb. ( $h = 4$  м, 15%) в асс. *Phalaridetum arundinaceae filipendulosum*. Всходы березы, дуба, ольхи серой и рябины отмечались в отдельные годы, с последующей естественной элиминацией. Выявлено 9 видов мохообразных, количество и обилие которых зависит от сезона описания. Наибольшее количество видов мохообразных и максимальное их обилие выявлено в сентябре, что свя-

зано со снижением высоты и обилия травостоя во второй половине вегетационного сезона и, соответственно, снижением конкуренции за свет (табл. 3). Отмечена прямая зависимость суммарного обилия мхов от сезона (с июня по сентябрь): коэффициент корреляции Пирсона  $r = 0.68$ ;  $p < 0.05$ . Чаще всего встречается *Brachythecium salebrosum* (F. Weber et D. Mohr) Bruch et al.

Относительно высокая выравненность видового состава сообществ устойчиво фиксировалась четыре года в середине профиля (*Phalaridetum arundinaceae filipendulosum* и *Alopecuretum pratensis anthriscosum*), что, по мнению В.И. Василевича (Vasilevich, 2015, с. 373), свидетельствует о преобладании в данных сообществах видов со схожей конкурентоспособностью. По видовому богатству (индекс Маргалефа) изученные сообщества, в целом, во многом синхронны с выравненностью (но максимальные значения, как правило, не совпадают). Индекс Маргалефа достаточно тесно связан с видовым богатством (количеством видов, шт./100 м<sup>2</sup>):  $r = 0.97$  ( $p < 0.05$ ). Между уровнем выравненности и индексом доминирования (Бергера–Паркера) выявлена обратная корреляционная связь:  $-0.79$  ( $p < 0.05$ ). Это подтверждает установленный некоторыми исследователями факт снижения биоразнообразия в травяных сообществах доминирующими видами (McCain et al., 2010). В июне 2020 г. все изученные сообщества, как по выравненности, так и по видовому богатству были сходными (табл. 3). Аналогичная ситуация была в сентябре 2018 г. по индексу Маргалефа. Это свидетельствует, что растительные сообщества, относящиеся к различным ассоциациям (и формациям), могут быть схожими по видовому богатству и разнообразию в зависимости от особенностей вегетационного сезона.

**Таблица 3.**  $\alpha$ -разнообразие луговых сообществ  
**Table 3.**  $\alpha$ -diversity of meadow communities

Месяц, год, Month, year	Параметры Parameters	Ассоциация/Association					spp.	spp.** Mean $\pm$ SD
		1	2	3	4	5		
IX 2018, 2 декада IX 2018, 2nd ten days	S	23	26	19	20	20	47	50.8 $\pm$ 10.5
	H'	0.43	0.35	0.50	<i>0.32</i>	<i>0.29</i>		
	d <sub>Mg</sub>	4.61	5.17	4.05	4.08	4.20		
	d	<i>0.33</i>	<i>0.46</i>	<i>0.34</i>	<i>0.55</i>	0.63		
VII 2019, 1 декада VII 2019, 1st ten days	S	25	26	29	26	21	46	49.2 $\pm$ 8.7
	H'	<i>0.26</i>	0.31	0.42	0.39	<i>0.25</i>		
	d <sub>Mg</sub>	4.92	4.99	5.84	5.20	4.22		
	d	0.51	<i>0.32</i>	<i>0.32</i>	<i>0.31</i>	0.63		
VI 2020, 3 декада VI 2020, 3rd ten days	S	19	20	23	17	15	33	35.4 $\pm$ 5.6
	H'	0.38	0.43	0.39	0.33	0.34		
	d <sub>Mg</sub>	3.72	3.60	4.48	3.17	2.89		
	d	<i>0.46</i>	<i>0.25</i>	<i>0.36</i>	<i>0.41</i>	0.58		
VI 2021, 1 декада VI 2021, 1st ten days	S	17	18	23	20	25	39	41.7 $\pm$ 7.4
	H'	<i>0.37</i>	0.55	0.43	<i>0.34</i>	0.54		
	d <sub>Mg</sub>	3.29	3.22	4.26	<i>3.64</i>	4.76		
	d	0.46	<i>0.20</i>	<i>0.28</i>	<i>0.35</i>	<i>0.22</i>		
VII 2021, 1 декада VII 2021, 1st ten days	S	22	23	26	18	25	44	47.0 $\pm$ 9.1
	H'	0.37	<i>0.28</i>	0.50	<i>0.29</i>	0.42		
	d <sub>Mg</sub>	4.63	4.64	4.91	3.58	5.08		
	d	0.41	0.41	<i>0.24</i>	0.50	0.43		

Примечание. 1–5 – номера ассоциаций (см. Примечание к табл. 2).

S – количество видов в ассоциации; H' – индекс выравненности; d<sub>Mg</sub> – индекс Маргалефа; d – индекс Бергера–Паркера.

*Курсивом* отмечены значения индексов, которые достоверно ( $p < 0.05$ ) отличаются от максимального значения на профиле; spp – общее количество видов в изученных ассоциациях; Mean $\pm$ SD – среднее арифметическое $\pm$ квадратичное отклонение; \*\* метод оценки Jackknife2.

Note. 1–5 – numbers (see Note to Table 2).

S – number of species in association; H' – evenness index; d<sub>Mg</sub> – Margalef index; d – Berger–Parker index.

*Italicized* are the index values significantly ( $p < 0.05$ ) differing from the maximum value on the profile; spp – the total number of species in the studied associations; Mean $\pm$ SD – arithmetic mean $\pm$  quadratic deviation; \*\* Jackknife2 estimation method.

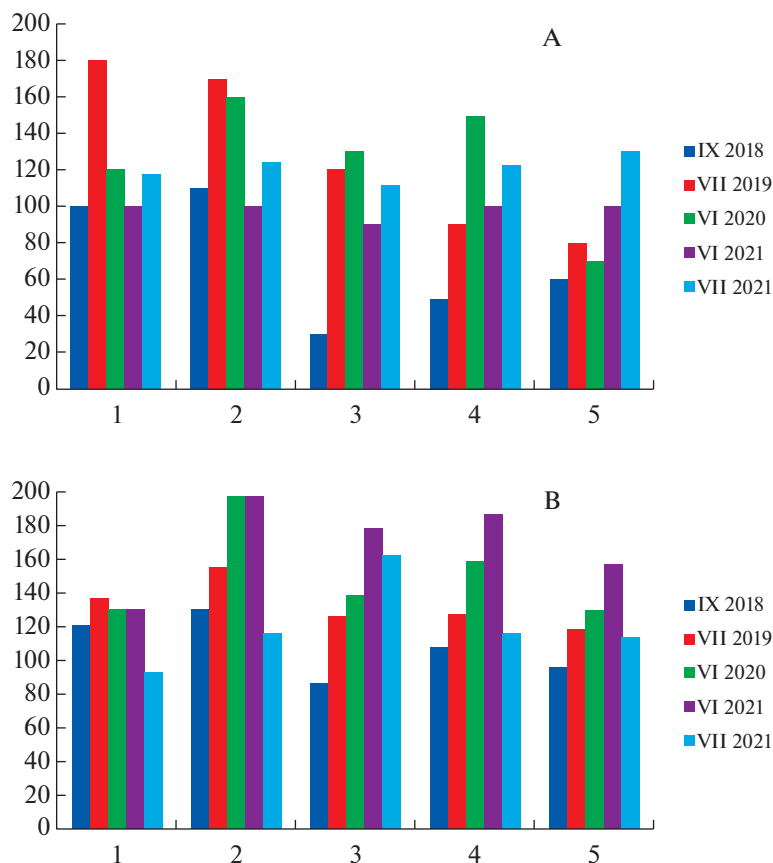
По индексу доминирования после стабильно высоких значений в сообществах в верхней части склона (*Calamagrostietum epigeji*; 2018–2020 гг.), в 2021 году произошло резкое усиление данного показателя в начале июня в асс. *Filipenduletum ulmariae alopecurosum* с последующим возвратом высоких значений индекса Бергера–Паркера в июле к сообществам верхней части профиля.

Все вышеприведенные результаты по  $\alpha$ -разнообразию лугов подтверждают классические положения луговедения о значительной сезонной и разногодичной изменчивости, как значимости доминирующих видов, так и видового богатства в луговых сообществах (Shennikov, 1941).

Сравнение полученных нами данных с результатами В.И. Василевича (Vasilevich, 2015) по влажным лугам Европейской России показало

достаточно высокое сходство по видовому богатству, суммарному проективному покрытию и выравненности асс. *Filipenduletum* и *Alopecuretum* (табл. 3, рис. 1B). Сравнение с данными по видовому разнообразию пойменных лугов р. Вятки (Shchukina, 2017) демонстрирует некоторые отличия. Для пойменных сообществ асс. *Phalaridetum arundinaceae* характерны сходные значения выравненности при меньшем видовом богатстве и суммарном проективном покрытии. Для асс. *Filipenduletum* и *Alopecuretum* при достаточно близких значениях видового богатства и суммарного проективного покрытия, выравненность в пойменных сообществах выше.

Морфо-ценотические характеристики растительных сообществ также являются важными индикаторами особенностей экологических режи-



**Рис. 1.** Морфо-ценотические параметры травостоя сообществ.

1–5 – номера ассоциаций (см. Примечание к табл. 2).

A – H, см – высота травостоя; B – ΣПП, % – суммарное проективное покрытие травостоя.

**Fig. 1.** Morpho-coenotic parameters of herb layer of communities.

1–5 – association numbers (see Note to Table 2).

A – H, cm – height of herb layer; B – ΣПП, % – total projective cover of herb layer.

мов биотопов и конкурентных взаимоотношений между видами растений. В большинстве описаний луговых фитоценозов суммарное проективное покрытие стабильно выше 100% (рис. 1B), т.е. в сообществах имеется значительное перекрывание надземных частей растений, что ведет к усилению конкуренции за свет и снижению видового разнообразия (Vasilevich, 2015). Согласованная изменчивость объема травостоя (произведение суммарного проективного покрытия на высоту вегетирующей части) с видовым богатством и выравниваемостью недостоверна, аналогичные данные получены В.И. Василевичем (Vasilevich, 2015) для влажных лугов Северо-Запада. Нами установлена обратная средняя корреляционная связь между суммарным проективным покрытием и значением индекса Маргалефа (видового богатства):  $r = -0.63$ ,  $p < 0.05$ , а также – обратная значимая корреляция согласованной изменчивости объема травостоя с индексом Маргалефа:  $r = -0.47$

( $p < 0.05$ ), что, опять-таки, подтверждает мнение В.И. Василевича (Vasilevich, 2015).

Отмечено достоверное отличие высот вегетативной части побегов доминирующих растений асс. *Filipenduletum ulmariae alopecurethosum* (у основания склона) от высот вегетативных частей растений всех остальных сообществ. По высоте генеративных побегов значимо выделяется асс. *Alopecuretum pratensis anthriscosum* (табл. 4).

Сравнение степени изменчивости высоты травостоя и суммарного проективного покрытия показало высокую сезонную и разногодичную (2018–2021 гг.) вариабельность данных параметров:  $Cv > 20\%$  (рис. 1). Высота вегетативной части травостоя изменялась от 30 до 180 см ( $Cv = 32.6\%$ ), высота генеративных побегов – 110–200 см ( $Cv = 20.2\%$ ), суммарное проективное покрытие – 87–198% ( $Cv = 22.1\%$ ).

Выявлен общий сезонный тренд (июнь–сентябрь) изменчивости суммарного проективного

**Таблица 4.** Различия и сходства по высотам генеративных побегов и их вегетативной части травостоя луговых сообществ (p-level по критерию наименьшего существенного различия (LSD-test); 2021 г.)**Table 4.** Differences and similarities in the heights of generative shoots and their vegetative part of the herb layer of meadow communities (p-level by the least significant difference (LSD-test); 2021)

Параметр Parameter		Длина генеративных побегов/Length of generative shoots				
		5	4	3	2	1
Длина вегетативной части побегов Length of vegetative part of shoots	5		0.1	<b>0.00003</b>	0.41	0.07
	4	0.9		<b>0.016</b>	0.76	0.51
	3	0.79	0.74		<b>0.043</b>	0.31
	2	0.73	0.71	0.88		0.43
	1	<b>0.001</b>	<b>0.0022</b>	<b>0.0006</b>	<b>0.0081</b>	

Примечание. 1–5 – номера ассоциаций (см. Примечание к табл. 2). Полужирным шрифтом отмечены значения с  $p < 0.05$ .  
 Note. 1–5 – association numbers (see Note to Table 2). Values with  $p < 0.05$  are marked in **bold**.

покрытия травостоя:  $r = -0.64$  ( $p < 0.05$ ), что говорит о наиболее высокой степени конкуренции в начале лета, с последующим снижением до минимума осенью. Сезонное изменение высоты травостоя (июнь, июль, сентябрь) имеет колоколообразную (арочную) нелинейную тенденцию с максимумом: по генеративной высоте в июле и вегетативной части травостоя – во второй половине июня (рис. 1А), что считается закономерным фенологическим явлением.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что луга являются довольно лабильными сообществами по видовому богатству и разнообразию, а также по морфо-ценотическим параметрам на экологических градиентах, что дает возможность формировать относительно устойчивые долговременные фитоценозы при высокой изменчивости надземной структуры.

Сравнительный анализ геоботанических описаний показал, что ведущую роль в дифференци-

ации растительных сообществ играет комплексный фактор рельефа, а не погодные условия разных лет. Достоверное различие (по ANOSIM) между сериями описаний разных лет выявлено только для максимально удаленных по времени геоботанических данных: первая декада июня – вторая декада сентября ( $R = 0.44$ ;  $p = 0.0066$ ). Не отмечено различий между июньскими и июльскими описаниями одного года (2021 г.,  $p = 0.44$ ). В то же время между всеми ассоциациями по ANOSIM и PERMANOVA получены высокозначимые различия ( $p \leq 0.01$  с поправкой Bonferroni; табл. 5).

Количество диагностических видов в ассоциациях с достоверным вкладом в их различие закономерно уменьшается вверх по склону, т.е. происходит снижение числа индикаторных видов растений, связанных с определенными условиями местообитаний. Количество видов со значением IndVal  $> 50\%$  снижается по мере уменьшения степени увлажнения и возрастания pH (см. табл. 2), а также уменьшается до одного количества индикаторных видов злаков. На более сухих участках катены (асс. *Calamagrostietum epigeji*) весомое индикаторное значение имеют только три вида (табл. 6).

Изменчивость спектра эколого-ценотических групп индикаторных видов растений по профилю адекватно отражает экологические особенности луговой части катены (рис. 2). Луговые виды становятся доминирующей группой среди индикаторных растений в середине профиля и выше. Это подтверждает тезис о лугах, как о достаточно стабильных экосистемах, которые сохраняют свои ценотические характеристики в течение длительного времени (Cherednichenko, Borodulina; 2018). В асс. *Filipenduletum ulmariae alopecurethosum* и *Phalaridetum arundinaceae filipendulethosum* явно прослеживается влияние расположенного рядом

**Таблица 5.**  $\beta$ -разнообразие луговых сообществ (p-level)  
**Table 5.**  $\beta$ -diversity of meadow communities (p-level)

Test	ANOSIM					
	1	2	3	4	5	
PERMANOVA	1		<b>0.0073</b>	<b>0.008</b>	<b>0.0075</b>	<b>0.0087</b>
	2	<b>0.0074</b>		<b>0.0095</b>	<b>0.0099</b>	<b>0.009</b>
	3	<b>0.0097</b>	<b>0.008</b>		<b>0.0079</b>	<b>0.0078</b>
	4	<b>0.0083</b>	<b>0.0081</b>	<b>0.0089</b>		<b>0.01</b>
	5	<b>0.0075</b>	<b>0.0097</b>	<b>0.0085</b>	<b>0.0088</b>	

Примечание. 1–5 – номера ассоциаций (см. Примечание к табл. 2). Полужирным шрифтом отмечены значения  $p < 0.05$ .  
 Note. 1–5 – association numbers (see Note to Table 2). The values of  $p < 0.05$  are marked in **bold**.

**Таблица 6.** Диагностические виды ассоциаций (Indicator Value;  $p < 0.05$ )  
**Table 6.** Diagnostic species of associations (Indicator Value;  $p < 0.05$ )

Ассоциация/Association				
1	2	3	4	5
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.*	<b><i>Phalaris arundinacea</i></b> L.*	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.*	<i>Cirsium heterophyllum</i> (L.) Hill*	<b><i>Calamagrostis epigeios</i></b> (L.) Roth*
<i>Scirpus sylvaticus</i> L.*	<i>Galium boreale</i> L.*	<i>Angelica sylvestris</i> L.*	<b><i>Arrhenatherum elatius</i></b> (L.) J. Presl et C. Presl*	<i>Trifolium medium</i> L.*
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.*	<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.*	<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s.l.	<i>Geranium pratense</i> L.	<i>Hypericum maculatum</i> Crantz
<i>Rumex crispus</i> L.*	<i>Lysimachia vulgaris</i> L.*	<i>Equisetum arvense</i> L.	<i>Alchemilla vulgaris</i> L. s.l.	—
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	<b><i>Deschampsia cespitosa</i></b> (L.) P. Beauv.	<i>Geum rivale</i> L.	<i>Angelica sylvestris</i> L.	—
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	<b><i>Alopecurus pratensis</i></b> L.	—	—
<i>Geum rivale</i> L.	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	<i>Lathyrus pratensis</i> L.	—	—
<b><i>Poa nemoralis</i></b> L.	—	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	—	—

Примечание. 1–5 – номера ассоциаций (см. Примечание к табл. 2). Полужирным шрифтом выделены злаки. Виды расположены в столбцах сверху вниз по мере уменьшения значения IndVal; \* – значения IndVal >50%.

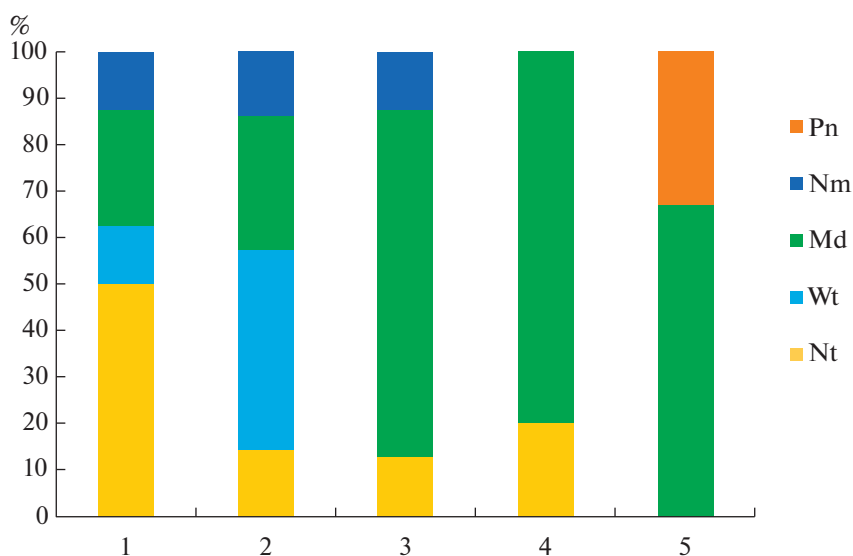
Note. 1–5 – association numbers (see Note to Table 2). Grasses are highlighted in bold. The species are arranged in the columns from top to bottom in decreasing order of the IndVal value; \* – IndVal values >50%.

черноольшаника – среди индикаторных наблюдается значимое участие водно-болотных (*Phalaris arundinacea*, *Scirpus sylvaticus*, *Lysimachia vulgaris*) и нитрофильных (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Elytrigia repens*) видов. Наличие нитрофильных индикаторных видов в большинстве ассоциаций профиля отражает элювиально-аккумулятивный (делювиальный) тип увлажнения. В асс. ***Calamagrostietum epigeji*** ключевым индикаторным видом становится вейник наземный – боровой вид (влияние близлежащего сосняка). Соответственно, в луговых сообществах есть проявление экотонного эффекта в спектрах эколого-ценотических групп индикаторных видов растений в зависимости от близлежащего лесного фитоценоза. Значимая доля среди диагностических видов большинства ассоциаций катены – видов широколиственных лесов (неморальные виды) и черноольшаников (нитрофильные виды) свидетельствует о потенциальных перспективах данных луговых ассоциаций к сукцессионным изменениям в сторону формирования лесных фитоценозов.

Полные спектры эколого-ценотических групп каждой ассоциации на протяжении 4-х лет достаточно устойчивы – колебания в каждой группе ±1–2 вида. Различия по эколого-ценотическим группам между ассоциациями более значитель-

ны: количество видов каждой эколого-ценотической группы отличалось до ±8–9 видов. В целом, спектр эколого-ценотических групп всего видового списка свидетельствует, что открытые сообщества катены относятся к влажным лугам на плодородных почвах: почти 60% травянистых видов относятся к луговой (мезофитной) группе, 18% – водно-болотные виды, 13% – нитрофилы.

Ординация (nMDS) растительных сообществ подтвердила результаты анализа ANOSIM и PERMANOVA: разногодичные отличия между растительными сообществами минимальны, а основные дифференцирующие факторы ассоциаций – локальные факторы катены (рис. 2). Это подтверждает предположение А.П. Шенникова и В.Н. Макаревич (Shennikov, Makarevich, 1963), что со временем выравнивание сообществ исследуемых лугов должна уменьшаться, эдафические различия увеличиваться; вместе с тем должны становиться более четкими и различия в растительности по склону. Уменьшение видового богатства и разнообразия (по индексу Маргалёфа и выравниваемости) в ходе сукцессии показано, например, в 21-летнем опыте восстановления растительности влажных лугов низменности Саньцзян (Сунгарийская равнина) на северо-востоке Китая (An et al., 2019).



**Рис. 2.** Спектры эколого-ценоотических групп индикаторных видов растений луговых ассоциаций.

**Эколого-ценоотические группы:** Pn – боровая (виды сосновых лесов), Nm – неморальная (виды широколиственных лесов), Md – лугово-степная (виды лугов, луговых степей и лесных опушек), Wt – водно-болотная (виды низинных болот, прибрежно-водные, внутриводные и виды свежего аллювия), Nt – нитрофильная (виды черноольшаников).

По оси абсцисс – номера ассоциаций (см. табл. 2), по оси ординат – доля индикаторных видов эколого-ценоотических групп (%).

**Fig. 2.** Spectra of ecological and coenotic groups of indicator plant species of meadow associations.

**Ecological and coenotic groups:** Pn – pinery (species of pine forests), Nm – nemoral (species of broad-leaved forests), Md – meadow-steppe (species of meadows, steppes and forest edges), Wt – wetland (species of lowland swamps, coastal-aquatic, aquatic and growing on fresh alluvium), Nt – nitrophilic (species of black alder forests).

X-axis – the numbers of associations (see Table 2), Y-axis – the share of indicator species of ecological and coenotic groups (%).

Ординация, как в случае анализа луговой растительности катены за каждый год, так и в случае анализа описаний одной ассоциации, выявляет два примерно равных по значимости градиента (рис. 3). Первая ось объясняет 31.4% общей изменчивости, вторая – 41.2% общей изменчивости (рис. 3). Первая ось значимо коррелирует с параметрами кислотности почв (табл. 6). Таким образом, главным градиентом в данной совокупности, несомненно, оказывается фактор плодородия почв (кислотность), носящий, возможно, во многом антропогенный характер (кошение, поверхностное осушение, выпас скота) и естественные причины (сток воды по суглинкам склона). Вторая ось значимо коррелирует со шкалами почвенного увлажнения, содержания азота и освещенности (по Элленбергу). Набор двух ведущих факторов среды (плодородие и увлажнение почв) типичен для лугов и является определяющим для луговой растительности (Znamenskiy, 2003; Navlova et al., 2004; Vorodulina et al., 2019). Корреляции ординационных осей с погодными условиями низкие и недостоверные ( $p \geq 0.6$ ). Ординация показала ведущий вклад в дифференциацию луговых сообществ почвенно-грунтовых условий ( $r^2 = 0.8722$ ;  $p = 0.0009$ ), тогда как погодные усло-

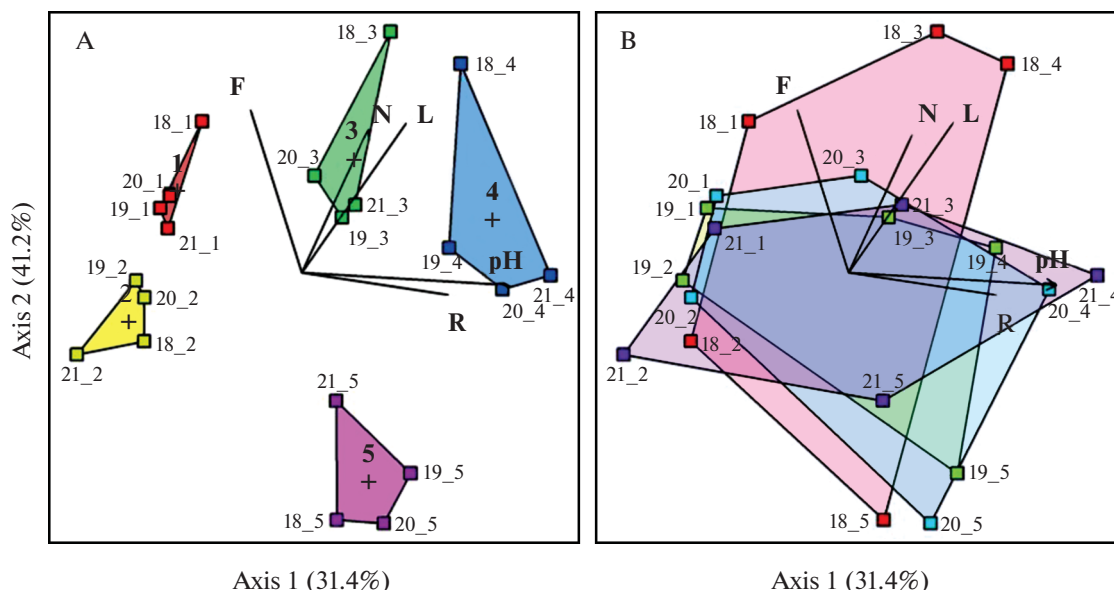
вия сезонов вносят минимальный вклад ( $r^2 = 0.0306$ ;  $p = 0.98$ ).

Отмечено, что вдоль градиента содержания азота, увлажнения и освещенности в наибольшей степени к осени изменяются асс. *Filipenduletum ulmariae alopecurethosum* (1), *Alopecuretum pratensis anthriscosum* (3) и *Arrhenatheretum elatioris geraniethosum* (4) (рис. 3B), тогда как асс. *Phalaridetum arundinaceae filipendulethosum* (2) и *Calamagrostietum epigeji* (5) достаточно стабильны в течение вегетационного сезона.

Таким образом, анализ геоботанических данных растительных сообществ луговой части катены береговой террасы озера Отрадное (Ленинградская обл.) за четыре вегетационных сезона показал, что:

– луговая растительность сформирована сообществами пяти ассоциаций, экологически закономерно сменяющих друг друга по склону террасы озера;

– видовое богатство фитоценозов составляет  $20 \pm 5$  видов/100 м<sup>2</sup>, тогда как общее количество видов травянистых растений катены – 68; по видовому богатству и разнообразию луговые сообщества катены сходны с сообществами со-



**Рис. 3.** Ординационная диаграмма nMDS сообществ луговой части катены.

A – Положение ассоциаций в системе экологических координат (различия ассоциаций); B – Положение луговых сообществ катены 2018–2021 гг. в системе экологических координат (разногодичные различия растительности катены).

Векторы факторов соответствуют экологическим шкалам (факторы фитоиндикации см. табл. 2); pH – кислотность почвенного раствора; нумерация точек: год\_выполнения описания\_номер ассоциации (см. табл. 2); + – центрост; stress = 0.148.

**Fig. 3.** Ordination diagram of nMDS communities of the meadow part of the catena.

A – position of associations in the system of ecological coordinates (differences of associations); B – position of meadow communities of the catena 2018–2021 in the system of ecological coordinates (differences of vegetation of the catena in different years).

The factor vectors correspond to ecological scales (for factors of phytoindication see Table. 2); pH – acidity of soil solution. Numbering of points: year of relevé (last two digits)\_number of association (see Table 2); + – centroid; stress = 0.148.

ответствующих ассоциаций европейской части России;

– относительно высокая выравненность и видовое богатство формируются в сообществах се-

**Таблица 7.** Коэффициенты корреляции и коэффициенты детерминации ординационных осей с экологическими факторами

**Table 7.** Correlation coefficients and coefficients of determination of ordination axes with environmental factors

Факторы/Factors	1 ось/1st axis	2 ось/2nd axis	R <sup>2</sup>
pH	<b>0.998</b>	–0.060	0.92**
F	–0.301	<b>0.954</b>	0.66**
N	0.420	<b>0.907</b>	0.53*
R	<b>0.989</b>	–0.150	0.51*
L	0.574	<b>0.819</b>	0.76**

Примечание. pH – кислотность; F – увлажнение; N – содержание азота; R – кислотность (по Г. Элленбергу); L – освещенность (по Г. Элленбергу); **полужирным** шрифтом отмечены значимые корреляции; \* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.001$ .

Note. pH – acidity; F – moisture; N – nitrogen content; R – acidity (according to G. Ellenberg); L – illumination (according to G. Ellenberg); significant correlations are marked in **bold**; \* –  $p < 0.01$ ; \*\* –  $p < 0.001$

редины катены; увеличение роли доминирующих видов в сложении фитоценоза ведет к снижению выравненности ( $r = -0.79$ ); увеличение суммарного проективного покрытия лугового сообщества ведет к снижению видового богатства сообществ ( $r = -0.63$ );

– отмечена высокая сезонная и многолетняя изменчивость параметров надземной части травостоя (суммарное проективное покрытие, высота травостоя):  $C_v > 20\%$ ;

– количество диагностических видов ассоциаций уменьшается вверх по склону с 8 до 3; спектр эколого-ценотических групп во многом зависит от положения сообществ на склоне, и соответственно, от почвенно-грунтовых условий, а также от соседства с сообществами определенного типа леса (черноольшаником или сосняком), но в целом 60% видов, слагающих растительность открытой части катены, составляя виды лугового экоценопита;

– достоверно установлено, с использованием разнообразных статистических методик, наличие на исследуемых лугах катенного эффекта; основными факторами среды, дифференцирующими луговые сообщества, являются эдафиче-

ские условия, изменяющиеся на орографическом профиле.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность за помощь в проведении полевых исследований А.Г. Хмарику, М.В. Нешатаеву.

