RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 107

№ 8

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue A. K. Sytin

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

Moscow

2022

© Russian Academy of Sciences, 2022
© Compilation Editorial board
of "Botanicheskii Zhurnal", 2022

СОДЕРЖАНИЕ

Том 107, номер 8, 2022

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Род *Draba* (Brassicaceae) в Мурманской области
А. В. Разумовская, Э. М. Мачс, М. Н. Кожин 731

СООБЩЕНИЯ

Зональные закономерности растительного покрова Средней и Северо-Восточной Сибири
И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская 749

Состояние популяции редкого растения *Coptidium* × *spitsbergense* (Ranunculaceae) в заповеднике “Ненецкий”
Т. В. Дьячкова 757

Апомиксис у злаков флоры Саратовской области
Э. И. Кайбелева, О. И. Юдакова 766

Репродуктивная биология *Coluria geoides* (Rosaceae)
Т. В. Елисафенко, В. Н. Годин 781

Karyological study of some *Geranium* species (Geraniaceae) from Armenia
A. Ghukasyan, R. Adamyan, and A. Poghosyan 794

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Taxonomic review of *Pyrus* (Rosaceae) section *Argyromalon* in Armenia
J. A. Akopian 800

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Новые для флоры Ивановской области таксоны сосудистых растений
Е. А. Борисова, А. А. Курганов, Ю. С. Виноградова, Н. К. Конотоп 809

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 100-летию Раисы Гавриловны Ивановой (1922–2009)
Л. Р. Кадырова, Л. В. Фомина 814

ХРОНИКА

Первый съезд Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета
Т. В. Крестовская 818

Указатель обозначенных типов 822

Contents

Vol. 107, No. 8, 2022

ORIGINAL ARTICLES

The genus *Draba* (Brassicaceae) in Murmansk Region
A. V. Razumovskaya, E. M. Machs, M. N. Kozhin 731

COMMUNICATIONS

Zonal regularities of vegetation cover in Middle and North-Eastern Siberia
I. N. Safronova, T. K. Yurkovskaya 749

State of population of rare plant *Coptidium* × *spitsbergense* (Ranunculaceae) in the "Nenetsky" Reserve
T. V. Dyachkova 757

Apomixis in grasses of Saratov Region flora
E. I. Kaybeleva, O. I. Yudakova 766

Reproductive biology of *Coluria geoides* (Rosaceae)
T. V. Elisafenko, V. N. Godin 781

Karyological study of some *Geranium* species (Geraniaceae) from Armenia
A. Ghukasyan, R. Adamyan, A. Poghosyan 794

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Taxonomic review of *Pyrus* (Rosaceae) section *Argyromalon* in Armenia
J. A. Akopian 800

FLORISTIC RECORDS

Taxa of vascular plants new to the flora of Ivanovo Region
E. A. Borisova, A. A. Kurganov, Y. S. Vinogradova, N. K. Konotop 809

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

On the 100th anniversary of Raisa Gavrilovna Ivanova (1922–2009)
L. R. Kadyrova, L. V. Fomina 814

CHRONICLES

The First Congress of the Russian Association of Researchers of the Himalaya and Tibet
T. V. Krestovskaya 818

Index to designated types 822

EDN: PAWJXP
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 731–748

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

РОД *DRABA* (BRASSICACEAE) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. А. В. Разумовская[1,*], Э. М. Мачс[2], М. Н. Кожин[3]

[1] *Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН*
мкр. Академгородок, 14А, Апатиты, Мурманская область, 184209, Россия
[2] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
[3] *Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН*
мкр. Академгородок, 18А, Апатиты, Мурманская область, 184209, Россия
**e-mail: anna-lynx@mail.ru*

Поступила в редакцию 23.03.2022 г.
После доработки 04.06.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

На основе гербарных и литературных данных, а также наблюдений авторов проведен анализ и составлены карты географического распространения в Мурманской области 11 видов рода *Draba* L. Внутригеномный полиморфизм критических образцов *Draba* и степень родства отдельных таксонов определялись с помощью молекулярно-генетического анализа по Сенгеру и методом NGS. Приводятся сведения о находках 2 новых для области видов: *Draba oxycarpa* Sommerf. и *Draba micropetala* Hook., а также о *Draba cinerea* Adams, не упоминавшейся ранее в русскоязычных региональных публикациях. Описанный с островов и побережья Белого моря вид *Draba insularis* Pissjauk предложено рассматривать в составе *Draba hirta* L. в качестве формы, встречающейся в условиях благоприятного микроклимата и минерального питания. Виды *Draba*, обитающие в Мурманской области, по типам ареалов разделяются на “арктическую” и “гипоарктомонтанную” группы с разными адаптационными характеристиками в условиях современного климата. Для обеих групп, несмотря на различия во встречаемости видов, свойственен преимущественно приморский характер распространения. В континентальных районах они приурочены к палео-фьордам и краевым зонам морских трансгрессий и имеют компактный, рефугиальный характер произрастания, что согласуется с гипотезой их перигляциального и шельфового расселения в Арктике четвертичного периода. Выявленные популяции крупок арктической группы, вследствие своего реликтового характера, заслуживают охраны и дальнейшего изучения. Выявленные закономерности современного расселения видов позволяют сформулировать рекомендации по корректировке системы природоохранных мероприятий в Мурманской области.

Ключевые слова: Род *Draba*, новые находки, карты распространения, систематика, филогенетическое дерево, внутригеномный полиморфизм, палеоландшафт

DOI: 10.31857/S0006813622080105

Виды рода *Draba* редки в Мурманской области, находки многих из них исчисляются единицами. Со времени составления карт распространения видов и последних региональных флористических сводок (Pis’yaukova, 1956, Ramenskaya, 1983) обобщающая информация появлялась лишь для некоторых из них в рамках периодически издаваемых областных Красных Книг. В последующие десятилетия благодаря флористическим исследованиям в различных районах области накапливались новые сведения о географии и экологии популяций, происходили важные находки, не всегда публиковавшиеся, а иногда лишь пополнявшие гербарные коллекции. С развитием интернет-коммуникаций стали более открытыми данные скандинавских исследователей XIX – начала XX века, что заметно повысило объем информации по западной части области. По мере накопления литературных и полевых данных стала очевидной неравномерность распределения даже более обычных видов рода *Draba* в отдельных районах области, равно в северотаежных и в (горно-) тундровых условиях. Находки последних лет довершили картину. Появилась возможность систематизировать и анализировать разрозненные сведения, чему и посвящена эта статья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основная часть данных по распространению видов рода *Draba* в Мурманской области получена в процессе изучения гербарных образцов кол-

лекций INEP, KPABG, KAND, LE, MW, PTZ, H, OULU, TUR, литературных источников, включая флористические списки отдельных регионов и открытых интернет-ресурсов, в том числе, фондов гербариев H, OULU, TUR (FinBIF...). Сбор информации о присутствии видов на побережьях и в континентальных районах Мурманской области проводился также в экспедициях 2011–2021 гг. С 2018 г. ведутся наблюдения по состоянию популяций редких и уникальных видов рода *Draba* на полуостровах Рыбачий и Средний (мониторинг численности и ареалов популяций, подтверждение и картирование находок начала XX века и др.). Карты распространения *Draba* в Мурманской области построены с использованием геоинформационной системы ArcGIS ArcMap 10.2 ESRI.

Молекулярно-генетические исследования

Для выяснения видовой принадлежности критических образцов *Draba*, а также установления степени родства *Draba insularis* и *Draba hirta* применялся молекулярно-генетический анализ по Сенгеру. Секвенирование было выполнено на генетическом анализаторе AbiPrism 3130 с использованием образцов тотальной ДНК (Doyle, Doyle, 1987) и праймеров ITS-1p (Ridgway et al., 2003) и ITS-4 (White et al., 1990) на том же амплификаторе, с теми же реактивами и по такому же протоколу. По результатам анализа выполнено построение филогенетического дерева методом максимального правдоподобия в программе Mega 7 (Kumar et al., 2018). Для его построения были привлечены последовательности представителей исследуемых и близких к ним таксонов, взятые из базы данных NCBI (National Center for Biotechnology Information) GenBank (Benson et al., 2005).

Выяснение возможных родительских видов для предположительно гибридных особей *Draba oxycarpa* проводилось методом NGS. На площадке наблюдений в месте их обнаружения (п-ов Средний) были взяты образцы совместно произрастающих явно гибридных и “фенотипически чистых” особей *Draba oxycarpa*, *D. lanceolata* и *D. incana*. Кроме того, контрольные образцы *D. incana* отобраны в изолированном местонахождении на побережье Кутовой губы в 12.5 км от площадки. Внутригеномный полиморфизм был изучен на основе локус-специфичного секвенирования NGS на платформе Illumina MiSeq. Подготовка библиотек проводилась с использованием образцов тотальной ДНК (Doyle, Doyle, 1987) и праймеров ITS-1p (Ridgway et al., 2003) и ITS-2 (White et al., 1990). Амплификация фрагмента проводилась на амплификаторе BioRad T-100 с использованием набора Plant PCR Master Mix Thermo Scientific по следующему протоколу: начальная денатурация 98°C 5 минут; 30 циклов амплификации (98°C 5 секунд, 56°C 5 секунд, 72°C 15 секунд); финальный синтез 72°C 1 минута; хранение 12°C. Обработка данных проводилась с использованием программ FastQC (Babraham Bioinformatics), Trimmomatic (Bolger et al., 2014), Fastq-join (Aronesty, 2013) и Vsearch (Rognes et al., 2016). Фильтрация полученных риботипов OTU проводилась вручную по выравниваниям с использованием программы Mega 7 (Kumar et al., 2018) и сервиса BLAST NCBI.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение видов Draba L. в Мурманской области

***Draba alpina* L.** – Крупка альпийская. Редкий в Мурманской области вид, занесен в Красную книгу Мурманской области (далее ККМО) с категорией 3 (Red..., 2014). Известны всего несколько его местонахождений (рис. 1а), преимущественно на Баренцевоморском побережье: на крайнем северо-западе в Расватунтури (Печенгский р-н) – сборы П. Каллио, 1941, TUR (FinBIF...); в районе Святого Носа (Восточный Мурман, Ловозерский р-н) – сборы Ф. Ниландера, 1844, H (FinBIF...) и в устье реки Восточная Лица (Pis’yaukova, 1956). Указание “п. Гремиха” (Ramenskaya, Andreeva, 1982), по всей вероятности, относится к точке сборов Ниландера, отмечаемой, также, в Атласе сосудистых растений Северной Европы (Hultén, Fries, 1986). Приводится для Хибин (Tolmachev, 1975, Hultén, Fries, 1986). Находки последних лет состоялись в “континентальных” районах Мурманской области: в заповеднике “Пасвик” на скальных склонах северо-восточной части горы Калкуля к озеру Каскамаярви (Kravchenko et al., 2016) и в Лапландском заповеднике – на северных склонах массива Мончетундра (озеро Вайкис: INEP (V) LID1504038, Borovichev et al., 2020a). Новые находки дополняют представление об экологии и характере распространения видов. Аннотации сборов свидетельствуют о приуроченности вида к скальным местообитаниям в ущельях, долинах ручьев и по берегам озер и предпочтению склонов северных вариантов экспозиции, по крайней мере, при удалении от морского побережья.

D. alpina, рассматриваемая как часть одноименного циркумполярного аркто-монтанного агрегата, является амфиатлантическим видом (Checklist..., 2007). Ее ближайшие к Мурманской области местонахождения расположены в Скандинавских горах и на Свальбарде (Шпицберген), в Европейской России – на Новой Земле, Канином Носу и на Полярном Урале.

***Draba cinerea* Adams** – Крупка седая. Встречается только на юго-западе Мурманской области в приграничном с Карелией районе: в заказнике

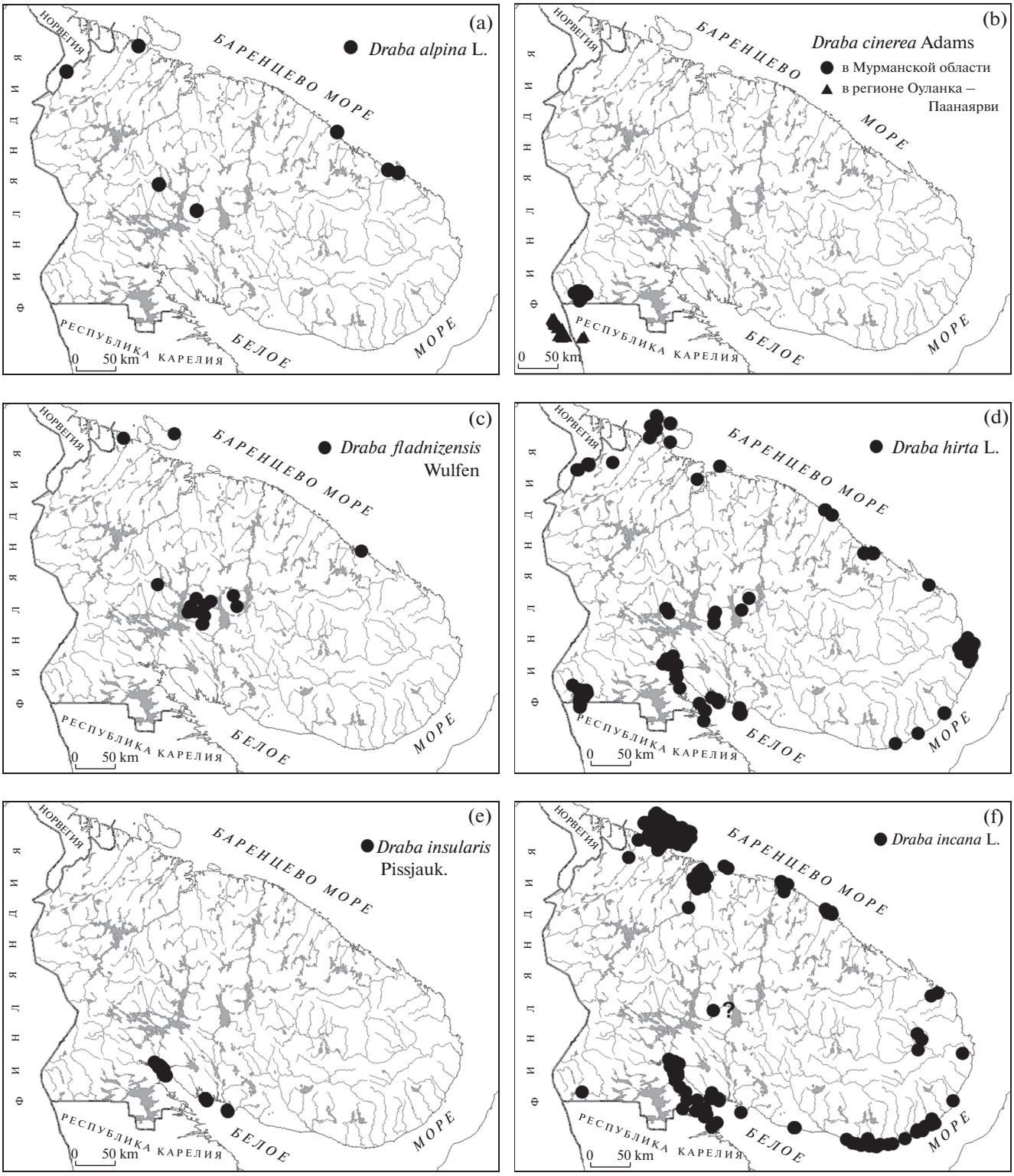


Рис. 1. Карты распространения видов рода *Draba* в Мурманской области.

Fig. 1. Distribution maps of *Draba* species in the Murmansk Region

a – *Draba alpina*, b – *D. cinerea*, c – *D. fladnizensis*, d – *D. hirta*, e – *D. insularis*, f – *D. incana*, g – *D. lactea*, h – *D. lanceolata*, i – *D. micropetala*, j – *D. nivalis*, k – *D. norvegica*, l – *D. oxycarpa*.

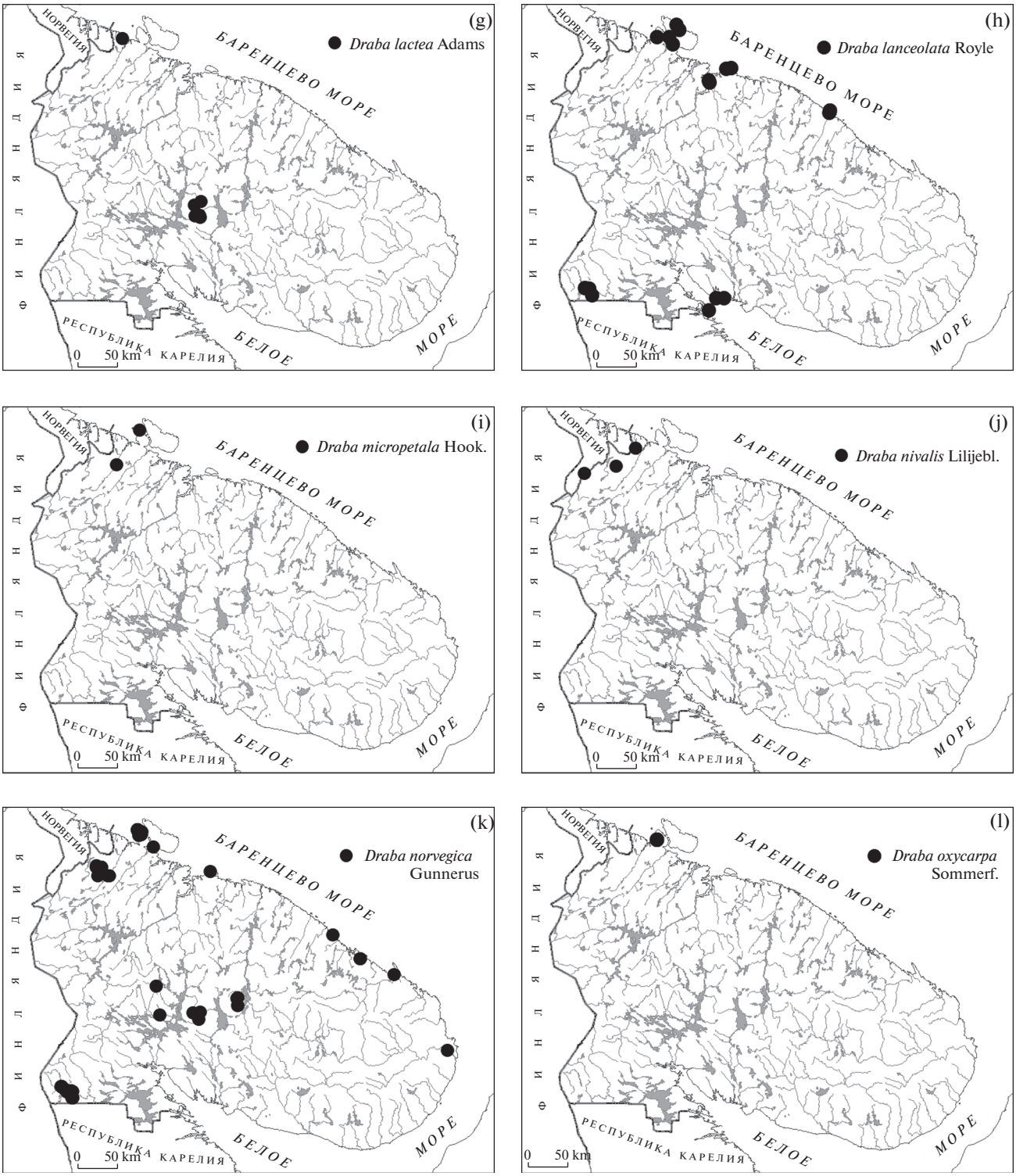


Рис. 1. Окончание

“Кутса” (рис. 1b). В отечественной литературе для Мурманской области вид ранее не указывался, но известен по многочисленным сборам и наблюдениям финских исследователей первой половины XX века (H, TUR, OULU, Ulvinen, 1996). Косвенным подтверждением современного существования данной популяции являются сборы и наблюдения Т. Ульвинена 1994, 1996 гг. (OULU, Ulvinen, 1996), а также гербарный сбор А.А. Похилько 1998 г. “...окрестности п. Вуориярви,

ущелье Пюхякуру, на уступах скал" (KPABG №№ 025348, 025361 (д)), ошибочно отнесенный автором к *Draba hirta* L. *Draba cinerea* предпочитает богатые кальцием экотопы. Уступы и расщелины скал, ущелья, скалистые склоны речных долин и берегов озер – основные местообитания вида в заказнике – характерны для "лесных" частей его общего ареала (Petrovskiy, 2018).

D. cinerea – вид с гипоарктомонтанным, почти циркумполярным типом ареала, который в Северной Европе становится фрагментарным и представлен несколькими локусами реликтового характера (Hultén, Fries, 1986, Petrovskiy, 2018, *Draba cinerea*..., 2021): новоземельским, колгуевским и популяциями тундровых возвышенностей Северной Норвегии. В лесной зоне известны 3 изолированных местонахождения – в Приладожье (var. *ladogensis* H. Lindb.), на севере Лапландии и в районе Оуланка (Финляндия), где довольно крупная популяция имеет трансграничный характер и продолжается на территории Карелии (скалы Рускеакаллио в НП "Паанаярви": Kravchenko, 2007). По всей вероятности, местонахождение *D. cinerea* в Мурманской области является относительно изолированной частью оуланкско–паанаярвской части ареала (рис. 1b). Вид является редким и подлежит охране в соседних Финляндии и Карелии (Hyvärinen et al., 2019, Red..., 2020). Популяция, выявленная в Мурманской области, также нуждается в изучении и номинации в списки региональной Красной книги.

Draba fladnizensis **Wulfen** – Крупка фладницийская. Редкий вид, охраняется в Мурманской области (категория 3: RED..., 2014). Встречается в горно-тундровом поясе массивов центральной части области – в Хибинских и Ловозерских горах (Kozhin et al., 2020, коллекции KPABG, INEP, MW), найден на севере Мончетундры (озеро Вайкис: сбор Е.А. Боровичева, 2009, INEP LID-1504039). В последние годы найден в тундре Баренцевоморского побережья: окрестностях Лиинахамари (Kostina, Borovichev, 2014), на севере полуострова Рыбачий (Borovichev et al., 2020a) и в губе Ивановка (Восточный Мурман: Borovichev et al., 2018) (рис. 1c). Растет по сухим скалам и осыпям мелкозема глубоких ущелий: горные перевалы, геологические разломы периферии горных систем и морских побережий; необлигатный кальциефил. Ближайшие местонахождения вне области – северное побережье Норвегии и Скандинавские горы (где вид становится нередким), Канино-Печорский регион и Полярный Урал, общий ареал – циркумполярный арктоальпийский.

Draba hirta **L.** (*D. daurica* DC., *D. glabella* Pursh) – Крупка мохнатая. Встречается по всему Кольскому побережью Баренцева и Белого морей, найдена в более чем в половине территорий, посещавшихся ботаниками (KPABG, MW, INEP, KAND, H, TUR, Breslina, 1969, 1985, Bubenets et al., 1993, Vorob'yeva, 1996; рис. 1d). Ее основные местообитания сосредоточены вблизи берега моря: уступы и трещины скал, обнаженные пески, пятна мелкозема, в т.ч. антропогенного характера, приморские вороничники, тимьянники и редкотравные луговины, вторичные орнитогенные ценозы.

В материковой части находки *D. hirta* значительно реже и связаны, в большинстве случаев, с горно-тундровым и верхней частью горно-лесного пояса крупных массивов – Хибин, Ловозерских тундр (KPABG, MW) и Чунатундры (Лапландский заповедник: KPABG, Berlina, 1997): на каменистых и щебнистых склонах, в скальных ущельях, на галечниках по берегам рек и ручьев. На крайнем северо-западе найдена в Печенгских тундрах (сбор A. Cajander, 1928, H) и в заповеднике Пасвик: по скальным уступам склонов тундровых возвышенностей (сборы М.А. Фадеевой и А.В. Кравченко, 2014, PTZ), а также в лесной зоне: по скалистым берегам озера Каскамаярви (сборы В.А. Костиной, 1994, KPABG и А.В. Кравченко, 2009, PTZ). Многократно отмечалась в бассейне р. Кутсайоки (заказник "Кутса": KPABG, TUR, H, Ulvinen, 1996), где растет по каменистым склонам, расщелинам и карнизам скал в ущельях, долинах рек и по берегам озер, часто совместно с другими видами рода *Draba*.

D. hirta – одна из самых распространенных крупок с циркумполярным ареалом арктобореально-монтанного типа. Как все таксоны с обширным, но фрагментированным ареалом, приводящим к формированию множества обособленных микропопуляций, она характеризуется большой морфологической вариабельностью (в разное время выделялись до 15 ее вариантов и 2 подвида) и запутанной синонимикой (более 35 наименований, по данным GBIF).

При просмотре Кольского гербария, кроме типичных, обнаружены образцы одного из вариантов *D. hirta,* отличающегося мелкими стручочками – var. *brachycarpa* Rupr.: сборы И.П. Бреслиной, В.Т. Царевой, 18 VII 1984, KPABG №№ 025341, 025342, KAND-7830. Образцы относятся к единственному местонахождению: "Кандалакшский залив Белого моря, р-н острова Великого, луда Наумиха. Южная часть плато, скальное обнажение среди вороничников, дернина вторичной орнитогенной растительности".

С островов Кандалакшского залива в середине XX века был описан эндемичный вид ***Draba insularis*** **Pissjauk.** (*D. valida* Pissjauk., о. Ламбин, Pis'yaukova, 1956) – Крупка островная. Он встречается по островам Белого моря и в прибрежных районах Терского берега (Порья губа, Турий мыс и др.: KAND, MW, KPABG; рис. 1e). Растения, относимые к этому таксону, обладают значитель-

Таблица 1. Сопряженность (r) диагностических признаков беломорских образцов *Draba insularis* и *Draba hirta*.
Table 1. Contingency (r) of diagnostic features in *Draba insularis* and *Draba hirta* samples from the White Sea.

	Размеры куртины Cluster size	Длина столбика Style length	Рыльце, расширение Stigma, extension	Рыльце, раздвоение Stigma, bifurcation
Размеры куртины Cluster size	X	0.077982	0.069072	0.23102
Длина столбика Style length	0.077982	X	0.164204	0.109325
Рыльце, расширение Stigma, extension	0.069072	0.164204	X	**0.42135**
Рыльце, раздвоение Stigma, bifurcation	0.23102	0.109325	**0.42135**	X

ным сходством с *D. hirta* , и имеют полный набор специфических признаков, отличающих *D. hirta* от других представителей рода. К наиболее значимым отличиям, позволяющим отделить *D. insularis* от *D. hirta* относят (Pis'yaukova, 1956, Lutskina, Bochansteva, 2004): рослость растения и мощность дернины с обилием цветоносов (размеры растения), большую длину столбика – 0.5–1.0 мм (против 0.3–0.5 мм у *D. hirta*), не выделяющееся (не утолщенное) и не раздвоенное рыльце, в качестве дополнительного признака – отсутствие опушения створок стручочков (иногда развивающегося у *D. hirta*).

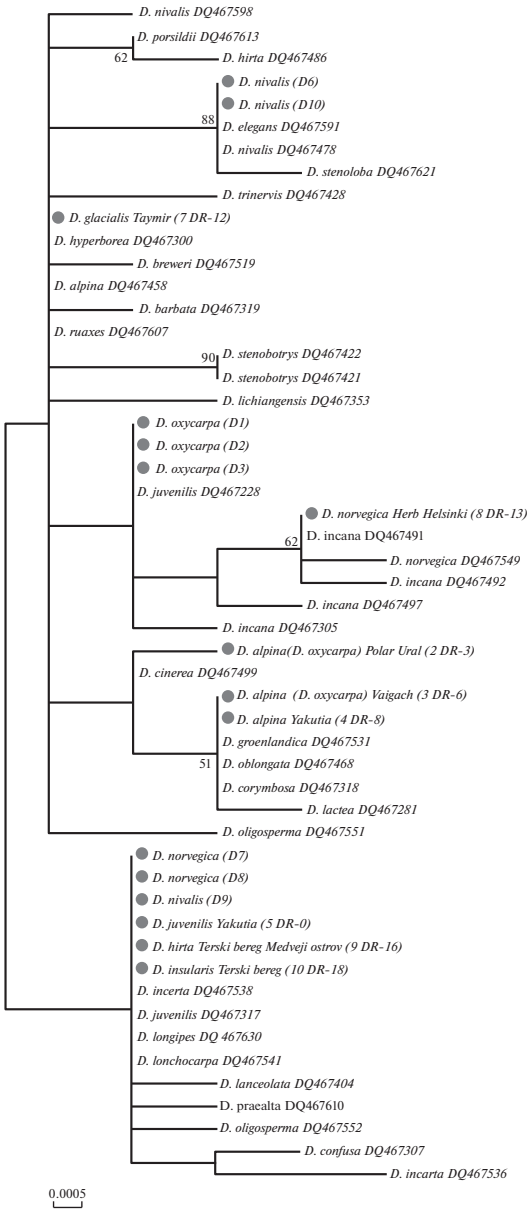
У просмотренных нами беломорских образцов все признаки варьировали в соответствии с пределами, заявленными для обоих видов. Однако распределение их было хаотичным, так что лишь единичные экземпляры из выборки обладали их комплексом и могли быть с уверенностью отнесены к тому или иному виду. Проведенный (на выборке из 50 гербарных листов) ранговый корреляционный анализ Спирмена подтвердил отсутствие сопряженности данных признаков (табл. 1). Исключение составляет связь раздвоенности рыльца и его расширенности относительно столбика, обусловленная их морфологической созависимостью, однако, сила этой связи r = 0.42135 (статистически значимая при доверительной вероятности P = 0.95; выделена шрифтом) недостаточна, чтоб рассматривать даже эти два признака как единый и надежный диагностический комплекс.

Молекулярно-генетический анализ образцов обоих видов, выбранных из разных – материковой и островной – популяций, в настоящем исследовании не может дать однозначный ответ на вопрос, единый ли это таксон, хотя скорее говорит об их тесной родственной близости, чем о разобщенности. Образцы с Терского берега и Медвежьего острова идентичны не только между собой но и с последовательностями нескольких других видов (рис. 2). При этом сравниваемые с ними наиболее близкие к ним последовательности образца *D. hirta* из ГенБанка (isolate L310, DQ467486) принадлежат совсем другой ветви, в несколько раз перекрывая различия наших образцов, что вполне согласуется с отмечаемой фенотипической полиморфностью *D. hirta* из разных частей ареала.

Следует отметить, что крупные экземпляры *D. hirta* с довольно длинным (0.5–0.7 мм) столбиком и нераздвоенным рыльцем встречаются в Хибинах (KPABG 025355, 025365) и в Печенгском районе (заповедник Пасвик, PTZ №№ 22963, 22099), где также присутствуют и "короткостолбиковые" особи среднего размера (PTZ № 26933). Это сильно расширяет границы распространения растений с признаками *D. insularis.* Как правило, их местообитания связаны с относительным благополучием среды (скальные полки в ущельях низкогорий, в условиях достаточного увлажнения почвы и воздуха), что может объяснить их рослость и разрастание куртин, равно как и в случаях островных популяций крупок.

В мировых систематических обзорах северных крупок *D. insularis* не приводится в силу своего более южного, северотаежного ареала, находящегося за границами Арктической области (Checklist..., 2007). Исключение составляет Атлас сосудистых растений Северной Европы (Hultén, 1971) где она не рассматривается в качестве самостоятельного видового таксона (включена в *D. hirta*). В переиздании атласа (Hultén, Fries, 1986) она уже не упоминается. Полученные нами результаты свидетельствуют в пользу этого мнения: по всей вероятности, *D. insularis* Pissjauk. является одной из форм полиморфного вида *D. hirta*, встречающейся в условиях благоприятного микроклимата и минерального питания.

***Draba incana* L.** – Крупка седеющая. Преимущественно приморский вид, в Мурманской области – самый распространенный из рода *Draba*



	ITS1											ITS2				
	1	8	2	2	7	3	0	9	4	9	0	5	6	7	0	8	4	0	2	3
D. nivalis DQ467598	C	C	T	C	C	G	G	C	C	G		C	C	A	T	C	T			
D. porsildii DQ467613	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. hirta DQ467486	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. nivalis (D6)	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. nivalis (D10)	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. elegans DQ467591	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. nivalis DQ467478	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. stenoloba DQ467621	.	.	.	T	.	A	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. trinervis DQ467428	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. glacialis Taymir (7 DR-12)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. hyperborea DQ467300	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. breweri DQ467519	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. alpina DQ467458	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T		.	.	.	.	.	.			
D. barbata DQ467319	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. ruaxes DQ467607	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.		.	.	.	.	.	.			
D. stenobotrys DQ467422	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.		.	.	.	.	C	.			
D. stenobotrys DQ467421	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.		.	.	.	.	C	.			
D. lichiangensis DQ467353	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. oxycarpa (D1)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		T	.	.	.	.	.			
D. oxycarpa (D2)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		T	.	.	.	.	.			
D. oxycarpa (D3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		T	.	.	.	.	.			
D. juvenilis DQ467228	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		T	.	.	.	.	.			
D. norvegica Herb Helsinki (8 DR-13)	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.		T	.	.	.	T	.			
D. incana DQ467491	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.		T	.	.	.	T	.			
D. norvegica DQ467549	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.		T	.	.	.	T	.			
D. incana DQ467492	T	.	.	.	T	.	.	.	.	.		T	.	.	.	T	.			
D. incana DQ467497	.	.	.	.	T	.	.	.	.	T		A	.	.	.	.	.			
D. incana DQ467305	T	.	.	.	.	.	.	.	.	T		.	.	.	.	.	.			
D. alpina(D. oxycarpa) Polar Ural (2 DR-3)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. cinerea DQ467499	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. alpina (D. oxycarpa) Vaigach (3 DR-6)	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. alpina Yakutia (4 DR-8)	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. groenlandica DQ467531	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. oblongata DQ467468	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. corymbosa DQ467318	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.		.	A	.	.	.	.			
D. lactea DQ467281	.	.	.	.	.	.	T	.	.	T		A	.	.	.	.	.			
D. oligosperma DQ467551	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.		.	.	.	.	.	.			
D. norvegica (D7)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. norvegica (D8)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. nivalis (D9)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. juvenilis Yakutia (5 DR-0)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. hirta Terski bereg Medveji ostrov (9 DR-16)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. insularis Terski bereg (10 DR-18)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. incerta DQ467538	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. juvenilis DQ467317	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. longipes DQ 467630	.	.	.	.	.	.	.	.	.	K		K	.	G	.	.	C			
D. lonchocarpa DQ467541	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. lanceolata DQ467404	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. praealta DQ467610	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. oligosperma DQ467552	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	G	C			
D. confusa DQ467307	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	C			
D. incarta DQ467536	T	.	A	.	.	.	.	.	.	.		.	.	G	.	.	.			

Рис. 2. Результаты сравнительного анализа секвенированных геномных последовательностей изученных образцов видов р. *Draba* (обозначены серыми кружками) и наиболее близких к ним последовательностей из ГенБанка.

Fig. 2. Results of molecular sequence analysis of the studied *Draba* samples (marked with gray circles) and the closest sequences from the GenBank.

(рис. 1f). Встречается практически во всех районах Баренцевоморского и Беломорского побережья и на островах с небольшим разрывом ареала в районе от Восточной Лицы до Йоканьги (Восточный Мурман). На “материк” достаточно далеко заходит по долинам крупных рек: Колы, Печенги, Поноя; наблюдалась в заказнике “Кутса” на скалистых берегах озера Ниваярви (FinBIF...). Во Флоре Мурманской области (Pis’yaukova, 1956) приводится местонахождение в Хибинах (отмеченное на карте вопросительным знаком: рис. 1g). Однако, единственный известный нам хибинский образец – сбор с восточного склона г. Юкспор Фоминой, определенный как *D. incana* L. Б.А. Мишкиным (1937, KPABG) – не был учтен при составлении флоры Хибин (Mishkin, 1953), а в 1955 г. при обработке коллекции для Флоры Мурманской области был от-

несен В.В. Письяуковой к *D. hirta* (авторы данной работы придерживаются того же мнения). В связи с этим, нахождение *Draba incana* в Хибинах вызывает сомнения.

Основные местообитания *D. incana* сосредоточены у моря: луговины на береговом валу и морских террасах низкого уровня, где она становится массовой и иногда достигает значительного обилия, песчаные осыпи и дюны, устьевые зоны рек, расщелины и уступы скал, участки орнитогенной растительности и реже – приморские вороничники. На местах бывших поселений встречается на развалинах, обнажениях грунта, по лугам антропогенного происхождения, в т.ч., по бывшим сенокосам, при этом может "заходить" на несколько км от моря. Все находки в "континентальных" районах связаны с долинными экотопами крупных рек: злаково-разнотравные луга на террасах, песчаные склоны, скалистые берега, либо имеют антропогенное происхождение, как известная уже почти 100 лет популяция с зимнего Лумбовского погоста, занесенная туда во время перекочевок оленеводов с летних, приморских пастбищ (Tsinzerling, 1935, Borovichev et al., 2020b).