Работа выполнена в рамках плановой темы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 121032500047-1 “Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- An Y., Gao Y., Liu X.H., Tong S.Z. 2019. Interactions of soil moisture and plant community properties in meadows restored from abandoned farmlands on the Sanjiang Plain, China. — *Community Ecology*. 20 (1): 20–27: 1585–8553. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.1>
- [Baranovskaya] Барановская А.В. 1963. Почвенный покров научно-опытной станции “Отрадное”. — Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М., Л. С. 12–24.
- [Borodulina et al.] Бородулина В.П., Комарова А.Ф., Чередниченко О.В. 2019. Наземной травянистой луга в охранной зоне Полистовского заповедника (Псковская область). — Разнообразие растительного мира. 1 (1): 44–61. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-1-44-61>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. — *Hacquetia*. 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>
- [Didukh] Дідух Я.П. 2008. Етюди фітоєкології. Київ. 286 с.
- Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. — *Ecological monographs*. 67: 345–366. <https://doi.org/10.2307/2963459>
- Ellenberg H. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1096 s.
- [Geobotanicheskoe...] Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л. 64 с.
- [Guzova, Tikhodeeva] Гузова Т.А., Тиходеева М.Ю. 2016. Преобразования биогеоценозов суходольных лугов в процессе зарастания ольхой серой (*Alnus incana* (L.) Moench). — Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3. Биология. 1: 4–20.
- Hammer, Øyvind, Harper, David A.T., Paul D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4 (1): art. 4: 9 p. 178 kb. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Havlovà M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. — *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567. <https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- [Kholod] Холод С.С. 1991. Фитокатены в растительном покрове горных территорий (на примере тундровой зоны северо-востока СССР). — *Бот. журн.* 76 (1): 42–51.
- [Karpus] Капрусь І.Я. 2011. Порівняльний аналіз фауни Collembola на території України. — *Біологічні Студії*. 5 (3): 135–154.
- [Katenin] Катенин А.Е. 1988. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны. — *Бот. журн.* 73 (2): 186–197.
- [Latmanizova] Латманизова Т.М. 2017. Научно-опытной станции “Отрадное” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН — 70 лет. — *Hortus bot.* 12: 4–43. <https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4105>
- [Lopatin] Лопатин В.Д. 1971. Краткий очерк луговой растительности Северного Приладожья. — Очерки по растительному покрову Карельской АССР. Петрозаводск. С. 20–59.
- McCain K.N.S., Baer S.G., Blair J.M., Wilson J.W.T. 2010. Dominant Grasses Suppress Local Diversity in Restored Tallgrass Prairie. — *Restoration Ecology*. 18 (1): 40–49. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00669.x>
- Magurran A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Oxford, UK. 256 p.
- [Makarevich] Макаревич В.Н. 1963. Влияние на луговую травянистую способностей его использования. — Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М., Л. С. 39–103.
- [Makarevich] Макаревич В.Н. 1970. Растительный покров. — Луговой фитоценоз и его динамика в зависимости от различных мер воздействия. Л. С. 24–28.
- [Matveeva] Матвеева Е.П. 1967. Луга Советской Прибалтики. 355 с.
- [Mordkovich] Мордкович В.Г. 1985. Степные катены. Новосибирск. 118 с.
- [Mordkovich] Мордкович В.Г. 2017. Сопряженность экологических сукцессий с катенной организацией пространства. — *Журнал общей биологии*. 78 (2): 32–46.
- [Nitsenko] Ниценко А.А. 1961. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. Л. 51 с.
- [Panassenko] Панасенко Н.Н. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl et C. Presl в Брянской области. — Разнообразие растительного мира. 3 (3): 26–38. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-26-38>
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistics. Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>



- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1984. Луговедение. М. 320 с.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1987. Экспериментальная фитоценология: Учеб.-метод. пособие. М. 160 с.
- [Ramenskaya] Раменская М.Л. 1958. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск. 400 с.
- [Ramenskiy] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 334 с.
- [Safronova, Yurkovskaya] Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. 2015. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте. — Бот. журн. 100 (11): 1121–1141.
- [Samsonova et al.] Самсонова В.П., Кондрашкина М.И., Кротов Д.Г. 2016. Вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* Roth.) как индикатор зарастающих территорий в нечерноземной зоне России. — Проблемы агрохимии и экологии. 2: 34–39.
- [Selyaninov] Селянинов Г.Т. 1930. К методике сельскохозяйственной климатографии. — Труды по сельскохозяйственной метеорологии. XXII (2): 45–91.
- [Serafimovich] Серафимович Н.Б. 1960. Изучение биологической разнородности популяции райграса высокого — *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K. — Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Вып. 12. С. 196–210.
- [Shchukina] Щукина К.В. 2017. Видовое разнообразие лугов поймы р. Вятки. — Бот. журн. 102 (10): 1420–1436.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617100040>
- [Shennikov] Шенников А.П. 1941. Луговедение. Л. 512 с.
- [Shennikov] Шенников А.П. 1963. Задачи лаборатории экспериментальной геоботаники Ботанического института Академии наук СССР. — Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М., Л. С. 6–11.
- [Shennikov, Makarevich] Шенников А.П., Макаревич В.Н. 1963. Краткий очерк природной флоры и растительности территории научно-опытной станции “Отрадное”. — Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М., Л. С. 33–38.
- [Shennikov, Serafimovich] Шенников А.П., Серафимович Н.Б. 1963. О влиянии площади питания на райграс высокий (*Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K.). — Комплексные экспериментальные геоботанические исследования. М., Л. С. 208–226.
- [Smirnova et al.] Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2004. Эколого-ценотические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы. — Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1. М. С. 165–175.
- Somodi I., Viragh K., Janos P. 2008. The effect of expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigeios* on the species turnover of a semi-arid grassland. — Appl. Veg. Sci. 11: 187–192.
- [Stepanovich et al.] Степанович И.М., Степанович Е.Ф., Зеленкевич Н.А. 2019. Мониторинг луговой и лугово-болотной растительности. — Мониторинг растительного мира в Республике Беларусь: результаты и перспективы. Минск. С. 23–70.
- [Sushko] Сушко Г.Г. 2021. Программное обеспечение PAST — как инструмент анализа данных в фаунистических исследованиях. — Изв. Гомельского гос. ун-та им. Ф. Скорины. Сер. Естественные науки. 3 (126): 55–61.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 2015. Видовое разнообразие влажных лугов Европейской России. — Бот. журн. 100 (4): 372–381.
- [Vasilevich, Belyaev] Василевич В.И., Беляев Е.А. 2005. Таволговые луга Северо-Запада Европейской России. — Бот. журн. 90 (12): 1801–1813.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2007. Щучковые и лисохвостные луга Европейской России. — Бот. журн. 92 (1): 29–41.
- [Vasilevich, Yurkovskaya] Василевич В.И., Юрковская Т.К. 2007. Александр Петрович Шенников. 1888–1962. М. 114 с.
- [Vinogradova et al.] Виноградова Ю.К., Абрамова Л.М., Акатова Т.В., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Антонова Л.А., Афанасьев В.Е., Багрикова Н.А., Баранова О.Г., Борисова Е.А., Борисова М.А., Бочкин В.Д., Буланый Ю.И., Верхозина А.В., Владимиров Д.Р., Григорьевская А.Я., Ефремов А.Н., Майоров С.Р., Зыкова Е.Ю., Кравченко А.В., Крылов А.В., Куприянов А.Н., Лавриненко Ю.В., Лактионов А.П., Лысенко Д.С., Меньшакова М.Ю., Мещерякова Н.О., Мининзон И.Л., Михайлова С.И., Морозова О.В., Нотов А.А., Панасенко Н.Н., Пликина Н.В., Пузырев А.Н., Раков Н.С., Решетникова Н.М., Антипова С.В., Сагалаев В.А., Силаева Т.Б., Силантьева М.М., Стародубцева Е.А., Степанов Н.В., Стрельникова Т.О., Терехина Т.А., Тремасова Н.А., Третьякова А.С., Хорун Л.В., Чернова О.Д., Шауло Д.Н., Эбель А.Л. 2015. “Черная сотня” инвазионных растений России. — Совет ботанических садов стран СНГ при Международной ассоциации академий наук. 4 (27): 85–89.
- [Walter] Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника. М. 264 с.
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 2001. Характеристика лесных фитокатен в подзоне хвойно-широколиственных лесов. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 106 (5): 42–50.
- [Zhukov et al.] Жуков А.В., Кунах О.Н., Новикова В.А., Ганжа Д.С. 2016. Фитоиндикационное оценивание катены сообществ почвенной мезофауны и их экоморфическая организация. — Біологічний вісник МДПУ ім. Богдана Хмельницького. 6 (3): 91–117.  
<https://doi.org/10.15421/201676>
- [Znamenskiy] Знаменский С.Р. 2003. Экологическая структура мезофитных луговых сообществ Заонежья (Карелия): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 25 с.
- [Znamenskiy] Знаменский С.Р. 2015. Растительность ксеромезофитных и мезофитных лугов среднетаежной Карелии: эколого-топологический подход. — Труды Карельского научного центра РАН. 2: 3–15.  
<https://doi.org/10.17076/eeco40>

## CHANGES IN ECOLOGICAL AND COENOTIC CHARACTERISTICS OF MEADOW VEGETATION ON THE SLOPE OF A LAKE TERRACE (KARELIAN ISTHMUS)

O. V. Sozinov<sup>a, #</sup>, K. V. Shchukina<sup>b, ##</sup>, A. P. Korablev<sup>b, ###</sup>, D. S. Kessel<sup>b</sup>,  
N. S. Liksakova<sup>b</sup>, and M. Yu. Pukinskaya<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Grodno State University named after Yanka Kupala  
Ozheshko Str., 22, Grodno, 230023, Republic of Belarus

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

<sup>#</sup>e-mail: ledum@list.ru

<sup>##</sup>e-mail: vyatka\_ks\_72@mail.ru

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

Geobotanical studies of the variability of the composition and structure of meadow communities on a gently sloping terrace of Lake Otradnoye, Priozersky district, Leningrad Region, Russia were carried out within the territory of the research station of the BIN RAS “Otradnoye” in 2018–2021. An ecological-coenotic profile of 5 sample plots (100 m<sup>2</sup>) was laid along the orographic gradient. Relevés on the sample plots were repeated 5 times.

The studied meadow communities belong to 5 associations naturally replacing each other from the foot to the top of the slope: **Filipenduletum ulmariae alopecurosum**, **Phalaridetum arundinaceae filipendulosum**, **Alopecuretum pratensis anthriscosum**, **Arrhenatheretum elatioris geranium**, **Calamagrostietum epigeji**.

In total, 84 higher plant species were identified on the profile in 4 years, herbaceous plants having dominant participation and numbered 68 species. On average, species richness of meadow phytocoenoses was  $20 \pm 5$  species/100 m<sup>2</sup>. Relatively high evenness and species richness are formed in the communities of the middle catena. The following patterns were revealed: an increasing role of dominant species in the composition of the phytocoenosis leads to decreasing evenness ( $r = -0.79$ ); an increase in the total projective coverage leads to a decrease in the species richness of the communities ( $r = -0.63$ ). The studied communities are characterized by high seasonal and multi-annual variability of the total projective cover and height of the herb layer: the coefficient of variability >20%. The number of diagnostic species of associations increases from 3 to 8 from the top of the slope to the foot. The spectrum of ecological and coenotic groups of diagnostic species of meadow catena depends on the position of communities on the slope, and, accordingly, on soil conditions, as well as on the proximity to neighbouring vegetation types (*Alnus incana* or *Pinus sylvestris* forest). In general, 60% of herbaceous plant species in the communities belong to the meadow ecocoenotype.

The gradient on the catena (variability of fertility and soil moisture along the slope) is revealed to be the main factor leading to the differentiation of meadow communities.

**Keywords:** meadow, catena, meadow communities, **Filipenduletum ulmariae alopecurosum**, **Phalaridetum arundinaceae filipendulosum**, **Alopecuretum pratensis anthriscosum**, **Arrhenatheretum elatioris geranium**, **Calamagrostietum epigeji**, Karelian Isthmus, Otradnoye

### ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to A.G. Khmarik, and M.V. Neshataev for their help in conducting field research.

The work was carried out within the framework of the planned theme of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization”, No. 121032500047-1.

### REFERENCES

- An Y., Gao Y., Liu X. H., Tong S. Z. 2019. Interactions of soil moisture and plant community properties in meadows restored from abandoned farmlands on the Sanjiang Plain, China. – *Community Ecology*. 20 (1): 20–27: 1585–8553. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.1>
- Baranovskaya A.V. 1963. Pochvennyy pokrov nauchno-opytной stantsii “Otradnoye” [Soil cover of the scientific experimental station “Otradnoye”]. – *Kompleksnyye eksperimentalnye geobotanicheskie issledovaniya*. Moscow, Leningrad. P. 12–24 (In Russ.).
- Borodulina V., Komarova A., Cherednichenko O. 2019. *Calamagrostis epigeios* meadows in the buffer zone of the Polistovsky Nature Reserve (Pskov region). – *Diversity of plant world*. 1 (1): 44–61. <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-1-44-61>
- Cherednichenko O., Borodulina V. 2018. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: a case study in the Central Forest Reserve, NW Russia. – *Hacquetia*. 17 (1): 35–59. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0015>

- Didukh Ya.P. 2008. Etudes of phytoecology. Kiev. 286 p. (In Ukrain.).
- Havlovà M., Chytrý M., Tichý L. 2004. Diversity of hay meadows in the Czech Republic: major types and environmental gradients. — *Phytocoenologia*. 34 (4): 551–567.  
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2004/0034-0551>
- Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. — *Ecological Monographs*. 67: 345–366.  
<https://doi.org/10.2307/2963459>
- Ellenberg H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 1096 s.
- Geobotanicheskoe rayonirovanie Nechernozemya evropeyskoy chasti RSFSR. [Geobotanical zoning of the Non-Chernozem region of the European part of the RSFSR]. 1989. Leningrad. 64 p.
- Guzova T.A., Tikhodeeva M.Yu. 2016. Transformation of upland meadow's biogeocenosis during processes of overgrowth by the gray alder (*Alnus incana* (L.) Moench). — *Vestnik of Saint-Petersburg University. Ser. 3. Biology*. 1: 4–20 (In Russ.).
- Hammer, Øyvind, Harper, David A.T., Paul D. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. — *Palaeontologia Electronica*. 4 (1): art. 4: 9 p. 178kb. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Kholod S.S. 1991. Phytocatenas in the vegetation cover of mountain territories (with the special reference to the tundra zone of the north-east of the USSR). — *Bot. Zhurn.* 76 (1): 42–51 (In Russ.).
- Kaprus I.Ya. 2011. Comparative analysis of the Collembola fauna on the territory of Ukraine. — *Biological Studies*. 5 (3): 135–154 (In Ukrain.).
- Katenin A.E. 1988. Classification of the heterogeneous territorial units of vegetation cover with special reference to the tundra zone vegetation. — *Bot. Zhurn.* 73 (2): 186–197 (In Russ.).
- Latmanizova T.M. 2017. On the 70th anniversary of the Scientific and Experimental station “Otradnoe” of the Komarov Botanical Institute RAS. — *Hortus bot.* 12: 4–43.  
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2017.4105>
- Lopatin V.D. 1971. Kratkiy ocherk lugovoy rastitelnosti Severnogo Priladogya [A brief outline of the meadow vegetation of the Northern Ladoga region]. — *Essays on the vegetation cover of the Karelian ASSR*. Petrozavodsk. P. 20–59 (In Russ.).
- McCain K.N.S., Baer S.G., Blair J.M., Wilson J.W.T. 2010. Dominant Grasses Suppress Local Diversity in Restored Tallgrass Prairie. — *Restoration Ecology*. 18 (1): 40–49.  
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00669.x>
- Magurran A.E. 2004. Measuring biological diversity. Oxford, UK. 256 p.
- Makarevich V.N. 1963. Vliyanie na lugovoy travostoy sposobov ego ispolzovaniya [Influence of the ways of its use on meadow grass]. — *Kompleksnye eksperimentalnye geobotanicheskie issledovaniya*. Moscow, Leningrad. P. 39–103 (In Russ.).
- Makarevich V.N. 1970. Rastitelnyy pokrov [Vegetation cover]. — *Lugovoy fitotsenoz i ego dinamika v zavisimosti ot razlichnykh mer vozdeystviya*. Leningrad. P. 24–28 (In Russ.).
- Matveeva E.P. 1967. Luga Sovetskoy Pribaltiki [Meadows of the Soviet Baltic]. 355 p. (In Russ.).
- Mordkovich V.G. 1985. Stepnye kateny [Steppe catenae]. Novosibirsk. 118 p. (In Russ.).
- Mordkovich V.G. 2017. Interconnectedness between ecological successions and catenary arrangement of space. — *Journal of General Biology*. 78 (2): 32–46 (In Russ.).
- Nitsenko A.A. 1961. Izmenenie estestvennoy rastitel'nosti Leningradskoy oblasti pod vozdeystviem cheloveka [Changes in the natural vegetation of the Leningrad region under human influence]. Leningrad. 51 p. (In Russ.).
- Panasenko N.N. 2019. *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl et C. Presl in the Bryansk Region. — *Diversity of plant world*. 3 (3): 26–38.  
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2019-3-26-38>
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistics. Computing, Vienna, Austria.  
<http://www.r-project.org/index.html>
- Rabotnov T.A. 1984. Lugovedeniye [Meadow studies]. Moscow. 320 p. (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1987. Experimental phytocenology: An educational and methodological guide. Moscow. 160 p. (In Russ.).
- Ramenskaya M.L. 1958. Lugovaya rastitelnost Karelii [Meadow vegetation of Karelia]. Petrozavodsk. 400 p. (In Russ.).
- Ramenskiy L.G. 1971. Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 334 p. (In Russ.).
- Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. Zonal regularities of vegetation cover on plains of the European Russia and their cartographic representation. — *Bot. Zhurn.* 100 (11): 1121–1141 (In Russ.).
- Samsonova V.P., Kondrashkina M.I., Krotov D.G. 2016. Veinik nazemnyi (*Calamagrostis epigeios* Roth.) kak indikator zarastaiushchikh territorii v nechernozemnoi zone Rossii [Ground vane (*Calamagrostis epigeios* Roth.) as an indicator of overgrown territories in the non-chernozem zone of Russia]. — *Problemy agrokhimii i ekologii*. 2: 34–39 (In Russ.).
- Selyaninov G.T. 1930. K metodike selskokhozyaystvennoy klimatografii [To the methodology of agricultural climatology]. — *Trudy po selskokhozyaystvennoy meteorologii*. XXII (2): 45–91 (In Russ.).
- Serafimovich N.B. 1960. Izuchenie biologicheskoy raznorodnosti populyatsii raygrasa vysokogo — *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K. [The study of the biological heterogeneity of the population of *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K.]. — *Tr. BIN AN SSSR. Ser. III. Geobotanika*. Vyp. 12. P. 196–210 (In Russ.).
- Shchukina K.V. 2017. Species diversity of meadows of the Vyatka River floodplain. — *Bot. Zhurn.* 102 (10): 1420–1436 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617100040>

- Shennikov A.P. 1941. *Lugovedenie* [Meadow science]. Leningrad. 512 p. (In Russ.).
- Shennikov A.P. 1963. *Zadachi laboratorii eksperimentalnoy geobotaniki Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR* [Tasks of the Laboratory of Experimental Geobotany of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences]. — *Kompleksnyye eksperimentalnye geobotanicheskie issledovaniya*. Moscow, Leningrad. P. 6–11 (In Russ.).
- Shennikov A.P., Makarevich V.N. 1963. *Kratkiy ocherk prirodnoy flory i rastitelnosti territorii nauchno-opytnoy stantsii "Otradnoye"* [A brief outline of the natural flora and vegetation of the territory of the scientific experimental station "Otradnoye"]. — *Kompleksnyye eksperimentalnye geobotanicheskie issledovaniya*. Moscow, Leningrad. P. 33–38 (In Russ.).
- Shennikov A.P., Serafimovich N.B. 1963. *O vliyani ploschadi pitaniya na raygras vysokiy (Arrhenatherum elatius (L.) M. et K.)* [On the effect of the feeding area on *Arrhenatherum elatius* (L.) M. et K.]. — *Kompleksnyye eksperimentalnye geobotanicheskie issledovaniya*. Moscow, Leningrad. P. 208–226 (In Russ.).
- Smirnova O.V., Khanina L.G., Smirnov V.E. 2004. *Ekologo-tsenoticheskie gruppy v rastitelnom pokrove lesnogo poyasa Vostochnoy Evropy* [Ecological and cenotic groups in the vegetation cover of the forest belt of Eastern Europe]. — *Vostochnoevropeskiye lesa: istoriya v golotsene i sovremennost*. Book 1. Moscow. P. 165–175 (In Russ.).
- Somodi I., Viragh K., Janos P. 2008. The effect of expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semi-arid grassland. — *Appl. Veg. Sci.* 11: 187–192.
- Stepanovich I.M., Stepanovich E.F., Zelenkevich E.A. 2019. *Monitoring lugovoy i lugovobolotnoy rastitelnosti* [Monitoring of meadow and meadow-marsh vegetation] — *Monitoring rastitelnogo mira v Respublike Belarus: rezultaty I perspektivy*. Minsk. P. 23–70 (In Russ.).
- Sushko G.G. 2021. *Programmnoe obespechenie PAST — kak instrument analiza dannykh v faunisticheskikh issledovaniyakh* [PAST software — as a data analysis tool in faunal studies]. — *Izv. Gomelskogo gos. un-ta im. F. Skoriny. Ser. Estestvennyye nauki.* 3 (126): 55–61 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 2015. Species diversity of moist meadows in European Russia. — *Bot. Zhurn.* 100 (4): 372–381 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Belyaev E.A. 2005. Meadowsweet communities in the north-western European Russia. — *Bot. Zhurn.* 90 (12): 1801–1813 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2007. Lime grass and meadow foxtail meadows in the north-western European Russia. — *Bot. Zhurn.* 92 (1): 29–41 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Yurkovskaya T.K. 2007. *Alexander Petrovich Shennikov. 1888–1962*. Moscow. 114 p. (In Russ.).
- Vinogradova Yu.K., Abramova L.M., Akatova T.V., Anenkhonov O.A., Ankipovich E.S., Antipova E.M., Antonova L.A., Afanasyev V.E., Bagrikova N.A., Baranova O.G., Borisova E.A., Borisova M.A., Bochkina V.D., Bulany Yu.I., Verkhozina A.V., Vladimirov D.R., Grigorievskaya A.Ya., Efremov A.N., Mayorov S.R., Zyкова E.Yu., Kravchenko A.V., Krylov A.V., Kupriyanov A.N., Lavrinenko Yu.V., Laktionov A.P., Lysenko D.S., Menshakova M.Yu., Meshcheryakova N.O., Mininzon I.L., Mikhailova S.I., Morozova O.V., Notov A.A., Panasenko N.N., Pliskina N.V., Puzyrev A.N., Rakov N.S., Reshetnikova N.M., Antipova S.V., Sagalaeв V.A., Silaeva T.B., Silantjeva M.M., Starodubtseva E.A., Stepanov N.V., Strelnikova T.O., Terekhina T.A., Tremasova N.A., Tretyakova A.S., Khorun L.V., Chernova O.D., Shaulo D.N., Ebel A.L. 2015. "Chernaya sotnya" invazionnykh rasteniy Rossii [The "Black Hundred" of invasive plants in Russia]. — *Sovet botanicheskikh sadov stran SNG pri Mezhdunarodnoy assotsiatsii akademii nauk.* 4 (27): 85–89 (In Russ.).
- Walter H. 1982. *Allgemeine Geobotanik*. Moscow. 264 p. (In Russ.).
- Zaugol'nova L.B. 2001. Characteristics of forest phytocenosis on coniferous-broadleaved subzone. — *Bull. MOIP. Otdelenie Biologii.* 106 (5): 42–50 (In Russ.).
- Zhukov A.V., Kunakh O.N., Novikova V.A., Ganzha D.S. 2016. Phytoindicacion estimation of soil mesopedobionts communities catena and their ecomorphic organization. — *Biological Bulletin of Bogdan Chmel'nitskiy Melitopol State Pedagogical University.* 6 (3): 91–117 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15421/201676>
- Znamenskiy S.R. 2003. Ecological structure of mesophytic meadow communities of Zaonezhye (Karelia): Autorefer. dis. ... cand. biol. sciences. Moscow. 25 p. (In Russ.).
- Znamenskiy S.R. 2015. Vegetation of xeromesophytic and mesophytic meadows of Middle Taiga Karelia: ecological and topological approach. — *Transactions of KarRC RAS. Ecological Studies.* 2: 3–15 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17076/eco40>

ЭМБРИОЛОГИЯ *HELIANTHUS MAXIMILIANI* (ASTERACEAE)© 2022 г. О. Н. Воронова<sup>1,\*</sup>, М. К. Рязанова<sup>2,\*\*</sup><sup>1</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет  
Университетская наб., 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

\*e-mail: o\_voronova@binran.ru

\*\*e-mail: rmari1605@gmail.com

Поступила в редакцию 05.05.2022 г.

После доработки 07.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

*Helianthus maximiliani* Schrad. – многолетние растения, с преобладанием вегетативного размножения (посредством корневищ) и угнетенным семенным размножением. Вид представляет интерес для селекции культурного подсолнечника (как источник ЦМС и других полезных свойств), однако является эмбриологически не изученным. Установлено, что основные репродуктивные процессы у *H. maximiliani* протекают сходно с таковыми у *H. tuberosus*, *H. ciliaris* и других видов *Helianthus*. Пыльники тетраспорангиатные, стенка пыльника развивается по двудольному типу. Сформированная стенка пыльника 4-слойная, стенка зрелого пыльника 2-слойная. Тапетум клеточный с реорганизацией в синцитий в постмейотическом периоде (по классификации Kamelina, 2002b, 2009) или типичный периплазмодиальный (по классификации Shamrov et al., 2021). Микроспорогенез симультантного типа. Тетрады микроспор в основном тетраэдральные. Зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, с шиповатой экзиной. Средний диаметр пыльцы  $25.14 \pm 0.11$  мкм, фертильность составляет около 98%. Семязачаток анатропный, унитегмальный, медионуцеллятный (синдермальная вариация однослойная субвариация, по классификации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008)), или неполностью тенуинуцеллятный, по классификации Р.К. Endress (2011). Археспориальная клетка формируется из субэпидермальной клетки примордия семязачатка после двух периклиальных делений вглубь семязачатка с отделением базальных клеток, с последующим преобразованием в мегаспороцит (без отделения париетальных клеток). Тетрада мегаспор линейного типа, с функциональной халазальной мегаспорой. Зародышевый мешок Polygonum-типа, но 6-клеточный и 7-ядерный (реже – 6 ядерный) вследствие отсутствия заложения клеточной перегородки между двумя из трех клеток антипод и образованием двух антипод, одна из которых двуядерная (реже одноядерная с полиплоидным ядром). Только половина семязачатков трансформируются в семена, в которых формируются эндосперм нуклеарного типа и нормальный зародыш. В остальных случаях отмечено отсутствие или дегенерация женского гаметофита в сформированных семязачатках. Высказано предположение, что низкий уровень завязываемости семян у *H. maximiliani* связан с отсутствием процессов опыления и оплодотворения его цветков (вследствие самонесовместимости), а не с отклонениями в развитии его мужской и женской репродуктивных сфер.

**Ключевые слова:** *Helianthus maximiliani*, Asteraceae, микроспорогенез, мегаспорогенез, стенка пыльника, пыльцевое зерно, семязачаток, женский гаметофит, зародыш, эндосперм

**DOI:** 10.31857/S0006813622110084

Подсолнечник Максимилиана (*Helianthus maximiliani* Schrad.) – многолетний вид подсолнечника, родиной которого является центральная часть Северной Америки. Данные по эмбриологии и репродуктивной биологии этого вида практически отсутствуют в литературе. В то же время вид интересен для селекционно-генетических разработок. Как и ряд других подсолнечников, растущих в дикой природе, он обладает устойчивостью к болезням, которым подвержены культурные формы однолетнего подсолнечника

(например, к ложной мучнистой росе *Plasmopara rahelianthi*) и рядом других полезных свойств. Дикие подсолнечники несут гены восстановления фертильности пыльцы, что используется для получения форм с цитоплазматической мужской стерильностью (Georgieva-Todorova, 1990, 1993; Seiler, 2007; Christov, 2013; Seiler et al., 2017). Одним из важных приемов, который используют для внедрения полезных генов в генотип культурного подсолнечника, является межвидовая гибридизация. Первыми были получены межвидовые ги-

бриды с топинамбуром, а уже на их основе создавались многолетние хозяйственно-ценные гибридные формы подсолнечника (Shchibrya, 1936, 1941; Marchenko, 1939, 1968). В настоящее время в межвидовую гибридизацию вовлекаются и другие виды подсолнечника (Gavrilova, Anisimova, 2003; Breton et al., 2010, 2017; Anisimova, Gavrilova, 2012; Christov, 2013). Кроме того, *H. maximiliani* является декоративным растением (Gavrilova, Anisimova, 2003), благодаря его неприхотливости и засухоустойчивости он хорошо подходит для озеленения.

*H. maximiliani*, как и большинство многолетних подсолнечников, размножается преимущественно корневищами, а семенное размножение угнетено, что создает определенные проблемы для семеноводства, а также селекции и выведения новых сортов. Для выяснения причин низкой завязываемости семян у данного вида необходимы не только цитогенетические, но и эмбриологические исследования (Atlagić, 2004; Atlagić et al., 2012), в частности, подробное изучение процессов формирования его мужских и женских репродуктивных структур, что обусловило цели и задачи настоящего исследования.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили с растений, выращиваемых на Интродукционно-карантинном питомнике Кубанской опытной станции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (КОС ВИР) (45°21'N, 40°80'E). Целые корзинки на разных стадиях развития собирали с разных растений одной делянки и фиксировали в смеси FAA. Обработку зафиксированного материала и изготовление постоянных препаратов для световой микроскопии осуществляли по общепринятой методике (Barykina et al., 2004). Препараты окрашивали несколькими красителями – толуидиновым синим, гематоксилином по Эрлиху с подкраской эозином или алциановым синим, гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим (Zhinkina, Voronova, 2000), реактивом Шиффа по Фельгену с подкраской алциановым синим и гематоксилином по Эрлиху (Kamelina et al., 1992).