Приморский тип ареала характерен для *D. incana* в Фенноскандии в целом (FinBIF...), однако в ее западной части с более океаничным климатом вид более распространен в глубине "материка" по долинам современных или плейстоценовых рек и фьордов (как, например, в регионе Инари-Паз), по западному макросклону Скандинавских гор и спорадически появляется во "внутренних" районах Финской Лапландии. Такой же стратегии расселения вид придерживается на всем протяжении своего арктобореально-монтанного амфиатлантического ареала, за исключением пиренейских популяций. (Hultén, Fries, 1986, Checklist..., 2007, GBIF...).

Draba lactea **Adams** – Крупка молочно-белая. В Мурманской области очень редкий вид (рис. 1g), занесен в ККМО (категория 2). Местонахождения в Хибинских горах, известные по сборам 30–70-х годов XX века (KPABG), расположенные на вершинах и предвершинных частях склонов в южной и центральной части массива (сырые скалы, россыпи камней), уже отчасти уничтожены горными разработками (г. Расвумчорр, г. Юкспорр). В 2013 г. найден на крайнем северо-западе области в районе п. Лиинахамари (мыс Немецкий): в тундровой возвышенности на уступе влажной скалы близ озера оз. Кантеярви (Kostina, Borovichev, 2014). Значимость этой находки велика не только в природоохранном отношении, но и как связующее звено в интерпретации возможного расселения этого вида: связи между изолированными Кольскими популяциями с основным ареалом в Фенноскандии – Скандинавскими горами. Другими ближайшими местами произрастания вида являются Канино-Печорская тундра, Новая Земля и Уральский хребет. Общий ареал вида циркумполярный арктомонтанный.

Draba lanceolata **Royle** *(D. cana* Rydb.) – Крупка ланцетоплодная. Приводимый во Флоре Мурманской области (Pis'yaukova, 1956; авторы придерживаются описания таксона, сделанного в данном источнике), довольно редкий в регионе вид, ареал которого состоит из 3 кластеров (рис. 1h). Большинство находок сделано в приморских районах Баренцевоморского побережья: полуострова Рыбачий и Средний – сборы А.В. Разумовской и К.Б. Поповой 2014–2018 гг., (INEP); о-ва Екатерининский и Медведка Кольского залива – сборы В. Кудряшова, 1920 (MW), Н. Прохорова и О. Кузеневой, 1921 (KPABG); о. Кильдин – указание во Флоре Мурманской области (Pis'yaukova, 1956) и сбор В.Т. Царевой, 1977 (KPABG), архипелаг Семь островов – остров Харлов – сборы М.В. Мельникова и Р.В. Плотникова 2015, 2017 гг. (KAND) и тундра на материковом побережье (Н.Г. Журавлева, 1964, MW). Здесь его местообитания в основном связаны с берегом моря: луга на песчаных дюнах и береговом валу, трещины приморских скал, осыпи морских террас. Заходит на антропогенно-нарушенные участки: в центральной возвышенности п-ова Средний обнаружен на территории бывшего военного городка, где расселяется по насыпям и зарастающим угольным кучам. Вторая часть ареала – условно "прибеломорская" – представлена отдельными местонахождениями в Порьей губе (И.П. Бреслина, 1984, KPABG, М.Н. Кожин, 2008, KAND) и на о-ве Великом (Н.С. Парфентьева, 1951, KAND) на приморских сухих луговинах, в том числе, орнитогенного характера. На "материке" *D. lanceolata* встречается на крайнем юго-западе области (территории заказника "Кутса") по скалистым берегам рек Кутсайоки и Онтонйоки, а также в урочище Ущелье Пюхякуру, в расщелинах скал и по крутым склонам (сборы А.А. Похилько, 1998, KPABG №№ 025346, 025347, 025349).

Возможно, таксон более распространен в области, т.к. на протяжении всего ареала он встречается в одних и тех же местообитаниях, а в ряде случаев произрастает совместно с близким (и гораздо более распространенным) видом *D. incana* L. и может просматриваться или идентифицироваться в его рамках. Так, гербарные образцы с Екатерининского острова, острова Харлов и с Порьей губы (MW №№ 0372024, 0372027, 0372018, KPABG 025383, часть особей на листах KAND-4417 и KAND-4355) были отнесены авторами сборов и первоначальных определений к *D. incana*. Мелкие растения со слабоолиственным стеблем с территории ГПЗ "Кутса" и с о. Кильдин (KPABG №№ 025333, 025346, 025347, 025349, 025354, 025360) внешне сходны с *D. hirta*, и были иденти-

фицированы в гербарии как этот последний вид, однако отсутствие на листьях и цветоносе волосков специфического типа звездчатости с вторичными отростками ("гиртоидный тип") и некоторые другие признаки позволили при пересмотре коллекции с уверенностью отнести их к *Draba lanceolata*.

Достаточно широкий характер расселения *D. lanceolata* в Мурманской области предполагает также присутствие этого вида в соседних регионах, особенно в западном направлении, в Фенноскандии. Однако мурманские популяции *Draba lanceolata* оказались в полной изоляции относительно основного, азиатско-североамериканского ареала этого вида. На Европейском континенте имеется еще одно указание на местонахождение *D. cana*: Восточные Пиренеи, на границе Испании и Франции ("Núria. Cami d'Eyne": Guardia, 2021; к сожалению, нам не удалось видеть гербарный образец). При этом в высокогорьях Азии, Кордильерах и в субарктических районах восточной Сибири вид отмечается довольно часто и иногда заходит в Арктические районы Аляски, Канады, и на побережье Гренландии (Tolmachev, 1975, Checklist..., 2007, GBIF...).

Draba micropetala **Hook.** – Крупка мелколепестная. Новый вид для Мурманской области. Обнаружен при просмотре гербарной коллекции Ботанического Музея Университета Хельсинки (H) на двух гербарных листах:

1. H № 302191, сбор Alexander Berg 16 VII 1937, определенный как *Draba hirta* L. Местонахождение: Печенгский р-н, гора Спасительная (ныне гора Генеральская) близ Луостари, скальная стенка;

2. H № 804696, сбор Ernst Häyrén 6 VIII 1926, определенный как *Draba rupestris* R. Br. Местонахождение: Печенгский р-н, п-ов Средний, возвышенность Кивиайдантунтури, в альпийском поясе.

Детальным обследованием окрестностей г. Кивиайдантунтури на п-ове Среднем в 2021 г. удалось отчасти подтвердить сбор Эрнста Хайрена. Среди многочисленной популяции *Draba norvegica* (с присутствием *D. hirta*) на скальных стенках уступов, обращенных к морю, были обнаружены особи, значительно уклоняющиеся к *D. micropetala* (69.814786°с.ш., 31.837453°в.д., сбор А.В. Разумовской INEP LID-1505313). От *D. norvegica* они отличаются деталями опушения листа (гораздо большим размером штока 4-х лучевых волосков), преобладающей формой плодов – от обратно-яйцевидной до овальной (заостренная у *D. norvegica*) и листьев – с несколько закругленной верхушкой в отличие от заостренных листьев *D. norvegica*. Установить принадлежность этих экземпляров к типичной *D. micropetala* не дает довольно широкая форма лепестков (одним из диагностических признаков этого вида являются узкие лепестки, равные или слегка превышающие ширину чашелистиков), сходная с таковой основного вида местонахождения. Остальные признаки являются общими для обоих видов (имеется в виду арктическая биоморфа *D. norvegica* с полностью безлистным цветоносом). На гербарных листах из коллекции H все экземпляры были на стадии плодоношения, из-за отсутствия лепестков сравнить их с найденным в поле материалом не удалось. Возможность гибридизации между *D. micropetala* и указанными выше видами в литературе еще не определена, несмотря на обилие данных, подтверждающих, в том числе экспериментально, высокую вероятность образования фертильных гибридов у большинства видов рода (Brochmann, 1992).

D. micropetala – высокоарктический вид с циркумполярным типом ареала, распространен на островах Арктического бассейна (арх. Свальбард, Земля Франца-Иосифа, Северная Земля, Новая Земля и др.). На материке появляется на Полярном Урале и в тундровой зоне Северной Азии, на Юконе и в Канаде (Hultén, Fries, 1986, Checklist..., 2007, GBIF...). Ее местонахождения в Мурманской области (рис. 1i) являются единственными в материковой части Северной Европы. Необходимы дальнейшие исследования по их актуализации в природе, выяснению количественных параметров и экотопологической приуроченности популяций, генетических особенностей (гибридности), а также определение комплекса мер по их сохранению (номинация в ККМО).

Draba nivalis **Liljebl.** – Крупка снежная. Очень редкий вид в Мурманской области (ККМО – 1b), встречающийся на тундровых возвышенностях крайнего северо-запада (рис. 1j). В настоящее время достоверно известны два его местонахождения: в заповеднике Пасвик – северо-восточная часть горы Калкупя, на скальной гриве северо-западного берега оз. Каскамаярви – сбор Е.А. Боровичева, 23 VIII 2015 (PTZ; Kravchenko et al., 2016) и на востоке Печенгских тундр – окрестности озера Хаукилампи, гора Вуоггоайви – сбор Niilo Söyrinki, 1933 (OULU). Следует отметить, что в настоящее время территория вокруг озера Хаукилампи, и в частности, северные склоны горы Вуоггоайви входят в черту города Заполярный и сильно нарушены деятельностью горно-металлургических предприятий (карьеры, отвалы и пр.). Велика вероятность утраты данного местонахождения.

Сведения о распространении *D. nivalis* на п-ове Рыбачий (Hultén, 1971, Ramenskaya, 1983), к сожалению, не подтвердились. Все гербарные образцы, относящиеся к этой точке: сборы Justus Mon-

tell 1935 г., TURA370646 и TURA370799 при ревизии оказались принадлежащими к *Draba norvegica*.

Крупка снежная считается довольно широко распространенным аркто-альпийским циркумполярным видом (Checklist..., 2007). Она нередка в Скандинавских горах и на северном побережье Норвегии, и очевидно, что по северо-западу Мурманской области проходит восточная граница ее фенноскандийской части ареала (GBIF...).

Draba norvegica **Gunnerus** (*D. rupestris* W.T. Aiton) – Крупка норвежская. Редкий в Мурманской области вид (ККМО – 3). Встречается по Баренцевоморскому побережью и в крупных горных массивах области (Хибины, Ловозерские и Печенгские тундры: INEP, KPABG, H, TUR, NS, Ramenskaya, Andreeva, 1982; рис. 1k). Единичные находки сделаны в Чунатундре (Berlina, 1997) и Мончетундре (Е.А. Боровичев, 2017, INEP). Нередок, судя по обилию наблюдений и гербарных сборов, в бассейне р. Кутсайоки (заказник Кутса: H, OULU, TUR, Ulvinen, 1996). На Беломорском побережье не найден, и в целом, более распространен в западной части области. Его основные местообитания – сухие скальные уступы, расщелины, реже – осыпи и россыпи мелкозема, сырые скалы по долинам рек и ручьев, очень редко – дорожные насыпи и откосы (Хибины, п-ов Рыбачий).

D. norvegica – амфиатлантический арктоальпийский вид, почти обычный в западной Фенноскандии (GBIF...). Мурманские популяции находятся близ восточной границы основного ареала. Восточнее он становится очень редким и известен из отдельных локусов – о-ва Колгуев, Вайгач, Новая земля, Полярный Урал и восток Большеземельской тундры (Tolmachev, 1975, Checklist..., 2007)

Draba oxycarpa **Sommerf.** – Крупка остроплодная. Новый вид для Мурманской области. Найден в 2015 г. на центральной возвышенности п-ова Средний (рис. 1l) в 500 м к югу от оз. Тунтури, на территории бывшего военного городка, среди редкотравной луговины по россыпи щебня и на угольной куче, растущий совместно с *Draba incana* (69.704125° с.ш., 31.776772° в.д., сборы А.В. Разумовской, К.Б. Поповой, INEP). Был ошибочно определен как *D. nivalis*, затем рассматривался как очень нетипичный образец *Draba norvegica*. Уточнить видовую принадлежность удалось только с помощью молекулярно-генетических исследований, которые показали, что анализированные образцы находятся в неразрешенном положении по отношению к изученным образцам *D. incana* и *D. norvegica* (достаточно далеки от обоих, рис. 2). Натурные наблюдения 2019 г. в момент цветения (а именно, бледно-желтый цвет лепестков, в отличие от белоцветковых *D. norvegica* и *D. nivalis*) полностью подтвердили результаты секвенирования и позволили, наряду с другими диагностическими признаками (опушение створок плодиков по рамке, форма чашелистиков и лепестков и др.), утвердиться в определении. При тщательном обследовании популяции в 2018–2021 гг. были определены ее границы и размер. *D. oxycarpa* заселяет небольшую площадь 100 × 20 м по пологому краю холма (древняя морская терраса) и по перегибу склона (69.703932° с.ш., 31.775197° в.д.), большая часть особей – на естественной, относительно ненарушенной, выровненной поверхности незадернованного сланцевого щебня и мелкозема, а также, по брустверам, стенкам и днищу окопов старых огневых точек, всего не менее 150 особей. В последующие за первой находкой годы *D. oxycarpa* у строений более не наблюдалась, но непосредственно в развалинах и на зарастающей бетонной крыше ангара выявлена небольшая популяция *Draba lanceolata* Royle и многочисленные гибридные *Draba*, образующие ряд переходных форм между *D. incana*, *D. lanceolata* и *D. oxycarpa*. Результаты сравнительного молекулярно-генетического анализа (сравнительного анализа внутригеномного полиморфизма первого внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1) показали, что анализируемые участки генома всех, даже морфологически полярных (насколько это возможно в роде *Draba*) фенотипически “чистых” образцов *D. oxycarpa* и отобранного из удаленной контрольной точки образца *D. incana*, принадлежат единому гибридному комплексу (около 96% во всех четырех образцах – это риботипы Otu 1 (Otu – operational taxonomic unit): рис. 3). Внутри комплекса по признакам минорных риботипов (Otu 3, 4, 5, 6, 7) можно выделить две пары образцов. Пара ×1 и ×3 соответствует “чистой” *D. oxycarpa* (×1) и “контрольной” *D. incana* (×3). Вторая пара образована произрастающими рядом друг с другом *Draba lanceolata* (×4) и гибридной формой *D. oxycarpa* (×2). Наиболее близким к этому комплексу, как и к изучаемым образцам *D. oxycarpa*, согласно результатам секвенирования по Сенгеру, оказался образец *Draba juvenilis* DQ467228 из ГенБанка. Интерпретировать последний результат представляется затруднительным, т.к. *Draba juvenilis* морфологически достаточно хорошо отличим от всех видов комплекса, включая и *Draba oxycarpa*, и наши образцы соответствовали принятой трактовке этих различий (Rønning, 1979, Al-Shehbazz et al., 2010).

В традиционной трактовке систематики крупок *D. oxycarpa (D. gredinii* E. Ekman) долгое время рассматривался как вид, очень близкий *к Draba alpina* L. (Rønning, 1979, Mossberg, Stenberg, 2003., Al-Shehbazz et al., 2010), а в российских исследованиях не выделялся из этого крупного и морфологически полиморфного вида (аггрегата видов). Впервые о распространении *Draba oxycarpa* в Российской Арктике заговорили при создании про-

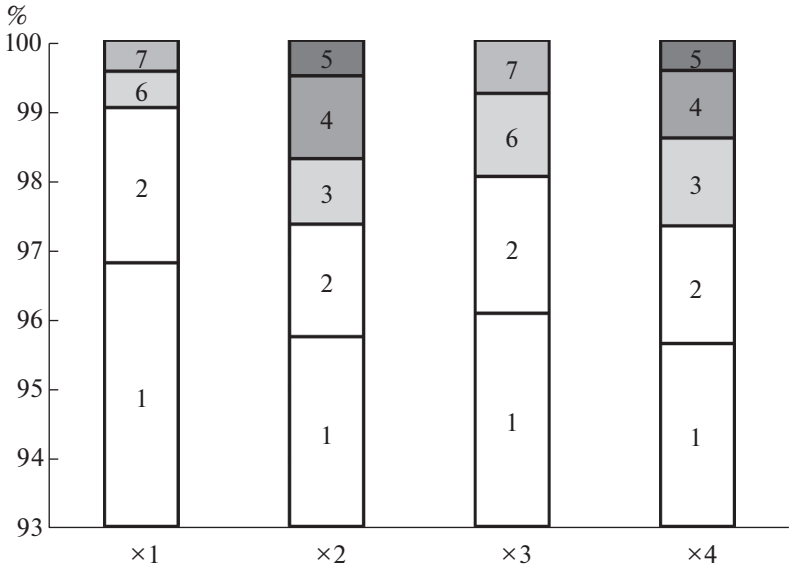


Рис. 3. Гистограмма относительного числа риботипов (Otu 1–7) в образцах *Draba oxycarpa* (×1), ее гибридной формы (×2), *D. incana* (×3) и *D. cana* (×4).

Fig. 3. Histogram of a relative number of ribotypes (Otu 1–7) in the samples of *Draba oxycarpa* (×1), its hybrid form (×2), *D. incana* (×3) and *D. cana* (×4).

екта "Панарктической Флоры" (Checklist..., 2007), когда ревизия арктических *Draba* выявила его гербарные образцы с Новой Земли и Полярного Урала. Пересмотр коллекции *D. alpina* LE (сборы первой половины XX века) подтвердил наличие экземпляров с признаками, отличающими этот вид. Кроме того, растения, относящиеся к *D. oxycarpa*, обнаружились среди современных новоземельских и вайгачских сборов *D. alpina* Е.Ю Чураковой, 2013 (AR) и с водораздельной части Полярного Урала (река Большая Пайпудына, сборы Н.А. Секретаревой, С.С. Холода, 2005).

Таким образом, распространение *D. oxycarpa* в России, по современным сведениям, ограничивается Европейским сектором Арктики. Общий ареал вида – амфиатлантический, преимущественно островной с заходом в материковые тундры по возвышенностям севера Европы. При этом кольская популяция с полуострова Средний географически скорее расширяет восточную границу фенноскандинавской части ареала (вид встречается в горах севера Норвегии), чем является изолированным анклавом новоземельско-полярно-уральского. Наши данные секвенирования поддерживают это. Несмотря на характерные внешние признаки особей, позволяющие с уверенностью отнести их к комплексу *D. alpina*–*D. oxycarpa*, их сравнение с новоземельскими и восточно-сибирскими образцами данных видов не выявило такого же сходства на молекулярно-генетическом уровне. Найденная популяция, пока единственная на северо-западе Европейской России, с особенностями генома, вызывающими ряд вопросов, важных для понимания процессов эволюции арктических крупок, заслуживает дальнейшего изучения и нуждается в охране.