Для исследования семязачатков также использовали метод тотальных просветленных препаратов (Voronova, 2008), а для оценки фертильности пыльцы использовали тотальные препараты, окрашенные ацетокармином (Voronova, Gavrilova, 2019).

Микрофотографии получали с помощью микроскопа Zeiss AxioPlan 2 Imaging оснащенного цифровой фотокамерой AxioVision и программным обеспечением AxioVision 4.8 (Carl Zeiss).

Подсчет пыльцевых зерен и оценку фертильности осуществляли с использованием программ ImageJ и Excell (Microsoft).

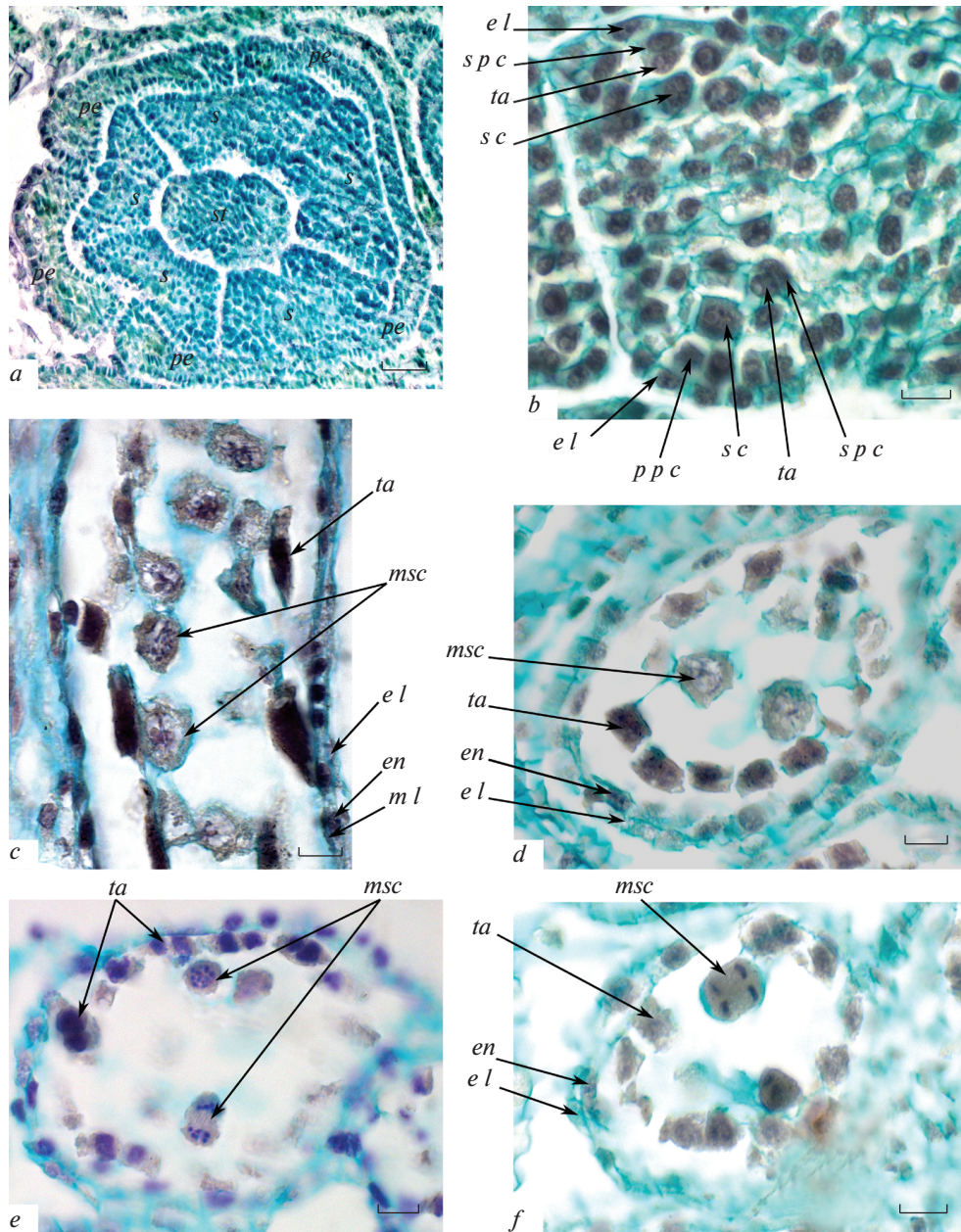
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Для подсолнечников характерно соцветие-корзинка, состоящее из язычковых и трубчатых цветков. Трубчатые цветки обоеполые. Андроцей состоит из пяти одинаковых тычинок, которые сростаются в трубку. Гинецей псевдомонотерный, состоит из двух сростшихся плодоложников, завязь нижняя, одногнездная, с единственным семязачатком.

**Пыльники *H. maximiliani*** тетраспорангиатные, гнезда объединены попарно в две теки. Формирование гнезд происходит в период, когда тычинки и пестик уже оформились и становятся заметными лопасти рыльца, что хорошо видно на поперечных срезах трубчатых цветков. Внешние (абаксиальные) микроспорангии развиваются чуть быстрее, чем внутренние (адаксиальные), и поэтому немного крупнее. На поперечном срезе они имеют характерный вид “бабочки” (рис. 1a, 2a, b).

Тычиночная нить иннервирована единственным пучком, продолжающимся в массивный связник. Она намного короче, чем пыльник по длине, и такое соотношение сохраняется до цветения. В верхней части пыльники имеют длинные выросты, являющиеся продолжением верхней части гнезд, но состоящие из стерильной ткани (рис. 2a, c). Максимального размера выросты достигают на стадии образования микроспороцитов.

Стенка пыльника формируется в несколько этапов. На самых ранних этапах развития (в примордиях гнезд пыльников) стенка пыльника представлена эпидермисом, под которым дифференцируются клетки мужского археспория (рис. 1a). Далее клетки археспория делятся периклиально, с отделением наружу слоя первичных парietальных клеток, а внутрь – спорогенных, формируя спорогенную ткань. С внутренней стороны микроспорангия парietальный слой образуется за счет деления клеток микроспорангия, расположенных рядом со спорогенными клетками. В результате повторных периклиальных делений клеток первичного парietального слоя формируется 2 новых слоя: вторичный парietальный слой и тапетум (рис. 1b). Тапетум дифференцируется первым. Периклиальные деления клеток вторичного парietального слоя дают начало эндотеции и среднему слою. Сформированная стенка микроспорангия включает четыре слоя – эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум. Средний слой – эфемерный и быстро подвергается деградации, вследствие чего уже к концу премейо-



**Рис. 1.** Ранние стадии развития андроцея и начало формирования микроспор.

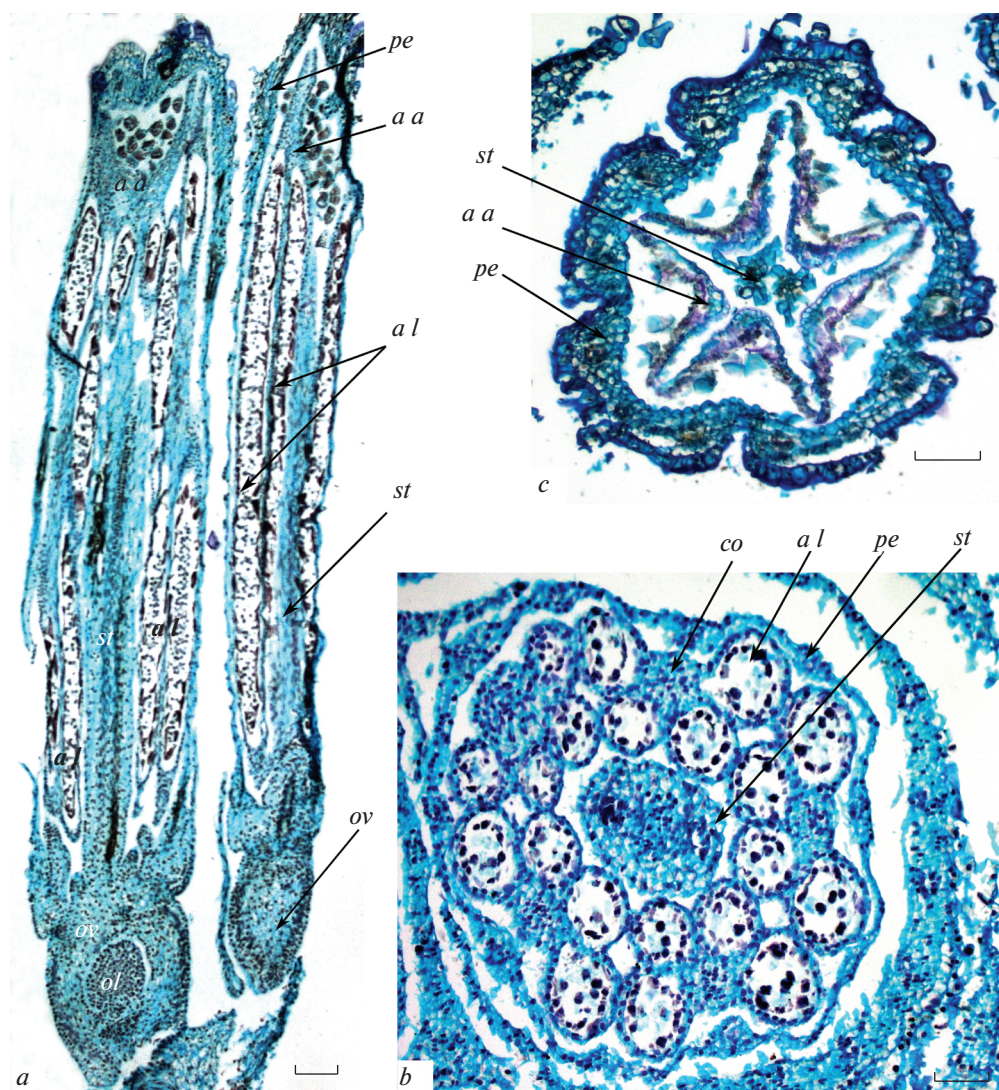
*a* – строение трубчатого цветка на стадии ранней дифференциации стенки пыльника на поперечном срезе (общий вид; видны рыльце, молодые тычинки и лепестки); *b* – часть тычинки, два гнезда пыльника (начало дифференциации слоев стенки пыльника, в адаксиальном микроспорангии – из двух слоев, в абаксиальном – из трех, с отделением слоя тапетума, поперечный срез); *c–f* – строение гнезда пыльника на продольном (*c*) и на поперечном (*d–f*) срезах (стенка пыльника преимущественно 3-слойная, четвертый – средний слой, в состоянии дегенерации, *d* – профазы, *e* – анафаза мейоза I, *f* – анафаза мейоза II).

*el* – эпидермальный слой, *en* – эндотечий, *ml* – средний слой, *msc* – микроспороцит, *pe* – лепесток, *ppc* – первичная париетальная клетка, *s* – тычинка, *sc* – спорогенная клетка, *spc* – вторичная париетальная клетка, *st* – рыльце, *ta* – тапетум. Масштабная линейка: *a* – 50, *b–f* – 10 мкм.

**Fig. 1.** Early stages of androecium development and the beginning of microspores formation.

*a* – structure of a tubular flower at the stage of early differentiation of the anther wall, cross section (general view; stigma, young stamens and petals are visible); *b* – part of a stamen, two anther locules (beginning of differentiation of the layers of the anther wall, in the adaxial microsporangium from two layers, in the abaxial one from three layers, with separation of the tapetum layer, cross section); *c–f* – structure of the anther locule in the longitudinal (*c*) and cross (*d–f*) sections (the anther wall is predominantly 3-layered, the fourth is the middle layer, at the state of degeneration, *d* – prophase, *e* – anaphase of meiosis I, *f* – anaphase of meiosis II).

*el* – epidermal layer, *en* – endothecium, *ml* – middle layer, *msc* – microsporocyte, *pe* – petal, *ppc* – primary parietal cell, *s* – stamen, *sc* – sporogenous cell, *spc* – secondary parietal cell, *st* – stigma, *ta* – tapetum. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a* – 50; *b–f* – 10.



**Рис. 2.** Трубочатый цветок на стадии мужского мейоза.

*a* – два трубочатых цветка, общий вид (продольный срез); *b* – трубочатый цветок, поперечный срез на уровне средней части пыльников, стенки соседних гнезд пыльников находятся в тесном контакте, *c* – трубочатый цветок, поперечный срез на уровне стерильных выростов пыльников.

*aa* – вырост пыльника, *al* – гнездо пыльника, *co* – связник, *ol* – семязачаток, *ov* – завязь, *pe* – лепесток, *st* – рыльце. Масштабная линейка: *a* – 100 мкм, *b*, *c* – 50 мкм.

**Fig. 2.** Tubular flower at the stage of male meiosis.

*a* – two tubular flowers, general view (longitudinal section); *b* – tubular flower, cross section at the level of the middle part of the anthers, the walls of adjacent anther locules are in close contact, *c* – tubular flower, cross section at the level of sterile outgrowths of anthers.

*aa* – anther appendage, *al* – anther locule, *co* – connectivum, *ol* – ovule, *ov* – ovary, *pe* – petal, *st* – stigma. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a* – 100, *b*, *c* – 50.

тического периода он представлен лишь остатками отдельных клеток (рис. 1с).

В премейотическом периоде развития пыльника происходит увеличение количества спорогенных клеток, а также деление и рост клеток слоев стенки его гнезд. В эпидермисе рост наблюдается преимущественно за счет растяжения клеток, в эндотеции – за счет деления, что приводит к увеличению количества его клеток. В клет-

ках тапетума делятся ядра, но перегородки не формируются, что приводит к их многоядерности. Клетки тапетума увеличиваются в размерах, но рост тапетального слоя идет не так интенсивно, как внешних слоев пыльника. Внешняя часть микроспорангия (эпидермис, эндотеций) растет быстрее внутренней (тапетум, спорогенная ткань). Граничащий с тапетумом средний слой к этому моменту полностью дегенерирует. Это все



приводит к тому, что по линии бывшего среднего слоя клетки тапетума отслаиваются от остальной стенки пыльника и остаются в центре полости пыльника вместе с микроспороцитами (рис. 1с, d).

В дальнейшем спорогенные клетки преобразуются в микроспороциты. Микроспороциты имеют крупные размеры и неправильную форму, близкую к шарообразной или многоугольной, на их клеточных стенках начинается отложение каллозы, которая хорошо заметна благодаря окрашиванию алциановым синим (рис. 1с, d).

В конце премейотического периода начинается объединение всех пяти пыльников в тычиночную (пыльниковую) трубку. Пыльники расположены в цветке плотно и контактируют друг с другом своими микроспорангиями — это приводит к тому, что эпидермальные слои соседних структур слипаются и остаются единым целым даже после фиксации и обработки материала, что четко видно на поперечных срезах пыльников (рис. 2b).

В мейотический период пыльник интенсивно увеличивается в объеме и начинается изоляция микроспороцитов друг от друга. Микроспорогенез симультантного типа. После первого деления мейоза перегородка не образуется, цитокинез происходит после второго мейотического деления, с образованием тетрады микроспор, которая располагается внутри общей оболочки бывшего микроспороцита (рис. 1d, e, f, 3a, b). В большинстве случаев веретена делений мейоза II располагаются перпендикулярно друг к другу и формируются тетраэдральные тетрады микроспор (рис. 3a), но изредка встречается расположение делящихся ядер в одной плоскости (рис. 1f) и изобилатеральное положение микроспор в тетраде. Процесс дальнейшей дифференциации микроспор сопровождается образованием каллозных оболочек вокруг каждой микроспоры (рис. 3b). Аномалий в процессе мейоза не выявлено.

В постмейотическом периоде тетрады микроспор в гнезде пыльника уже лежат свободно. Оболочка микроспороцита, окружающая тетрады, разрывается. Каллоза разрушается, и микроспоры высвобождаются из нее (рис. 3с).

В ходе постмейотического периода происходит окончательная реорганизация клеточного тапетума в синцитий (рис. 3d, e), затем остатки тапетума дегенерируют, и стенка пыльника становится двухслойной (рис. 3f, 4a, b). Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса и эндотеция с фиброзными утолщениями (рис. 4e), которые участвуют в процессе вскрывания пыльников.

Микроспора претерпевает два цикла митотических делений и цитокинеза. Первое деление заканчивается формированием крупной вегетативной и мелкой генеративной клеток, затем генеративная клетка делится с образованием двух спермиев, сначала мелких и округлых (рис. 4с),

но постепенно видоизменяющихся до удлинённых и вытянутых (рис. 4f). Таким образом, зрелые пыльцевые зерна *H. maximiliani* трехклеточные. К моменту цветения длина спермиев уже превышает радиус пыльцевого зерна, поэтому они располагаются внутри пыльцевого зерна изогнувшись полукругом.

Одновременно с образованием гамет идет процесс формирования оболочки пыльцевого зерна, с образованием на экзине характерных для многих сложноцветных выростов в виде шипов (рис. 4b, c).

Аномалий в микрогаметофитогенезе выявлено не было.

В постмейотическом периоде в тычиночной трубке образуются разрывы между стенками соседних гнезд пыльников, что приводит к их объединению в общую крупную полость, состоящую из 4 гнезд (2 + 2) двух соседних пыльников (рис. 4a). Всего образуется пять полостей, каждая из которых вскрывается продольной щелью к центру цветка, где располагаются сложенные вместе рыльца пестика (рис. 4d). Во время цветения тычиночная трубка сначала быстро выдвигается вверх (за счет роста тычиночных нитей) и пыльца высыпается в пространство, появившееся на месте, где располагалось рыльце пестика. Во второй фазе цветения начинается рост рыльца, которое как поршень выталкивает всю пыльцу на вершину тычиночной трубки.

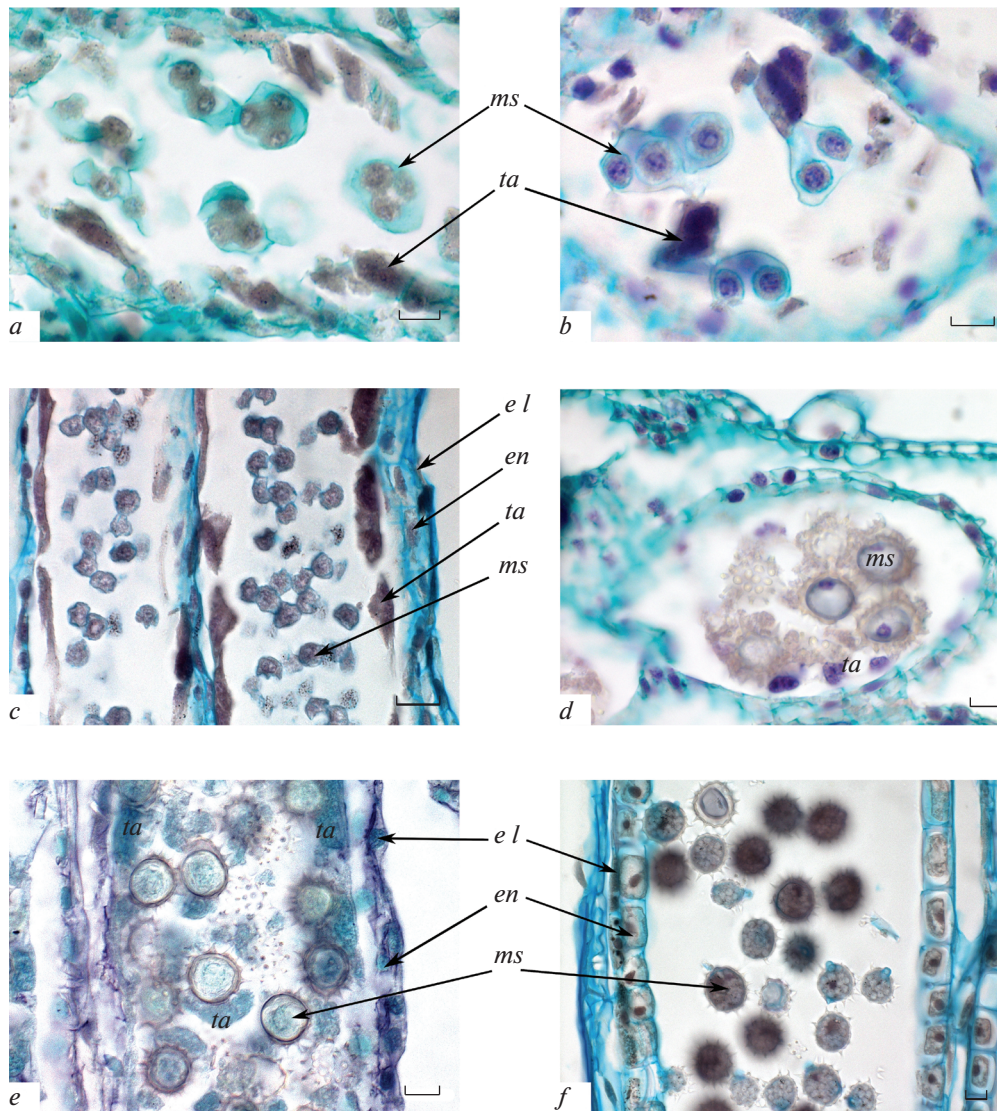
Оценка фертильности пыльцы ацетокарминовым методом выявила неоднородность в восприимчивости красителя цитоплазмой пыльцевых зерен: примерно 71% пыльцевых зерен имеют светло-розовый оттенок, около 27% имеют интенсивную карминно-красную окраску, доля неокрашенных стерильных зерен составляла 2%. Среднее значение диаметра пыльцы составляет  $25.14 \pm 0.11$  мкм.

Специального исследования по оценке способности пыльцы к прорастанию *in vivo* не проводилось, но на единичных препаратах были отмечены на рыльце пестика проросшие пыльцевые зерна с неправильно растущими (короткими, булавовидными) пыльцевыми трубками (рис. 4g).

**Семязачаток** анатропный, медионуцеллятный, унитегмальный с интегументальным тапетумом. Поворот в анатропное положение завершает к моменту созревания зародышевого мешка.

Процессы формирования зародышевого мешка и развития семязачатка исследовались от стадии заложения примордия семязачатка до начальных этапов формирования семени.

Археспориальная клетка формируется в примордии семязачатка из группы субэпидермальных (инициальных) клеток после двух периклиальных делений, приводящих к отделению вниз базальных клеток (рис. 5a, b). В дальнейшем ар-



**Рис. 3.** Строение пыльника на стадии завершения мейоза в микроспорocyтах и начала формирования пыльцевых зерен.

*a* – телофаза мейоза II в микроспорocyтах; *b* – распад тетрад на отдельные микроспоры; *c* – фрагмент пыльника на стадии полностью сформированных микроспор; *d, e* – пыльники с микроспорами на стадии вакуолизации, стенка пыльника трехслойная, тапетум реорганизуется в синцитий (*d* – поперечный срез, *e* – продольный срез); *f* – пыльник с формирующимися пыльцевыми зёрнами, тапетум полностью дегенерировал и стенка пыльника стала двухслойной. *el* – эпидермальный слой, *en* – эндотеций, *ms* – микроспора, *ta* – тапетум. Масштабная линейка: *a, b, d, e, f* – 10, *c* – 20 мкм.

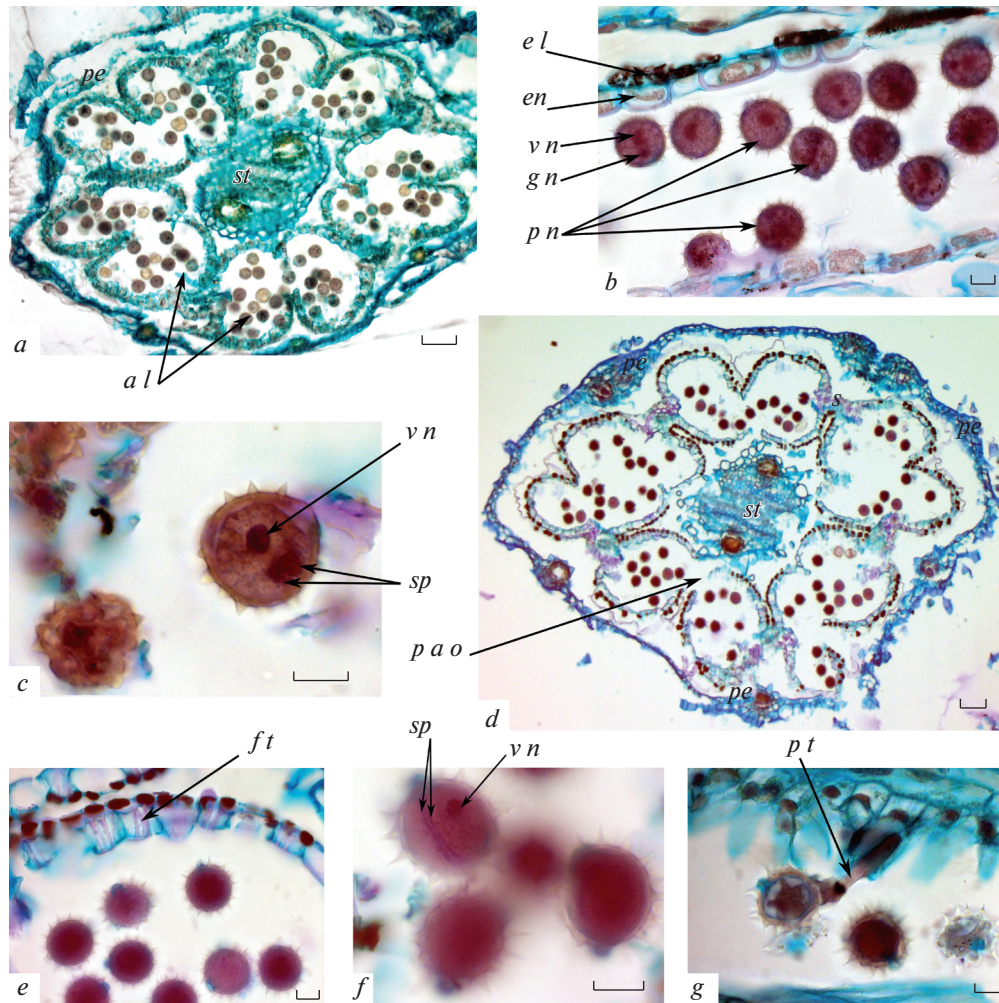
**Fig. 3.** Anther structure at the end of meiosis in microsporocytes, and the beginning of the pollen grains formation. *a* – teleophase meiosis II in microsporocytes; *b* – disintegration of tetrads into separate microspores; *c* – anthers at the stage of fully formed microspores; *d, e* – anthers with microspores at the vacuolization stage, the anther wall is 3-layered, a tapetum is reorganized into syncytium (*d* – cross section, *e* – longitudinal section); *f* – anthers with forming pollen grains, the tapetum is fully degenerated and the anther wall became 2-layered.

*el* – epidermal layer, *en* – endothecium, *ms* – microspore, *ta* – tapetum. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a, b, d, e, f* – 10, *c* – 20.

хеспориальная клетка дифференцируется в мегаспорцит без отделения париетальных клеток (рис. 5с). В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор.

Аномалий в протекании женского мейоза обнаружено не было.

В процессе развития нуцеллуса можно выделить существование трех его областей: апикальной (эпидермис), латеральной (субэпидермальные клетки, расположенные вокруг археспориальной) и базальной (базальные клетки). Нуцеллус рано дегенерирует и к стадии сформирова-



**Рис. 4.** Формирование пыльцевых зерен.

*a* – трубчатый цветок, начало формирования пыльцевых зерен (поперечный срез); *b* – переход от одноклеточных микроспор к двухклеточным, начинает видоизменяться эндотеций, *c* – сформированное трехклеточное пыльцевое зерно; *d* – трубчатый цветок со зрелыми пыльцевыми зернами перед началом цветения (поперечный срез); *e* – формирование в эндотеции фиброзных утолщений; *f* – зрелое трехклеточное пыльцевое зерно; *g* – прорастающее пыльцевое зерно с вздувшейся пыльцевой трубкой.

*al* – гнездо пыльника, *el* – эпидермальный слой, *en* – эндотеций, *ft* – фиброзные утолщения, *gn* – генеративное ядро, *pe* – лепесток, *pao* – область вскрытия пыльника, *pg* – пыльцевое зерно, *pt* – пыльцевая трубка, *sp* – спермий, *st* – рыльце, *vn* – вегетативное ядро. Масштабная линейка: *a*, *d* – 50, *b*, *c*, *e*, *f*, *g* – 10 мкм.

**Fig. 4.** Pollen grains formation.

*a* – tubular flower, the beginning of the pollen grains formation (cross section); *b* – transition from unicellular microspores to a 2-celled ones, endothecium begins changing; *c* – formed 3-celled pollen grain; *d* – tubular flower with mature pollen grains before flowering (cross section); *e* – formation of fibrous thickening in the endothecium; *f* – mature 3-celled pollen grain; *g* – germinated pollen grain with a swollen pollen tube.

*al* – anther locule, *el* – epidermal layer, *en* – endothecium, *ft* – fibrous thickening, *gn* – generative nucleus, *pe* – petal, *pao* – place of anther opening, *pg* – pollen grain, *pt* – pollen tube, *sp* – sperm cell, *st* – stigma, *vn* – vegetative nucleus.

Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a*, *d* – 50, *b*, *c*, *e*, *f*, *g* – 10.

рованного зародышевого мешка представлен одним эпидермальным слоем (апикальная область) и единичными клетками в базальной области. Исходя из этого семязачаток может быть определен как медионуцеллятный (синдермальная вариация, однослойная субвариация, по классификации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008), или не полностью тенуи-

нуцеллятный (“incompletely tenuinucellar”, по классификации Р.К. Endress (2011)).