Молекулярно-генетические построения. Сводная таблица результатов сравнительного анализа секвенированных геномных последовательностей видов р. *Draba* представлена на рис. 2. В таблице указаны парсимонично-информативные нуклеотидные замены в некодирующих (ITS1, ITS2) и кодирующем участке (5.8S) рибосомного гена по референсному образцу *D. nivalis* DQ467598. Нуклеотидных замен крайне мало, большая часть замен располагается в первом спейсере. В кодирующей части имеется только одна замена (позиция 305), однако она характерна для разных видов из разных мест сбора – *D. oxycarpa*, *D. juvenilis*, *D. norvegica*, *D. incana* и *D. lactea*. Такая же картина наблюдается и в случае замен в декодирующих участках – разные виды имеют одинаковые нуклеотидные замены. На наш взгляд, это признак сложного гибридного комплекса, выявленного на примере группы *Draba oxycarpa*–*Draba lanceolata*–*Draba incana*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Виды рода *Draba*, встречающиеся в Мурманской области, можно условно разделить на две группы – виды преимущественно арктические, чей оптимум ареала приходится на высокоширотные Арктические острова и материковые тундры за пределами влияния Гольфстрима, и виды гипоаркто- и арктобореально-монтанные, распро-

страненные более широко в Гипоарктике и в Бореальной области, в высокую Арктику заходящие лишь в условиях мягкого морского климата. К первой группе принадлежат все самые редкие в Мурманской области *Draba*: *D. alpina*, *D. lactea*, *D. micropetala*, *D. nivalis*, *D. oxycarpa*, до некоторой степени *D. fladzinensis* (с заметной горной частью ареала за пределами Арктики). Их находки единичны, у некоторых уникальны, локальные популяции исчисляются первыми десятками особей. Здесь проходит южная граница европейской части их ареала, пунктирно (и не для всех!) продолжающаяся в Скандинавских горах Северной Норвегии. Эти виды, согласно концепции истории развития и распространения рода *Draba* А.И. Толмачева (Tolmachev, 1957), принадлежат рядам относительно эволюционно продвинутых таксонов, по всей вероятности, сформировавшихся уже в Арктике с приобретением характерных признаков ксерофитизиции и криофитизации форм.

Самым ярким представителем второй группы является амфиатлантический *D. incana* – активный вид, прекрасно акклиматизировавшийся на морском берегу, не избегающий ни орнитогенных, ни рудеральных местообитаний. Другие – *D. hirta* и *D. lanceolata* – чуть менее распространены, но и менее климатически стенотопны, в несколько больших пропорциях встречаясь в "континентальных" районах области. Несмотря на явно приморский характер экотопических предпочтений амфиатлантический тип ареала вовсе не характерен для видов этой группы. *D. lanceolata* – преимущественно азиатско-западно-североамериканский вид (в связи с его очевидной фенотипической близостью с *Draba incana* правомерно предположение о их викариате в пределах Голарктики с зоной перекрытия ареалов в восточной Фенноскандии). И *D. hirta*, и *D. cinerea* (единственный, по-настоящему редкий вид этой группы) также имеют ареал, не ограничивающийся Атлантическим регионом. По мнению А.И. Толмачева, именно эти виды в наибольшей степени сохранили архаичные черты, присущие анцестральным формам, существовавшим в условиях относительно мягкого климата среднегорий. При этом *D. incana* рассматривалась в качестве одного из наиболее архаичных таксонов. Аналогичный вывод насчет анцестральности *D. incana*, по крайней мере, по отношению к современным полиплоидным Leucodraba, в т.ч. из нашей "второй группы", был сделан на основании молекулярно-генетических и палинологических исследований в конце XX века (Brochmann, 1992).

По характеру распространения в Мурманской области амфиатлантический, заходящий в высокоарктические районы вид *Draba norvegica* занимает промежуточное положение между этими двумя группами. Его двойственность подчеркивается (а возможно и объясняется) присутствием двух биоморф, различающихся по набору архаичных и продвинутых признаков, главными из которых является безлистность цветоноса, уплотненная розетка листьев и общий мелкий габитус, появляющиеся у арктических популяций. По нашим наблюдениям, на Баренцевоморском побережье обе формы могут встречаться в пределах одного местообитания.

Несмотря на отмечаемые различия встречаемости, зональной приуроченности и истории формирования таксонов, в географии видов обеих групп в пределах исследуемого региона прослеживается единая закономерность. Ключевую роль в их расселении играет морское побережье. Все места находок редких видов арктической группы, массового распространения гипоарктических *Draba* и в целом повышенного видового разнообразия рода в Мурманской области, так или иначе, связаны с морем. На картах очевидна связь большинства точек местонахождений с современной береговой линией. Находки же, сделанные в "континентальной" части области, приурочены к нескольким разобщенным регионам со сходными, как оказалось, событиями истории плейстоцена – морскими трансгрессиями.

Долина реки Паз (заповедник "Пасвик"), как и Печенги, и других, менее протяженных рек крайнего северо-запада Мурманской области, является плейстоценовым фьордом. Современные озера Имандра, Умба и Ловозеро были морскими заливами, и Хибины, Ловозерские тундры, массивы Мончетундра и Чунатундра становились приморскими перигляциальными территориями (островами), как минимум, дважды в неогене (Kiselev, 1979, Evzerov, 2015). Одним из самых значительных центров сосредоточения *Draba* (*D. lanceolata*, *D. cinerea*, *D. hirta*, *D. incana*, *D. norvegica*) является район природного парка "Кутса", расположенный в удалении от моря на юго-западе области. Здесь прослеживается стадиальная граница покровного Скандинавского ледника (стадия Сальпауселька II: Gosudarstvennaya..., 2012). По данным палеогеографии этого региона, в Микулинское межледниковье его долины рек, озерные котловины и ущелья отчасти (до современных отметок рельефа 200–211 м) заливались морскими водами (Kiselev, 1979), а судя по соседству моренных, флювиогляциальных и морских отложений верхнего звена неоплейстоцена с протяженными скальными выходами нерасчлененных дочетвертичных пород и характерным формам рельефа, в позднеледниковое время (и также в пребореал), по всей вероятности, были фьордами (Gosudarstvennaya..., 2012, Karta..., 2014).

Современный характер расселения видов рода Крупка в Мурманской области представляет собой остатки некогда обширных ареалов видов пе-

ригляциальных ландшафтов, передвигавшихся вслед за обнажавшимися поверхностями покровного ледника, включая и шельфовые области, осушавшиеся во время его наступления (когда по шельфовым пространствам происходил активный взаимообмен с флорами островов Полярного бассейна). Многократные перемещения и смены климатической обстановки не изменили изначально ореофитный "характер" крупок, и по сей день выражающийся в предпочтениях открытых щебнистых грунтов и скальных местообитаний. Одни (виды II группы) сумели адаптироваться в постледниковье и занять подходящие (приморские) экологические ниши в разогревающейся Гольстримом Фенноскандии, другие сохраняются лишь точечно, в пределах рефугиумов, являясь реликтами. При этом, в неблагоприятных для них условиях (в удалении от моря), характер расселения видов II группы также становится рефугиальным. Виды растут компактно, часто совместно друг с другом, в одном или нескольких изолированных друг от друга, как правило, скальных местообитаниях.

Совместное произрастание разных крупок в удаленных друг от друга рефугиумах, отмечается как для отдельных аггрегатов, так и для менее близкородственных видовых групп не только на Кольском п-ове, но и в других районах Арктической области (Al-Shehbazz et al., 2010, Petrovskiy, 2018), где сходные геоморфологические процессы плейстоценового и ранне-голоценового времени приводили к пульсациям и подвижкам ареалов. Периоды изоляции, равно как и резкого расширения ареалов активизировали дивергентную направленность процессов видообразования, в ряде случаев приводящую к возникновению в разных частях ареала автогамных внутривидовых форм, обладающих репродуктивными барьерами (cryptic species, Brochmann et al., 2004, Gustafsson et al., 2014), формированию серий близкородственных таксонов (Petrovskiy, 2018) и таких сложных явлений как рекуррентное и полифилетичное формирование полиплоидных видов (Brochmann, 1992, Grundt et al., 2004). Этим во многом обуславливается кажущаяся запутанность филогенетических построений у крупок (включая и дерево, приводимое в данной работе), где полиморфные таксоны могут далеко расходиться по разным кладам. С другой стороны, перекрестное опыление тесно соседствующих видов не исключает также возможность запуска de novo процессов межвидовой гибридизации. Признаками этого на современном временном срезе могут служить не только присутствие в Кольских популяциях фертильных отклоняющихся, гибридных и уродливых особей, но и формирование единых гибридогенных комплексов в геномах растений, по фенотипу принадлежащих к разным, не близким таксонам. Вопрос о роли вторичной гибридизации в процессах видообразования в роде *Draba* остается открытым, однако, по всей вероятности, она также вносит свою лепту в сложность интерпретации результатов молекулярно-генетического анализа, представленных на рис. 2. Выбранный для данного исследования маркер показал недостаточно высокую информативность для решения сложных проблем филогенетики *Draba*. Привлечение более широкого арсенала молекулярных методов позволит внести ясность в эти вопросы.

Реликтовый характер современного распространения видов арктической группы *Draba*, равно как и возможная потеря видоспецифичности их генофонда путем вторичной гибридизации требуют повышенного внимания к этим видам со стороны биологов. Они, безусловно, заслуживают охраны, как и ранее не отмечавшийся в составе флоры Мурманской области *Draba cinerea*. Виды обеих групп, особенно в континентальных районах области могут служить маркерами перспективных мест сосредоточения других редкостей и реликтов: *Arenaria humifusa*, *Arnica alpina*, *Erigeron borealis*, *Saxifraga tenuis*, *Thymus subarcticus* и др. – в уже выявленных местоположениях они также отмечаются и часто растут совместно (наши данные, Ulvinen, 1996, Kozhin et al., 2020). Такие места, как правило, характеризуются повышенными уровнями видового богатства, и могут рассматриваться в качестве ключевых ботанических территорий (Borovichev et al., 2011, Kozhin et al., 2019, Belkina et al., 2021). В связи с этим, привлечение методов реконструкции палеоландшафтов (поиск сочетания краевых зон морских трансгрессий с сохранившимися скальными комплексами перигляциальных зон) может быть использовано как в прогнозировании новых находок редких *Draba* (и им подобных видов), так и при оценке перспективности территорий для создания новых и корректировки границ существующих ООПТ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают свою искреннюю признательность нашим коллегам Н.Е. Королевой (ПАБСИ), Е.Ю. Чураковой (САФУ), Е.Г. Николину (ГПЗ "Усть-Ленский"), О.В. Лавриненко, Н.А. Секретаревой (БИН РАН) и гербарию Ботанического Музея Университета г. Хельсинки (H) за образцы крупок, любезно предоставленные для сравнительно-морфологических и молекулярно-генетических исследований. Авторы также искренне благодарны В.И. Дорофееву (БИН РАН), за помощь и ценные советы в определении трудно-идентифицируемых таксонов. Большую помощь, как на этапе сбора и обработки материалов, так и при обсуждении результатов статьи (во многом сформировавшем наши взгляды) оказал В.В. Петров-

ский (БИН РАН), и мы глубоко признательны ему за интерес и поддержку.

Значительная часть поисковых работ проводилась во время экспедиций по госзаданиям ИППЭС КНЦ РАН, мониторинговые исследования и обобщение материалов – в рамках плановых тем НИР лаборатории Водных экосистем ИППЭС КНЦ РАН № 0226-2019-0045 и НИОКТР № FMEZ-2022-0008-122022400122-6.

Секвенирование последовательностей ДНК по Сэнгеру проводили на генетическом анализаторе Abi-Prism 3130 (Applied Biosystems, США) на базе ЦКП Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в рамках госзадания № АААА-А18-118040290161-3. Секвенирование NGS на платформе Illumina MiSeq проводили на оборудовании ресурсного центра "Геномные технологии, Протеомика и Клеточная биология" ARRIAM.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Al-Shehbaz A.I., Windham M.D., Elven R. 2010. *Draba* Linnaeus. – In: Flora of North America. Vol. 7: Magnoliophyta: Salicaceae to Brassicaceae. New York, Oxford. P. 269–347.

Aronesty E. 2013. Comparison of Sequencing Utility Programs. – Open Bioinform. J. 7: 1–8. https://doi.org/10.2174/1875036201307010001

[Belkina et al.] Белкина О.А., Обабко Р.П., Боровичев Е.А., Лихачев А.Ю. 2020. Мхи района озера Вайкис (горный массив Мончетундра, Мурманская область) – ключевой ботанической территории. – Новости сист. низш. раст. 54 (2): 479–495. https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.479

Benson D.B., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J. Wheeler D.L. 2005. GenBank. – Nucleic Acids Res. 33: 34–38.

[Berlina] Берлина Н.Г. 1997. Сосудистые растения Лапландского заповедника (аннотированный список видов). Сер. Флора и фауна заповедников. Вып. 64. М. 38 с.

Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. 2014. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. – Bioinformatics. 30: 2114–2120. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170

[Borovichev et al.] Боровичев Е.А., Кожин М.Н., Игнашов П.А., Кириллова Н.Р., Копеина Е.И., Кравченко А.В., Кузнецов О.Л., Кутенков С.А., Мелехин А.В., Попова К.Б., Разумовская А.В., Сенников А.Н., Фадеева М.А., Химич Ю.Р. 2020a. Значимые находки растений, лишайников и грибов на территории Мурманской области. – Труды Карельского научного центра РАН. 1: 17–33. https://doi.org/10.17076/bg1078

[Borovichev et al.] Боровичёв Е.А., Королёва Н.Е., Кожин М.Н., Зацаринный И.В., Химич Ю.Р., Петрова О.В., Сенников А.Н., Костина В.А. 2020b. Наземные экосистемы Мурманской области под воздействием человеческой деятельности и изменений климата. – В кн.: Природа и коренное население Арктики под влиянием изменения климата и индустриального освоения: Мурманская область. М. С. 18–41.

[Borovichev et al.] Боровичев Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. 2011. Некоторые ключевые ботанические территории Лапландского заповедника (Мурманская область). – Труды Карельского научного центра РАН. 12 (2): 48–55.

[Borovichev et al.] Боровичев Е.А., Разумовская А.В., Белкина О.А., Обабко Р.П. 2018. Новые находки охраняемых видов растений в Мурманской области: Баренцевоморское побережье. – Труды Карельского научного центра РАН. 1: 23–32. https://doi.org/10.17076/bg668

[Breslina] Бреслина И.П. 1969. Флора и растительность семи островов и прилегающего побережья Восточного Мурмана. – В кн.: Труды Кандалакшского государственного заповедника. Выпуск VII. Ботанические исследования. Мурманское книжное издательство. С. 259–382.

[Breslina] Бреслина, И.П. 1985. Флора острова Наумихи (Кандалакшский залив Белого моря). – В кн.: Ботанические исследования за Полярным кругом. Апатиты. С. 18–23.

Brochmann C. 1992. Polyploid evolution in Artic-Alpine *Draba* (Brassicaceae). Sommerfeltia Supplement. 4: 1–37.

Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen L., Grundt H.H., Scheen A.-C., Elven R. 2004. Polyploidy in arctic plants. – Biol. J. Linn. Soc. 82: 521–536.

[Bubenets et al.] Бубенец В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. 1993. Сосудистые растения Турьего мыса. – В кн.: Флористические исследования в Мурманской области. Апатиты. С. 45–73.

Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants. 6721 *Draba* L. 2007. Oslo. http://panarcticflora.org

Doyle J.J., Doyle J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. – Phytochem. Bull. 19: 11–15.

Draba cinerea. Occurrence. 2021. FinBIF. https://laji.fi/en/taxon/MX.38432/occurrence (Accessed 7.03.2021).

[Evzerov] Евзеров В.Я. Геология четверичных отложений Кольского региона. 2015. Апатиты. 196 с. https://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga-geologiya-chetvertichnyh-otlozheniy-kolskogo-regiona.pdf

FinBIF Submission. http://tun.fi/MKA.99158529 (Accessed 12.03.2021).

FinBIF: Finnish Biodiversity Information Facility. https://laji.fi (Accessed 20.10.2021).

GBIF: Global Biodiversity Information Facility. https://www.gbif.org/ (Accessed 20.10.2021).

GenBank: DQ467486.1. *Draba hirta* isolate L310. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/DQ467486.1

[Gosudarstvennaya...] Государственная геологическая карта Российской Федерации масштаба 1:1 000 000 (третье поколение). Балтийская сер.. Геологиче-

ская карта четвертичных образований. Лист Q-(35), 36. Апатиты. 2012. Сост: ОАО “МАГЭ”, ФГУП “ВСЕГЕИ”. СПб.

Grundt H.H., Popp M., Brochmann C., Oxelman B. 2004. Polyploid origins in a circumpolar complex in *Draba* (Brassicaceae) inferred from cloned nuclear DNA sequences and fingerprints. – Mol. Phylogenet. Evol. 32: 695–710.

Guardia R. 2021. CeDoc de Biodiversitat Vegetal: BCN-Cormophyta. CeDoc of Plant Biodiversity (CeDoc-BIV), Univ. Barcelona. Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2021-04-06 https://doi.org/10.15468/x5ljvi

Gustafsson A.L.S., Skrede I., Rowe H.C., Gussarova G., Borgen L., Rieseberg L.H., Brochmann C., Parisod C. 2014. Genetics of Cryptic Speciation within an Arctic Mustard, Draba nivalis. – PLoS ONE. 9 (4): e93834. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093834

Hultén E. 1971. Atlas över växternas utbredning i Norden. 2nd ed. Stockholm. 531 p.

Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants. North of the Tropic of Cancer. Vol. I–III. Königstein.

Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A., Liukko U.-M. (eds.). 2019. The 2019 Red List of Finnish Species. Helsinki. 704 p.

[Karta...] Карта четвертичных образований территории Российской Федерации, М 1:2 500 000. 2014. Министерство природных ресурсов и экологии РФ, Федеральное агентство по недропользованию, ФГУП “ВСЕГЕИ”, ФГУП “ВНИИОкеангеология”.

[Kiselev] Киселев И.И. 1979. Палеогеография западной части Кольского полуострова в неогене и антропогене. – Известия ВГО. 4: 316–324.

[Kostina, Borovichev] Костина В.А., Боровичев Е.А. 2014. Находки редких видов сосудистых растений в Мурманской области. – Труды Карельского научного центра РАН. 2: 155–159.

[Kozhin et al.] Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Белкина О.А., Мелехин А.В., Костина В.А., Константинова Н.А. 2020. Редкие и охраняемые виды растений и лишайников памятников природы “Ущелье Айкуайвенчорр”, “Криптограммовое ущелье” и “Юкспорлак” (Мурманская область). – Труды Карельского научного центра РАН. 1: 34–48. https://doi.org/10.17076/bg939

[Kozhin et al.] Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Белкина О.А., Мелехин А.В., Давыдов Д.А., Костина В.А., Константинова Н.А. 2019. К флоре памятников природы “Ущелье Айкуайвенчорр”, “Криптограммовое ущелье” и “Юкспоррлак” (Мурманская область). – Труды Карельского научного центра РАН. 8: 62–79. https://doi.org/10.17076/bg936

[Kravchenko et al.] Кравченко А.В., Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Костина В.А. 2016. Новые данные о распространении редких видов сосудистых растений в Мурманской области. – Труды Карельского научного центра РАН. 3: 84–89.

[Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. – Mol. Biol. Evol. 35: 1547–1549.[Lutskina, Bochansteva] Луцкина Л.Ю., Бочанцева В.В. 2004. Редкий вид Севера Европейской части России – *Draba insularis* Pissjauk. (Brassicaceae Juss.). – Вестник СПбГУ. 3 (1): 99–100.

[Mishkin] Мишкин Б.А. 1953. Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.-Л. 112 с.

Mossberg B., Stenberg L. 2003. Den nya Nordiska Floran. Tangen. 928 p.

[Petrovskiy] Петровский В.В. 2018. Виды агрегата *Draba cinerea* (Brassicaceae) на севере России. – Новости систематики высших растений. 49: 71–86. https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.71

[Pis’yaukova] Письяукова В.В. 1956. Род Крупка – *Draba* L. – В кн.: Флора Мурманской области. Вып. III. М. С. 330–346.

[Ramenskaya] Раменская М.Л. 1983. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л. 216 с.

[Ramenskaya, Andreeva] Раменская М.Л., Андреева В.Н. 1982. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л. 435 с.

[Red...] Красная книга Мурманской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. 2014. Кемерово. 584 с.

[Red...] Красная книга республики Карелия. 2020. Белгород. 448 с.

Ridgway K.P., Duck J.M., Young J.P.W. 2003. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid trnL (UAA) intron. – BMC Ecol. 3(1): 8. https://doi.org/10.1186/1472-6785-3-8

Rognes T., Flouri T., Nichols B., Quince C., Mahé F. 2016. VSEARCH: A versatile open source tool for metagenomics. – Peer. J. 4: e2584. https://doi.org/10.7717/peerj.2584

Rønning O.I. 1979. Svalbards flora. 2nd edn. Oslo. 128 p.

[Tolmachev] Толмачев А.И. 1957. К истории развития и географического распространения рода *Draba* L. – Бот. журн. 42(9): 1446–1456.

[Tolmachev] Толмачев А.И. 1975. Род *Draba* L. – В кн.: Арктическая флора СССР. Т. 7. Л. С. 106–155.

[Tsinzerling] Цинзерлинг Ю.Д. 1935. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.–Л. 163 с.

Ulvinen T. 1996. Vascular plants of the former Kutsa Nature Reserve – Oulanka Reports. 16: 39–52.

[Vorob’yeva] Воробьева Е.Г. 1996. Флора островов в вершине Кандалакшского залива. – В кн.: Флора и растительность островов Белого и Баренцева морей. Мурманск. С. 57–89.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. – In PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications. New York. P. 315–322.

THE GENUS *DRABA* (BRASSICACEAE) IN MURMANSK REGION

A. V. Razumovskaya[a,#], E. M. Machs[b], and M. N. Kozhin[c]

[a] *Institute of North Industrial Ecology Problems KSC RAS*
md. Akademgorodok, 14A, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia
[b] *Komarov Botanical Institute RAS*
Professor Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197022, Russia
[c] *Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Scientific Centre RAS*
md. Akademgorodok, 18A, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia
[#]*e-mail: anna-lynx@mail.ru*

On the basis of herbarium and literature data, as well as the authors' observations, an analysis of geographical and ecological patterns of 11 *Draba* species was carried out. The maps of distribution in the Murmansk Region (Russia) were compiled for each taxon. Critical samples and taxa of *Draba* were molecularly examined by NGS and Sanger analysis to determine the degree of intragenomic polymorphism, phylogenetic interrelations of the taxa, and in some cases to check plant identification. Data on findings of 2 species new to the region, namely *D. oxycarpa* Sommerf. and *D. micropetala* Hook., are given, as well as of *D. cinerea* Adams, which was not previously mentioned in Russian regional publications. The species *D. insularis* Pissjauk. from the islands and coast of the White Sea is suggested to treat as a form of *D. hirta* L., occurring in favorable microclimate and soil conditions. In terms of the types of geographic ranges, *Draba* species from the Murmansk Region are divided into "arctic" and "hypoarctomontane" groups with different adaptive abilities in the conditions of a modern climate. Both groups, despite differences in the occurrence of species, are characterized by an oreophytic, predominantly coastal distribution pattern. In inland area, they are confined to ancient fjords and marginal zones of marine transgressions, and have a compact (refugial) settlement pattern, which is consistent with the hypothesis of their periglacial and shelf dissemination in the Arctic during the Quaternary. Local populations of the "arctic" whitlowgrasses, due to their relict areal, deserve protection and further study. The patterns obtained for the modern distribution of the species allow to make some suggestions for territorial adjusting the environmental protection measures in the Murmansk Region.

Keywords: Draba genus, new findings, distribution maps, systematics, phylogenetic tree, intragenomic polymorphism, paleolandscape

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express their gratitude to our colleagues N.E. Koroleva (KPABG), E.Yu. Churakova (NArFU), E.G. Nikolin (Ust-Lensky Reserve), O.V. Lavrinenko, N.A. Secretareva (Komarov Botanical Institute), and the Herbarium of the Botanical Museum – University of Helsinki (H) for the whitlowgrass samples kindly provided for morphological and DNA studies. The authors are also sincerely grateful to V.I. Dorofeev (Komarov Botanical Institute) for help and valuable advice in identifying of complicated taxa. Significant help, both at the stage of processing materials and in discussing the results of the article (which largely shaped our views), was provided by V.V. Petrovsky (Komarov Botanical Institute), and we are deeply grateful to him for his interest and support.

A significant part of field work was carried out during expeditions under the state assignments of the INEP KSC RAS; monitoring studies and generalization of materials were made in frame of the INEP KSC RAS research projects № 0226-2019-0045 and № FMEZ-2022-0008-122022400122-6.

Sanger DNA sequencing was performed on an AbiPrism 3130 genetic analyzer (Applied Biosystems, USA) at the Center for Collective Use of the Komarov Botanical institute RAS within the framework of state assignment No. AAAA-A18-118040290161-3. NGS sequencing on the Illumina MiSeq platform was performed on the equipment of the resource center "Genomic Technologies, Proteomics and Cell Biology" ARRIAM.

REFERENCES

Al-Shehbaz A.I., Windham M.D., Elven R. 2010. *Draba* Linnaeus. – In: Flora of North America. Vol. 7: Magnoliophyta: Salicaceae to Brassicaceae. New York, Oxford. P. 269–347.

Aronesty E. 2013. Comparison of Sequencing Utility Programs. – Open Bioinform. J. 7: 1–8. https://doi.org/10.2174/1875036201307010001.

Belkina O.A., Obabko R.P., Borovichev E.A., Likhachev A.Yu. 2020. Mosses of the Important Plant Area in Vaikis Lake Valley environs (Monche-Tundra Ridge, Murmansk Region). – Novosti Sist. Nizsh. Rast. 54 (2): 479–495 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/nsnr/2020.54.2.479

Benson D.B., Karsch-Mizrachi I., Lipman D.J., Ostell J. Wheeler D.L. 2005. GenBank. – Nucleic Acids Res. 33: 34–38.

Berlina N.G. 1997. Sosudistye rasteniya Laplandskogo zapovednika (annotirovanny spisok vidov). [Vascular plants of Lapland Reserve (annotated check-list)]. Seriya Flora i fauna zapovednikov. Vol. 64. Moscow. 38 p. (In Russ.).

Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. 2014. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina sequence data. – Bioinformatics. 30: 2114–2120. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170

Borovichev E.A., Razumovskaya A.V., Belkina O.A., Obabko R.P. 2018. New records of red–listed plant species in the Murmansk region: Barents Sea coast. –Trudy KarNTs RAN. 1: 23–32 (In Russ.). https://doi.org/10.17076/bg668

Borovichev E.A., Koroleva N.E., Kozhin M.N., Zatsarinny I.V., Khimich Yu.R., Petrova O.V., Sennikov A.N., Kostina V.A. 2020. Nazennye ekosistemy Murmanskoy oblasti pod vozdeystviem chelovecheskoy deyatel'nosti i ismeneniy klimata. [Terrestrial ecosystems of Murmansk region under anthropogenic press and climate change]. – In: Priroda i korennoe naselenie Arktiki pod vliyaniem izmeneniya klimata i industrial'nogo osvoeniya: Murmanskaya oblast'. Moscow. P. 18–41 (In Russ.).

Borovichev E.A., Kostina V.A., Schalygin S.S. 2011. Some important plant areas of Lapland strict nature reserve (Murmansk region). – Trudy KarNTs RAN. 12 (2): 48–55 (In Russ.).

Borovichev E.A., Kozhin M.N., Ignashov P.A., Kirillova N.R., Kopeina E.I., Kravchenko A.V., Kuznetsov O.L., Kutenkov S.A., Melekhin A.V., Popova K.B., Razumovskaya A.V., Sennikov A.N., Fadeeva M.A., Khimich Yu.R. 2020 a. Noteworthy records of plants, lichens and fungi in Murmansk region. II. – Trudy KarNTs RAN. 1: 17–33 (In Russ.). https://doi.org/10.17076/bg1078

Breslina I.P. 1969. Flora i rastitel'nost' Semi ostrovov i prilegayushchego poberezh'ya Vostochnogo Murmana. [Flora and vegetation of Semi-Ostrovie archipelago and the nearest coast of the Eastern Murman]. – In: Trudy Kandalakshskogo gosudarstvennogo zapovednika. Vol. VII. Botanicheskie issledovaniya. Murmansk. P. 259–382 (In Russ.).

Breslina I.P. 1985. Flora ostrova Naumikhi (Kandalakshskiy zaliv Belogo morya). [Flora of Naumikha island (Kandalaksha bay of the White Sea)]. – In: Botanicheskie issledovaniya za Polyarnym krugom. Apatity. P. 18–23 (In Russ.).

Brochmann C. 1992. Polyploid evolution in Artic-Alpine *Draba* (Brassicaceae). Sommerfeltia Supplement. 4: 1–37.

Brochmann C., Brysting A.K., Alsos I.G., Borgen L., Grundt H.H., Scheen A.-C., Elven R. 2004. Polyploidy in arctic plants. – Biol. J. Linn. Soc. 82: 521–536.

Bubenets V.N., Pokhil'ko A.A., Tzareva V.T. 1993. Sosudistye rasteniya Tur'ego mysa. [Vascular plants of cape Turiy]. – In: Floristicheskie issledovaniya v Murmanskoy oblasti. Apatity. P. 45–73 (In Russ.).

Checklist of the Panarctic Flora (PAF). Vascular plants. 6721 *Draba* L. 2007. Oslo. http://panarcticflora.org

Doyle J.J., Doyle J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. – Phytochem. Bull. 19: 11–15.

Draba cinerea. Occurrence. 2021. FinBIF. https://laji.fi/en/taxon/MX.38432/occurrence (Accessed 7.03.2021).

Evzerov V.Ya. Geology of Quaternary deposits of the Kola region. 2015. Apatity. 196 p. (In Russ.). https://www.geokniga.org/bookfiles/geokniga-geologiya-chetvertichnyh-otlozheniy-kolskogo-regiona.pdf

FinBIF Submission. http://tun.fi/MKA.99158529 (Accessed 12.03.2021).

FinBIF: Finnish Biodiversity Information Facility. https://laji.fi (Accessed 20.10.2021).

GBIF: Global Biodiversity Information Facility. https://www.gbif.org/ (Accessed 20.10.2021).

GenBank: DQ467486.1. *Draba hirta* isolate L310. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/DQ467486.1.

Gosudarstvennaya geologicheskaya karta Rossiyskoy Federatsii masshtaba 1:1 000 000 (tret'e pokolenie). Baltiyskaya seriya. Geologicheskaya karta chetvertichnykh obrazovaniy. List Q-(35),36. Apatity. [State geological map of Russian Federation 1:1 000 000 (third generation). Baltic series. Geological map of Quaternary formations. Map sheet Q-(35), 36. Apatity]. 2012. Saint-Petersburg. (In Russ.).

Grundt H.H., Popp M., Brochmann C., Oxelman B. 2004. Polyploid origins in a circumpolar complex in *Draba* (Brassicaceae) inferred from cloned nuclear DNA sequences and fingerprints. – Mol. Phylogenet. Evol. 32: 695–710.

Guardia R. 2021. CeDoc de Biodiversitat Vegetal: BCN-Cormophyta. CeDoc of Plant Biodiversity (CeDocBIV), Univ. Barcelona. Occurrence dataset. https://doi.org/10.15468/x5ljvi accessed via GBIF.org on 2021-04-06

Gustafsson A.L.S., Skrede I., Rowe H.C., Gussarova G., Borgen L., Rieseberg L.H., Brochmann C., Parisod C. 2014. Genetics of Cryptic Speciation within an Arctic Mustard, *Draba nivalis*. – PLoS ONE. 9 (4): e93834. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093834

Hultén E. 1971. Atlas över växternas utbredning i Norden. 2nd ed. Stockholm. 531 p.

Hultén E., Fries M. 1986. Atlas of North European vascular plants. North of the Tropic of Cancer. Vol. I–III. Königstein.

Hyvärinen E., Juslén A., Kemppainen E., Uddström A., Liukko U.-M. (eds.). 2019. The 2019 Red List of Finnish Species. Helsinki. 704 p.

Karta chetvertichnykh obrazovaniy territorii Rossiyskoy Federatsii M 1:2 500 000 [Map of Quaternary formations of Russian Federation M 1:2 500 000]. 2014. Saint-Petersburg. (In Russ.).

Kiselev I.I. 1979. Paleogeografiya zapadnoy chasti Kol'skogo polyostrova v neogene i antropogene. [Paleogeography of Kola peninsula's western part in Neogene and Antropogene]. – Isvestia VGO. 4: 316–324 (In Russ.).

Kostina V.A., Borovichev E.A. 2014. New records of rare species of vascular plants in the Murmansk region. – Trudy KarNTs RAN. 2: 155–159 (In Russ.).

Kozhin M.N., Borovichev E.A., Belkina O.A., Melekhin A.V., Davydov D.A., Kostina V.A., Konstantinova N.A. 2019. Notes on the flora of the nature monuments Aikuaivenchorr gorge, Kriptogrammovoe gorge, and Juksporrlak, Murmansk region. – Trudy KarNTs RAN. 8: 62–79 (In Russ.). https://doi.org/10.17076/bg936

Kozhin M.N., Borovichev E.A., Belkina O.A., Melekhin A.V., Kostina V.A., Konstantinova N.A. 2020. Rare and red–listed plants and lichens of the nature monuments Aikuaivenchorr gorge, Kriptogrammovoe gorge, and Juksporrlak (Murmansk region). – Trudy KarNTs RAN. 1: 34–48 (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17076/bg939

Kravchenko A.V. 2007. A compendium of Karelian flora (vascular plants). Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).

Kravchenko A.V., Kozhin M.N., Borovichev E.A., Kostina V.A. 2016. New data on the distribution of red-listed vascular plant species in the Murmansk region. – Trudy KarNTs RAN. 3: 84–89 (In Russ.).

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. – Mol. Biol. Evol. 35: 1547–1549.

Lutskina L.Yu., Bochansteva V.V. 2004. Redkiy vid Severa Evropeyskoy chasti Rossii – *Draba insularis* Pissjauk. (Brassicaceae Juss.) [Rare species in the North of European Russia – *Draba insularis* Pissjauk. (Brassicaceae Juss.)]. – Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. 3 (1): 99–100 (In Russ.).

Mishkin B.A. 1953. Flora Khibinskikh gor, ee analiz i istoria [Flora of Khibin mountains, its analysis and history. Moscow-Leningrad. 112 p. (In Russ.).

Mossberg B., Stenberg L. 2003. Den nya Nordiska Floran. Tangen. 928 p.

Petrovskiy V.V. 2018. Species of *Draba cinerea* aggregate (Brassicaceae) in the Northern Russia. – Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 49: 71–86 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/novitates/2018.49.71

Pis'yaukova V.V. 1956. Rod Krupka – *Draba* L. [The genus Whitlow-grass – *Draba* L.]. – In: Flora Murmanskoy oblasti. Vyp. III. Moscow. P. 330–346 (In Russ.).

Ramenskaya M.L. 1983. Analiz flory Murmanskoy oblasti i Karelii [The analysis of Murmansk Oblast and Karelia's flora]. Leningrad. 216 p. (In Russ.).

Ramenskaya M.L., Andreeva V.N. 1982. Opredelitel' vysshikh rasteniy Murmanskoy oblasti i Karelii [Key to higher plants of Murmansk Oblast and Karelia]. Leningrad. 435 p. (In Russ.).

Red data Book of the Murmansk region. Edition 2.0. 2014. Kemerovo. 584 p. (In Russ.).

Ridgway K.P., Duck J.M., Young J.P.W. 2003. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid trnL (UAA) intron. – BMC Ecol. 3(1): 8. https://doi.org/10.1186/1472-6785-3-8

Rognes T., Flouri T., Nichols B., Quince C., Mahé F. 2016. VSEARCH: A versatile open source tool for metagenomics. – Peer. J. 4: e2584. https://doi.org/10.7717/peerj.2584.

Rønning O.I. 1979. Svalbards flora. 2nd edn. Oslo. 128 p.

The Red Data Book of the Republic of Karelia. 2020. Belgorod. 448 p. (In Russ.).

Tolmachev A.I. 1957. On the history of development and geographical distribution of the genus *Draba* L. – Bot. Zhurn. 42 (9): 1446–1456 (In Russ.).

Tolmachev A.I. 1975. Rod Draba L. – Krupka [The genus *Draba* L. – Whitlow-grass]. – In: Flora Arctica URSS. Vol. 7. Leningrad. P. 106–155 (In Russ.).

Tsinzerling Yu.D. 1935. Materialy po rastitel'nosti severovostoka Kol'skogo poluostrova [Materials on vegetation of the northeast of the Kola Peninsula]. Moscow–Leningrad. 163 p. (In Russ.).

Ulvinen T. 1996. Vascular plants of the former Kutsa Nature Reserve – Oulanka Reports. 16: 39–52.

Vorob'yeva E.G. 1996. Flora ostrovov v vershine Kandalakshskogo zaliva [Flora of the islands in the top of the Kandalaksha Bay]. – In: Flora i rastitel'nost' ostrovov Belogo i Barentseva morey. Murmansk. P. 57–89 (In Russ.).

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. – In: PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications. New York. P. 315–322.