Интегумент дифференцируется на две зоны: внутреннюю – с интегументальным тапетумом, примыкающим к женскому гаметофиту, и разрушающимися крупными рыхлыми клетками с ослизняющимися оболочками, вытянутыми

вдоль продольной оси семязачатка, и наружную — представленную упорядоченными рядами мелких клеток. Первые признаки формирования интегументального тапетума (эндотелия) появляются еще во время начала мейоза в мегаспороците, полностью сформированным он становится ко времени созревания зародышевого мешка (рис. 5e). К этому времени внешняя зона интегумента насчитывает 12–15 рядов мелких клеток, внутренняя — 5–7 рядов разрушающихся клеток с ослизняющими клеточными стенками. После оплодотворения внутренняя зона интегумента быстро разрушается, внешняя часть преобразуется в тонкую пленку, окружающую зародыш в семени (рис. 6a, b, d).

Халазальная мегаспора дает начало зародышевому мешку Polygonum-типа. Однако, особенностью его формирования является отсутствие заложения клеточной перегородки между двумя из трех антиподальных ядер в процессе клеткообразования, вследствие чего сформированный зародышевый мешок является 6-клеточным 7-ядерным (реже — 6-ядерным), состоящим из яйцеклетки, двух синергид, слившегося ядра центральной клетки и двух антипод (рис. 5e). Антиподы расположены линейно; одна из них, ближайшая к центральной клетке, является двуядерной или имеет единственное полиплоидное ядро, образующееся в результате слияния двух ее исходных ядер.

Были выявлены единичные случаи полного отсутствия в семязачатке женского гаметофита. В этих случаях в центре семязачатка, под слоем эпидермиса, присутствовали несколько сжатых клеток без выраженной структуры, которые, вероятно, представляли собой дегенерирующий мегаспороцит и остатки лизирующихся клеток нуцеллуса, окруженные слоем клеток интегументального тапетума (рис. 5d).

Примерно в половине исследованных завязей наблюдалось формирование семян с зародышем от глобулярной до торпедовидной стадии развития (рис. 6a, b, d). В остальных завязях присутствовали семязачатки со стареющими зародышевыми мешками с признаками деструкции (рис. 6c).

При отсутствии оплодотворения зародышевый мешок сохраняется в течение длительного времени, при этом клетки интегументального тапетума продолжают делиться, и он становится все более многослойным (рис. 6c).

Эндосперм нуклеарный, клеткообразование начинается на ранних стадиях эмбриогенеза — на стадии 8-клеточного зародыша можно наблюдать уже 16–32-клеточный эндосперм (рис. 6b). На ранних этапах развития деления клеток эндосперма происходят интенсивно, что приводит к образованию его многоклеточной ткани. Однако,

начиная со стадии сердечковидного зародыша, в нем начинаются процессы деструкции и на стадии торпедовидного зародыша эндосперм почти полностью дегенерирует (рис. 6d).

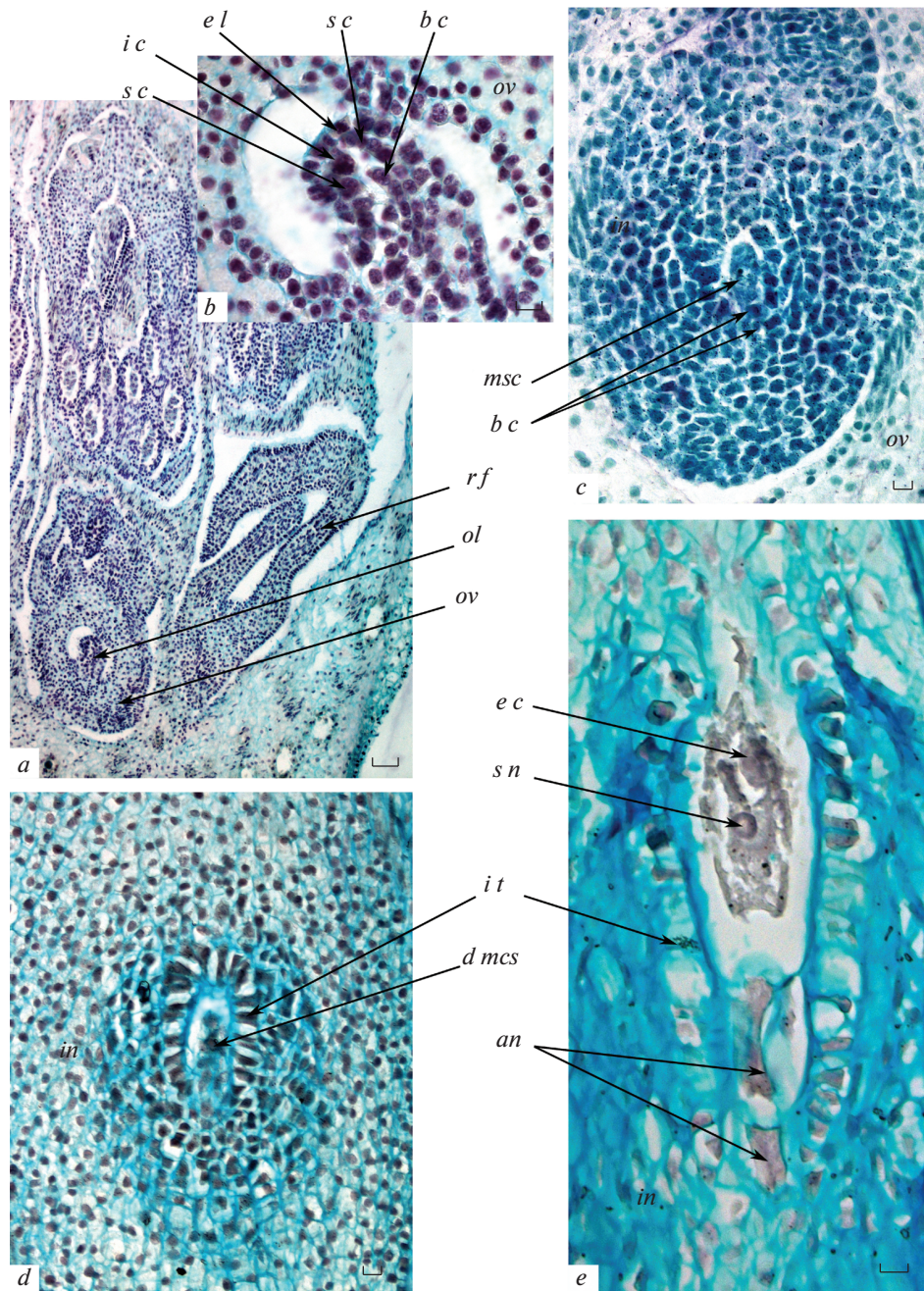
## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные эмбриологические данные сравнивались с результатами, описанными ранее для других многолетних видов подсолнечника. Процессы формирования репродуктивных структур у *H. maximiliani* идут сходно с таковыми у *H. tuberosus* L. и *H. ciliaris* DC (Babro, Voronova, 2018; Voronova, Babro, 2018, 2021) и у других многолетних видов подсолнечника (Dziubenko, 1965; Toderich, 1988; Kamelina, 2009 и др.).

Формирование в пыльнике четырех микроспорангиев, объединенных попарно в две, теки, а также несколько большие размеры микроспорангиев с абаксиальной стороны пыльника по сравнению с адаксиальными (обращенными к пестику) характерно не только для видов рода *Helianthus*, но для видов многих других семейств цветковых растений (Eupomatiaceae, Ceratophyllaceae и другие) (Kamelina, 2002a).

Стенка пыльника развивается согласно Solanaceae-типу (Batygina et al., 1963), или по типу двудольных (Davis, 1966), или центробежному типу (Teryokhin et al., 1993). При этом способе формирования первым из внутреннего парietального слоя дифференцируется тапетум, затем деления в субэпидермальном (наружном парietальном) слое приводят к образованию эндотелия и среднего слоя.

Существуют разные точки зрения на то, как именно происходят самые первые этапы формирования стенки микроспорангия у цветковых растений. Основным дискуссионным моментом является вопрос о происхождении слоев стенки микроспорангия с адаксиальной (внутренней) стороны. Л.Н. Константинова (Konstantinova, 1980) отмечала, что клетки внутреннего тапетума (со стороны связника) у подсолнечника отличаются от наружной его части по происхождению и после обработки соцветий гиббереллином выявлялось сильное разрастание клеток именно внутреннего тапетума. К.Н. Тодерич (Toderich, 1988) описывала, что у подсолнечника тапетум двойного происхождения: клетки с наружной стороны являются продуктом деления первичного парietального слоя, а с внутренней — выделяются из меристемы связника, расположенной под археспорием. И.И. Шамров с соавторами (Shamrov, 2006, 2008, Shamrov, Babro, 2008; Shamrov et al., 2021) полагают, что в субэпидермальном слое формирующегося микроспорангия идет выделение инициальных клеток (центральной и латеральных), из которых образуются все области



**Рис. 5.** Формирование семячатка и зародышевого мешка.

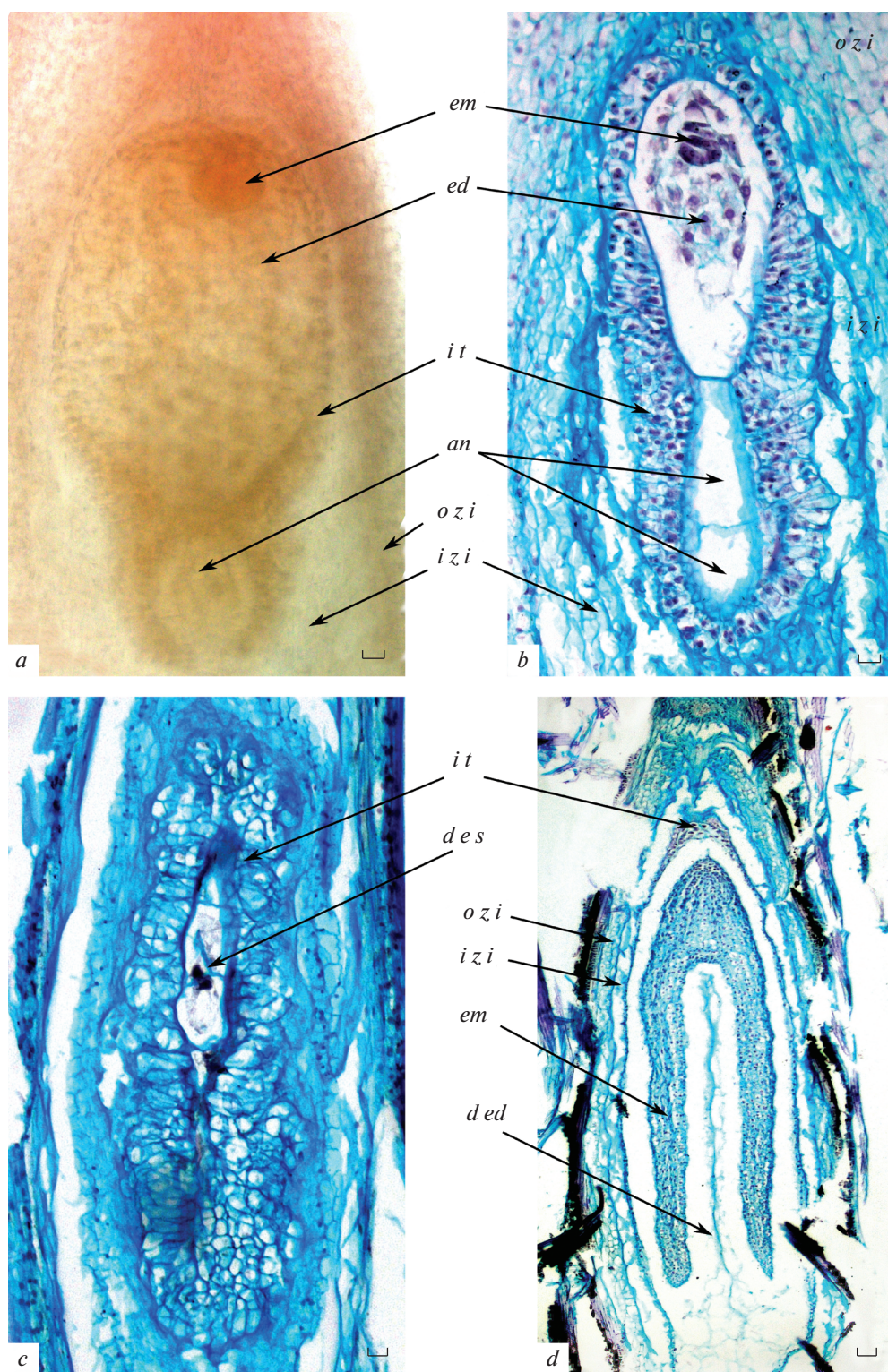
*a* – часть корзинки на стадии заложения инициальной клетки археспория в трубчатых цветках, *b* – семячаток с инициальной клеткой археспория, *c* – семячаток с формирующимся мегаспороцитом, *d* – часть семячатка с интегументальным тапетумом и дегенерировавшим мегаспороцитом, *e* – часть семячатка с интегументальным тапетумом и зрелым зародышевым мешком.

*an* – антипода, *bc* – базальная клетка, *dmsc* – дегенерирующий мегаспороцит, *ec* – яйцеклетка, *el* – эпидермальный слой, *ic* – инициальная клетка археспория, *in* – интегумент, *it* – интегументальный тапетум, *msc* – мегаспороцит, *ol* – семячаток, *ov* – завязь, *rf* – язычковый цветок, *sc* – спорогенная клетка, *sn* – вторичное ядро центральной клетки. Масштабная линейка: *a* – 50, *b, c, d, e* – 10 мкм.

**Fig. 5.** Formation of the ovule and embryo sac.

*a* – part of the head at the stage of formation of the initial cell of archesporium in tubular flowers, *b* – ovule with the initial cell, *c* – ovule with developing megasporocyte, *d* – part of the ovule with integumental tapetum and degenerated megasporocyte, *e* – part of the ovule with integumental tapetum and mature embryo sac.

*an* – antipodal cell, *bc* – basal cell, *dmsc* – degenerating megasporocyte, *ec* – egg cell, *el* – epidermal layer, *ic* – initial cell of archesporium, *in* – integument, *it* – integumental tapetum, *msc* – megasporocyte, *ol* – ovule, *ov* – ovary, *rf* – row flower, *sc* – sporogenous cell, *sn* – secondary nucleus of the central cell. Scale bars,  $\mu\text{m}$ : *a* – 50, *b, c, d, e* – 10.



стенки микроспорангия. Наши исследования позволяют нам присоединиться к этой точке зрения. У *H. maximiliani*, как и ряда других видов подсолнечника (Vabro, Voronova, 2018), мы выявили двойственную природу париетального слоя, и тапетума (из центральных и латеральных инициа-

лей). Внешняя и внутренняя части этих тканей различаются по происхождению, но в развитии объединяются в единый concentрический слой.

В пределах одного микроспорангия процессы микроспорогенеза протекают асинхронно. На последовательных поперечных срезах одного

**Рис. 6.** Формирование семени.

*a* – формирующиеся семя с глобулярным 4-клеточным зародышем и клеточным эндоспермом, *b* – формирующиеся семя с 8-клеточным зародышем, клеточным эндоспермом и с 4–5-слойным интегументальным тапетумом, *c* – часть семязачатка с остатками дегенерирующего зародышевого мешка, *d* – семя с торпедовидным зародышем, остатками эндосперма и интегументального тапетума.

*an* – антипода, *des* – дегенерирующий зародышевый мешок, *ded* – дегенерирующий эндосперм, *ed* – эндосперм, *em* – зародыш, *in* – интегумент, *it* – интегументальный тапетум, *izi* – внутренняя зона интегумента, *ozi* – внешняя зона интегумента. Масштабная линейка – 10 мкм.

**Fig. 6.** Formation of the seed.

*a* – developing seed with a globular 4-celled embryo and cellular endosperm, *b* – developing seed with an 8-celled embryo, cellular endosperm and a 4–5-layered integumental tapetum, *c* – part of the ovule with the remains of degenerating embryo sac, *d* – seed with torpedo-shaped embryo, remains of endosperm and integumental tapetum.

*an* – antipodal cell, *des* – degenerating embryo sac, *ded* – degenerating endosperm, *ed* – endosperm, *em* – embryo, *in* – integument, *it* – integumental tapetum, *izi* – inner zone of integument, *ozi* – outer zone of integument. Scale bar – 10 μm.

пыльника можно наблюдать все стадии мейоза. Подобная асинхронность мужского мейоза отмечалась ранее у *H. tuberosus* (Tatintseva, 1971; Babro, Voronova, 2018), *H. ciliaris* (Babro, Voronova, 2018), а также у других цветковых растений, например, у *Sphaerophysa* (Kamelina et al., 1990). Поскольку во время мейоза микроспороциты наиболее чувствительны к воздействию неблагоприятных факторов, то асинхронность клеточных делений – один из способов реализации системы надежности в репродуктивной сфере (Grodzinski, 1983).

Тапетум закладывается и формируется как клеточный, но в постмейотическом периоде, начиная со стадии распада тетрад микроспор, клеточные стенки тапетума разрушаются, что приводит к формированию отдельных протопластов с 2–4 ядрами. Таким образом, тапетум у *H. maximiliani* может быть определен, как клеточный с реорганизацией в постмейотическом периоде в ложный периплазмодий (по классификации Kamelina, 1980) или “синцитий” (по Kamelina, 2002b, 2009). По мнению И.И. Шамрова (Shamrov et al., 2019, 2021), тапетум у подсолнечника следует классифицировать как типичный периплазмодимальный, о чем свидетельствует весь комплекс признаков его развития (раннее разрушение клеточных стенок, слияние протопластов и их внедрение в полость микроспорангия, но не во время мейоза, а чуть позже – на стадии обособленных микроспор).

Формирование плазмодимального тапетума с момента появления шипов на оболочке пыльцевых зерен и его быстрая дегенерация отмечались у подсолнечника сорта Армавир (Konstantinova, 1980). Слияние клеток тапетума в плазмодий на стадии свободных микроспор и его полная дегенерация к стадии трехклеточного пыльцевого зерна отмечались также для других культурных форм подсолнечника (Gotelli et al., 2008). Подобное формирование тапетума описывалось и у других представителей рода *Helianthus* (Toderich, 1988; Babro, Voronova, 2018). В то же время виды

различаются по времени реорганизации тапетума: у *H. annuus* на стадии окончания распада тетрад микроспор, у *H. rigidus* Desf. – на стадии вакуолизированной микроспоры, а у *H. scaberimus* Benth., по данным К.Н. Тодерич, утрата клеточной структуры тапетума так и не наблюдалась (Toderich, 1988). У *H. ciliaris* и *H. tuberosus* первые признаки реорганизации отмечались в конце II деления мейоза (Babro, Voronova, 2018), что немного раньше, чем у видов, изученных предыдущим автором. У *H. maximiliani* первые признаки реорганизации (смещение клеток тапетума из пристенного положения в сторону центра пыльника) также были отмечены в конце II деления мейоза, а полноценный периплазмодимальный тапетум наблюдался на стадии одноклеточного пыльцевого зерна.

Тетрады микроспор формируются по симультанному типу (Alimova, 2002).

У *H. maximiliani* не было выявлено нарушений в процессе микроспорогенеза, а также в развитии стенки пыльника. Это отличает его от изученных ранее других видов подсолнечника с различными нарушениями развития. Например, у культурного подсолнечника отмечены разнообразные нарушения, начиная с мейотической стадии: в микроспороцитах – аномалии мейоза, а в тапетальной ткани – ранняя дегенерация клеток, что может быть связано с воздействием высоких температур (выше 40°C) в период сбора материала (Tatintseva, 1971).

В других работах отмечалось, что отклонения в развитии микроспор выявляются после стадии разъединения тетрад: уже на одноядерной стадии микроспоры становятся морфологически неоднородными – среди пыльцы нормального размера встречаются карликовые и гигантские пыльцевые зерна, с очень крупными ядрами и несколькими ядрышками (Dzyubenko, 1965). Сходная картина наблюдалась у *H. tuberosus*, в меньшей степени у *H. ciliaris* – морфологическая неоднородность и аномалии в развитии пыльцы у которых проявлялись со стадии одноядерной неваку-

олизированной микроспоры (Babro, Voronova, 2018).

Пыльцевые зерна у *H. maximiliani* трехклеточные, как и у других подсолнечников (Toderich, 1988; Babro, Voronova, 2018; Voronova, Gavrilova, 2019), а также большинства других представителей семейства Asteraceae (Solntseva, 1987). Средний диаметр пыльцы сопоставим с другими дикими видами, например, пыльца у *H. occidentalis* в среднем 25–27 мкм в диаметре, несколько мельче у *H. angustifolius* L. и *H. ciliaris* – 20–22 мкм. Средний размер пыльцевых зерен у культурного подсолнечника находится в диапазоне 28–32 мкм. Крупные пыльцевые зерна отмечены у *H. tuberosus*, а у *H. giganteus* L. встречаются зерна размером более 40 мкм (Voronova, Gavrilova, 2019).

У *H. maximiliani* не отмечалось аномалий в формировании пыльцы, и, несмотря на некоторую неоднородность окрашивания и присутствия темноокрашенных и светлоокрашенных пыльцевых зерен, можно предполагать, что все они фертильны и считать общую фертильность пыльцы на уровне 98%.

Таким образом, исследуемый вид имеет довольно стабильный ход развития мужских генеративных структур и формирует высокофертильную пыльцу, следовательно, причина низкой завязываемости семян не связана с развитием мужской репродуктивной сферы и этот вид можно рекомендовать для использования в селекционных программах и межвидовых скрещиваниях в качестве отцовского родителя.

Семязачаток у *H. maximiliani* анатропный, унигемальный с интегументальным тапетумом. По строению, процессу развития и дегенерации нуцеллуса семязачаток сходен с *H. ciliaris* и *H. tuberosus* (Voronova, Babro, 2018, 2021) и может быть так же классифицирован как медионуцеллярный (синдермальная вариация однослойная субвариация, по классификации И.И. Шамрова (Shamrov, 2008) или не полностью tenuinuцеллярный (“incompletely tenuinuцелляр” – по классификации Р.К. Endress (2011)).

Морфологическое разделение интегумента на внешнюю и внутреннюю зоны, а также выделение интегументального тапетума характерно не только для подсолнечника *H. annuus* (Newcomb, 1973a, b), но отмечалась и у других представителей Asteraceae, например, у *Taraxacum* (Musial et al., 2013).

Обычно отмечают, что у культурных сортов и ряда диких видов подсолнечника интегументальный тапетум к моменту созревания зародышевого мешка однослойный, увеличение числа слоев происходит после оплодотворения (Newcomb, 1973a; Voronova, 2013; Voronova, Babro, 2018, 2021), а у некоторых гибридов культурного подсолнечника и линии НА89 его толщина может достигать

до 6 слоев, особенно в области антипод (Gotelli et al., 2008). У *H. maximiliani* интегументальный тапетум к моменту созревания зародышевого мешка также, как правило, однослойный, но вскоре число его слоев увеличивается, и в случае отсутствия оплодотворения он становится особенно массивным (5–6 и более слоев). Сходная картина наблюдалась у *H. ciliaris* и *H. tuberosus* (Voronova, Babro, 2018, 2021). Можно предположить, что при отсутствии оплодотворения метаболиты, продолжающие поступать в семязачаток, утилизируются в интегументальном тапетуме, что приводит к наращиванию числа клеточных слоев.

Развитие зародышевого мешка, в целом, осуществляется по Polygonum-типу, за исключением числа закладывающихся антиподальных клеток. У *H. maximiliani*, как и у некоторых других ранее исследованных видов подсолнечника (Ustinova, 1964; Dzubenko, 1965; Newcomb, 1973a; Teleżyńska, Teleżyński, 1973; Gotelli et al., 2008; Voronova, Babro, 2018, 2021), отмечалось преимущественно формирование только двух линейно расположенных антипод (одна из них обычно двуядерная) и, соответственно, образование 6-клеточного зародышевого мешка.

Сформированный зародышевый мешок длительно сохраняется без изменений при отсутствии опыления. В исследованном нами материале отмечалось как формирование зародыша, так и старение и дегенерация зародышевого мешка.

Нам не удалось детально проследить весь путь формирования зародыша, но, согласно литературным данным, у исследованных ранее видов подсолнечника эндосперм нуклеарный, клеткообразование начинается на ранней стадии развития зародыша (4–8-клеточной, по данным Newcomb (1973b) и Toderich (1988)). Эмбриогенез осуществляется по Asterad-типу (Senecio-вариация), что отмечалось как для дикорастущих (Toderich, 1988), так и для культурных форм (Voronova, 2013).

В единичных случаях у *H. maximiliani* наблюдалось полное отсутствие зародышевого мешка. В литературе такие случаи отмечены у некоторых линий культурного подсолнечника (Voronova, 2013) и ряда его тетраплоидных форм (Efremov, 1967), а также у *H. tuberosus* (Voronova, Babro, 2021).

Примерно в половине исследованных семязачатков на поздних стадиях развития отмечалось отсутствие зародыша и эндосперма, при наличии стареющего, дегенерирующего зародышевого мешка и продолжающего развиваться многослойного интегументального тапетума. Вероятно, причиной отсутствия оплодотворения является самонесовместимость. В пользу этой гипотезы говорят выявленные нами картины нарушений прорастания пыльцы на рыльце пестика.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование не выявило каких-либо существенных отклонений в развитии мужской или женской репродуктивной сферы у *Helianthus maximiliani*. Для вида характерно формирование высокого процента фертильной пыльцы, а также преимущественно нормально развитых зародышевых мешков. Выявленные единичные случаи дегенерации женского гаметофита в семязачатках не могут являться причиной крайне низкого уровня завязываемости семян у данного вида. Низкий уровень продукции семян у *H. maximiliani*, вероятно, является следствием нарушений процессов опыления и оплодотворения у этого вида (вследствие самонесовместимости, и соответственно, отсутствия прорастания большей части пыльцы на рыльце пестика — при ограниченном числе растений и отсутствии возможности их перекрестного опыления). В пользу этой точки зрения свидетельствуют выявленные нами случаи аномального характера прорастания пыльцы на рыльце (с отклоняющейся структурой пыльцевых трубок), однако этот вопрос нуждается в дальнейших исследованиях с применением специальных методов.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят за помощь в получении материала для исследований д.б.н. В. А. Гаврилову (ВИР) и к.б.н. Т.Т. Толстую, а также сотрудников Интродукционно-карантинного питомника Кубанской опытной станции.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме № АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации”.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alimova G.K. 2002. Microspore tetrad. — In: Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Vol. 1: Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 50–52.
- [Anisimova, Gavrilova] Анисимова И.Н., Гаврилова В.А. 2012. Теоретические и прикладные аспекты отдаленной гибридизации у подсолнечника. — Сельскохозяйственная биология. 5: 88–99. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2012.5.88rus>
- Atlagić J. 2004. Roles of interspecific hybridization and cytogenetic studies in sunflower breeding. — *Helia*. 27 (41): 1–24. <https://doi.org/10.2298/hel0441001a>
- Atlagić J., Terzić S., Marjanović-Jeromela A. 2012. Staining and fluorescence microscopy methods for pollen viability determination in sunflower and other plant species. — *Industrial Crops and Products*. 35 (1): 88–91. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.06.012>
- [Babro, Voronova] Бабро А.А., Воронова О.Н. 2018. Развитие мужских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). — *Бот. журн.* 103 (9): 1093–1108. <https://doi.org/10.7868/S0006813618090028>
- [Barykina et al.] Барыкина И.П., Веселова Т.Д., Деятов А.Г. и др. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. 312 с. ISBN 5-211-06103-9.
- [Batygina et al.] Батыгина Т.Б., Терехин Э.С., Алимова Г.К., Яковлев М.С. 1963. Генезис мужских спорангиев Gramineae и Ericaceae. — *Бот. журн.* 48 (8): 1108–1120.
- Breton C., Serieys H., Bervillé A. 2010. Gene transfer from wild *Helianthus* to sunflower: topicalities and limits. — *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*. 17 (2): 104–114. <https://doi.org/10.1684/ocl.2010.0296>
- Breton C., Киру С.Д., Bervillé A., Анушкевич Н.Ю. 2017. Селекция топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) для нетрадиционного использования: ретроспектива, подходы и перспективы (обзор) — *Сельскохозяйственная биология*. 52 (5): 940–951. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.940rus>
- Christov M. 2013. Contribution of interspecific and intergeneric hybridization to sunflower breeding. — *Helia*. 36 (58): 1–18. <https://doi.org/10.2298/HEL1358001A>
- Davis G.L. 1966. Anther wall formation. — In: *Systematic embryology of the Angiosperms*. New York, London, Sydney. P. 8–11.
- [Dzyubenko] Дзюбенко Л.К. 1965. Особливості розвитку чоловічого та жіночого гаметофітів топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). — *Укр. бот. журн.* 22 (1): 43–53.
- [Efremov] Ефремов А.Е. 1967. Морфологические и цитозембриологические особенности тетраплоидного подсолнечника. — *Генетика*. 11: 31–36.
- Endress P.K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. — *Annals of Botany*. 107 (9): 1465–1489.
- [Gavrilova, Anisimova] Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. 2003. Подсолнечник. СПб. 209 с.
- Georgieva-Todorova J. 1990. Genetic and Cytogenetic Investigation of the Genus *Helianthus* L. Sofia. 132 p.
- Georgieva-Todorova J. 1993. Interspecific hybridization and its application in sunflower breeding. — *Biotechnology and biotechnology equipment*. 7 (4): 153–157. <https://doi.org/10.1080/13102818.1993.10818729>
- Gotelli M.M., Galati B.G., Medan D. 2008. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). — *Annales Botanici Fennici*. 45 (2): 81–96. <https://doi.org/10.5735/085.045.0201>
- [Grodzinski] Гродзинский Д.М. 1983. Надежность растительных систем. Киев. 367 с.
- [Kamelina] Камелина О.П. 1980. Сравнительная эмбриология семейства Dipsacaceae и Morinaceae. Л. 102 с.
- Kamelina O.P. 2002a. Microsporangium. In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts*. Vol. 1:

- Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 40–41.
- Kamelina O.P. 2002b. New approach to the classification of tapetum types. In: Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Vol. 1: Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 28–32.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Kamelina et al.] Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. 1992. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 77 (4): 93–96.
- [Kamelina et al.] Камелина О.П., Хоролсурен Шухер, Проскурина О.Б. 1990. К эмбриологии *Incarvillea potaninii* (Bignoniaceae) и *Sphaerophysa salsula* (Fabaceae) флоры МНР. — Бот. журн. 75 (9): 1248–1261.
- [Konstantinova] Константинова Л.Н. 1980. Цитологические нарушения развития пыльников при гаметоцидной мужской стерильности у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. 67 (3): 134–140.
- [Marchenko] Марченко И.И. 1939. Пути выведения многолетнего и клубненосного подсолнечника. — Селекция и семеноводство. 5: 37–39.
- [Marchenko] Марченко И.И. 1968. Топинамбур–подсолнечниковые гибриды и их цитологическое исследование. — Цитология и генетика. II (1): 41–48.
- Musiał K., Plachno B.J., Swiatek P., Marciniuk J. 2013. Anatomy of ovary and ovule in dandelions (*Taraxacum*, Asteraceae). — Protoplasma. 250 (3): 715–722. <https://doi.org/10.1007/s00709-012-0455-x>
- Newcomb W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. — Can. J. Bot. 51: 863–878.
- Newcomb W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. — Can. J. Bot. 51: 879–890.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2006. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений. — Бот. журн. 91 (11): 1601–1636.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.
- [Shamrov, Vabro] Шамров И.И., Бабро А.А. 2008. Развитие и строение пыльника у *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae). — Бот. журн. 93 (8): 61–80.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104 (7): 1001–1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Vabro A.A. 2021. Tapetum types and forms in Angiosperms. — Proceedings of the Latvian academy of science. Section B. 75: 167–179.
- [Shchibrya] Щибря Н.А. 1936. Скрещивание топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.) с подсолнечником (*Helianthus annuus* L.). — Докл. АН СССР. 2 (5): 189–192.
- [Shchibrya] Щибря Н.А. 1941. Скрещивание топинамбура с подсолнечником. — Гибридизация. 1: 66–84.
- Schilling E.E., Heiser C.B. 1981. Infrageneric Classification of *Helianthus* (Compositae). — Taxon. 30 (2): 393–403.
- Seiler G.J. 2007. The potential of wild sunflower species for industrial uses. — Helia. 30 (46): 175–198. <https://doi.org/10.2298/HEL0746175S>
- Seiler G.J., Qi L.L., Marek L.F. 2017. Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower improvement. — Crop Sci. 57: 1083–1101. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0856>
- [Solntseva] Солнцева М.П. 1987. Семейство Asteraceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л. С. 318–331.
- [Tatintseva] Татинцева С.С. 1971. Развитие мужского гаметофита топинамбура (*Helianthus tuberosus* L.). — Изв. АН Туркменской ССР. Сер. Биол. 1: 14–21.
- Teleżyńska J., Teleżyński H. 1973. Double fertilization in *Helianthus*. — Societatis Botanicorum Poloniae. XLII (2): 323–343. <https://doi.org/10.5586/asbp.1973.025>
- [Teryokhin et al.] Терёхин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1993. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных. Терминология и концепции. — Бот. журн. 78 (6): 16–24.
- [Toderich] Тодерич К.Н. 1988. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дис. ... канд. биол. наук. Л. 256 с.
- [Ustinova] Устинова Е.И. 1964. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). — Бюл. МОИП. Отдел биологический. 69 (4): 111–117.
- [Voronova] Воронова О.Н. 2008. Экспресс-анализ методом просветления и его использование в эмбриологии. — Бот. журн. 93 (10): 1620–1625.
- Voronova O.N. 2013. Development of female reproduction structures and apomixis in some CMS lines of sunflower. — Helia. 36 (58): 47–60. <https://doi.org/10.2298/HEL1358047V>
- [Voronova, Vabro] Воронова О.Н., Бабро А.А. 2018. Ранние этапы формирования женских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). — Бот. журн. 103 (4): 488–504. <https://doi.org/10.1134/S0006813618040051>
- [Voronova, Vabro] Воронова О.Н., Бабро А.А. 2021. Формирование зародышевого мешка, развитие семязачатка и семени у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). — Бот. журн. 106 (3): 239–254. <https://doi.org/10.31857/S0006813621030091>
- [Voronova, Gavrilova] Воронова О.Н., Гаврилова В.А., 2019. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе. — Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. 180: 95–104. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-95-104>
- [Zhinkina, Voronova] Жинкина Н.А., Воронова О.Н. 2000. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85 (6): 168–171.

EMBRYOLOGY OF *HELIANTHUS MAXIMILIANI* (ASTERACEAE)O. N. Voronova<sup>a,#</sup> and M. K. Ryzanova<sup>b,#</sup><sup>a</sup> Komarov Botanical Institute RAS

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

<sup>b</sup> St. Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7–9, St. Petersburg, 199034, Russia

<sup>#</sup>e-mail: o\_voronova@binran.ru<sup>##</sup>e-mail: rmari1605@gmail.com

The Maximilian sunflower (*Helianthus maximiliani* Schrad.) is a perennial sunflower. There is practically no data on its embryology and reproductive biology, but the species is of interest for breeding as a source of CMS and other good properties for the cultivated sunflower. It was revealed that the development of the anther wall and the formation of pollen grains in *H. maximiliani* are similar to those in the other perennial *Helianthus* species. The anthers are tetrasporangiate, the anther wall development follows the dicotyledonous type. The formed anther wall is 4-layered, the mature anther wall is 2-layered. The tapetum is cellular with reorganization into syncytium in the postmeiotic period (according to the classification by Kamelina, 2002b, 2009) or typical periplasmoidal (according to the classification by Shamrov et al., 2021). Microspore tetrads are formed in a simultaneous manner. Mature pollen grains are 3-celled, with an echinate exine. The average pollen diameter is  $25.14 \pm 0.11 \mu\text{m}$ , the total pollen fertility is about 98%. No disturbances in microsporogenesis, microgametogenesis, or anther wall development were found. Consequently, this species can be used in breeding programs and interspecific crosses as a good paternal parent.

The ovule is unitegmal with an integumental tapetum. The nucellus degenerates early and is represented by single cells by the formation of the embryo sac, but since lateral and basal regions are present in the nucellus development, it can be considered not as a tenuinucellate, but as a medionucellate (syndermal variation, single-layered subvariation) according to I.I. Shamrov, or incompletely tenuinucellar according to P.K. Endress. The archesporial cell is formed from the subepidermal (initial) cell after two periclinal divisions, and differentiates into a megasporocyte without separation of parietal cells. As a result of meiosis, a linear tetrad of megaspores is formed. The chalazal megaspore gives rise to the Polygonum-type embryo sac, the cell membrane between the chalazal antipodes is not formed, and two antipodes are formed, one of which is binuclear. Along with formation of embryos, a unique case of absence of the female gametophyte was noted, as well as aging and degenerating embryo sacs.

No significant deviations in the development of the male or female reproductive sphere were found, a sufficient amount of fertile pollen is formed and normal embryo sacs develop. The identified cases of the absence of a female gametophyte cannot be the reason of nearly absent seed reproduction.

Thus, as a result of the study, we concluded that poor seed set is not associated with abnormalities in the formation of male or female reproductive organs but is a consequence of violations of the pollination and fertilization process. Most likely, self-incompatibility takes place, when its own pollen does not germinate well on the stigma. This is also supported by several cases of deviations found during pollen germination, the formation of anomalous pollen tubes. With a limited number of plants and no cross-pollination, self-incompatibility can be the main reason for reduced seed set.

**Keywords:** *Helianthus maximiliani*, Asteraceae, microsporogenesis, macrosporogenesis, anther wall, pollen grain, ovule, female gametophyte, embryo, endosperm

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank Dr.Sci. V.A. Gavrilova (VIR), as well as PhD T.T. Tolstaya and employees of the Kuban Experimental Station for their help in obtaining the material for the research.

The work was carried out within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of RAS “Polyvariancy of morphogenetic developmental programs of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (state registration number AAAA-A18-118051590112-8).

## REFERENCES

- Alimova G.K. 2002. Microspore tetrad. – In: Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts. Vol. 1: Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 50–52.
- Anisimova I.N., Gavrilova V.A. 2012. Theoretical and applied aspects of interspecific hybridization in sunflower. – Agricultural biology. 5: 8–99 (In Russ.). <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2012.5.88rus>
- Atlagić J. 2004. Roles of interspecific hybridization and cytogenetic studies in sunflower breeding. – Helia. 27 (41): 1–24. <https://doi.org/10.2298/hel0441001a>
- Atlagić J., Terzić S., Marjanović-Jeromela A. 2012. Staining and fluorescent microscopy methods for pollen viability

- ty determination in sunflower and other plant species. — *Industrial Crops and Products*. 35 (1): 88–91. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2011.06.012>
- Babro A.A., Voronova O.N. 2018. Development of male reproductive structures in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn.* 103 (9): 1093–1108 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0006813618090028>
- Barykina I.P., Veselova T.D., Deviatkin A.G. et al. 2004. Handbook of botanical microtechnology. Basics and methods. Moscow. 312 p. (In Russ.). ISBN 5-211-06103-9
- Batygina T.B., Teriokhin E.S., Alimova G.K., Yakovlev M.S. 1963. Genesis of male sporangia in families Gramineae and Ericaceae. — *Bot. Zhurn.* 48 (8): 1108–1120 (In Russ.).
- Breton C., Serieys H., Bervillé A. 2010. Gene transfer from wild *Helianthus* to sunflower: topicalities and limits. — *Oléagineux, Corps Gras, Lipides*. 17 (2): 104–114. <https://doi.org/10.1684/ocl.2010.0296>
- Breton C., Kiru S.D., Bervillé A., Anushkevich N.Yu. 2017. Breeding of Jerusalem artichoke with the desired traits for different directions of use: retrospective, approaches, and prospects (review). — *Agricultural biology*. 52 (5): 940–951 (In Russ.). <https://doi.org/10.15389/agrobiol.2017.5.940eng>
- Christov M. 2013. Contribution of interspecific and intergeneric hybridization to sunflower breeding. — *Helia*. 36 (58): 1–18. <https://doi.org/10.2298/HEL1358001A>
- Davis G.L. 1966. Anther wall formation. — In: *Systematic embryology of the Angiosperms*. New York, London, Sydney. P. 8–11.
- Dzyubenko L.K. 1965. Peculiarities of male and female gametophyte development in *Helianthus tuberosus* L. — *Ukr. Bot. Zhurn.* 22 (1): 43–53 (In Ukr.).
- Efremov A.E. 1967. Morphological and cytoembryological characteristics of the tetraploid sunflower. — *Genetika*. 11: 31–36 (In Russ.).
- Endress P.K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. — *Ann. Bot.* 107 (9): 1465–1489.
- Gavrilova V.A., Anisimova I.N. 2003. *Podsolnechnik* [Sunflower]. St.-Petersburg. 209 p. (In Russ.).
- Georgieva-Todorova J. 1990. Genetic and Cytogenetic Investigation of the Genus *Helianthus* L. Sofia. 132 p.
- Georgieva-Todorova J. 1993. Interspecific hybridization and its application in sunflower breeding. — *Biotechnology and biotechnology equipment*. 7 (4): 153–157. <https://doi.org/10.1080/13102818.1993.10818729>
- Gotelli M.M., Galati B.G., Medan D. 2008. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). — *Annales Botanici Fennici*. 45 (2): 81–96. <https://doi.org/10.5735/085.045.0201>
- Grodzinskii D.M. 1983. Nadezhnost' rastitel'nyh sistem [Reliability of plant systems]. Kiev. 367 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. 1980. Sravnitel'naya embriologiya semejstva Dipsacaceae i Morinaceae [Comparative embryology of the family Dipsacaceae and Morinaceae]. Leningrad. 102 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. 2002a. Microsporangium. In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts*. Vol. 1: Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 40–41.
- Kamelina O.P. 2002b. New approach to the classification of tapetum types. — In: *Embryology of Flowering Plants: Terminology and Concepts*. Vol. 1: Generative Organs of Flower. Enfield, Plymouth. P. 28–32.
- Kamelina O.P. 2009. Sistematicheskaya embriologiya cvetkovykh rastenij. Dvudol'nye [Systematic plant embryology. Dicotyledons]. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P., Horolsuren Schuher, Proskurina O.B. 1990. On the embryology of *Incarvillea potaninii* (Bignoniaceae) and *Sphaerophysa salsula* (Fabaceae) of the Mongolian flora. — *Bot. Zhurn.* 75 (9): 1248–1261 (In Russ.).
- Kamelina O.P., Proskurina O.B., Zhinkina N.A. 1992. On staining technique of embryological slides. — *Bot. Zhurn.* 77 (4): 93–96 (In Russ.).
- Konstantinova L.N. 1980. Cytological disturbances in the process of anther development as a result of gametocyte sterility in the sunflower (*Helianthus annuus* L.). — *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii*. 67 (3): 134–140 (In Russ.).
- Marchenko I.I. 1939. Puti vyvedeniya mnogoletnego i klubnosnogo podsolnechnika [Breeding routes for perennial and tuberous sunflower]. — *Selektsiya i semenovodstvo*. 5: 37–39 (In Russ.).
- Marchenko I.I. 1968. Jerusalem artichoke-sunflower hybrids and their cytological investigation. — *Cytologiya i genetika*. 2 (1): 41–48 (In Russ.).
- Musial K., Plachno B.J., Swiatek P., Marciniuk J. 2013. Anatomy of ovary and ovule in dandelions (*Taraxacum*, Asteraceae). — *Protoplasma*. 250 (3): 715–722. <https://doi.org/10.1007/s00709-012-0455-x>
- Newcomb W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. — *Can. J. Bot.* 51: 863–878.
- Newcomb W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. — *Can. J. Bot.* 51: 879–890.
- Shamrov I.I. 2006. Morphological nature of ovule and its evolutionary lineages in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 91 (11): 1601–1636 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I., Babro A.A. 2008. Another development and structure in *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (Ericaceae). — *Bot. Zhurn.* 93 (8): 1219–1239 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in Angiosperms. — *Bot. Zhurn.* 104 (7): 1001–1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in Angiosperms. — *Proceedings of the Latvian academy of science*. Section B. 75: 167–179.
- Shchibrya N.A. 1936. Skreshchivanie topinambura (*Helianthus tuberosus* L.) s podsolnechnikom (*Helianthus annuus* L.) [Crossing of Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus* L.) with sunflower (*Helianthus annuus* L.)]. — *Doklady Akademii Nauk SSSR*. 2 (5): 189–192 (In Russ.).

- Shchibrya N.A. 1941. A cross between Jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) and sunflower (*Helianthus annuus*). — Hybridization. 1: 66–84 (In Russ.).
- Schilling E.E., Heiser C.B. 1981. Infrageneric Classification of *Helianthus* (Compositae). — Taxon. 30 (2): 393–403.
- Seiler G.J. 2007. The potential of wild sunflower species for industrial uses. — *Helia*. 30 (46): 175–198. <https://doi.org/10.2298/HEL0746175S>
- Seiler G.J., Qi L.L., Marek L.F. 2017. Utilization of sunflower crop wild relatives for cultivated sunflower Improvement. — *Crop Sci*. 57: 1083–1101. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0856>
- Solntseva M.P. 1987. Semeystvo Asteraceae [Family Asteraceae]. — In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae — Asteraceae. Leningrad. P. 318–331 (In Russ.).
- Tatintseva S.S. 1971. The development of male gametophyte of *Helianthus tuberosus* L. — *Izvestiya AN Turkmenkoy SSR. Seriya Biologicheskaya*. 1: 14–21 (In Russ.).
- Teleżyńska J., Teleżyński H. 1973. Double fertilization in *Helianthus*. — *Societatis Botanicorum Poloniae*. XLII (2): 323–343. <https://doi.org/10.5586/asbp.1973.025>
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 1993. The classification of microsporangium wall types in angiosperms. Terminology and concepts. — *Bot. Zhurn*. 78 (6): 16–24 (In Russ.).
- Toderich K.N. 1988. Embryologiya podsolnechnika (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* i drugiye) [Embryology of sunflower (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* and others)]. Diss. ... Kand. Sci. Leningrad. 256 p. (In Russ.).
- Ustinova E.I. 1964. Izmenchivost' zhenskogo gametophyta u podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) [The variability of the female gametophyte at sunflower (*Helianthus annuus* L.)]. — *Byul. MOIP. Otd. Biol.* 69 (4): 111–117 (In Russ.).
- Voronova O.N. 2008. Rapid analysis by clearing method and its use in embryology. — *Bot. Zhurn*. 93 (10): 1620–1625 (In Russ.).
- Voronova O.N. 2013. Development of female reproduction structures and apomixis in some CMS lines of sunflower. — *Helia*. 36 (58): 47–60. <https://doi.org/10.2298/HEL1358047V>
- Voronova O.N., Babro A.A. 2018. Early stages of formation of female reproductive structures in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn*. 103 (4): 488–504 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618040051>
- Voronova O.N., Babro A.A. 2021. Formation of embryo sac, development of ovule and seed in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). — *Bot. Zhurn*. 106 (3): 239–254 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621030091>
- Voronova O.N., Gavrilova V.A. 2019. Quantitative and qualitative analysis of sunflower (*Helianthus* L.) pollen and its use in breeding. — *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 180 (1): 95–104 (In Russ.). <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-95-104>
- Zhinkina N.A., Voronova O.N. 2000. On staining technique of embryological slides. — *Bot. Zhurn*. 85 (6): 168–171 (In Russ.).

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

**VAUCHERIA LITOREA (XANTHOPHYCEAE) –  
НОВЫЙ ВИД ВОДОРΟΣЛЕЙ ДЛЯ БЕЛОГО МОРЯ**© 2022 г. В. С. Вишняков<sup>1,\*</sup>, Д. С. Мосеев<sup>2</sup><sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
п. Борок, 109, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия<sup>2</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН  
Нахимовский пр., 36, Москва, 117218, Россия

\*e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2022 г.

После доработки 16.09.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

*Vaucheria litorea*, ранее неизвестный в Белом море вид водорослей, обнаружен в прибрежье у мыса Чесменский Онежского залива в сентябре 2021 г. Данная находка – самая северная для этого вида. Приводится описание морфологии образца из нового местонахождения.

**Ключевые слова:** Белое море, *Vaucheria*, макрофиты, литораль, новая находка

**DOI:** 10.31857/S0006813622110072

Виды рода *Vaucheria* DC. (Vaucheriaceae, Xanthophyceae) широко распространены в морях и обычно произрастают в эстуариях и на литорали, где образуют густо переплетенные войлокоподобные маты на поверхности мягких грунтов (Christensen, 1987), реже отмечаются в придонных слоях воды в sublиторали (Kersen, 2012). Систематика этих водорослей основана на морфологии генеративных структур (Rieth, 1980; Entwisle, 1988), которые не всегда можно обнаружить в момент сбора, поэтому нередко образцы остаются неопределенными до вида. По числу известных морских и солоноватоводных видов (7) Россия уступает странам с меньшей длиной береговой линии: из моря Лаптевых, Белого, Балтийского, Черного и Азовского морей известно всего по 1–4 вида (Woutschetsch, 1917; Kalugina-Gutnik, 1975; Vasil'eva, 1987; Kuznetsov, Tarasov, 2008; Vishnyakov, 2019, 2021), в то время как, например, в Великобритании их насчитывается 15 (Christensen, 1987). Поэтому при продолжении целенаправленных исследований можно было ожидать уточнение видовых списков. Настоящее сообщение посвящено находке *V. litorea* C. Agardh, нового вида для Белого моря, обнаруженного в прибрежье Онежского залива.

Белое море – мелководное шельфовое море Северного Ледовитого океана, омывающее берега Северо-Запада России. О видах рода *Vaucheria* Белого моря было известно очень мало и только из

Кандалакшского залива. Для района Беломорской биологической станции Московского университета приводились *V. intermedia* Nordstedt, *V. sessilis* (Vauch.) DC. и *V. terrestris* Lyngb. (Kuznetsov, Tarasov, 2008), из которых только первый относится к морским и солоноватоводным, остальные – к пресноводно-почвенным, случайно заходящим на литораль. Для Чупинской губы, границы верхнего и среднего горизонтов литорали, опубликованы находки *V. intermedia* и *V. coronata* Nordstedt (Vishnyakov, 2021). Из района Керетского архипелага с маршевого луга сообщалось о неидентифицированном виде *Vaucheria* (Garbary, Tarakhovskaya, 2013). Эти находки указывали на широкое распространение вошерий в Кандалакшском заливе и на возможность находок в других частях моря.

В сентябре 2021 г. был проведен сбор материала на маршах и литорали у мыса Чесменский Онежского полуострова. Vegetация вошерий здесь отмечалась еще в середине мая, когда пробы не отбирались. Водоросли срезали вместе с верхним слоем грунта, в который проникают ризоиды, и помещали в герметичные емкости с фиксатором (этанол 95%). Измерение солености проведены кондуктометром-солемером МАРК 603. Водородный показатель измеряли рН-метром МАРК 903. Разбор проб проводили в лаборатории, отмывая талломы от фиксатора, детрита и грунта в водопроводной воде с помощью препа-

ровальных игл. Временные препараты изучали с использованием светового микроскопа LM2000 (Opto-Edu (Bejing) Co., Ltd.), микрофотографии получены цифровой камерой той же фирмы и программой ImageView. После измерения нитей и гаметангиев талломы повторно фиксировали этанолом; образец *V. litorea* разместили в коллекции водорослей лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН под номером V-928.

*Vaucheria litorea* C. Agardh 1823, Sp. Alg.: 463. (рис. 1).

Местонахождение: Архангельская обл., Приморский район, мыс Чесменский, 64.71416°N, 36.53882°E, ложбина за полосой каменистого берегового вала, 17 IX 2021, leg. Д.С. Мосеев, det. В.С. Вишняков.

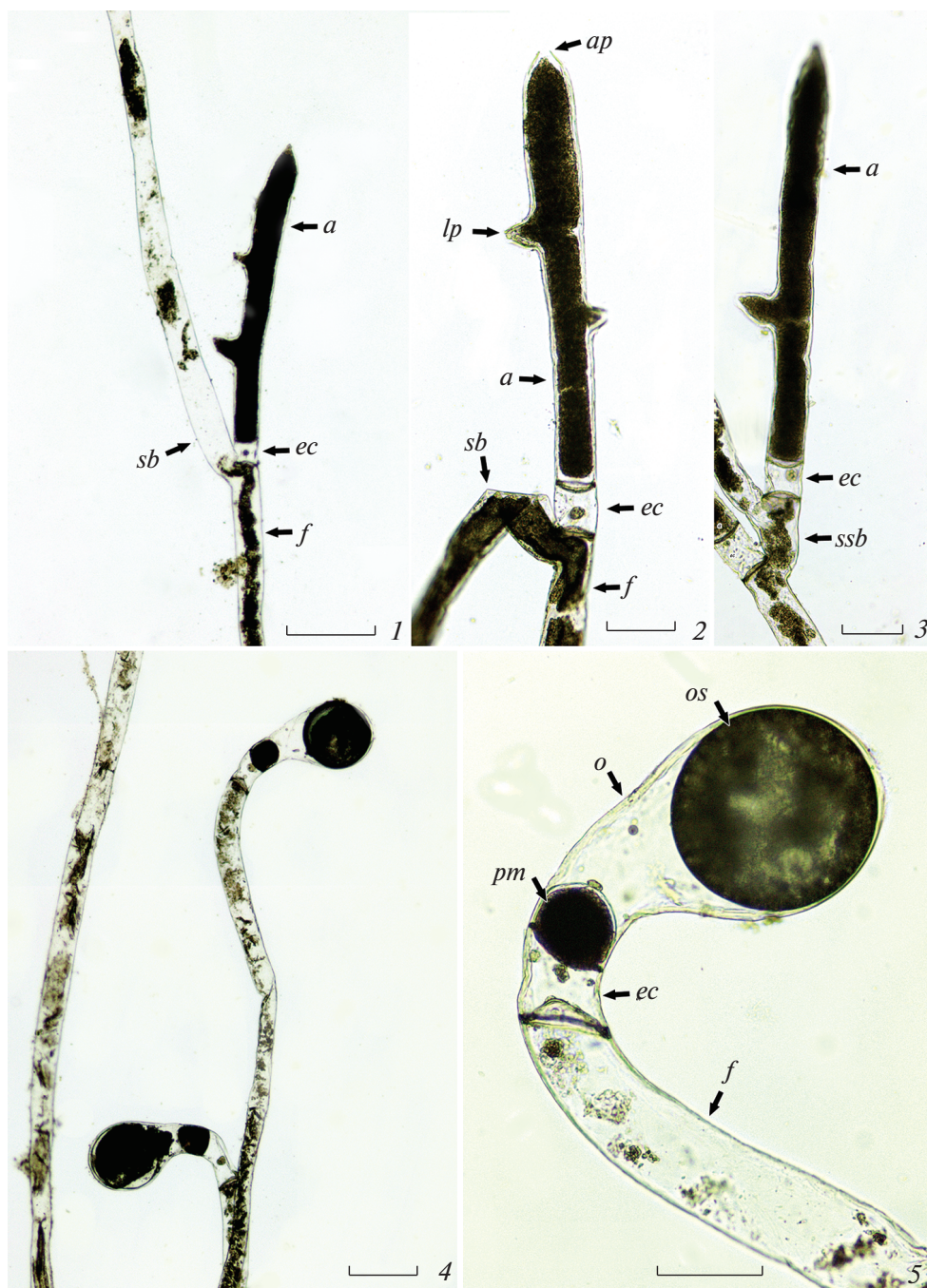
Морфология образца. Талломы раздельнополые, в виде ветвящихся нитей, стелющихся по поверхности субстрата, 65–95 мкм в диам. Гаметангии одиночные, апикальные, отделены от несущих нитей пустыми клетками (рис. 1, *ec*). Антеридии (рис. 1, 1–3, *a*) образуются на прямых концах нитей (*f*) и симподиальных ветвей (*sb*), 405–960 × 60–105 мкм, цилиндрические, на верхушке конические, с одной апикальной (рис. 1, 2, *ap*) и 1–3 латеральными порами (рис. 1, 2, *lp*) на конических папиллах до 60 мкм длиной. Оогонии (рис. 1, 4, 5, *o*) образуются на крючковидно изогнутых концах нитей, 310–390 × 195–235 мкм, булавовидные; пора оплодотворения четко не выражена. Ооспоры 185–225 × 185–230 мкм, почти шаровидные (рис. 1, 5, *os*), занимают апикальную часть оогония, оставляя в проксимальной части полость с округлившейся массой цитоплазмы (рис. 1, 5, *pm*).

*V. litorea* входит в группу видов с симподиальным ветвлением (Christensen, 1987). Формирование гаметангиев временно ограничивает апикальный рост нити, который часто возобновляется непосредственно при основании гаметангиев, в результате чего гаметангии располагаются в односторонних сериях. Дальнейшее нарастание происходит новыми симподиальными ветвями (рис. 1, 1, *sb*). У мужских экземпляров новые симподиальные ветви нередко бывают укороченными (рис. 1, 3, *ssb*), что приводит к скученному положению антеридиев (“кластеризации”). Двудомность, а также наличие пустых ограничивающих клеток у оогониев, сохранение массы цитоплазмы в проксимальной части оогония после его оплодотворения отграничивают этот вид от остальных видов секции *Piloboloideae* (Walz) Neer., обитающих в северных морях. Такие

признаки свойственны также южно-австралийскому *V. glomerata* Blum et Womersley, который отличается от *V. litorea* более короткими антеридиями с почти цилиндрическими папиллами (Entwisle, 1988). Морфология *V. litorea* в новом местонахождении соответствует литературным данным, особенно для европейских и американских материалов, в которых все женские экземпляры имеют характерно изогнутые концы нитей с оогониями (Rieth, 1956, 1980; Christensen, 1986, 1987).

Ареал *V. litorea* включает атлантическое побережье Северной Америки от Флориды до Новой Шотландии (Blum, 1972; Edelstein et al., 1973; Ott, Hommersand, 1974; Pecora, 1977; Gallagher, Humm, 1981; Schneider et al., 1993). В Европе, где был описан вид, он известен в Дании (Christensen, 1986), Нидерландах (Simons, 1977), Германии (Rieth, 1956, 1980), Швеции (Nordstedt, 1879), Норвегии (Knutzen, 1973), Франции (Nordstedt, 1879; Dangeard, 1939), Великобритании (Christensen, 1986, 1987), Ирландии (Cullinane, 1974). В южных морях вид обнаружен в Адриатическом (Венеция – Nordstedt, 1879) и Черном морях (Kalugina-Gutnik, 1975; Tkachenko, Kucin, 2012). Изолированные находки известны в юго-восточной Австралии, хотя женские экземпляры в этом регионе характеризуются не вполне типичным обликом (Entwisle, 1988). Из Новой Зеландии определены только мужские экземпляры (Muralidhar et al., 2014). Наша находка – самая северная из известных – расширила ареал вида до Белого моря. В Северном Ледовитом океане, по-видимому, были находки в Норвежском море – вид указывался для района Нур-фьорд–Хафрс-фьорд в Норвегии (Knutzen, 1973), по которому проходит южная граница этого моря.

*V. litorea* встречается в различных биотопах, нередко у нижней границы литорали в условиях почти постоянного обводнения, в литоральных ваннах, лиманах, на маршевых лугах, исключительно редко – в континентальных солоноватых водоемах (Артерн в Германии). Вид способен выдерживать высокие значения солености (50‰), но нередок в местах обильного притока пресных вод (Christensen, 1987). Сезонные условия обитания *V. litorea* в новом местонахождении нестабильны, однако не отличаются от тех, в которых вид находили ранее. Глубина ложбины составляет ~1 м относительно вершины берегового вала. Весной после снеготаяния ложбина заполнена опресненной водой (0.2‰, дата измерения 14 V 2022). К началу осени ложбина пересыхает и в пониженных участках сохраняются лишь небольшие остаточные водоемы площадью 25–100 м<sup>2</sup>. Соленость воды возрастает до 10‰ за счет притока вод



**Рис. 1.** Морфология *Vaucheria litorea* из Белого моря, мужские (1–3) и женские (4, 5) нити.

*a* – антеридий, *ap* – апикальная пора, *ec* – пустая клетка, *f* – нить, *lp* – латеральная пора, *o* – оогоний, *os* – ооспора, *pm* – проксимальная масса цитоплазмы, *sb* – симподиальная ветвь, *ssb* – короткая симподиальная ветвь. Масштабные линейки: 1, 4 – 250 мкм, 2, 3, 5 – 100 мкм.