EDN: FUQVFB
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 749–756

СООБЩЕНИЯ

ЗОНАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СРЕДНЕЙ И СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2022 г. И. Н. Сафронова[1,*], Т. К. Юрковская[1,]**

[1] *Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: irasafronova@yandex.ru*
***e-mail: yurkovskayatat@gmail.com*

Поступила в редакцию 15.05.2022 г.
После доработки 31.05.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Средняя и Северо-Восточная Сибирь включают пространство, лежащее на восток от р. Енисей (84° в.д.) до окраины Евразии. Преобладающая часть этой территории горная. Более трети Средней Сибири лежит за Полярным кругом и характеризуется наличием сплошной вечной мерзлоты. Выделяются тундровая и таежная зоны. На юго-западе и в Якутии есть изолированные лесостепные острова. Тундровая зона занимает острова Северного Ледовитого океана (архипелаг Северная Земля, о-ва Де-Лонга и др.) и п-ов Таймыр. Она представлена 4-мя подзонами. Таежная зона Средней Сибири делится на 5 подзон. Преобладают светлохвойные лиственничные леса из *Larix gmelinii*. Северо-Восточная Сибирь по размерам значительно уступает Средней Сибири. Примерно половина территории лежит севернее Полярного круга. Характерно сплошное распространение вечной мерзлоты. Более 2/3 площади занято горами. На равнинах выражена зональность растительного покрова. Выделяются три подзоны тундровой зоны (нет полярной подзоны) и две – таежной (отсутствуют подзоны средней, южной тайги и подтайги). Почти вся таежная зона в Северо-Восточной Сибири лежит к северу от Полярного круга. В отличие от Средней Сибири, где выражены 5 таежных подзон, в Северо-Восточной Сибири их 2: на севере узкой полосой тянется лесотундра, остальное пространство относится к подзоне северной тайги.

Ключевые слова: зональность, растительность, тундровая зона, таежная зона, подзоны, болота, Сибирь

DOI: 10.31857/S0006813622080117

Изучая ботанико-географические закономерности растительного покрова России и работая над их отображением на мелкомасштабных картах, мы уже 20 лет тому назад предложили унифицировать некоторые термины, в связи с большим разнообразием названий, применяемых к одной и той же территории. С нашей точки зрения, названия подзон должны содержать не типологические категории, а отражать их широтное положение, подобно тем, которые издавна используются при делении таежной зоны.

На картах зонального деления Европейской России и Западной Сибири, мы унифицировали названия для подзон степной и тундровой зон (Yurkovskaya et al., 2002; Safronova, Yurkovskaya, 2015; Yurkovskaya, Safronova, 2019). Подзоны степной зоны на этих картах называются северная (вместо “полоса разнотравно-типчаково-ковыльных степей), средняя (= полоса типчаково-ковыльных степей) и южная (= полоса полынно-типчаково-ковыльных степей, зона полупустынь). Названия подзон тундровой зоны также изменены на названия, подчеркивающие широтные изменения растительного покрова, а именно: полярная подзона (ранее – зона полярных пустынь, подзона высокоарктических тундр), северная подзона (= подзона типичных тундр, подзона арктических тундр), средняя подзона (= подзона настоящих тудр, подзона северных гипоарктических тундр), южная подзона (= подзона кустарниковых тундр, подзона южных гипоарктических тундр). Эти названия подзон мы используем и при рассмотрении зонального деления Средней и Северо-Восточной Сибири.

Средняя и Северо-Восточная Сибирь включают в себя пространство, лежащее на восток от р. Енисей (84° в.д.) до окраины Евразии, которая находится под влиянием Тихого океана и известна под названием Берингии на севере и Дальнего Востока на юге. Преобладающая часть этой территории горная. В Средней Сибири горы сосредоточены на п-ве Таймыр (горы Бырранга) и на

Рис. 1. Аапа болото на правобережье р. Енисей. 63°53' с. ш.; 87°43' в. д. (Космоснимок Google Earth, 2016 г.)
Fig. 1. Space image of a ribbed fen (aapa) near the Yenisey River (63°53' N, 87°43' E).

западе – вдоль р. Енисей от плато Путорана на севере до Енисейского кряжа на юге. Равнины в Средней Сибири выделяются, в основном, в ее восточной половине, и расположены они на возвышенных плато. Северо-Восточная Сибирь почти вся занята крупными горными массивами, равнинным является только побережье Северного Ледовитого океана (Яно-Индигирская низменность) и низменность между реками Индигирка и Колыма.

Данные о площади болот и их распространении в пределах рассматриваемой территории весьма приблизительны, так как болота здесь никогда не изучались планомерно. Тем не менее, разительный контраст и в этом компоненте растительного покрова Западной и Средней Сибири очевиден. Прежде всего, здесь отсутствуют сфагновые верховые болота, характерные для Западной Сибири. Это связано как с широким распространением вечной мерзлоты, так и с большой сухостью воздуха, субстрата и малоснежными зимами. В тайге, от лесотундры до средней тайги включительно, нами, на космических снимках в программе Google Earth, обнаружены аапа болота (рис. 1). Они располагаются на возвышенных всхолмленных плато (высотой от 100 до 280 м над ур. м.) и тянутся параллельно Енисею. Р. Подкаменная Тунгуска является их южной границей. По своей структуре – ярко выраженному грядово-озерково-мочажинному комплексу в центре вытянутых по оси болот – они хорошо дешифрируются на снимках. Но, к сожалению, наземных исследований не было и о конкретной растительности этих болот сведений нет (Yurkovskaya, 2012).

Средняя Сибирь

Более трети Средней Сибири лежит за Полярным кругом и характеризуется наличием сплошной вечной мерзлоты. Острова вечной мерзлоты доходят на юг до 53°–52° с.ш. Выделяются тундровая и таежная зоны (Krylov, 1959; Buks, 1977) (рис. 2). На юго-западе и в Якутии есть изолированные лесостепные острова.

Тундровая зона

Тундровая зона занимает острова Северного Ледовитого океана (архипелаг Северная Земля, о-ва Де-Лонга и др.) и п-ов Таймыр. Она представлена 4-мя подзонами (Zones..., 1999 а, б; Walker, 2003; Pospelova, Pospelov, 2007). Южная граница зоны проходит примерно по линии 70°–73° с.ш.

Полярная подзона выделяется на островах Северного Ледовитого океана, большие площади на которых занимает ледовый покров. В растительном покрове господствуют травяно-лишайниково-моховые полигональные щебнистые тундры с *Papaver polare*[1], *Saxifraga nivalis*, *S. caespitosa*, *S. cernua*, *S. oppositifolia*, *Alopecurus alpinus*, *Phippsia algida* и др., приуроченные к щебнистым и каменистым почвам. В травяно-лишайниково-моховых пятнистых тундрах участвуют такие виды, как *Ranunculus sabinii*, *Cerastium bialynickii*, *C. regelii* s. str., *Deschampsia brevifolia*. Болот нет.

В северной подзоне в составе сообществ большую роль играют простратные кустарнички. Формиру-

[1] Названия сосудистых растений приводятся по С.К. Черепанову (Czerepanov, 1995).

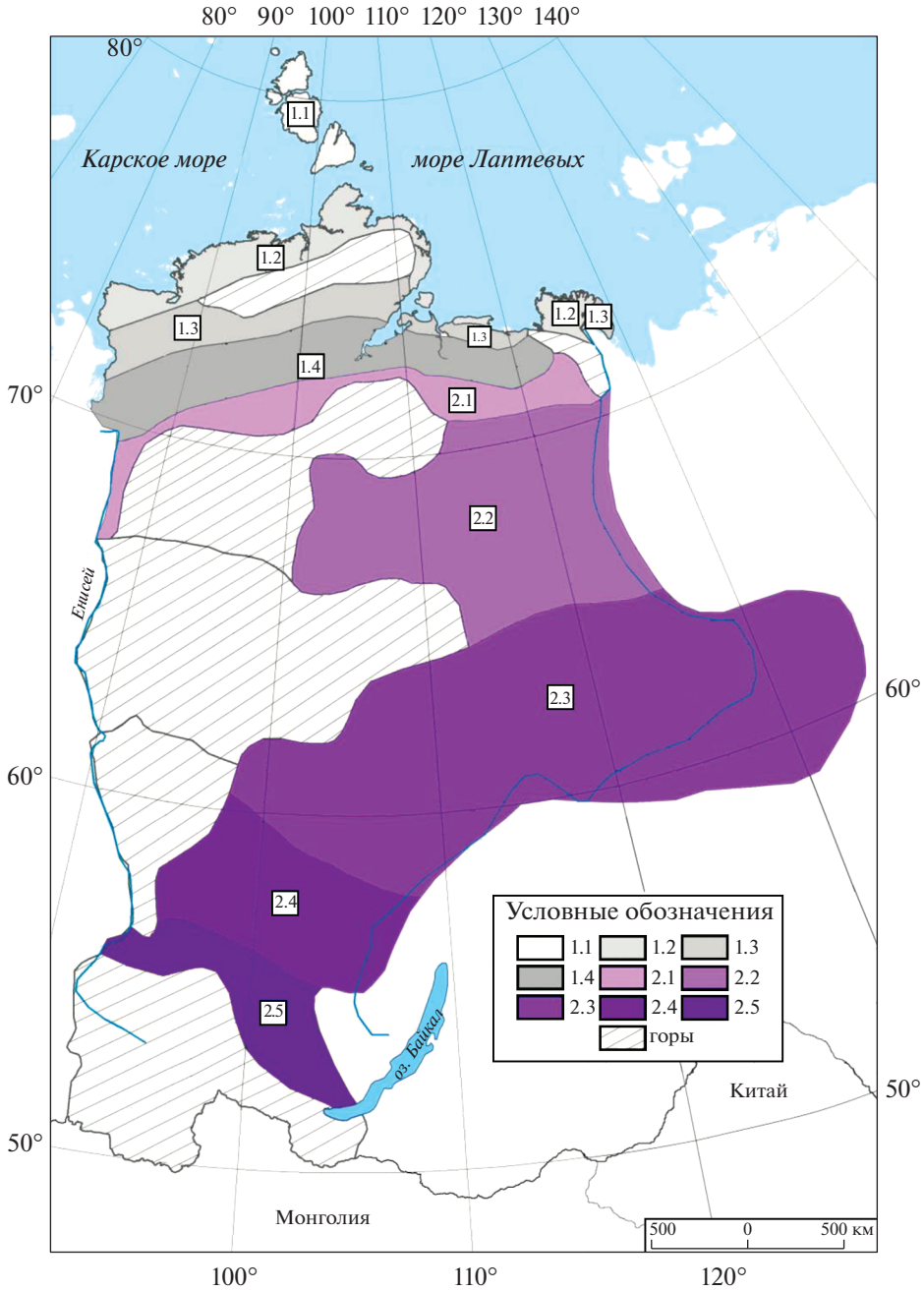


Рис. 2. Зональные подразделения растительного покрова на равнинах Средней Сибири

1. Тундровая зона: 1.1 – полярная подзона (высокоарктических тундр), 1.2 – северная подзона (арктических тундр), 1.3 – средняя подзона (северных гипоарктических тундр), 1.4 – южная подзона (южных гипоарктических тундр). 2. Таежная зона: 2.1 – подзона лесотундры, 2.2 – подзона северной тайги, 2.3 – подзона средней тайги, 2.4 – подзона южной тайги, 2.5 – подзона подтайги. Штриховкой показаны горы.

Fig. 2. Zonal regularities of vegetation cover of the Middle Siberia.

1. Tundra zone: 1.1 – Polar Tundra Subzone, 1.2 – Northern Tundra Subzone, 1.3 – Middle Tundra Subzone, 1.4 – Southern Tundra Subzone

2. Taiga zone: 2.1 – Forest-Tundra Subzone, 2.2 – Northern Taiga Subzone, 2.3 – Middle Taiga Subzone, 2.4 – Southern Taiga Subzone, 2.5 – Subtaiga Subzone. The shading shows mountains.

ются полигональные и пятнистые кустарничково-травяно-лишайниково-моховые тундры. Заметное участие в их составе играют *Salix polaris* и *S. reptans*, род *Dryas* представлен *D. octopetala* и *D. punctata*. Обычным является кустарничек *Cassiope tetragona*. Характерны *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Saxifraga serpyllifolia* ssp. *glutinosa*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia borealis*,

D. brevifolia, *Dupontia fisheri*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Carex arctisibirica*. Болота осоково-травяно-моховые.

В средней подзоне заметное участие в составе сообществ принимают гемипростратные кустарнички. Большую роль играют *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala* и *D. punctata*, *Empetrum subholarcticum*, *Arctous alpina*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*, *Salix arctica*. Осоки представлены *Carex arctisibirica*. Наряду с пушицевыми (*Eriophorum angustifolium*) распространены кочкарные тундры из *E. vaginatum*. Ивовые тундры состоят из *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. pulchra*; ерниковые тундры включают *Betula nana* и *B. exilis*. Болота полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые.

Южная подзона характеризуется доминированием кустарниковых тундр, в составе которых участвуют *Betula nana*, *B. exilis*, ивы представлены не только *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. pulchra*, но и более восточными видами – *S. alaxensis*, *S. boganidensis*. Характерны заросли ольховника кустарникового (*Duschekia fruticosa*). Встречаются кочкарные (*Eriophorum vaginatum*), травяно-кустарничковые (*Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Dryas punctata*, *D. octopetala*, *Cassiope tetragona*, *Carex arctisibirica*) тундры. Болота полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые, бугристые.

Таежная зона

Растительность таежной зоны Средней Сибири характеризуется преобладанием светлохвойных лиственничных лесов из *Larix gmelinii* (Shumilova, 1962; Sochava, 1980; Troeva, Cherosov, 2013). Из-за своеобразных климатических и геоморфологических условий *L. gmelinii* встречается здесь в очень высоких широтах. Таежная зона Средней Сибири делится на 5 подзон.

Подзона лесотундры проходит неширокой полосой по Северо-Сибирской низменности к югу от Таймырского полуострова между 72° с.ш. и 69° с.ш. Растительность представлена лиственничными (*Larix gmelinii*, местами с *Picea obovata*) редколесьями в сочетании с кустарниковыми (*Betula nana*, *B. exilis*, *Duschekia fruticosa*) тундрами. Болота бугристые и аапа.

Подзона северной тайги лежит между 69° с.ш. и 65° с.ш. Она характеризуется распространением разреженных лиственничных (*Larix gmelinii*), елово-лиственничных (*Larix gmelinii*, *Picea obovata*) кустарничково (*Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Empetrum subholarcticum*)-лишайниково-зеленомошных лесов. На заболоченных почвах хорошо развит подлесок из ерника (*Betula exilis*), ольховника (*Duschekia fruticosa*) и кустарниковых ив.

Подзона средней тайги примерно такой же ширины, как подзона северной тайги, но имеет почти вдвое бóльшую протяженность с юго-запада на северо-восток (примерно от 96° в.д. до 138° в.д.). Распространены лиственничные (*Larix gmelinii*) кустарничково (*Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*)-зеленомошные леса.

В западной части подзоны (в бассейне Нижней и Подкаменной Тунгуски) в их составе участвует западный вид лиственницы *Larix sibirica* и темнохвойные породы *Picea obovata* и *Pinus sibirica*. Встречаются сосновые (*Pinus sylvestris*) кустарничково (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*)-зеленомошные и лишайниковые леса, в которых принимает участие *Larix gmelinii*. Характерной особенностью пространственной структуры растительного покрова являются моховые мари с *Betula fruticosa*. Болота бугристые и аапа (встречаются на юг до р. Подкаменная Тунгуска).

В центральной части Вилюйской котловины и в долине р. Лены лиственничные леса около озер сочетаются со злаково-осоковыми аласными лугами (*Carex juncella*, *Calamagrostis langsdorffii*). Характерны участки луговых степей на лугово-черноземных почвах – реликты ксеротермического периода. Их формирование связано с высокими летними температурами и незначительным увлажнением. Наличие вечной мерзлоты препятствует значительному выщелачиванию почв и удалению из них солей, поэтому формируются солончаки и солонцы с засоленными лугами (Cherosov, Gogoleva, 1994).

Подзона южной тайги выделяется на небольшом пространстве в бассейне р. Ангары, где достигает 56° с.ш. Преобладают сосновые (*Pinus sylvestris*) леса, сосново-лиственничные (*Larix sibirica*) кустарничково-травяно-зеленомошные (*Carex macroura*, *Vaccinium uliginosum*) с *Rhododendron dauricum* леса. Местами в лесах участвуют темнохвойные породы *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*. Встречаются вторичные мелколиственные леса (*Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*).

Подзона подтайги идет неширокой полосой с северо-запада на юго-восток от 57° с.ш. до 52° с.ш. вдоль горных массивов Южной Сибири. Доминируют сосновые, лиственнично-сосновые (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) кустарниковые (*Rhododendron dauricum*, *Duschekia fruticosa*) кустарничковые (*Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphulos uva-ursi*) леса. Болота осоково-гипновые с ерниками (*Betula exilis*).

На крайнем юго-западе Средней Сибири есть небольшие изолированные реликтовые лесостепные острова: Ачинский, Красноярский, Канский и Балаганско-Иркутский.

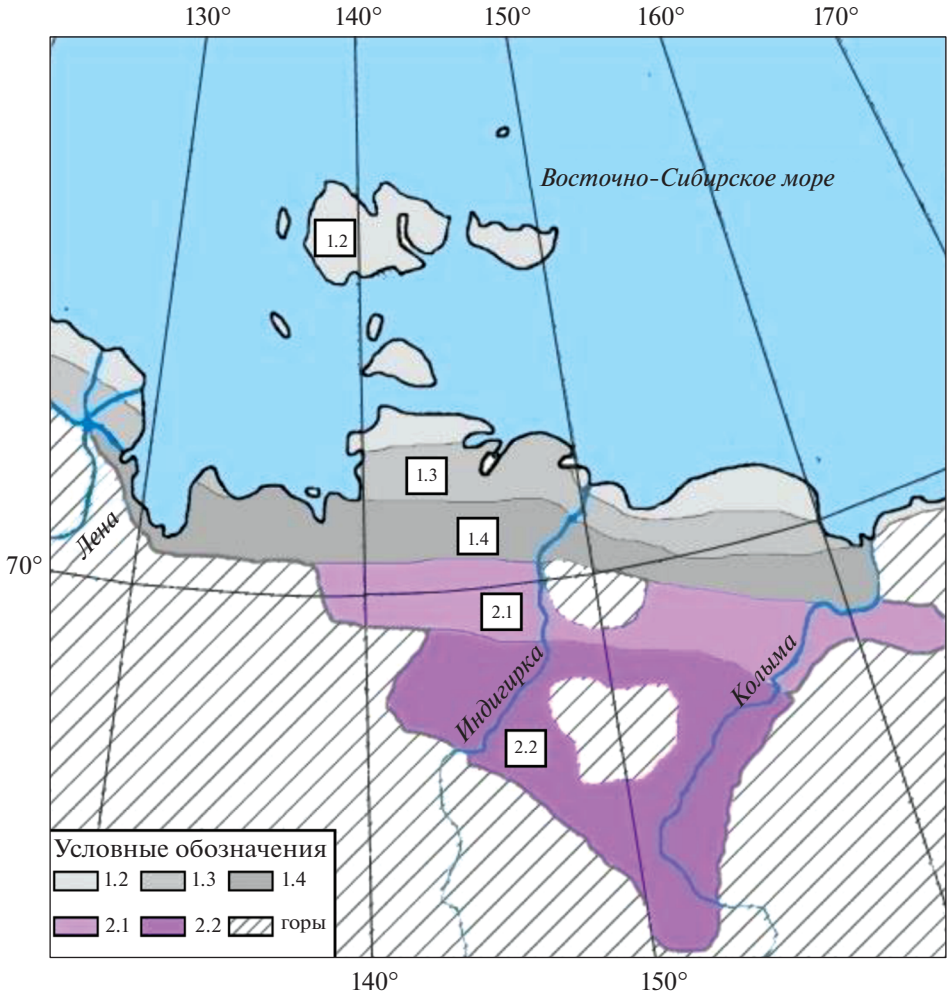


Рис. 3. Зональные подразделения растительного покрова на равнинах Северо-Восточной Сибири.