**Fig. 1.** Morphology of *Vaucheria litorea* from the White Sea, male (1–3) and female (4, 5) filaments.

*a* – antheridium, *ap* – apical pore, *ec* – empty cell, *f* – filament, *lp* – lateral pore, *o* – oogonium, *os* – oospore, *pm* – proximal mass of cytoplasm, *sb* – sympodial branch, *ssb* – short sympodial branch. Scale bars: 1, 4 – 250 μm, 2, 3, 5 – 100 μm.

сизигийных приливов, нагонов и инфильтрации грунтовых вод, рН воды = 7.65 (на момент сбора). *V. litorea* обнаружен в остаточных водоемах, где образует слой толщиной ~0.5 см с покрытием дна

10–20% на торфянистом грунте с наилком мощностью 1–3 см. В сообщество вместе с вошерией входят гигрофильные галофиты *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla и *Carex mackenziei* V.I. Krecz.



## БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор материала выполнен в рамках гранта Русско-географического общества № 02/2021-Р “Белое море – Ворота в Арктику. Загадки пернатых мигрантов”. Микроскопические исследования проведены в рамках госзадания ИБВВ РАН по теме № 121051100099-5 “Разнообразии, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод”.

Авторы выражают благодарность за поддержку в проведении исследований администрации и сотрудникам ФБГУ “Национальный парк “Кенозерский”, особенно П.А. Фоторану и А.В. Брагину.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Blum J.L. 1972. North American flora. Series II. Part 8. Vaucheriaceae. New York. 64 p.
- Christensen T.A. 1986. Typification of the British salt- and brackish-water species of *Vaucheria* (Tribophyceae). – British Phycological Journal. 21: 275–280.  
<https://doi.org/10.1080/00071618600650321>
- Christensen T.A. 1987. Seaweeds of the British Isles. Vol. 4. Tribophyceae (Xanthophyceae). London. 36 p.
- Cullinane J.P. 1974. Identification of the marine species of the genus *Vaucheria* in Ireland. – Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B. 74 (23): 403–410.
- Dangeard P.J.L. 1939. Le genre *Vaucheria*, spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France. – Botaniste. 29: 183–265.
- Edelstein T., Bird C., McLachlan J. 1973. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. XI. Additional species new or rare to Nova Scotia. – Can. J. Bot. 51 (10): 1741–1746.  
<https://doi.org/10.1139/b73-225>
- Entwistle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (Vaucheriaceae, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. – Aust. Syst. Bot. 1 (1): 1–77.  
<https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gallagher S.B., Humm H.J. 1981. *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriaceae) of the central Florida gulf coast. – Bull. Mar. Sci. 31 (1): 184–190.
- Garbary D.J., Tarakhovskaya E.R. 2013. Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia. – Algae. 28 (3): 267–280.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.3.267>
- [Kalugina-Gutnik] Калугина-Гутник А.А. 1975. Фитобентос Черного моря. 247 с.
- Kersen P. 2012. First findings of the benthic macroalgae *Vaucheria* cf. *dichotoma* (Xanthophyceae) and *Punctaria tenuissima* (Phaeophyceae) in Estonian coastal waters. – Estonian J. Ecol. 61 (2): 135–147.  
<https://doi.org/10.3176/eco.2012.2.05>
- Knutzen J. 1973. Marine species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in South Norway. – Norwegian J. Bot. 20 (2–3): 163–181.
- [Kuznetsov, Tarasov] Кузнецов Е.А., Тарасов К.Л. 2008. Эукариотные водоросли. – В кн.: Каталог биоты Беломорской биологической станции МГУ. М. С. 53–126.
- Muralidhar A., Broady P.A., Macintyre D.P., Wilcox M.D., Garrill A., Novis P.M. 2014. Morphological and phylogenetic characterization of seven species of *Vaucheria* (Xanthophyceae), including two new species, from contrasting habitats in New Zealand. – Phytotaxa. 186 (3): 117–136.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.186.3.1>
- Nordstedt C.F.O. 1879. Algologiska småsaker. 2. – Botaniska Notiser. 6: 177–190.
- Ott D.W., Hommersand M.H. 1974. Vaucheriae of North Carolina. I. Marine and brackish water species. – J. Phycol. 10 (4): 373–85.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1974.tb02729.x>
- Pecora R.A. 1977. Brackish water species of *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from Louisiana and Texas. – Gulf Research Reports. 6 (1): 25–29.
- Rieth A. 1956. Zur Kenntnis halophiler Vaucherien. – Flora. 143 (1): 127–160.  
[https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31244-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31244-2)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Schneider C.W., MacDonald L.A., Cahill Jr J.F., Heminway S.W. 1993. The marine and brackish water species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. – Rhodora. 95 (881): 97–112.
- Simons J. 1977. De Nederlandse *Vaucheria*-soorten. – In: Wetenschappelijke mededeling K.N.N.V. Nr. 120. Utrecht. P. 1–32.
- [Ткаченко, Кучин] Ткаченко Ф.П., Кучин Е.Б. 2012. Виды рода *Vaucheria* DC. водоемов Северо-Западного Причерноморья. – Альгология. 22 (2): 190–197.
- [Vasil'eva] Васильева И.И. 1987. Эвгленовые и желтозеленые водоросли Якутии. Л. 367 с.
- [Vishnyakov] Вишняков В.С. 2019. *Vaucheria medusa* (Xanthophyceae) – новый для России вид из Финского залива. – Бот. журн. 104 (5): 797–802.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619130039>
- Vishnyakov V.S. 2021. The first records of *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879 (Ochrophyta: Xanthophyceae) from the White Sea. – Russian Journal of Marine Biology. 47 (2): 153–156.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074021020115>
- [Woutschetsch] Вучетич В. 1917. Отчет о морских зоологических работах 1915–16 года. – Труды Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского. 1: 79–94.

## *VAUCHERIA LITOREA* (XANTHOPHYCEAE), A NEW ALGAL SPECIES FOR THE WHITE SEA

V. S. Vishnyakov<sup>a,#</sup> and D. S. Moseev<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences  
Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia

<sup>b</sup> Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences  
Nakhimovskiy Ave., 36, Moscow, 117997, Russia

<sup>#</sup>e-mail: aeonium25@mail.ru

*Vaucheria litorea*, an algal species previously unknown in the White Sea, was discovered from the coastal locality near the Cape Chesmensky, the Onega Bay, in September 2021. The new record is the northernmost one of the species. Detailed morphological description based on microscopic observations of the specimen is given.

**Keywords:** White Sea, *Vaucheria*, macrophytes, littoral, new record

### ACKNOWLEDGEMENTS

The collection of specimens was supported by the grant of the Russian Geographic Society № 02/2021-P “The White Sea – the Gateway to the Arctic. Mysteries of feathered migrants”. The microscopic studies were carried out within the state assignment to IBIW RAS, theme no. 121051100099-5 “Diversity, structure and functioning of algae and plant communities in continental waters”.

The authors are grateful for the support in conducting the research to the administration and staff of the Kenozersky National Park, especially P.A. Futoran and A.V. Bragin.

### REFERENCES

- Blum J.L. 1972. North American flora. Series II. Part 8. Vaucheriaceae. New York. 64 p.
- Christensen T.A. 1986. Typification of the British salt- and brackish-water species of *Vaucheria* (Tribophyceae). – British Phycological Journal. 21: 275–280.  
<https://doi.org/10.1080/00071618600650321>
- Christensen T.A. 1987. Seaweeds of the British Isles. Vol. 4. Tribophyceae (Xanthophyceae). London. 36 p.
- Cullinane J.P. 1974. Identification of the marine species of the genus *Vaucheria* in Ireland. – Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B. 74 (23): 403–410.
- Dangeard P.J.L. 1939. Le genre *Vaucheria*, spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France. – Botaniste. 29: 183–265.
- Edelstein T., Bird C., McLachlan J. 1973. Investigations of the marine algae of Nova Scotia. XI. Additional species new or rare to Nova Scotia. – Can. J. Bot. 51 (10): 1741–1746.  
<https://doi.org/10.1139/b73-225>
- Entwistle T.J. 1988. A monograph of *Vaucheria* (Vaucheriaceae, Chrysophyta) in south-eastern mainland Australia. – Aust. Syst. Bot. 1 (1): 1–77.  
<https://doi.org/10.1071/SB9880001>
- Gallagher S.B., Humm H.J. 1981. *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriaceae) of the central Florida gulf coast. – Bull. Mar. Sci. 31 (1): 184–190.
- Garbary D.J., Tarakhovskaya E.R. 2013. Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia. – Algae. 28 (3): 267–280.  
<https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.3.267>
- Kalugina-Gutnik A.A. 1975. Fitobentos Chernogo morya [Phytobentos of the Black Sea]. Kiev. 247 p. (In Russ.).
- Kersen P. 2012. First findings of the benthic macroalgae *Vaucheria* cf. *dichotoma* (Xanthophyceae) and *Punctaria tenuissima* (Phaeophyceae) in Estonian coastal waters. – Estonian J. Ecol. 61 (2): 135–147.  
<https://doi.org/10.3176/eco.2012.2.05>
- Knutzen J. 1973. Marine species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in South Norway. – Norwegian J. Bot. 20 (2–3): 163–181.
- Kuznetsov E.A., Tarasov K.L. 2008. Eukariotnye vodorosli [Eukaryotic algae]. – In: A catalogue of biota of the White Sea Biological Station of the Moscow State University. Moscow. P. 53–126 (In Russ.).
- Muralidhar A., Broady P.A., Macintyre D.P., Wilcox M.D., Garrill A., Novis P.M. 2014. Morphological and phylogenetic characterization of seven species of *Vaucheria* (Xanthophyceae), including two new species, from contrasting habitats in New Zealand. – Phytotaxa. 186 (3): 117–136.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.186.3.1>
- Nordstedt C.F.O. 1879. Algologiska småsaker. 2. – Botaniska Notiser. 6: 177–190.
- Ott D.W., Hommersand M.H. 1974. Vaucheriae of North Carolina. I. Marine and brackish water species. – J. Phycol. 10 (4): 373–85.  
<https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1974.tb02729.x>

- Pecora R.A. 1977. Brackish water species of *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from Louisiana and Texas. – Gulf Research Reports. 6 (1): 25–29.
- Rieth A. 1956. Zur Kenntnis halophiler Vaucherien. – Flora. 143 (1): 127–160.  
[https://doi.org/10.1016/S0367-1615\(17\)31244-2](https://doi.org/10.1016/S0367-1615(17)31244-2)
- Rieth A. 1980. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 4. Xanthophyceae. 2 Teil. Jena. 147 p.
- Schneider C.W., MacDonald L.A., Cahill Jr J.F., Heminway S.W. 1993. The marine and brackish water species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut. – Rhodora. 95 (881): 97–112.
- Simons J. 1977. De Nederlandse *Vaucheria*-soorten. – In: Wetenschappelijke mededeling K.N.N.V. Nr. 120. Utrecht. P. 1–32.
- Tkachenko F.P., Kucin E.B. 2012. Species of genus *Vaucheria* DC. basins of north-west Black Sea near-by territory (Ukraine). – Algologia. 22 (2): 190–197 (In Russ.).
- Vasil'eva I.I. 1987. Evglenovye i zheltozelenye vodorosli Yakutii [Euglenophytes and xanthophytes of Yakutia]. Leningrad. 367 p. (In Russ.).
- Vishnyakov V.S. 2019. *Vaucheria medusa* (Xanthophyceae), a new species for Russia from the Gulf of Finland. – Bot. Zhurn. 104 (5): 797–802 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619130039>
- Vishnyakov V.S. 2021. The first records of *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879 (Ochromyza: Xanthophyceae) from the White Sea. – Russian Journal of Marine Biology. 47 (2): 153–156.  
<https://doi.org/10.1134/S1063074021020115>
- Woutschetsch W. 1917. Compte-rendu sur les explorations zoologiques sur mer en 1915–1916. – Travaux de la Station des sciences naturelles à Karadagh (Crimée), fondée par le Dr T. Wiasemsky. 1: 79–94 (In Russ.).

---



---

**ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ**


---



---

## ЛИХЕНОЛОГИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

© 2022 г. Е. Э. Мучник<sup>1,\*</sup>, Л. А. Конорева<sup>2,3,\*\*</sup>,  
С. В. Чесноков<sup>3,\*\*\*</sup>, Д. А. Черепенина<sup>1,4,5,\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup> Институт лесоведения РАН

ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский р-н, 143030, Московская обл., Россия

<sup>2</sup> Полярно-Альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина

Кольского научного центра РАН ул. Ботанический сад, Кировск, Мурманская обл., 184256, Россия

<sup>3</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербурге, 197376, Россия

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

ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

<sup>5</sup> Российский университет дружбы народов (РУДН)

ул. Миклухо-Маклая, 6, Москва, 117198, Россия

\*e-mail: emuchnik@outlook.com

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

\*\*\*e-mail: lukinbrat@mail.ru

\*\*\*\*e-mail: diana0075@mail.ru

Поступила в редакцию 14.07.2022 г.

После доработки 29.08.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

Впервые для территории Центральной России приводятся 5 видов лишайников: *Buellia uberior*, *Micarea laeta*, *M. microareolata*, *Ramonia himelbrantii* и *Thelocarpon intermediellum*. Дополнительно выявлены виды, которые редко отмечались в региональных лишайниковых списках: 6 видов лишайников (*Biatora chrysantha*, *Micarea byssacea*, *M. elachista*, *M. pusilla*, *M. soralifera*, *M. tomentosa*) и 2 вида лишайниковых грибов (*Heterocephalacria physciacearum* и *Lichenocodium erodens*). Наши находки расширяют знания о распространении этих видов. Гербарные образцы размещены в гербариях БИН РАН (LE-L), ГБС РАН (МНА) и Брянского государственного университета (BRSU).

**Ключевые слова:** лишайники, лишайниковые грибы, особо охраняемые природные территории, европейская часть России

**DOI:** 10.31857/S0006813622110047

Несмотря на длительную историю изучения лишайнофлоры Центральной России (в границах Центрального Федерального округа), многие регионы все еще неравномерно обследованы и недостаточно изучены в лишайниковом отношении (Muchnik, 2020b).

Материалом для настоящей работы послужили собранные в период с 2015 по 2021 гг. лишайниковые образцы из нескольких регионов Центральной России – Брянской, Курской, Московской (включая г. Москва), Тверской, Тульской, Рязанской, Орловской, Смоленской и Ярославской областей. Сбор выполнен маршрутным методом разными коллекторами, в основном, Е.Э. Мучник и Д.А. Черепениной. Камеральная обработка осуществлялась с применением общепринятых лишайниковых методик

(Stepanchikova, Gagarina, 2014) в большинстве случаев Л.А. Конорева и С.В. Чесноковым в лаборатории лишайников и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН, химический анализ части образцов проведен методом тонкослойной хроматографии (Orange et al., 2001) к.б.н. А.Г. Цуриковым на базе Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины (Республика Беларусь). Идентифицированные образцы хранятся в гербариях БИН РАН (LE-L), Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА) и Брянского государственного университета им. академика И.Г. Петровского (BRSU). Фотографирование образцов выполнено С.В. Чесноковым на бинокулярном микроскопе Carl Zeiss STEMI-2000 CS с камерой AxioCam ICs 3. Каждый образец послойно фотографировался, после

чего слои объединяли с использованием программы CombineZ.

Номенклатура приведенных ниже видов лишайников и лихенофильных грибов соответствует современной сводке лишайников Фенноскандии (Westberg et al., 2021), за исключением *Ramonia himelbrantii* Gagarina, описанного из России (Gagarina, Stepanchikova, 2013). Номенклатура высших сосудистых растений дана согласно базе данных International Plant Names Index (<https://www.ipni.org/>).

В результате исследования выявлены 6 видов лишайников, новых для Центральной России. Находки еще 5 видов лишайников и 2 видов лихенофильных грибов являются новыми для соответствующих регионов и пополняют представления о распространении этих видов на территории европейской части России. Информация в списке дана в следующем порядке: после названия вида приводятся географические сведения (область, координаты, район и др.), наименование особо охраняемой природной территории (в случае, если вид найден в ее пределах), лесничество и квартал (если есть), растительное сообщество, субстрат, дата сбора и коллектор, дата и автор(ы) определения, сведения о составе вторичных метаболитов (если проводился химический анализ), акроним гербария и гербарный номер (при наличии). Далее следуют краткие заметки о распространении вида и, при необходимости, о некоторых особенностях идентифицированных образцов.

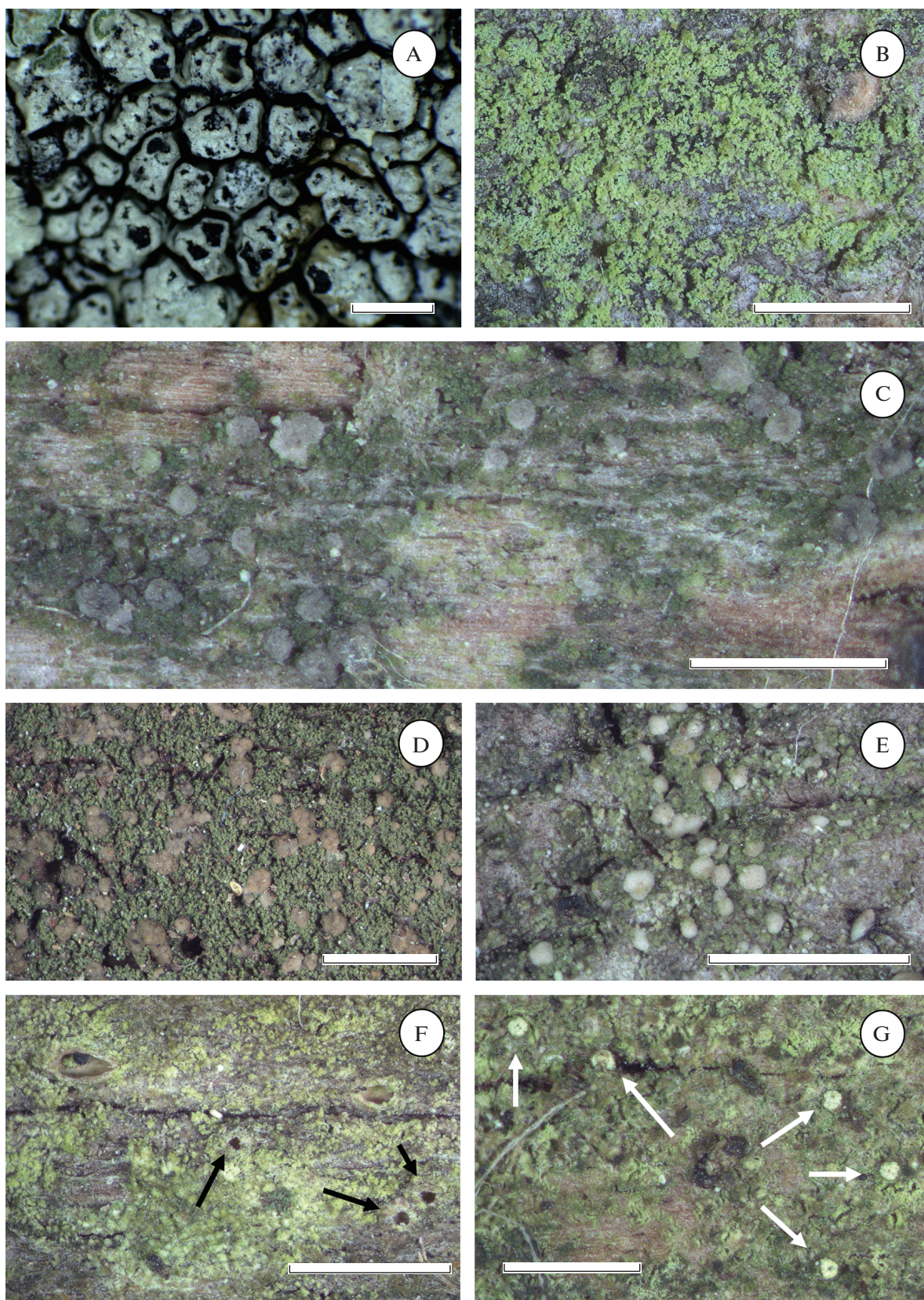
В списке приняты следующие обозначения и сокращения: \* – лихенофильный гриб; ! – новый для территории Центральной России вид; ГПБЗ – Государственный природный биосферный заповедник; ГПЗ – Государственный природный заказник; кв. – квартал; НП – национальный парк; ООПТ – особо охраняемая природная территория; ПП – памятник природы.

*Biatora chrysantha* (Zahlbr.) Printzen (рис. 1B): Тульская обл., Кимовский р-н, 53°40'11.3" с.ш., 38°43'34.3" в.д., музей-заповедник “Куликово поле”, ПП “Татинки”, лесопосадки лиственные, на стволе *Acer tataricum* L., 27 VII 2020, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17617); там же, 53°43'43.6" с.ш., 38°44'51.5" в.д., урочище Исаковский лес, восточный край, широколиственный лес, на стволе *Fraxinus excelsior* L., 25 VII 2020, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17619); г. Москва, 55°49'35" с.ш., 37°36'51.3" в.д., музей-усадьба “Останкино”, старинный парк, на стволе *Quercus robur* L., 23 IX 2020, Черепенина, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17618). Все образцы содержат гирофоровую кислоту (TLC A241-13, A242-06, A246-11, А.Г. Цуриков). Все изученные образцы являются стерильными. В стерильном состоянии вид очень

похож на *Micarea viridileprosa* Coppins et van den Boom. Оба вида имеют сходную структуру таллома и содержат гирофоровую кислоту (Czarnota, 2007), однако *Biatora chrysantha* отличается не “микареоидным” фотобионтом (>7 мкм в диам.) и формированием соралий из более или менее непрерывного таллома, тогда как у *M. viridileprosa* таллом изначально лепрозный. Новый вид для Тульской области и г. Москвы. Для Центральной России приводился из Тверской обл. (Czernyadjeva et al., 2021).

!*Buellia uberior* Anzi (рис. 1A): Тульская обл., Ефремовский р-н, 53°15'47" с.ш., 38°28'7.8" в.д., окрестности с. Козье, ПП “Конь-Камень”, степной склон, на крупном валуне твердого кварцевого песчаника, 17 VI 2021, Мучник, TLC A270-05: гирофоровая кислота, А.Г. Цуриков (LE L-17931). Новый для Центральной России, ближайшее местонахождение – Мурманская обл. (Urbanavichus et al., 2008). Обычно молодые талломы этого вида начинают свое развитие на талломах *Shaereria fuscocinerea*, впоследствии переходят на каменистый субстрат (Coppins et al., 2009). Наш образец собран непосредственно с каменистого субстрата, имеет хорошо развитый таллом и зрелые апотеции.

\**Heterocephalacria physciacearum* (Diederich) Millanes et Wedin: Брянская обл., Трубчевский р-н, 52°32'38.3" с.ш., 34°6'37" в.д., охранная зона ГПБЗ “Брянский лес”, 1 кв., смешанный лес с участием ели, на талломе *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, на валеже *Populus tremula* L., 26 VI 2021, Мучник, 03 XII 2021, А.Г. Цуриков (BRSU L 0002329); Московская обл., Солнечногорский г.о., 56°18'51" с.ш., 37°3'6.1" в.д., окрестности д. Гудино, музей-заповедник Д.И. Менделеева и А.А. Блока, усадьба “Шахматово”, старинный парк, на талломах *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr. (на стволе *Caragana arborescens* Lam.) 15 VIII 2020, 05 V 2021, Черепенина, (МНА 9 095 490) и на талломах *Physcia adscendens* (на обработанной древесине), 18 VIII 2020, 06 V 2021, Черепенина (МНА 9 095 491); там же, 56°20'1.9" с.ш., 37°2'44.4" в.д., окрестности с. Тараканово, музей-заповедник Д.И. Менделеева и А.А. Блока, усадьба “Тараканово”, старинный парк, на талломе *Physcia aipolia* (на стволе *Acer platanoides* L.), 22 VIII 2020, Черепенина, 19 II 2021, А.Г. Цуриков (МНА 9 095 492); Смоленская обл., 55°27'23" с.ш., 31°51'44" в.д., Демидовский р-н, окрестности д. Заходы, НП “Смоленское Поозерье”, сухой луг, зарастающий мелколиственными породами, на талломе *Physcia aipolia* на стволе *Salix caprea* L., 25 V 2021, Е.В. Тихонова, 31 X 2021, Мучник (МНА 9 095 493). Лихенофильный гриб, по-видимому, спорадически встречающийся в Центральной России. Ранее отмечался в Тверской (Notov, Himelbrant, 2017; Notov, 2019) и Костромской (Urbanavichene, Urbanavichus, 2019) областях.



**Рис. 1 / Fig. 1.** A – *Buellia uberior* (LE L-17931), B – *Biatora chrysantha* (LE L-17619), C – *Micarea byssacea* (LE L-17591), D – *Micarea laeta* (LE L-17579), E – *Micarea microareolata* (LE L-17581), F – *Ramonia himelbrantii* (МНА), G – *Thelocarpon intermedium* (LE L 1-7600). Шкала, мм / Scale bars, mm: A – 1, B, D–G – 0.5, C – 0.2.

\**Lichenocodium erodens* M.S. Christ. et D. Hawksw.: Тульская обл., Суворовский р-н, 54°12'11.3" с.ш., 36°18'40.3" в.д., окрестности д. Варушицы, проектируемая ООПТ "Варушицкий сосновый бор", смешанный лес, на талломе *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. и апотециях *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach. (на ветках *Betula* sp.), 12 V 2021, Мучник, 25 V 2022, А.Г. Цуриков (МНА 9 095 494, МНА 9 095 495). Изученный образец на лопастях таллома *Hypogymnia physodes* формирует некротические пятна с обесцвеченным пятном в центре. На втором образце присутствуют пикниды, сформированные на апотециях *Lecanora symmicta* и содержащие шаровидные конидии 2–3.5 мкм в диаметре. Широко распространенный в различных регионах России лихенофильный гриб (Zhurbenko, 2007; Zhurbenko, Tugi, 2013), патогенный для многих видов лишайников. В Центральной России ранее отмечен в Калужской обл. (Gudovicheva et al., 2015).

!*Micarea byssacea* (Th. Fr.) Czarnota et al. (рис. 1C): Брянская обл., Трубчевский р-н, 52°32'10.4" с.ш., 34°3'20.6" в.д., ГПБЗ "Брянский лес", окрестности кордона Пролетарский, 10 кв., ольшаник пойменный, на коре *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., 27 VIII 2018, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева, в примеси к *M. microareolata* Launis et al. (LE L-17581); там же, 52°43'0.4" с.ш., 34°22'37.9" в.д., Навлинский р-н, ПП "Болото Рыжуха", болото сфагновое с елью, сосной, березой, на сухой ветке *Pinus sylvestris* L., 25 X 2017, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева, LE L-17591; Московская обл., Одинцовский г.о., 55°41'25.2" с.ш., 36°43'41.8" в.д., ГПЗ "Звенигородская биостанция МГУ и карьер Сима", 13 VI 2017, Е.Ю. Благовещенская, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17602). Изученные образцы характеризуются темно-зеленым талломом, сплюснутыми апотециями с темно-серым пигментом (Sedifolia-grey) и содержанием метоксимикареевой кислоты. У некоторых молодых апотециев отмечается наличие экципула, состоящего из паутинистых гиф. От близких видов *M. laeta* и *M. microareolata* отличается наличием Sedifolia-grey пигмента, темно-зеленым талломом и наличием экципула, состоящего из паутинистых гиф (Czarnota, 2007; Launis et al., 2019b). В Центральной России выявлен ранее в Костромской обл. (Urbanavichus, Urbanavichene, 2022).

*M. elachista* (Körb.) Coppins et R. Sant.: Смоленская обл., Демидовский р-н, 55°26'31.3" с.ш., 31°58'55" в.д., НП "Смоленское Поозерье", Куров-Борское лесничество, Куров-Борская дача, 59 кв., еловый с березой чернично-сфагновый лес, на стволе *Pinus sylvestris*, 03 VII 2019, Е.В. Тихонова, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17583). Вид характеризуется наличием коричневого пигмента (Elachista-brown) в эпигимении, который растворяется от К, отсутствием лишайниковых веществ,

2- (реже 4)-клеточными спорами и широкими на короткой ножке пикнидами с широко открытым устьищем (Czarnota, 2007). Довольно распространенный вид в Центральной России (Muchnik, 2011; Muchnik et al., 2018; и др.), но для Смоленской обл. указывается впервые.

!*M. laeta* Launis et Myllys (рис. 1D): Рязанская обл., Спасский р-н, 54°42'16.9" с.ш., 40°51'40.3" в.д., ГПБЗ "Окский", окрестности пос. Брыкин Бор, черноольшаник, на гниющей древесине, 24 X 2017, Л.Ф. Волоснова, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17579). Вид характеризуется оливоково-зеленым талломом, приплюснутыми, реже выпуклыми (высотой примерно в два раза меньше диаметра) коричневатыми апотециями, спорами шириной 3–4 мкм и содержанием метоксимикареевой кислоты (Launis et al., 2019b). Морфологически очень похож на *M. byssacea* и *M. microareolata*. От *M. byssacea* отличается отсутствием Sedifolia-grey пигмента в эпигимении, от *M. microareolata* – более широкими спорами (3–4 мкм, у *M. microareolata* – 2–3 мкм) и структурой таллома – у *M. microareolata* гониоцисты сливаются и образуют выпуклые небольшие ареолы, у *M. laeta* гониоцисты сливаются в более крупные гранулы или в почти сплошную корку (Launis et al., 2019b). Новый вид для Центральной России, в европейской части России известен из Архангельской (Tarasova et al., 2020) и Ленинградской (Stepanchikova et al., 2021) областей.