1. Тундровая зона: 1.2 – северная подзона (арктических тундр), 1.3 – средняя подзона (северных гипоарктических тундр), 1.4 – южная подзона (южных гипоарктических тундр). 2. Таежная зона: 2.1 – подзона лесотундры, 2.2 – подзона северной тайги. Штриховкой показаны горы.

Fig. 3. Zonal regularities of vegetation cover of the North-Eastern Siberia.

Tundra zone: 1.2 – Northern Subzone, 1.3 – Middle Subzone, 1.4 – Southern Subzone. Taiga zone: 2.1 – Forest-Tundra Subzone, 2.2 – Northern Taiga Subzone. The shading shows mountains.

Северо-Восточная Сибирь

По размерам Северо-Восточная Сибирь значительно уступает Средней Сибири. Примерно половина территории лежит севернее Полярного круга. Характерно сплошное распространение вечной мерзлоты. Более 2/3 площади занято горами. На равнинах выражена зональность растительного покрова, но спектр зональных полос отличается от спектра Средней Сибири: выделяются три подзоны тундровой зоны (нет полярной подзоны) и две – таежной (отсутствуют подзоны средней, южной тайги и подтайги) (рис. 3).

Тундровая зона

Тундровая зона Северо-Восточной Сибири включает Новосибирские и Ляховские острова и побережье Северного Ледовитого океана, относящееся к Яно-Индигирской низменности, от которой вдоль долин рек Индигирки, Алазеи и Колымы далеко на юг вдаются межгорные Средне-индигирская и Колымская низменности. На Яно-Индигирской низменности (между Хараулахскими горами на западе и дельтой р. Индигирки на востоке) южная граница тундровой зоны проходит примерно по 70° с.ш. На севере Колымской низменности она опускается несколько южнее – до 68°30' с.ш.

В ***северной подзоне*** заметную роль играет кустарничек *Cassiope tetragona*. Как и в Средней Сибири, характерны кустарнички *Salix polaris*, *S. reptans*, но исчезает *Dryas octopetala*, остается только *D. punctata*. В составе травяно-лишайниково-моховых полигональных и пятнистых тундр обычно

участие *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. serpyllifolia* ssp. *glutinosa*, *Carex arctisibirica*, *Alopecurus alpinus*, *Deschampsia* spp., *Dupontia fisheri*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*. В приколымской части появляется *Carex lugens*. Болота осоково-злаково-моховые.

В средней подзоне в числе простратных кустарничков участвует *Salix fuscescens*, отсутствует *Dryas octopetala*, есть только *D. punctata*, увеличилась роль *Arctous alpina*. Как и в Средней Сибири, среди кустарничков присутствуют *Empetrum subholarcticum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* ssp. *minus*. Все так же характерны травяно-лишайниково-моховые (*Carex arctisibirica*, *Arctagrostis latifolia*, *Dupontia psilosantha*, *D. fisheri*, *Deschampsia borealis*, *D. brevifolia*) тундры, кочкарные (*Eriophorum vaginatum*) и пушицевые (*E. angustifolium*). Изменился состав ерниковых зарослей – исчезла *Betula nana*, распространена только *B. exilis*. В ивняках наряду с *Salix glauca*, *S. pulchra* ведущая роль принадлежит *S. richardsonii*. Болота полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые.

В южной подзоне в Северо-Восточной Сибири в отличие от Средней Сибири ерниковые тундры состоят только из *Betula exilis*. В ивовых зарослях, наряду с *Salix alaxensis*, *S. boganidensis*, *S. pulchra*, *S. glauca*, *S. reptans*, участвует *S. richardsonii*. Встречаются ольховниковые (*Duschekia fruticosa*) заросли. Характерны травяно-кустарничковые (*Ledum decumbens*, *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus*) тундры и кочкарные (*Eriophorum vaginatum*). Болота полигональные травяно-кустарничково-лишайниково-моховые.

Таежная зона

Почти вся таежная зона в Северо-Восточной Сибири лежит к северу от Полярного круга, и только по долине р. Колымы идет на юг до 64° с.ш., в то время как в Средней Сибири тайга занимает огромное пространство от 71° с.ш. до 52° с.ш.

В отличие от Средней Сибири, где выражены 5 подзон, в Северо-Восточной Сибири их 2: на севере узкой полосой тянется лесотундра, остальное пространство относится к подзоне северной тайги.

В лесотундре Северо-Восточной Сибири лиственничники состоят не только из *Larix gmelinii*, как в Средней Сибири, но и из *L. cajanderi*. Отсутствуют еловые (*Picea obovata*) редколесья. Кустарниковые сообщества представлены отсутствующими в Средней Сибири ивняками из *Salix udensis*, *S. schwerinii*. Своеобразны чозенево-тополевые (*Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*) леса в поймах рек.

В северотаежных лесах Северо-Восточной Сибири в отличие от Средней Сибири нет *Picea obovata*, а в лиственничниках, как и в лесотундре, наряду с *Larix gmelinii*, обычна *L. cajanderi*. Есть моховые мари.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог, сказанному выше, подчеркнем:

– в Средней и Северо-Восточной Сибири горы занимают бóльшие площади, чем равнины;

– в связи с климатическими и геоморфологическими особенностями высотная поясность проявляется на небольших высотах;

– на равнинах прослеживаются широтные изменения растительного покрова;

– выделяются две зоны: тундровая и таежная;

– в Средней Сибири леса встречаются в очень высоких широтах;

– в таежной зоне преобладают светлохвойные лиственничные леса, на юго-западе Средней Сибири – светлохвойные сосновые;

– темнохвойная тайга приурочена к горам в западной части Средней Сибири;

– характерной чертой пространственной структуры растительного покрова Средней и Северо-Восточной Сибири являются мари (заболоченные редкостойные лиственничные леса в сочетании с безлесными болотами и ерниковыми зарослями);

– господствующим типом болот в Средней Сибири являются аапа, их размеры и количество сокращаются с запада на восток;

– в поймах рек Северо-Восточной Сибири встречаются своеобразные чозенево-тополевые (*Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*) леса.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по плановой теме лаборатории Общей геоботаники и лаборатории географии и картографии растительности БИН РАН “Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” № 121032500047-1.

Авторы благодарят сотрудников БИН РАН Г.А Тюсова и И.А. Горяева за оформление карт для статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Buks] Букс И.И. 1977. Корреляционная эколого-фитоценотическая карта Азиатской России. М. 1 : : 7500000. – В кн.: Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России: опыт картографирования. Сб. статей. 70 с. Иркутск. С. 15–54.

[Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 991 с.

[Cherosov, Gogoleva] Черосов М.М., Гоголева П.А. 1994. Солончаковые растительные сообщества Центральной Якутии. – Ученые записки ЯГУ, се-

рия геология, география, биология. Якутск. С. 202–210.

[Krylov] Крылов Г.М. 1959. Лесорастительное районирование Сибири. – Изв. Томского отд. Всесоюз. Бот. об-ва. IV: 115–149.

[Pospelova, Pospelov] Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н. 2007. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М. 457 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.

[Shumilova] Шумилова Л.В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск. 439 с.

[Sochava] Сочава В.Б. (ред.). 1977. Эколого-фитоценотические комплексы Азиатской России (опыт картографирования). Иркутск. 70 с.

[Sochava] Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск. 256 с.

[Troeva, Cherosov] Троева Е.И., Черосов М.М. 2013. Об использовании эколого-климатической модели в картографировании растительного покрова Якутии. – Геоботаническое картографирование. С. 68–73.

Walker D.A. (ed.). 2003. Circumpolar Arctic Vegetation map. S. 1 : 7 500 000. CAVM. Team. Anchorage.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 2012. Mires on the map of Russia. – Mires from pole to pole. Helsinki. The Finnish Environment. 32: 31–38.

[Yurkovskaya et al.] Юрковская Т.К., Ильина И.С., Сафронова И.Н. 2002. Макроструктура растительного покрова России: анализ карты. – Геоботаническое картографирование. С. 3–15.

[Yurkovskaya, Safronova] Юрковская Т.К., Сафронова И.Н. 2019. Зональное деление растительного покрова Западной Сибири. – Бот. журн. 104 (1): 3–11.

[Zones...] Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий для высших учебных заведений. Карта. М. 1 : 8 000 000. 1999 а. 2 л.

[Zones...] Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. М. 1 : 8 000 000. Пояснительный текст и легенда к карте. 1999 б. М. 64 с.

ZONAL REGULARITIES OF VEGETATION COVER IN MIDDLE AND NORTH-EASTERN SIBERIA

I. N. Safronova[a,#] and T. K. Yurkovskaya[a,##]

[a] *Komarov Botanical Institute of RAS*
Professor Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197376, Russia
[#]*e-mail: irasafronova@yandex.ru*
[##]*e-mail: yurkovskayatat@gmail.com*

The Middle and North-Eastern Siberia include the area lying to the east of the river Yenisey (84° E). The predominant part of this territory is mountainous. Zonal regularities of vegetation cover are expressed on the plains. More than a third of Middle Siberia lies beyond the Arctic Circle and is characterized by the presence of continuous permafrost. Tundra and taiga zones are distinguished. There are isolated forest-steppe islands in the south-western part of Yakutia. The tundra zone occupies the islands of the Arctic Ocean (the Severnaya Zemlya Archipelago, De Long Islands, etc.) and the Taimyr Peninsula. It is represented by 4 subzones. The taiga zone of Middle Siberia is divided into 5 subzones. Light-coniferous larch forests of *Larix gmelinii* predominate. North-Eastern Siberia is much smaller than Middle Siberia. About half of its territory lies north of the Arctic Circle. The continuous spread of permafrost is characteristic. More than 2/3 of the area is occupied by mountains. The zoning of vegetation is pronounced on the plains. There are three subzones of the tundra zone (there is no polar subzone). Most of the taiga zone in North-Eastern Siberia lies north of the Arctic Circle. There are 2 taiga subzones instead of 5 in Middle Siberia: the forest-tundra and the northern taiga subzones (there are no subzones of the middle, southern taiga and subtaiga).

Keywords: zonal regularities, vegetation, tundra zone, taiga zone, subzone, mires, Siberia

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the planned project of the Laboratory of General Geobotany and the Laboratory of Geography and Cartography of Vegetation of the BIN RAS “Vegetation of European Russia and North Asia: diversity, dynamics, principles of organization” No. 121032500047-1.

The authors thank G.A. Tyusov and I.A. Goryaev (BIN RAS) for designing the maps.

REFERENCES

Buks I.I. 1977. The correlation ecological-phytocenotic map of Asian Russia. M. 1 : 7 500 000. – In: Ecological-phytocoenotic complexes of Asian Russia. Irkutsk. P. 15–54 (In Russ.).

Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). St.-Petersburg. 991 p. (In Russ.).

Cherosov M.M., Gogoleva P.A. 1994. Saltmarsh plant communities of Central Yakutia. – In: Proceedings of the Yakut State University, series Geology, geography, biology. Yakutsk. P. 202–210 (In Russ.).

Krylov G.V. 1959. Forest vegetation zoning of the Siberia. – Izvestiya of the Tomsk branch of all-Union Bot. Society. IV: 115–149 (In Russ.).

Pospelova E.B., Pospelov I.N. 2007. Vascular flora of Taimyr peninsula and neighboring territories. Part 1. The annotated list of flora and his common analysis. Moscow. 457 p. (In Russ.).

Safronova I. N., Yurkovskaya T. K. 2015. Zonal regularities of vegetation cover on plains of European Russia and their cartographic representation. — Bot. zhurn. 100 (11): 1121—1141 (In Russ.).

Shumilova L.V. 1962. Botanical geography of Siberia. Tomsk. 439 p. (In Russ.).

Sochava V.B. (ed.). 1977. Ecologic–phytocenotic complexes of Asian Russia (mapping experience). Irkutsk. 70 p. (In Russ.).

Sochava V.B. 1980. Geographic aspects of the Siberian taiga. Novosibirsk. 256 p. (In Russ.).

Troeva E.I., Cherosov M.M. 2013. Ecologic-climatic model and its using for vegetation mapping in Jakutia. – Geobotanical mapping. St-Petersburg. P. 68–73 (In Russ.).

Walker D.A. (ed.). 2003. Circumpolar Arctic Vegetation map. S. 1 : 7500000. CAVM. Team, Anchorage.

Yurkovskaya T.K. 2012. Mires on the map of Russia. Mires from pole to pole. Helsinki. The Finnish Environment. 32: 31–38.

Yurkovskaya T.K., Ilyina I.S., Safronova I.N. 2002. Macrostructure of the vegetation cover of Russia: maps analysis. – Geobotanical mapping 2001–2002. St.-Petersburg. P. 3–15 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K., Safronova I.N. 2019. Zonal regularities of vegetation cover of Western Siberia. – Bot. zhurn. 104 (1): 3–11 (In Russ.).

Zones and types of altitudinal zonality of Russia and adjacent territories. Map of scale 1 : 8000000. 1999 a. Moscow. 2 sheets. (In Russ.).

Zones and types of altitudinal zonality of Russia and adjacent territories. Explanatory text and legend to the Map of scale 1 : 8000000. 1999 b. Moscow 64 p. (In Russ.).

EDN: IVGKDF
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 757–765

СООБЩЕНИЯ

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РЕДКОГО РАСТЕНИЯ *COPTIDIUM* × *SPITSBERGENSE* (RANUNCULACEAE) В ЗАПОВЕДНИКЕ “НЕНЕЦКИЙ”

© 2022 г. Т. В. Дьячкова
Государственный природный заповедник “Ненецкий”
ул. Заводская, 2, Нарьян-Мар, 166000, Россия
e-mail: ms.tanya.dyachkova@mail.ru

Поступила в редакцию 08.04.2022 г.
После доработки 05.06.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Для заповедника “Ненецкий” впервые приведены сведения о распространении, фитоценотической приуроченности, численности и плотности ценопопуляций *Coptidium* × *spitsbergense* (Hadač) Luferov et Prob, включенного в Красную книгу Ненецкого автономного округа со статусом “находящийся под угрозой исчезновения”. Описаны 2 типа сообществ, в которых он произрастает на о-ве Ловецкий. Численность вида составляет свыше 600 побегов на общей площади 254 м^2. Максимальная экологическая плотность изученных ценопопуляций – 16.8 особи/м^2, максимальная эффективная плотность – 6.4 особи/м^2.

Ключевые слова: ценопопуляция, редкие виды, численность, экологическая плотность, эффективная плотность

DOI: 10.31857/S000681362208004X

Коптидиум шпицбергенский, *Coptidium* × *spitsbergense* (Hadač) Luferov et Prob (синоним: лютик шпицбергенский, *Ranunculus spitzbergensis* Hadač) – многолетнее травянистое растение с дизъюнктивным ареалом. Очень редкий евразиатско-западноамериканский арктический вид, является гибридом между циркумполярными видами *Coptidium lapponicum* (L.) Tzvelev и *C. pallasii* (Schltdl.) Tzvelev (Andersson, Hesselman, 1900; Tolmachev, 1971; Cody et al., 1988; Gillespie et al., 2015; Panarctic Flora). По внешнему виду и морфологии листьев *C.* × *spitsbergense* близок к *C. pallasii*, но отличается от него более мелкими бледно-желтыми цветками и более рассеченными (на 60–80%) лопастями листьев (The flora of Svalbard).

Первые его находки были сделаны на архипелаге Шпицберген (Andersson, Hesselman, 1900) и отнесены к роду *Ranunculus*. В 1963 г. E. Hadač повторил ранее известные описания, поместив растение в род *Coptidium*, поскольку данный гибрид, как и его родители, отличаются от других представителей рода *Ranunculus* как генетически, так и морфологически (наличием толстых белых подземных стеблей, душистых цветков, трех чашелистиков и губчатой ткани семянок) (Hörandl et al., 2005). Позднее, А.И. Толмачев (Tolmachev, 1971) писал о его находках в Арктике на о-ве Колгуев, п-ове Ямал, в дельте р. Лена, вблизи пос. Уэлен на Беринговом проливе и дер. Култушное в бухте Корфа, дав ему название *Ranunculus palasii* var. *minimum*. С тех пор встречались сообщения о виде с о-ва Врангеля (Petrovskij, 1973; Yurtsev et al., 1975; Koroleva et al., 1984), северо-центральной и северо-восточной Канады (Cody et al., 1988).

Его современное распространение в мире: архипелаг Шпицберген, арктическая Аляска; в России: п-ов Ямал, арктическая Якутия, Чукотка; в Ненецком автономном округе (НАО) коптидиум шпицбергенский до недавнего времени был известен только по изолированным популяциям на о-ве Колгуев (бассейны рек Гусиная и Великая) (Tolmachev, 1971; Timohina et al., 1993). В 2007 г. вид впервые был отмечен в границах заповедника “Ненецкий” на территории о-ва Ловецкий. Он занесен в Красную книгу НАО с категорией 1, как находящийся под угрозой исчезновения (The Red Book..., 2020).

По литературным данным (Tolmachev, 1971; Timohina et al., 1993) места обитания коптидиума шпицбергенского – это заболоченные моховые тундры, берега зарастающих водоемов, озер и стариц, осоковые луга, на слабокислых и слабощелочных субстратах.

Одной из основных характеристик популяций растений, характеризующих как биологические особенности вида, так и его устойчивость в дан-

(а)

(б)

Рис. 1. *Coptidium* × *spitsbergense*: а – цветущий экземпляр; б – вегетативное размножение с помощью укореняющихся в узлах прямостоячих листьев.