!*M. microareolata* Launis et al. (рис. 1E): Брянская обл., Трубчевский р-н, 52°32'10.4" с.ш., 34°3'20.6" в.д., ГПБЗ "Брянский лес", окрестности кордона Пролетарский, 10 кв., ольшаник пойменный, на коре *Alnus glutinosa*, 27 VIII 2018, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева. (LE L-17581); Ярославская обл., Угличский р-н, 57°42'11.0" с.ш., 38°35'10.2" в.д., окрестности биостанции "Улейма", хвойно-широколиственный лес, на сухой ветке *Pinus sylvestris*, 05 VII 2015, Г.В. Кондакова, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17601). Морфологически близок к *M. laeta* и *M. byssacea*, отличия показаны выше, в комментариях к приведенным видам. Новый для Центральной России, в европейской части России известен из Архангельской (Tarasova et al., 2020), Ленинградской (Konoreva et al., 2019; Stepanchikova et al., 2021) и Калининградской (Konoreva et al., 2020) областей.

*M. pusilla* Launis et al.: Орловская обл., Новодеревеньковский р-н, 52°24'49.6" с.ш., 33°0'14.5" в.д., окрестности с. Моховое, Шатиловское опытное лесничество, 16 кв., смешанный лес, на гниющей древесине, 12 VII 2014, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17597); Рязанская обл., Клепиковский р-н, 55°13'4.6" с.ш., 40°19'58.7" в.д., НП "Мещерский", окрестности д. Филоотово, Прудковское л-во, 34 кв., березово-еловый лес, на гниющей древесине, 01 VII 2017, Мучник,

12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17599). Вид характеризуется многочисленными небольшими (до 0.2 мм в диаметре) светлыми апотециями и пленчатым, реже гранулярным светло-оливковым талломом, наличием метоксимикареевой кислоты и отсутствием кристаллов, видимых в поляризованном свете на срезе апотеция и в талломе (Launis et al., 2019a). Благодаря небольшим размерам легко отличается от остальных видов *Micarea*, но при этом часто пропускается при сборах. В Центральной России ранее приводился для Брянской обл. (Muchnik, 2020a), возможно, распространен шире.

*M. soralifera* Guz.-Krzemín. et al.: Тверская обл., Торопецкий р-н, 56°42'40.8" с.ш., 31°35'10.3" в.д., окрестности биостанции "Чистый лес", слабохолмистая возвышенность в 80 м к югу от берега озера Ручейское, березово-еловый лес, на древесине, 01 VIII 2018, Е.В. Бирюкова, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17584); Рязанская обл., 55°13'4.6" с.ш., 40°19'58.7" в.д., Клепиковский р-н, НП "Мещерский", окрестности д. Филотово, Прудковское л-во, 34 кв., березово-еловый лес, на гниющей древесине, 01 VII 2017, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17598). Вид характеризуется наличием хорошо отграниченных серовато-зеленых соралий, слабо заметными апотециями, содержанием *Sedifolia-grey* пигмента в талломе и эпигимении и наличием микареевой кислоты (Guzow-Krzeminska et al., 2016). Ранее в пределах Центральной России указывался только для Тульской обл. (Muchnik, 2021).

*M. tomentosa* Czarnota et Coppins: Брянская обл., Суземский р-н, 52°24'49.6" с.ш., 33°0'14.4" в.д., ГПБЗ "Брянский лес", 11 кв., смешанный лес, на гниющей древесине, 20 VIII 2020, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17608); Тульская обл., 53°36'55.9" с.ш., 38°34'35.1" в.д., музей-заповедник "Куликово поле", ПП "Водяное поле", старовозрастный смешанный лес, на стволе *Picea abies* L., 26 VII 2020, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17604). У изученных образцов отсутствуют апотеции, но пикниды многочисленные, опущенные. Благодаря сидячим шаровидным опущенным пикнидам хорошо отличается от остальных видов рода *Micarea*. Может быть спутан с *M. hedlundii* Coppins и *M. fennica* Launis et Myllys. *Micarea fennica* отличается светло-оливково-зеленым талломом и наличием микареевой кислоты (Launis, Myllys, 2019). У *M. hedlundii* пикниды расположены на очень длинной ножке, а в талломе присутствует желтовато-оранжевые капли пигмента (*Intrusa-yellow*), которые от К становятся фиолетовыми (Czarnota, 2007). Впервые приводится для Брянской и Тульской обл., на территории Центральной России ранее был известен из двух регионов: Костромской (Urbanavichus, Urbanavichene, 2019) и Московской (Muchnik et al., 2019) областей.

! *Ramonia himelbrantii* Gagarina (рис. 1F): Курская обл., Железногорский р-н, 52°15'37.4" с.ш., 35°24'6.7" в.д., Михайловский горно-обогатительный комбинат, отвал № 5 (возрастом более 60 лет), юго-восточная часть, березово-сосновый лес, на сухой ветке *Pinus sylvestris*, 22 IV 2021, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17613); Тульская обл., 53°37'20.1" с.ш., 38°34'32.2" в.д., музей-заповедник "Куликово поле", ПП "Водяное поле", смешанный лес, на гниющей древесине, 26 VII 2020, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (МНА 9 095 496). Вид характеризуется погруженными в субстрат апотециями, мелким гранулярным слегка зеленоватым талломом и 4–5-поперечно-многоклеточными спорами (Gagarina, Stepanchikova, 2013). Из-за погруженных апотециев вид с трудом обнаруживается не только в поле, но и под бинокляром. Новый вид для Центральной России, в России известен из Новгородской области (Gagarina, Stepanchikova, 2013) и Республики Саха (Якутия) (Chesnokov et al., 2017).

! *Thelocarpon intermediellum* Nyl. (рис. 1G): Рязанская обл., Клепиковский р-н, 55°13'4.6" с.ш., 40°19'58.7" в.д., НП "Мещерский", окрестности д. Филотово, Прудковское л-во, 34 кв., березово-еловый лес, на гниющей древесине, 01 VII 2017, Мучник, 12 II 2022, Чесноков, Конорева (LE L-17600). Имеет очень небольшие размеры перитециевидных плодовых тел, с желтым налетом и многоспоровые сумки. Все виды этого рода имеют небольшие размеры и очень часто пропускаются при сборах. Новый для Центральной России, в европейской части России вид приводится из Республики Мордовия (Urbanavichus, Urbanavichene, 2015), Ленинградской (Stepanchikova et al., 2020) и Нижегородской (Urbanavichene, Urbanavichus, 2021) области.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы приносят благодарность к.б.н. Е.В. Тихоновой (Центр экологии и продуктивности лесов РАН), к.б.н. Л.Ф. Волосновой (Окский государственный природный биосферный заповедник, Рязанская обл.), к.б.н. Г.В. Кондаковой (Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова), к.б.н. Е.Ю. Благовещенской и Е.В. Бирюковой (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова) за сбор лихенологических коллекций. Благодарим д.б.н. А.Г. Цурикова (Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Беларусь) за помощь в определении образцов *Heterocephalacria physciacearum*, *Lichenocodium erodens* и химический анализ образцов *Biatora chrysantha* и *Buellia uberior*. Выражаем признательность администрации государственного природного биосферного заповедника "Брянский лес" и государственного музея-заповедника "Куликово поле" за организацию и финансовую поддержку лихенологических исследований.



Исследования Е.Э. Мучник проводились в рамках государственного задания Института лесоведения РАН (№№ АААА-А19-119053090074-7 и АААА-А19-119053090075-4). Работа Л.А. Конорева и С.В. Чеснокова выполнена в рамках темы НИР Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”.

Исследования Д.А. Черепениной проводились в рамках государственного задания Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (№ 122042700002-6). Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”, грант № 075-15-2021-678.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Chesnokov et al.] Чесноков С.В., Конорева Л.А., Порядина Л.Н., Пауков А.Г., Кузнецова Е.С., Андреев М.П., Гагарина Л.В. 2017. Новые и интересные находки лишайников для Республики Саха (Якутия). III. — *Новости сист. низш. раст.* 51: 220–231.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.220>
- Coppins B. J., Scheidegger C., Aptroot A. 2009. *Buellia* De Not. — In: *The Lichens of Great Britain and Ireland*. London: British Lichen Society. P. 228–238.
- Czarnota P. 2007. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland. — *Polish Bot. Stud.* 23: 1–199.
- [Czernyadjeva et al.] Чернядьева И.В., Давыдов Е.А., Ефимова А.А., Гогорев Р.М., Гимельбрант Д.Е., Коткова В.М., Кузьмина Е.Ю., Леострин А.В., Мороз Е.Л., Нешатаева В.Ю., Нотов А.А., Новожилов Ю.К., Пауков А.Г., Попова Н.Н., Потемкин А.Д., Степанчикова И.С., Стороженко Ю.В., Яковченко Л.С., Юрчак М.И., Волоснова Л.Ф., Журбенко М.П., Зятнина М.В. 2021. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. — *Новости сист. низш. раст.* 55 (1): 249–277.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.249>
- Gagarina L.V., Stepanchikova I.S. 2013. *Ramonia himelbrantii*, a new corticolous lichen species from Russia. — *Graphis Scripta*. 25 (1): 12–15.
- [Gudovicheva et al.] Гудовичева А.В., Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е., Журбенко М.П. 2015. Новые для Калужской и Тульской областей виды лишайников, сапротрофных и лихенофильных грибов. — *Вестник ТвГУ. Сер. Биол. и экол.* 1: 156–179.
- Guzow-Krzemińska B., Czarnota P., Łubek A., Kukwa M. 2016. *Micarea soralifera* sp. nov., a new sorediate species in the *M. prasina* group. — *Lichenologist*. 48 (3): 161–169.  
<https://doi.org/10.1017/S0024282916000050>
- IPNI: International Plant Names Index. 2022.  
<https://www.ipni.org/> (Дата обращения: 08.VI.2022).
- Konoreva L., Chesnokov S., Kuznetsova E., Stepanchikova I. 2019. Remarkable records of *Micarea* from the Russian Far East and significant extension of *M. microareolata* range. — *Botanica*. 25: 186–201.  
<https://doi.org/10.2478/botlit-2019-0020>
- Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Korolev K.S., Himelbrant D.E. 2020. On the *Micarea prasina* group in the Kaliningrad Region. — *Новости сист. низш. раст.* 54 (2): 429–440.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.429>
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurukau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019a. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. — *Mycologia*. 111: 574–592.  
<https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>
- Launis A., Myllys L. 2019. *Micarea fennica*, a new lignicolous lichen species from Finland. — *Phytotaxa*. 409 (3): 179–188.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.409.3.6>
- Launis A., Pykälä J., van den Boom P. P. G., Sérusiaux E., Myllys L. 2019b. Four new epiphytic species in the *Micarea prasina* group from Europe. — *Lichenologist*. 51: 7–25.  
<https://doi.org/10.1017/S0024282918000555>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2011. Новые и редкие виды в лихенофлоре заповедных территорий Центрального черноземья. — *Новости сист. низш. раст.* 45: 199–203.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.199>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2020а. Дополнения к лихенобиоте Брянской области (Россия). — *Новости сист. низш. раст.* 54 (2): 441–451.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.441>
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2020б. К вопросу о “белых пятнах” на карте лихенологических исследований в Центральной России. — В кн.: Проблемы ботаники: история и современность. Материалы междунар. науч. конф., посвященной 130-летию со дня рождения профессора Б.М. Козо-Полянского, 80-летию со дня рождения профессора К.Ф. Хмелева, IX Научного совещания “Флора Средней России”, г. Воронеж, 3–7 февраля 2020 г. Воронеж. С. 264–268.
- [Muchnik] Мучник Е.Э. 2021. Дополнения к лихенофлоре музея-заповедника “Куликово поле” (Тульская область). — *Бот. журн.* 106 (11): 1113–1122.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110065>
- [Muchnik et al.] Мучник Е.Э., Кондакова Г.В., Конорева Л.А., Пауков А.Г. 2018. Новые и редкие лихенологические находки в Ярославской области (Центральная Россия). — *Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол.* 1: 171–182.
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paucov A.G., Tsurukau A., Gerasimova J.V. 2019. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichencolous fungi from central European Russia. — *Herzogia*. 32 (1): 111–126.  
<https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- [Notov, Himelbrant] Нотов А.А., Гимельбрант Д.Е. 2017. Материалы к лихенофлоре Тверской области. — *Вестн. ТвГУ. Сер. Биол. и экол.* 1: 246–254.
- [Notov] Нотов А.А. 2019. Некоторые итоги флористических исследований в национальном парке за последние пять лет (2014–2018 гг.). — В кн.: Национальный парк “Государственный комплекс “Завидово” — 90 лет. М. С. 47–76. (Вып. XI: Юбилейные науч. чтения).

- Orange A., James P.W., White F.J. 2001. Microchemical methods for the identification of lichens. London: British Lichen Society. 101 p.
- [Stepanchikova, Gagarina] Степанчикова И.С., Гагарина Л.В. 2014. Сбор, определение и хранение лихенологических коллекций. — В кн.: Флора лишайников России: Биология, экология, разнообразие, распространение и методы изучения лишайников. М.; СПб. С. 204–219.
- Stepanchikova I., Himelbrant D., Kuznetsova E., Motiejūnaitė J., Chesnokov S., Konoreva L., Gagarina L. 2020. The lichens of the northern shore of the Gulf of Finland in the limits of St. Petersburg, Russia – diversity on the edge of the megapolis. — *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 101–132.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.11>
- Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Pankova V.V. 2021. The lichens of Pukhtolova Gora (St. Petersburg, Russia). — *Folia Cryptog. Estonica*. 58: 73–86.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2021.58.10>
- Tarasova V., Konoreva L., Zhurbenko M., Pystina T., Chesnokov S., Androsova V., Sonina A., Semenova N., Valekzhanin A. 2020. New and rare lichens and allied fungi from Arkhangelsk region, North-West Russia. — *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 85–100.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.10>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. — *Folia Cryptog. Estonica*. 56: 53–62.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- [Urbanavichene, Urbanavichus] Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2021. Дополнения к лихенофлоре Керженского заповедника и Нижегородской области. — *Новости сист. низш. раст.* 55 (1): 195–213.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.195>
- Urbanavichus G.P., Ahti T., Urbanavichene I.N. 2008. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. — *Norrinia*. 17: 1–80.
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2015. Второе дополнение к лихенофлоре Республики Мордовия и Средней России. — *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* 120 (3): 75–77.
- [Urbanavichus, Urbanavichene] Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н. 2022. Ядро заповедника “Кологривский лес” (Россия) — горячая точка разнообразия лишайников южной тайги в Восточной Европе. — *Заповедная наука* 7 (3): 46–63.  
<https://doi.org/10.24189/ncr.2022.029>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson’s Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 933 p.
- Zhurbenko M. P. 2007. The lichenicolous fungi of Russia: geographical overview and a first checklist. — *Mycologia Balcanica*. 4: 105–124.
- Zhurbenko M.P., Tugi E.W. 2013. Some noteworthy lichenicolous fungi from Khabarovsk Territory of Russia. — *Mycosphere*. 4 (1): 46–51.  
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/1/3>

## LICHENOLOGICAL FINDINGS OF NEW AND RARE SPECIES IN CENTRAL RUSSIA

E. E. Muchnik<sup>a, #</sup>, L. A. Konoreva<sup>b, c, ##</sup>, S. V. Chesnokov<sup>c, ###</sup>, and D. A. Cherepenina<sup>a, d, e, ####</sup>

<sup>a</sup> Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences  
Sovetskaya Str., 21, Uspenskoe village, Odintsovsky Distr., 143030, Moscow Region, Russia

<sup>b</sup> Polar-Alpine Botanical Garden-Institute named after N.A. Aurorin  
Kola Scientific Centre RAS Botanical Garden Str., Kirovsk, Murmansk Region, 184256, Russia

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

<sup>d</sup> Tsitsin Main Botanical Garden RAS  
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia

<sup>e</sup> Peoples’ Friendship University of Russia (RUDN University) Miklukho-Maklaya Str., 6, Moscow, 117198, Russia

<sup>#</sup>e-mail: emuchnik@outlook.com

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

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

<sup>####</sup>e-mail: diana0075@mail.ru

Five lichen species: *Buellia uberior*, *Micarea laeta*, *M. microareolata*, *Ramonia himelbrantii*, *Thelocarpon intermediellum* are reported for the first time for the territory of Central Russia (the name implies the Central Federal District). Another six lichen species: *Biatora chrysantha*, *Micarea byssacea*, *M. elachista*, *M. pusilla*, *M. soralifera*, *M. tomentosa*, and two lichenicolous fungi: *Heterocephalacria physciacearum* and *Lichenocnium erodens*, are rarely mentioned in regional lichenological lists. Our records expand knowledge on the distribution of these species. The voucher specimens are stored in the Herbaria of the Komarov Botanical Institute RAS (LE-L), Tsitsin Main Botanical Garden RAS (MHA), and Bryansk State University (BRSU).

**Keywords:** lichens, lichenicolous fungi, protected natural areas, European part of Russia

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to E.V. Tikhonova (Center for Forest Ecology and Productivity RAS, Moscow), L.F. Volosnova (Oksky State Nature Biosphere Reserve, Ryazan Region), G.V. Kondakova (P.G. Demidov Yaroslavl State University), E.Yu. Blagoveshchenskaya and E.V. Biryukova (Lomonosov Moscow State University) for collecting lichenological materials. We thank Dr. A.G. Tsurykau (Francisk Skorina Gomel State University, Belarus) for help in identification of *Heterocephalacria physciacearum*, *Lichenocnium erodens* and chemical analysis of *Biatora chrysantha* and *Buellia uberior*. We express our gratitude to the administration of the State Nature Biosphere Reserve “Bryansk Forest” and the State Museum-Reserve “Kulikovo Pole” for the organization and financial support of lichenological research.

The studies of E.E. Muchnik were conducted within the framework of the state assignment of the Institute of Forest Science RAS (Nos. AAAA-A19-119053090074-7 and AAAA-A19-119053090075-4). The work of L.A. Konoreva and S.V. Chesnokov was carried out within the research theme of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, No. 121021600184-6, “Flora and systematics of algae, lichens, and mosses of Russia and phytogeographically important regions of the world”.

The studies of D.A. Cherepenina were conducted within the framework of the state assignment of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, No. 122042700002-6. We thank Ministry of Higher Education and Science of Russian Federation for the support the Center of Collective Use “Herbarium MBG RAS” grant No. 075-15-2021-678.

## REFERENCES

- Chesnokov S.V., Konoreva, L.A., Poryadina L.N., Paukov A.G., Kusnetsova E.S., Andreev M.P., Gagarina L.V. 2017. New and interesting lichen records for Republic of Sakha (Yakutia). III. – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 51 (1): 220–231 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2017.51.220>
- Coppins B.J., Scheidegger C., Aptroot A. 2009. *Buellia* De Not. – In: *The Lichens of Great Britain and Ireland*. London: British Lichen Society. P. 228–238.
- Czarnota P. 2007. The lichen genus *Micarea* (Lecanorales, Ascomycota) in Poland. – *Polish Bot. Stud.* 23: 1–199.
- Czernyadjeva I.V., Davydov E.A., Efimova A.A., Gogorev R.M., Himelbrant D.E., Kotkova V.M., Kuzmina E.Yu., Leostin A.V., Moroz E.L., Neshataeva V.Yu., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Paukov A.G., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Storozhenko Yu.V., Yakovchenko L.S., Yurchak M.I., Volosnova L.F., Zhurbenko M.P., Zyatnina M.V. 2021. New cryptogamic records. 7. – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 55 (1): 249–277.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.249>
- Gagarina L.V., Stepanchikova I.S. 2013. *Ramonia himelbrantii*, a new corticolous lichen species from Russia. – *Graphis Scripta*. 25 (1): 12–15.
- Gudovicheva A.V., Notov A.A., Himelbrant D.E., Zhurbenko M.P. 2015. Species of lichens and allied fungi new for Kaluga and Tula regions. – *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*. 1: 156–179 (In Russ.).
- Guzow-Krzemińska B., Czarnota P., Łubek A., Kukwa M. 2016. *Micarea soralifera* sp. nov., a new sorediate species in the *M. prasina* group. – *Lichenologist*. 48 (3): 161–169. <https://doi.org/10.1017/S0024282916000050>
- IPNI: International Plant Names Index. 2022. <https://www.ipni.org> (Accessed: 08.VI.2022).
- Konoreva L., Chesnokov S., Kuznetsova E., Stepanchikova I. 2019. Remarkable records of *Micarea* from the Russian Far East and significant extension of *M. microareolata* range. – *Botanica*. 25: 186–201. <https://doi.org/10.2478/botlit-2019-0020>
- Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Korolev K.S., Himelbrant D.E. 2020. On the *Micarea prasina* group in the Kaliningrad Region. – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54 (2): 429–440. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.429>
- Launis A., Malíček J., Svensson M., Tsurykau A., Sérusiaux E., Myllys L. 2019a. Sharpening species boundaries in the *Micarea prasina* group, with a new circumscription of the type species *M. prasina*. – *Mycologia*. 111: 574–592. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1603044>
- Launis A., Myllys L. 2019. *Micarea fennica*, a new lignicolous lichen species from Finland. – *Phytotaxa*. 409 (3): 179–188. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.409.3.6>
- Launis A., Pykälä J., van den Boom P. P. G., Sérusiaux E., Myllys L. 2019b. Four new epiphytic species in the *Micarea prasina* group from Europe. – *Lichenologist*. 51: 7–25. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000555>
- Muchnik E.E. 2011. New and rare species in lichen flora of protected areas of Central Chernozem Region (European part of Russia). – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 45: 199–203 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.199>
- Muchnik E.E. 2020a. Contribution to the lichen biota of the Bryansk Region (Russia). – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 54 (2): 441–451 (In Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.441>
- Muchnik E.E. 2011. New and rare species in lichen flora of protected areas of Central Chernozem Region (European part of Russia). – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 45: 199–203. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2011.45.199>
- Muchnik E.E. 2020b. On the “white spots” on the map of lichenological studies in Central Russia. – In: *Problems of Botany: History and Modernity. Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to 130th birthday of Prof. B.M. Kozo-Polyansky, 80th birthday of Prof. K.F. Khmelev, IX Scientific Meeting “Flora of Central Russia”, Voronezh, February, 3–7, 2020. Voronezh. P. 264–268 (In Russ.)*.
- Muchnik E.E. 2021. Additions to the lichen flora of the “Kulikovo pole” museum-reserve (Tula region). – *Bot. Zhurn.* 106 (11): 1113–1122 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621110065>

- Muchnik E.E., Kondakova G.V., Konoreva L.A., Paukov A.G. 2018. New and rare lichens of the Yaroslavl' Region (Russia). – *Vestnik Tverskogo Universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya*. 1: 171–182 (In Russ.).
- Muchnik E.E., Konoreva L.A., Chesnokov S.V., Paukov A.G., Tsurykau A., Gerasimova J.V. 2019. New and otherwise noteworthy records of lichenized and lichenicolous fungi from central European Russia. – *Herzogia*. 32 (1): 111–126.  
<https://doi.org/10.13158/heia.32.1.2019.111>
- Notov A.A. 2019. Some results of floristic research in the national park over the past five years (2014–2018). – In: National Park “Zavidovo State Complex” – 90 years old. Moscow. P. 47–76 (Issue. XI: Jubilee Scientific Readings). (In Russ.).
- Notov A.A., Himelbrant D.E. 2017. Materials to the lichen flora of Tver region. – *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya i ekologiya*. 1: 246–254 (In Russ.).
- Orange A., James P.W., White F.J. 2001. *Microchemical methods for the identification of lichens*. London: British Lichen Society. 101 p.
- Stepanchikova I.S., Gagarina L.V. 2014. Sbor, opredelenie i khranenie lihenologicheskikh kolleksii [Collection, identification and storage of lichen collections]. – In: *The Lichen flora of Russia: biology, ecology, diversity, distribution and methods for studying lichens*. Moscow; St. Petersburg. P. 228–229 (In Russ.).
- Stepanchikova I., Himelbrant D., Kuznetsova E., Motiejūnaitė J., Chesnokov S., Konoreva L., Gagarina L. 2020. The lichens of the northern shore of the Gulf of Finland in the limits of St. Petersburg, Russia – diversity on the edge of the megapolis. – *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 101–132.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.11>
- Stepanchikova I.S., Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S., Chesnokov S.V., Konoreva L.A., Pankova V.V. 2021. The lichens of Pukhtolova Gora (St. Petersburg, Russia). – *Folia Cryptog. Estonica*. 58: 73–86.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2021.58.10>
- Tarasova V., Konoreva L., Zhurbenko M., Pystina T., Chesnokov S., Androsova V., Sonina A., Semenova N., Valekzhanin A. 2020. New and rare lichens and allied fungi from Arkhangelsk region, North-West Russia. – *Folia Cryptog. Estonica*. 57: 85–100.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2020.57.10>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2019. New records of lichens and allied fungi from the Kostroma Region, Russia. – *Folia Cryptog. Estonica*. 56: 53–62.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.06>
- Urbanavichene I.N., Urbanavichus G.P. 2021. Additions to the lichen flora of the Kerzhensky Nature Reserve and Nizhny Novgorod Region. – *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 55 (1): 195–213 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.195>
- Urbanavichus G.P., Ahti T., Urbanavichene I.N. 2008. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. – *Norrlinia*. 17: 1–80.
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2015. The second addition to the lichenflora of the Republic of Mordovia and Middle Russia. – *Bulliten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie Biologii*. 120 (3): 75–77.
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N. 2022. The core of the Kologrivo Forest State Nature Reserve (Russia) is a hotspot of lichen biodiversity in the southern taiga of Eastern Europe. – *Nature Conservation Research*. 7 (3): 46–63.  
<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2022.029>
- Westberg M., Moberg R., Myrdal M., Nordin A., Ekman S. 2021. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-Forming and Lichenicolous Fungi. Uppsala University: Museum of Evolution. 933 p.
- Zhurbenko M.P. 2007. The lichenicolous fungi of Russia: geographical overview and a first checklist. – *Mycologia Balcanica*. 4: 105–124.
- Zhurbenko M.P., Tugi E.W. 2013. Some noteworthy lichenicolous fungi from Khabarovsk Territory of Russia. – *Mycosphere*. 4 (1): 46–51.  
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/1/3>

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ НА ЮГЕ СИБИРИ

© 2022 г. Е. Ю. Зарубина<sup>1,\*</sup>, Р. Е. Романов<sup>1,2,\*\*</sup>, Е. А. Беляков<sup>3,4</sup>, Е. П. Саранчин<sup>5</sup><sup>1</sup> Институт водных и экологических проблем СО РАН  
ул. Молодежная, 1, Барнаул, 630090, Россия<sup>2</sup> Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия<sup>3</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия<sup>4</sup> Череповецкий государственный университет  
пр. Луначарского, 5, Череповец, 162600, Россия<sup>5</sup> Тюменское президентское кадетское училище  
ул. Клары Цеткин, 39/1, Тюмень, 625001, Россия

\*e-mail: zeur11@mail.ru

\*\*e-mail: romanov\_r\_e@mail.ru

Поступила в редакцию 27.07.2022 г.

После доработки 23.08.2022 г.

Принята к публикации 20.09.2022 г.

На юге Сибири обнаружены 5 видов и 1 гибрид растений новых и редких для регионов: в Кемеровской области – *Ranunculus subrigidus* W.B. Drew, *Utricularia australis* R.Br.; в Новосибирской области – гибрид *Potamogeton* × *angustifolius* J.Presl, *Sparganium stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz., в Томской области – *Elatine triandra* Schkuhr. В Тюменской области обнаружено второе в этом регионе местонахождение *E. triandra*, в Алтайском крае – второе в регионе местонахождение *S. stoloniferum* и новое местонахождение редкого в регионе *Centaurium meyeri* (Bunge) Druse. Выявленные находки существенно дополняют сведения о распространении перечисленных таксонов в Сибири.

**Ключевые слова:** *Centaurium meyeri*, *Elatine triandra*, *Potamogeton* × *angustifolius*, *Ranunculus subrigidus*, *Sparganium stoloniferum*, *Utricularia australis*, Алтайский край, водные растения, Кемеровская, Новосибирская, Томская, Тюменская области

DOI: 10.31857/S0006813622110096

Обширная территория Сибири, включающая большое количество разнотипных водоемов и водотоков, позволяет предполагать высокое видовое разнообразие высших водных растений. Несмотря на длительный период ботанических исследований, водная флора отдельных административных регионов изучена недостаточно. Целью работы является представление флористических находок, полученных в ходе исследований водоемов юга Сибири.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы были выполнены в августе 2007 и 2021 гг. маршрутным методом на водоемах, расположенных в Кемеровской, Новосибирской, Тюменской областях и Алтайском крае. Для определения растений использовался стереоскопический микроскоп. Идентификация сосудистых растений проводилась по Определителям (*Flora Sibiriae*, 1988–1997; Lisitsyna, Papchenkov,

2000; Lisitsyna et al., 2009), монографиям (Taylor, 1989; Papchenkov, 2007), статьям (Papchenkov, Scherbakov, 2003; Bobrov, Chemeris, 2006, 2009; Kaplan, 2010; Popiel et al., 2017; Wiegler et al., 2017). Используемая в работе номенклатура таксонов по сосудистым растениям приведена по IPNI (The International Plant Names Index. URL: www.ipni.org). Подтверждающие образцы хранятся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Кузбасского ботанического сада (KUZ), Новосибирского филиала Института водных и экологических проблем СО РАН, дублиеты ряда сборов – в личной коллекции Е.А. Белякова (Борок, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате полевых исследований списки флоры ряда регионов Сибири пополнились че-

тырьмя видами и одним гибридом, дополнены данные о распространении трех регионально редких видов.

*Potamogeton* × *angustifolius* J. Presl. (сем. Potamogetonaceae) – Новосибирская обл., Ордынский р-он, северо-западнее с. Спирино, 54°08'51.3"N 81°36'42.4"E, водоемы в известняковом карьере на берегу Новосибирского водохранилища, 14 VIII 2021, Р.Е. Романов.

Гибрид *P. lucens* L. и *P. gramineus* L. (Papchenkov, 2007; Wiegleb, Kaplan, 2007; Kaplan, 2010) впервые найден в Новосибирской области. В обнаруженном местонахождении произрастают оба родительских вида с меньшим обилием по сравнению с *P. × angustifolius*. В Азиатской России этот редст известен из Курганской области, Красноярского края (Kashina 1988), ХМАО – Югра (Панкова, 2014), Кемеровской области (Sheremetova et al., 2022), Республик Бурятия и Саха (Якутия) (Abramova et al., 2014; Bobrov, Mochalova, 2014). Предположение о более широком распространении гибрида в Азиатской России (Abramova et al., 2014) подтверждается новой находкой в Новосибирской области.

*Sparganium stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. (сем. Sparganiaceae) – 1) Новосибирская обл., Ордынский р-н, северо-восточнее с. Спирино, 54°08'59.8"N 81°36'49.6"E, болото у небольшого залива Новосибирского водохранилища, единично с растениями-сплавиннообразователями, 14 VIII 2021, Р.Е. Романов, опр. Е.А. Беляков; 2) Алтайский край, Бурлинский р-н, р. Бурла выше оз. Малое Топольное, 53°30'42.7"N 78°48'24.3"E, глубина 0.2 м, грунт – черный ил, 25 VIII 2011, Е.Ю. Зарубина, опр. Е.А. Беляков. Новый вид для Новосибирской области и вторая находка в Алтайском крае. В гербарии ЦСБС СО РАН (NS) хранится образец из Алтайского края: Каменский р-н, 81°40'48"E 53°39'36"N. Центрально-восточноазиатский вид (Yuzerchuk, 1934; Penkovskaya, 1973; Tzvelev, 1984; Timokhina, 1988). На территории России указывается для Амурской, Иркутской областей, Забайкальского края и Республики Саха (Якутия) (Nechaeva, 1974; Timokhina, 1988; Starchenko, 2001; Kuznetsova, Zakharova, 2012). В Центральной Азии отмечен в Казахстане (Roldugin, 1969; Kupriyanov, Mikhailov, 2007), Таджикистане (Flora of the Tajik SSR, 1957), Киргизии, Узбекистане (Tazhibaev et al., 2019), на севере Индии и в Афганистане (Tzvelev, 1984; Cook, Nichills, 1987). В Восточной Азии – в Монголии (Urgamal et al., 2014), Китае (Cook, Nichills, 1987; Kun, Simpson, 2010) и Японии (Miyabe, Cudo, 1931; Cook, Nichills, 1987). На Дальнем Востоке *S. stoloniferum* замещается *S. coreanum* Lévl. (Tzvelev, 1984).

*Ranunculus subrigidus* W.B. Drew (*Batrachium subrigidum* (W.B. Drew) Ritchie) (сем. Ranunculaceae)

(рис. 1, a–c) – 1) Кемеровская область, Тисульский район, 55°35'15.9"N 88°24'31.9"E, пруд на р. Дудет юго-восточнее оз. Большой Берчикуль, у дамбы, 09 VIII 2021, Р.Е. Романов, А.Н. Куприянов; 2) там же, 55°38'59.9"N 88°20'39.7"E, канал к оз. Малый Берчикуль, 09 VIII 2021, Р.Е. Романов, А.Н. Куприянов; 3) там же, ~55°39'25.6"N 88°21'12.2"E, оз. Малый Берчикуль, 10 VIII 2021, Р.Е. Романов, А.Н. Куприянов. Новый вид для Кемеровской области. Преимущественно североамериканско-североазиатский вид, который недавно стал достоверно известен с территории России. Согласно последней сводке по секции *Batrachium* (Wiegleb et al., 2017), он габитуально похож на *R. circinatus* Sibth., но отличается грушевидными нектарниками, опушенными листьями, прилистниками и верхними частями стеблей, более мягкими и редкими листьями. *R. subrigidus* до недавнего времени был известен как североамериканский вид, в Азии встречается в Сибири, на российском Дальнем Востоке, в Монголии и Китае, в Европе найден лишь на Полярном Урале (Wiegleb et al., 2017). В Сибири вид указан для Новосибирской области (Kipriyanova, 2018), Алтайского края (Nobis et al., 2019), Республик Алтай (Kipriyanova, Romanov, 2021), Тыва (Ivanova et al., 2017), Саха (Якутия) (Bobrov, Mochalova, 014), Хакасия (www.iNaturalist.org).

*Utricularia australis* R.Br. (сем. Lentibulariaceae) (рис. 1, d–f) – Кемеровская область, Тисульский район, 55°38'59.9"N 88°20'39.7"E, канал к оз. Малый Берчикуль, 09 VIII 2021, Р.Е. Романов, А.Н. Куприянов. Новый вид для Кемеровской области. От пузырчатки обыкновенной отличается округлой плоской нижней губой венчика с горизонтально распростертыми боковыми долями, а также отсутствием волосков в зеве венчика. Борео-тропический вид; встречается в Евразии (за исключением северных районов), тропической и южной Африке, Австралии и Новой Зеландии (Taylor, 1989). На территории России вид известен с европейской части и Дальнего Востока (Tzvelev, 1996; Lisitsyna et al., 2009). На территории Сибири этот вид был недавно обнаружен в пойменных водоемах р. Иртыш (Тюменская область) (Kapitonova, 2020). На сайте www.iNaturalist.org указываются местонахождения в Новосибирской области и Алтайском крае. По мнению О.А. Капитоновой (Kapitonova, 2020), вид распространен в регионе шире, но просматривается в связи с морфологическим сходством с пузырчаткой обыкновенной. Находка в Кемеровской области хорошо согласуется с последней оценкой ареалов видов *Utricularia* в северной Евразии (Bobrov et al., 2022).

*Elatine triandra* Schkuhr (сем. Elatinaceae) (рис. 1, g, h) – 1) Тюменская область, г. Тюмень, Центральный административный округ, левобере-



**Рис. 1.** Диагностические признаки *Ranunculus subrigidus* (a–c), *Utricularia australis* (d–f), *Elatine triandra* (g, h) из регионов юга Сибири: a – нектарник (стрелка) в основании лепестка, b – опушение основания листа (стрелка), c – плодики, d – венчик, вид спереди, e – венчик, вид сзади, f – цветок, вид снизу, g – коробочка с трехчленным околоцветником, h – семена *E. triandra* и *E. hydropiper* (стрелка). Масштаб: a–c, g, h – 1 мм, d–f – 1 см.

**Fig. 1.** Key morphological traits of *Ranunculus subrigidus* (a–c), *Utricularia australis* (d–f), and *Elatine triandra* (g, h) from South Siberian regions: a – nectary (arrowhead) at the petal base, b – hairy base of leaf (arrowhead), c – fruit, d – corolla, front view, e – corolla, back view, f – flower, base view, g – capsule with three-merous perianth, h – seeds of *E. triandra* and *E. hydropiper* (arrowhead). Scale bars: a–c, g, h – 1 mm, d–f – 1 cm.

режная пойма р. Тура, 57°12'03.7"N 65°29'00"E, на дне высохшего пойменного водоема, совместно с *E. hydropiper* L., 13 XI 2021, Е.П. Саранчин, опр. Р.Е. Романов; 2) Томская область, озеро Круглое (Самусь), 56°45'07.88"N 84°42'33.08"E, в воде на глубине 0.1–0.2 м на заиленном песке,

27 VII 2016, Е.Ю. Зарубина. Очень редкий для Сибири вид. Для Томской области это первое местонахождение. В Тюменской области – второе местонахождение, поскольку вид был недавно найден в окр. г. Тобольска (Каритопова, 2021). В Сибири указывается для Кемеровской области (Крапи-

винский район, среднее течение р. Томь) и Республики Бурятия (Северо-Байкальский район, устье р. Качеры) (Vlasova, 1996). Миниатюрность растений этого вида и узкая биотопическая приуроченность может быть причиной того, что вид пропускается при флористических исследованиях.

*Centaurium meyeri* (Bunge) Druce (сем. Gentiana-ceae) — Алтайский край, г. Барнаул, Ленинский район, севернее золошлакоотвала ТЭЦ-3, 53°25'03.7"N 83°40'16.7"E, зарастающий песчаный карьер, на участке с разреженной растительностью, вместе с *Typha laxmanii* Leresch., 06 VIII 2021, Р.Е. Романов, опр. А.Н. Куприянов. Редкий на юге Сибири вид. Самое северное местонахождение в Алтайском крае, где известен из пяти местонахождений (Silant'eva, 2013), расположенных далеко от нового. Ранее (23 VIII 2013) был обнаружен авторами в 2 км юго-западнее, 53°24'14.9"N 83°39'37.4"E, что подтверждено фотографиями (<https://www.inaturalist.org/observations/70823022>), однако растения не были гербаризированы. В 2021 г. вид не был найден здесь, поскольку местонахождение 2013 г. было занято сообществом тростника обыкновенного. По-видимому, стабильное присутствие этого вида в пойме Верхней Оби стало возможным благодаря многолетнему функционированию золошлакоотвала, которое привело к некоторому засолению почв окружающей его территории.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проектов № 0306-2021-0001 “Исследование разнообразия и структурно-функциональной организации водных экосистем для сохранения и рационального использования водных и биологических ресурсов Западной Сибири” Института водных и экологических проблем СО РАН, № 122011900032-7 “Гербарные фонды БИН РАН (история, сохранение, изучение и пополнение)” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, № 121051100099-5 “Разнообразие, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод” Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Романов Р.Е. благодарен д.б.н. А.Н. Куприянову за организацию и проведение полевых исследований в Кемеровской области, определение *Centaurium meyeri*.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramova et al.] Абрамова Л.А., Волкова П.А., Дудов С.В., Бобров А.А., Копылов-Гуськов Ю.О. 2014. Находки новых, заносных и редких для Бурятии видов сосудистых растений на территории Алтайского заказника (Мухоршибирский район). — *Turczaninowia*. 17 (4): 69–73. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.17.4.12>
- [Bobrov, Chemeris] Бобров А.А., Чемерис Е.В. 2006. Заметки о речных рдестах (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) Верхнего Поволжья. — *Новости сист. высш. раст.* 38: 23–65.
- [Bobrov, Chemeris] Бобров А.А., Чемерис Е.В. 2009. Находки новых и редких рдестов (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) в реках северо-востока Центральной России (Костромская и Кировская области). — *Новости сист. высш. раст.* 41: 291–301.
- [Bobrov, Mochalova] Бобров А.А., Мочалова О.А. 2014. Заметки о водных сосудистых растениях Якутии по материалам якутских гербариев. — *Новости сист. высш. раст.* 45: 122–144.
- Bobrov A.A., Volkova P.A., Kopylov-Guskov Y.O., Mochalova O.A., Kravchuk A.E., Nekrasova D.M. 2022. Unknown sides of *Utricularia* (Lentibulariaceae) diversity in East Europe and North Asia or how hybridization explained old taxonomical puzzles. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 54: 125649. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125649>
- Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1987. A monographic study of the genus *Sparganium*. Part 2: Subgenus *Sparganium*. — *Bot. Helv.* 97 (1): 1–44.
- [Flora of the Tajik SSR] Флора Таджикской ССР. 1957. Папоротникообразные — Злаки. Т. I. М. —Л. 548 с.
- [Flora Sibiriae] Флора Сибири. 1988–2003. Новосибирск. Т. 1–14.
- [Ivanova et al.] Иванова М.О., Волкова П.А., Копылов-Гуськов Ю.О., Бобров А.А. 2017. Флористические находки в южных природных районах Республики Тувы и в охранной зоне заповедника “Убсунурская котловина”. — *Turczaninowia*. 20 (4): 15–25. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.2>
- Kapitonova O.A. 2021. *Elatine triandra* Schkuhr (Elatinaceae). — In: Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 3 (A.V. Verkhovina, ed.). — *Botanica Pacifica*. 10 (1): 90. <https://doi.org/10.17581/bp.2021.10110>
- [Kapitonova] Капитонова О.А. 2020. Род пузырчатка (*Utricularia* L., Lentibulariaceae Rich.) в Западной Сибири: видовой состав, распространение, особенности экологии. — В кн.: Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Труды VII Междунар. науч. конф., посвященной 135-летию Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета и 170-летию со дня рождения П.Н. Крылова. Томск. С. 52–54. <https://doi.org/10.17223/978-5-94621-927-3-2020-16>
- Kaplan Z. 2010. Hybridization of *Potamogeton* species in the Czech Republic: diversity, distribution, temporal trends and habitat preferences. *Preslia*. 82: 261–287.
- [Kashina] Кашина Л.И. 1988. Potamogetonaceae — Рдестовые. — В кн.: Флора Сибири. Новосибирск. Т. 1. С. 93–105.



- [Kipriyanova] Киприянова Л.М. 2018. О новых местонахождениях малоизвестных и редких для Западной Сибири водных растений. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 123 (3): 84–85.
- [Kipriyanova, Romanov] Киприянова Л.М., Романов Р.Е. 2021. Флористические находки в Республике Алтай. — Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 54: 176–185.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/54/9>
- Kun S., Simpson D.A. 2010. Typhaceae. — In: Flora of China. St. Louis. 23: 158–163.
- [Kupriyanov, Mikhailov] Куприянов А.Н., Михайлов В.Г. 2007. Список растений Каркаралинского национального парка. — В кн.: Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 13: 5–38.
- [Kuznetsova, Zakharova] Кузнецова Л.В., Захарова В.И. 2012. Конспект флоры Якутии: сосудистые растения. Новосибирск. 271 с.
- [Lisitsyna, Papchenkov] Лисицына Л.И., Папченков В.Г. 2000. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М. 237 с.
- [Lisitsyna et al.] Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко Л.И. 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М. 219 с.
- Miyabe K., Cudo Y. 1931. Flora of Hokkaido and Saghalien II: Monocotyledoneae Typhaceae to Cyperaceae. — J. Fac. Agric.. 26 (2): 81–277.
- [Nechaeva] Нечаева Т.И. 1974. Сем. Sparganiaceae Engl. — Ежеголовниковые. — В кн.: Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л. С. 51.
- Nobis M., Klichowska E., Terlević A., Wróbel A., Erst A., Hrivnák R., Ebel A.L., Byalt V.V., Gudkova P.D., Király G., Kipriyanova L.M., Olonova M., Piwowarczyk R., Pliszko A., Rosadziński S., Seregin A.P., Honcharenko V., Marciniuk J., Marciniuk P., Oklejewicz K., Wolanin M., Batlai O., Bubíková K., Choi H.J., Kochjarová J., Molnár A.V., Nobis A., Nowak A., Ofaheřová H., Óvári M., Shukherdorj B., Sramkó G., Troshkina V.I., Verkhözina A.V., Xiang K., Wang W., Xiang K., Zyкова E.Yu. 2019. Contribution to the flora of Asian and European countries: new national and regional vascular plant records. — Botany Letters. 166 (2): 163–188.  
<https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1600165>
- [Pankova] Панкова Н.Л. 2014. Новые находки водных растений на территории Ханты-Мансийского автономного округа — Югры. — Turczaninowia. 17 (1): 66–68.
- [Papchenkov] Папченков В.Г. 2007. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. Ярославль. 72 с.
- [Papchenkov, Scherbakov] Папченков В.Г., Щербаков А.В. 2003. Ключ для определения рдестов (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) средней полосы европейской части России. — В кн.: Материалы школы по гидробиологии “Гидробиология: методология и методы”. Рыбинск. С. 92–97.
- [Penkovskaya] Пеньковская Е.Ф. 1973. Сем. Ежеголовниковые — Sparganiaceae. — В кн.: Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск. С. 302.
- Popiel A., Łysko A., Białecka B., Bihun M.M., Sramkó G., Staroń W., Wieczorek A., Molnár A. 2017. Seed morphometric characteristics of European species of *Elatine* (Elatinaceae). PeerJ. 5: e3399.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.3399>
- [Roldugin] Ролдугин И.И. 1969. Сем. Ежеголовниковые — Sparganiaceae Rudolph. — В кн.: Иллюстрированный определитель флоры Казахстана. Алмата. Т. 1. С. 43.
- [Sheremetova et al.] Шереметова С.А., Хрусталева И.А., Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Андреев Б.Г., Стрельникова Т.О., Эбель Т.В., Гудкова П.Д. 2022. Новые и редкие виды во флоре Кузбасса. — Turczaninowia. 25 (1): 86–104.  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.1.8>
- [Silant'eva] Силантьева М.М. 2013. Конспект флоры Алтайского края. 2-е изд. Барнаул. 520 с.
- [Starchenko] Старченко В.М. 2001. Конспект флоры Амурской области. — В кн.: Комаровские чтения. 48: 5–54.
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* — a taxonomic monograph. Kew Bulletin Additional Series XIV. London. 724 p.
- [Tazhibayev et al.] Тожибаев К.Ш., Бешко Н.Ю., Шомуродов Х.Ф., Кодиров У.Х., Тургинов О.Т., Шарипова В.К. 2019. Кадастр флоры Узбекистана: Кашкадарьинская область. Ташкент. 256 с.
- [Timokhina] Тимохина С.А. 1988. Семейство Sparganiaceae — Ежеголовниковые. — В кн.: Флора Сибири. Т. 1. Новосибирск. С. 88–92.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1984. Заметки о некоторых гидрофильных растениях флоры СССР. — Новости сист. высш. раст. 21: 232–242.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1996. Сем. Пузырчатковые Lentibulariaceae Rich. — В кн.: Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. СПб. Т. 8. С. 260–267.
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. 2014. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. Ulaanbaatar. 282 p.
- [Vlasova] Власова Н.В. 1996. Elatinaceae. — В кн.: Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск. С. 75–77.
- Wiegleb G., Kaplan Z. 2007. An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). — Folia Geobotanica. 33 (3): 241–316.  
<https://doi.org/10.1007/BF03216205>
- Wiegleb G., Moravec J., Therillat J.-P., Bobrov A.A., Zalewska-Gałosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae). — Phytotaxa. 319 (1): 1–55.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
- [Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1964. *Sparganium* L. — В кн.: Флора средней полосы европейской части СССР. Л. С. 691–693.

## FLORISTIC NOVELTIES FROM SOUTHERN SIBERIA

E. Yu. Zarubina<sup>a,#</sup>, R. E. Romanov<sup>a,b,##</sup>, E. A. Belyakov<sup>c,d</sup>, and E. P. Saranchin<sup>e</sup><sup>a</sup> Institute for Water and Environmental Problems SB RAS  
Molodezhnaya Str., 1, Barnaul, 656038, Russia<sup>b</sup> Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia<sup>c</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS  
Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia<sup>d</sup> Cherepovets State University Lunacharsky Ave., 5, Cherepovets, 162600, Russia<sup>e</sup> Tyumen Presidential Cadet School Klara Zetkin Str., 39/1, Tyumen, 625, Russia#e-mail: [zeur11@mail.ru](mailto:zeur11@mail.ru)##e-mail: [romanov\\_r\\_e@mail.ru](mailto:romanov_r_e@mail.ru)

Four species and one hybrid of aquatic plants were found for the first time in South Siberian regions: *Ranunculus subrigidus* W.B. Drew and *Utricularia australis* R. Br. in Kemerovo Region, *Potamogeton* × *angustifolius* J. Presl and *Sparganium stoloniferum* (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. in Novosibirsk Region, *Elatine triandra* Schkuhr. in Tomsk Region. The second locality of *E. triandra* was found in Tyumen Region. The second locality of *S. stoloniferum* was revealed in Altai Territory. A new locality of *Centaurium meyeri* (Bunge) Druce, rare in the region, was found in Altai Territory. All new records update distributional data in Siberia for the species listed.

**Keywords:** *Centaurium meyeri*, *Elatine triandra*, *Potamogeton* × *angustifolius*, *Ranunculus subrigidus*, *Sparganium stoloniferum*, *Utricularia australis*, Altai Territory, aquatic plants, Kemerovo, Novosibirsk, Tomsk, Tyumen regions

## ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by the project No. 0306-2021-0001 “Study of the diversity and structural and functional organization of aquatic ecosystems for the conservation and rational use of water and biological resources in Western Siberia” of the Institute for Water and Environmental Problems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, the project No. 122011900032-7 “Herbarium collections (history, conservation, study and replenishment)” of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, and the project No. 121051100099-5 “Diversity, structure and functioning of algal and plant communities in continental waters” of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences. R.E. Romanov is deeply grateful to A.N. Kupriyanov for arrangement of field studies in Kemerovo Region and for the identification of *Centaurium meyeri*.

## REFERENCES

- Abramova L.A., Volkova P.A., Dudov S.V., Bobrov A.A., Kopylov-Guskov Y.O. 2014. Findings of new, adventive and rare for Buryatia species of vascular plants on the territory of Altachejsky reserve (Mukhorshibirsky district). — *Turczaninowia*. 17 (4): 69–73 (In Russ.).
- Bobrov A.A., Chemeris E.V. 2006. Zametki o rechnykh rdestakh (Potamogeton, Potamogetonaceae) Verkhnego Povolzh'ya [Notes on river pondweeds (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) of the Upper Volga region]. — *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 38: 23–65 (In Russ.).
- Bobrov A.A., Chemeris E.V. 2009. Nakhodki novykh i redkikh rdestov (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) v rekakh severo-vostoka Tsentral'noy Rossii (Kostromskaya i Kirovskaya oblasti) [Findings of new and rare pondweeds (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) in the rivers of the north-east of Central Russia (Kostroma and Kirov regions)]. — *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 41: 291–301 (In Russ.).
- Bobrov A.A., Mochalova O.A. 2014. Notes on aquatic vascular plants of Yakutia on materials of the Yakutian Herbaria. — *Novosti System. Vyssh. Rast.* 45: 122–144 (In Russ.).
- Bobrov A.A., Volkova P.A., Kopylov-Guskov Y.O., Mochalova O.A., Kravchuk A.E., Nekrasova D.M. 2022. Unknown sides of *Utricularia* (Lentibulariaceae) diversity in East Europe and North Asia or how hybridization explained old taxonomical puzzles. — *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 54: 125649. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2021.125649>
- Cook C.D.K., Nicholls M.S. 1987. A monographic study of the genus *Sparganium*. Part 2: Subgenus *Sparganium*. — *Bot. Helv.* 97 (1): 1–44.
- Flora of the Tajik SSR. 1957. Polypodiophyta — Poaceae. Vol. I. Moscow–Leningrad. 548 p. (In Russ.).
- Flora Sibiriae. 1988–2003. / Ed. L.I. Malyshev. Novosibirsk. Vol. 1–14 (In Russ.).
- Ivanova M.O., Volkova P.A., Kopylov-Guskov Yu.O., Bobrov A.A. 2017. Floristic findings in southern nature regions of Tuva Republic and in conservation zone of

- Ubsunur Hollow Biosphere Reserve. – Turczaninowia. 20 (4): 15–25. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.4.2>
- Kapitonova O.A. 2021. *Elatine triandra* Schkuhr (Elatinaceae). – In: Findings to the flora of Russia and adjacent countries: New national and regional vascular plant records, 3. – Botanica Pacifica 10 (1): 90.  
<https://doi.org/10.17581/bp.2021.10110>
- Kapitonova O.A. 2020. Genus bladderwort (*Utricularia* L., Lentibulariaceae Rich.) in Western Siberia: species composition, distribution, ecological features. – Problems of studying the vegetation cover of Siberia: Proceedings of the VII International conference, dedicated to the 135th anniversary of the P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University and 170th anniversary of P.N. Krylov (Tomsk, September 28–30, 2020). Tomsk. P. 52–54. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/978-5-94621-927-3-2020-16>
- Kaplan Z. 2010. Hybridization of *Potamogeton* species in the Czech Republic: diversity, distribution, temporal trends and habitat preferences. Preslia. 82: 261–287.
- Kashina L.I. 1988. Potamogetonaceae. – In: Flora of Siberia. Novosibirsk. T. 1. P. 93–105 (In Russ.).
- Kipriyanova L.M. 2018. On new localities of little-known and rare for West Siberia aquatic plants. – Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytateley Prirody. Otd. Biol. 123 (3): 84–85 (In Russ.).
- Kipriyanova L.M., Romanov R.E. 2021. Floristic novelties in the Republic of Altai. – Vestnik of the Tomsk State University. Biology. 54: 176–185 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/19988591/54/9>
- Kun S., Simpson D.A. 2010. Typhaceae. – In: Flora of China. 23: 158–163.
- Kupriyanov A.N., Mikhailov V.G. 2007. Spisok rasteniy Karkaralinskogo natsional'nogo parka. [List of plants of the Karkaraly National Park]. – Botanical studies of Siberia and Kazakhstan. 13: 5–38 (In Russ.).
- Kuznetsova L.V., Zakharova V.I. 2012. Konspekt flory Yakutii: sosudistyye rasteniya [Synopsis of the flora of Yakutia: vascular plants]. Novosibirsk. 271 p. (In Russ.).
- Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G. 2000. Flora vodoyomov Rossii: Opredelitel' sosudistykh rasteniy [Flora of water bodies of Russia: Key to vascular plants]. Moscow. 237 p. (In Russ.).
- Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G., Artemenko L.I. 2009. Flora vodoyomov volzhskogo basseyna. Opredelitel' sosudistykh rasteniy [Flora of water bodies of Volga basin. Key to vascular plants]. Moscow. 219 p. (In Russ.).
- Miyabe K., Cudo Y. 1931. Flora of Hokkaido and Saghalien II: Monocotyledoneae Typhaceae to Cyperaceae. – J. Fac. Agric. 26 (2): 81–277.
- Nechaeva T.I. 1974. Sparganiaceae Engl. – In: Opredelitel' vysshikh rasteniy Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov [Key to higher plants of Sakhalin and the Kuril Islands]. Leningrad. 51 p. (In Russ.).
- Nobis M., Klichowska E., Terlević A., Wróbel A., Erst A., Hrivnák R., Ebel A.L., Byalt V.V., Gudkova P.D., Király G., Kipriyanova L.M., Olonova M., Piwo-warczyk R., Pliszko A., Rosadziński S., Seregin A.P., Honcharenko V., Marciniuk J., Marciniuk P., Okle-jewicz K., Wolanin M., Batlai O., Bubíková K., Choi H.J., Kochjarová J., Molnár A.V., Nobis A., Nowak A., Ofaheřová H., Óvári M., Shukherdorj B., Sramkó G., Troshkina V.I., Verkhozina A.V., Xiang K., Wang W., Xiang K., Zykova E.Yu. 2019. Contribution to the flora of Asian and European countries: new national and regional vascular plant records. – Botany Letters. 166 (2): 163–188.  
<https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1600165>
- Pankova N.L. 2014. New finds of aquatic plants on the territory of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Yugra. – Turczaninowia. 17 (1): 66–68 (In Russ.).
- Papchenkov V.G. 2007. Gibrity i maloizvestnyye vidy vodnykh rasteniy. [Hybrids and little-known species of aquatic plants]. Yaroslavl'. 72 p. (In Russ.).
- Papchenkov V.G., Scherbakov A.V. 2003. Klyuch dlya opredeleniya rdestov (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) sredney polosy Yevropeyskoy chasti Rossii [Key for identifying pondweeds (*Potamogeton* L., Potamogetonaceae) in the middle zone of the European part of Russia]. – In: Gidrobotanika: metodologiya i metody. Materialy shkoly po gidrobotanike. Rybinsk. P. 92–97 (In Russ.).
- Penkovskaya E.F. 1973. Sparganiaceae. – In: Opredelitel' rasteniy Novosibirskoy oblasti [Manual for plants of the Novosibirsk Region]. Novosibirsk. P. 302 (In Russ.).
- Popiela A., Łysko A., Białecka B., Bihun M.M., Sramkó G., Staroń W., Wiczorek A., Molnár A. 2017. Seed morphometric characteristics of European species of *Elatine* (Elatinaceae). PeerJ. 5: e3399  
<https://doi.org/10.7717/peerj.3399>
- Roldugin I.I. 1969. Sparganiaceae Rudolph. – In: Ilyustrirovannyi opredelitel' flory Kazakhstana. Alma-Ata. Vol. 1. P. 43 (In Russ.).
- Sheremetova S.A., Khrustaleva I.A., Ebel A.L., Kupriyanov A.N., Andreev B.G., Strelnikova T.O., Ebel T.V., Gudkova P.D. 2022. New and rare species in the Kuzbass flora. – Turczaninowia. 25 (1): 86–104 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.1.8>
- Silant'eva M.M. 2013. Konspekt flory Altaiskogo kraja [Synopsis of the flora of the Altai Territory]. Second ed. Barnaul. 520 p. (In Russ.).
- Starchenko V.M. 2001. Konspekt flory Amurskoy oblasti [Synopsis of the flora of the Amur region]. – Komarovskiy chteniya. 48: 5–54 (In Russ.).
- Taylor P. 1989. The genus *Utricularia* – a taxonomic monograph. Kew Bulletin Additional Series XIV. London. 724 p.
- Tazhibayev K.Sh., Beshko N.Yu., Shomurodov Kh.F., Kodirov UKh., Turginov O.T., Sharipova V.K. 2019. Cadastre of flora of Uzbekistan: Kashkadarya region. Tashkent. 256 p. (In Russ.).
- Timokhina S.A. 1988. Sparganiaceae. – In: Flora Sibiri [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 1. P. 88–92 (In Russ.).

- Tzvelev N.N. 1984. Zametki o nekotorykh gidrofil'nykh rasteniyakh flory SSSR [Notes on some hydrophilic plants of the flora USSR]. — *Novosti Sist. Vyssh. Rast.* 21: 232–242 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 1996. Lentibulariaceae Rich. — In: *Sosudistye rasteniya Sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular Plants of the Soviet Far East]. St. Petersburg. Vol. 8. P. 260–267 (In Russ.).
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. 2014. *Conspectus of the vascular plants of Mongolia*. Ulaanbaatar. 282 p.
- Vlasova N.V. 1996. Elatinaceae. — In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 10. P. 75–77 (In Russ.).
- Wiegand G., Kaplan Z. 2007. An account of the species of *Potamogeton* L. (Potamogetonaceae). — *Folia Geobotanica*. 33 (3): 241–316. <https://doi.org/10.1007/BF03216205>
- Wiegand G., Moravec J., Therillat J.-P., Bobrov A.A., Zaleska-Gałosz J. 2017. A taxonomic account of *Ranunculus* section *Batrachium* (Ranunculaceae). — *Phytotaxa*. 319 (1): 1–55. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.319.1.1>
- Yuzepchuk S.V. 1964. *Sparganium* L. — In: *Flora sredney polosy Yevropeyskoy chasti SSSR* [Flora of central part of the European USSR]. Leningrad. P. 691–693 (In Russ.).