Fig. 1. *Coptidium* × *spitsbergense*: a – blooming plant; б – vegetative reproduction by means of erect leaves rooting in nodes.

ном местообитании, является плотность. Такая информация по *Coptidium* × *spitsbergense* отсутствует. Современные упоминания о нем встречаются, в основном, в контексте систематических обзоров флор разных регионов (Luferov, 2004; Nikolin, 2009; Mochalova, Bobrov, 2019). В региональных Красных книгах численность популяций коптидиума шпицбергенского оценивается, как “небольшие группы особей”. По экспертной оценке (The Red Book..., 2020), на островах Ловецкий и Колгуев популяции крайне малочисленны и насчитывают не более нескольких сотен растений.

В данной статье представлена актуальная информация о распространении, фитоценотической приуроченности, численности и плотности популяции *C.* × *spitsbergense* на территории заповедника “Ненецкий”.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проведены на о-ве Ловецкий в конце июля – начале августа 2021 г. Мы выполнили геоботанические описания на десяти площадках, где произрастал *Coptidium* × *spitsbergense*. Площадки имели размеры 1 × 4, 4 × 10, 5 × 5, 5 × 7 и 10 × 10 м^2, на них выявляли полный список сосудистых растений, мхов, напочвенных лишайников. Участие видов в сложении сообществ оценивали по шкале обилия-встречаемости Браун-Бланке (Becking, 1957), где r – единично, + – менее 1%; 1 – 1–5%; 2a – 6–12%; 2b – 13–25%; 3 – 26–50%; 4 – 51–75%; 5 – 76–100%. Оценку проективного покрытия (%) давали в целом и по основным жизненным формам (кустарники, кустарнички, травы, мхи и лишайники). Отдельно на площадках оценивали проективное покрытие редкого вида. Названия видов сосудистых растений приведены по Н.А. Секретаревой (Sekretareva, 2004), *Coptidium* spp. согласно конспекту Panarctic Flora (http://panarcticflora.org/), мхов – по сводке M.S. Ignatov et al., 2006, лишайников – Santesson et al., 2004. Названия синтаксонов приведены в соответствии с “International code of phytosociological nomenclature”.

Численность и плотность ценопопуляции была посчитана на семи площадках. Учет численности проводили путем регистрации особей на каждом квадратном метре вдоль трансект, проложенных через площадки. Так как коптидиум шпицбергенский относится к вегетативно подвижным наземно-ползучим растениям, то за счетную единицу принимали надземный побег. Полученные значения пересчитывали на 1 м^2. Определили эффективную (число генеративных особей на единицу площади) и экологическую плотность особей в ценопопуляциях (Uranov, 1976; Odum, 1986; Zlobin, 1989; Zhivotovskij, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Coptidium × *spitsbergense* – многолетнее травянистое растение, с обширной системой разветвленных толстых, белых, наземно-ползучих стеблей, погруженных в моховой покров и укорененных в узлах с прямостоячими листьями высотой 5–10 см, и цветоносами 8–12 см (рис. 1а, б). Из одного узла могут отходить от 1–4 листьев. Длина листовой пластинки варьирует в пределах 1.84–2.60 см, ширина 2.11–3.43 см. Фенологические состояния, отмеченные во время исследования (конец июля–начало августа): массовое плодоношение, повторное цветение.

На о-ве Ловецкий *C.* × *spitsbergense* произрастает в сырых замоховелых депрессиях в поймах рек и на морских террасах, по берегам зарастающих водоемов, иногда по соседству или вместе с *C. lapponicum* или *C. pallasii*.

Сообщества, в которых растет вид, отнесены к болотному классу **Scheuchzerio palustris–Caricetea nigrae** и представлены 2 синтаксонами:

Класс **Scheuchzerio palustris–Caricetea nigrae** Tx. 1937

Порядок **Caricetalia nigrae** Koch 1926

Союз **Aulacomnio palustris–Caricion rariflorae** Lavrinenko et Lavrinenko 2020

Асс. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis** Lavrinenko et Lavrinenko 2020

Вар. **Sphagnum fimbriatum**

Союз **Drepanocladion exannulati** Krajina 1933

Тип сообщества **Warnstorfia–Eriophorum scheuchzeri**

Ниже приведены описания синтаксонов.

Асс. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis** вар. **Sphagnum fimbriatum** (табл. 1, оп. 1–7).

Состав. Диагностические виды ассоциации: стелющийся кустарник *Salix reptans* (со средним обилием 2b) доминант, придающий сообществу светло-зеленый аспект, вечнозеленый кустарничек *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* (2a) содоминант, кустистый лишайник *Cladonia maxima* (+). Характерными видами союза являются травы *Carex rariflora* (2b), *Luzula wahlenbergii* (1), кустарничек *Empetrum hermaphroditum* (2b), мох *Aulacomnium palustre* (2b). С высоким постоянством встречаются кустарник *Betula nana*, кустарнички *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-ideae*, обилие которых в разных сообществах варьирует в широких пределах (r–2b), *Oxycoccus microcarpus* (1), мхи *Hylocomium splendens*, *Sanionia uncinata* (2b), *Aulacomnium turgidum*, *Pleurozium schreberi* (1), значительно меньше участие *Dicranum laevidens*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Pohlia nutans* (+), лишайников *Peltigera leucophlebia*, *Cetraria islandica* subsp. *islandica* (+). В составе ассоциации отмечено высокое постоянство сфагновых мхов – *Sphagnum* cf. *fimbriatum* (2a), *S.* cf. *capillefolium*, *S. squarrosum* (1), а также трав *Coptidium* × *spitsbergense*, *Rubus chamaemorus* (2b), в примеси с низким обилием *Pinguicula villosa* и *Coptidium lapponicum* (+), что позволило отнести сообщества к вар. **Sphagnum fimbriatum**.

Число видов в сообществах 28–38 (в среднем 33). Всего в ассоциации 42 таксона: сосудистых – 22 (в том числе кустарников – 3, кустарничков – 6, трав – 13), мохообразных – 15, лишайников – 5.

Структура. Общее проективное покрытие – 100%, среднее покрытие кустарников – 40%, кустарничков – 43%, трав – 61%, мохообразных – 90%, лишайников – 4%.

Микрорельеф пологобугорково-ложбинный. Бугорки округлой или вытянутой формы, перепады высот между элементами рельефа 7–15 см. Горизонтальная структура нерегулярно-мозаичная, за счет чередующихся в аспекте растительности салатово-золотистого мха *Auloconium palustre* и зеленых кустарников. Вертикальная структура сообщества представлена 3 ярусами. Верхний – образован кустарниками *Salix reptans* и *Betula nana*, 10–30 (до 50) см выс., в травяно-кустарничковом ярусе наиболее обильны кустарнички *Andromeda polyfolia* subsp. *pumila*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-ideae*, *Empetrum hermaphroditum* (3–5 см выс.), травы *Coptidium* × *spitzbergense*, *Carex rariflora*, *Rubus chamaemorus* (10–15 см выс.). Хорошо развитый моховой покров, 3–4 см толщиной, представлен гигро- и мезофитными видами *Aulacomnium palustre*, *Hylocomium splendens*, с примесью *Sphagnum squarrosum* и *S. fimbriatum*.

Местообитания. Ивово (*Salix reptans*)-травяно-кустарничково-моховые сообщества на торфянисто-глеевых почвах, занимают пологие (1–2°) приозерные и межозерные понижения в рельефе.

Тип сообщества **Warnstorfia–Eriophorum scheuchzeri** (табл. 1, оп. 8–10).

Состав. В типе сообществ постоянны характерные виды класса **Scheuchzerio–Cariceteanigrae** и доминанты растительного покрова – *Eriophorum scheuchzeri* (со средним обилием 3), мох *Warnstorfia* sp. (4). Присутствуют, но с меньшим обилием, *Comarum palustre* (2a), *Polytrichum jensenii* (2a), *Paludella squarrosa* (1), *Carex aquatilis* subsp. *stans* (+). С высоким постоянством произрастают кустарник *Betula nana* (1), кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus* (+), мох S*anionia uncinata* (+).

Число видов в сообществах варьирует от 9 до 18 (в среднем 15). Всего в типе сообщества 22 вида: сосудистых – 14 (в том числе кустарников – 3, кустарничков – 4, трав – 7), мохообразных – 7, лишайников – 1.

Структура. Общее проективное покрытие 100%. Среднее покрытие кустарников – 6%, кустарничков – 10%, трав – 83%, мохообразных – 55%, лишайников – менее 1%. Вертикальная структура 2-ярусная. Кустарники и кустарнички встречаются на площадках разреженно и поэтому самостоятельного яруса не образуют. Верхний ярус представлен травами (покрытие 80–90%). Доминирует *Eriophorum scheuchzeri* 30 см выс., обилен *Comarum palustre*, встречается *Carex aquatilis* subsp. *stans* (50 см выс.). В моховом покрове (покрытие 15–80%) доминируют *Warnstorfia* sp., *Polytrihum jensenii*, в примеси к ним обильны *Sanionia uncinata*, *Paludella squarrosa*. Горизонтальная структура гомогенная за счет почти сплошного покрова пушицы.

Местообитания. Сырые мохово-пушицевые сообщества на торфянисто-глеевых почвах, занимают заболоченные приозерные депрессии. Часто над моховым покровом при надавливании выступает вода.

Данные полевых исследований в других регионах показывают, что *C.* × *spitsbergense* чаще всего

Таблица 1. Сводная таблица синтаксонов с *Coptidium* × *spitsbergense* на острове Ловецкий
Table 1. Synoptic table of syntaxa with *Coptidium* × *spitsbergense* on Lovetsky Island

Ассоциация/сообщество Association/community type	Andromedo pumilae–Salicetum reptantis (1)							Eriophorum scheuchzeri (2)			Константность Constancy	
Дата/Date	30.07.2021	30.07.2021	08.08.2021	05.08.2021		30.07.2021	30.07.2021		30.07.2021	30.07.2021		
Проективное покрытие, общее, % Projective cover, total , %	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Кустарники/Shrubs	70	70	40	40	40	10	3	15	1	1		
Кустарнички/Dwarf shrubs	80	50	40	65	50	15	3	10	20	<1		
Травы/Herbs	90	40	70	40	60	60	70	80	80	90		
Мхи/Mosses	100	100	100	100	90	40	100	70	80	15		
Лишайники/Lichens	10	5	<1	10	3	1	<1	0	1	0		
№ площадки/Site number	**1**	**2**	**8**	**7**	**9**	**3**	**4**	**10**	**5**	**6**	***1***	***2***
Диагностические виды асс. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis** Diagnostic species of association **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis**												
Salix reptans	3	3	2b	2b	3	2a	1	1	+	+	V	V
Andromeda polifolia	2a	2a	2a	1	2a	1	+	2a	2b	1	V	V
Cladonia maxima	r	.	.	1	.	.	.	.	.	.	II	.
Диагностические виды варианта **Sphagnum fimbriatum** в асс. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis** Diagnostic species of variant **Sphagnum fimbriatum** in ass. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis**												
Coptidium × *spitsbergense*	+	1	2a	1	+	1	4	2b	1	2b	V	V
C. lapponicum	+	1	+	.	2a	.	r	+	.	.	IV	II
Rubus chamaemorus	2b	2b	1	2b	3	2a	+	.	.	.	V	.
Pinguicula villosa	+	.	+	r	r	r	+	.	.	.	V	.
Sphagnum cf. *fimbriatum*	.	1	1	.	3	.	2a	2a	+	2b	III	V
Sphagnum cf. *capillefolium*	1	.	1	1	.	.	2a	.	+	.	III	II
S. squarrosum	2a	.	.	+	2a	1	.	2a	.	.	III	II
Характерные виды союза **Aulacomniopalustris–Caricionrariflorae** Characteristic species of alliance **Aulacomniopalustris–Caricionrariflorae**												
Carex rariflora	3	2a	3	2a	2b	3	1	.	2a	+	V	IV
Luzula wahlenbergii	2a	.	+	+	+	+	r	2b	1	.	V	IV
Empetrum hermaphroditum	3	2b	2b	3	3	.	.	.	+	.	IV	II
Aulacomnium palustre	2a	3	3	2a	2b	2a	1	.	.	.	V	.
Характерные виды класса **Scheuchzerio–Cariceteanigrae** и подчиненных синтаксонов Characteristic species of class **Scheuchzerio–Cariceteanigrae** and subordinate syntaxa												

Таблица 1. Окончание

Eriophorum scheuchzeri	.	.	.	.	.	.	.	3	3	4	.	V
Warnstorfia sp.	.	.	.	.	.	.	.	4	4	.	.	IV
Comarum palustre	+	.	+	.	.	.	+	2a	2a	.	III	IV
Polytrichum jensenii	.	.	.	.	.	+	.	2b	1	.	I	IV
Paludella squarrosa	.	.	+	.	.	.	+	2a	+	.	II	IV
Carex aquatilis subsp. *stans*	.	.	.	.	.	.	.	.	1	r	.	IV
Константные виды синтаксонов/Constant species for syntaxa												
Betula nana	2b	2b	2b	2b	+	+	r	1	+	.	V	IV
Vaccinium uliginosum	2a	2a	1	2a	1	+	r	+	r	.	V	IV
V. vitis-ideae	2a	2a	1	1	+	r	.	.	.	.	V	.
Oxycoccus microcarpus	+	.	+	.	1	2a	.	+	1	+	III	V
Sanionia uncinata	2a	2a	2a	.	4	1	3	2b	1	.	III	IV
Hylocomium splendens	4	2b	2b	4	2a	2b	2b	.	.	.	V	.
Aulacomnium turgidum	.	1	1	+	.	+	+	.	.	.	IV	.
Peltigera leucophlebia	1	1	+	1	r	+	.	.	.	.	V	.
Cetraria islandica subsp. *islandica*	+	.	+	+	.	+	r	.	.	.	IV	.
Pohlia nutans	+	.	+	+	+	.	+	.	.	.	IV	.
Bryum pseudotriquetrum	+	.	+	+	.	.	+	.	.	.	III	.
Dicranum laevidens	1	+	.	.	+	+	.	.	.	.	III	.
Pleurozium schreberi	.	+	2a	1	.	.	r	.	.	.	III	.
Другие виды/Other species												
Stereocaulon alpinum	.	.	r	+	.	r	r	.	r	.	III	II
Salix phylicifolia	.	.	1	.	.	.	.	+	.	+	I	IV
Equisetum scirpoides	.	+	.	1	.	.	r	.	.	.	III	.
Festuca ovina	1	1	.	.	r	.	.	.	.	.	III	.
Pedicularis labradorica	r	r	.	.	.	r	r	.	.	.	III	.
Arctous alpina	+	.	.	+	r	.	.	.	.	.	III	.
Bistorta vivipara	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	III	.
Cladonia chlorophaea	+	+	.	.	.	.	r	.	.	.	III	.
Peltigera membranacea	.	+	+	.	1	.	.	.	.	.	III	.
Peltigera canina	.	.	+	1	.	r	.	.	.	.	III	.
Psoroma hypnorum	+	.	.	.	.	+	r	.	.	.	III	.

Примечание/Note. Виды, встреченные 1–2 раза в описаниях/Species found 1–2 times in the descriptions: кустарники/shrubs – *Salix lanata* 5; травы/herbs – *Calamagrostis* sp. 3, 8; *Carex canescens* 6, 7; *Equisetum arvense* 2, 5; *Pedicularis lapponica* 4, 7; *Euphrasia frigida* 7; *Luzula multiflora* subsp. *frigida* 3; *Poa arctica* 5; *Pyrola minor* 1; *Coptidium pallasii* 7; *Tanacetum bipinnatum* 1; мохообразные/bryophytes – *Tomentypnum nitens* 2, 3; green liverworts 1, 5; *Dicranum majus* 4; *Plagiomnium ellipticum* 7; *Ptilidium ciliare* 7; лишайники/lichens – *Cladonia arbuscula* subsp. *arbuscula* 3, 6; *C. fimbriata* 6, 7; *C. rangiferina* 3, 6; *C. amaurocraea* 4; *C. borealis* 9; *C. gracilis* 5; *C. pleurota* 2; *C. scabriuscula* 7; *C. squamosa* 7; *C. sulphurina* 7; *Cetrariella delisei* 9; *Flavocetraria cucullata* 4; *F. nivalis* 4; *Peltigera scabrosa* 1; *P. polydactylon* 5.

Координаты площадок (с.ш., в.д.) coordinates of the sites (N, E): **1** – 68°21'07.0", 53°57'43.8"; **2** – 68°21'05.3", 53°57'39.2"; **3** – 68°21'07.5", 53°57'39.8"; **4** – 68°20'34.2", 53°58'21.9"; **5** – 68°21'18.6", 53°58'23.9"; **6** – 68°21'08.3", 53°5739.2"; **7** – 68°21'08.4", 53°57'38.7"; **8** – 68°21'15.6", 53°57'32.0"; **9** – 68°21'08.6", 53°57'39.1"; **10** – 68°20'54.2", 53°56'35.4".

Таблица 2. Популяционные характеристики *Coptidium* × *spitsbergense*
Table 2. Population characteristics of *Coptidium* × *spitsbergense*

Сообщество *Community*	№ площадки Site number	Площадь, м^2 Area, m^2	Численность побегов, шт. Number of shoots	Экологическая плотность ЦП, особей/м^2 Ecological density, plants/m^2	Эффективная плотность ЦП, особей/м^2 Effective density, plants/m^2	Доля генеративных побегов, % Share of generative shoots, %
Ивово (*Salix reptans*)-травяно-кустарничково-моховое Willow (*Salix reptans*)-herb-shrub-moss	1	25	20	0.8	0.04	5
	2	25	63	2.5	0.8	30
	3	14	253	16.8	6.4	36
	6	25	114	4.6	1.2	26
	7	25	98	3.9	1.0	27
Мохово-пушицевое Moss-cottongrass	4	40	139	3.5	0.8	22
	5	100	37	0.4	–	0

встречается в отсутствие одного или обоих родителей, реже по соседству с ними. В описанных нами сообществах присутствие *C. lapponicum* в составе фитоценоза зарегистрировано на шести площадках (табл. 2), а *C. pallasii* встречен единожды рядом с границей площадки № 4. На четырех площадках *C.* × *spitzbergense* встречался без “родительских видов”.

Численность и плотность ценопопуляций

Особое значение для устойчивого состояния популяций редких видов имеют процессы самоподдержания численности. Для поддержания или увеличения численности популяции коптидиум шпицбергенский использует вегетативное размножение с помощью корневищ, что приводит к образованию обширных зарослей – клонов. Эффективность семенного возобновления ничтожно мала. Доля проростков на одной из площадок составила менее 1%. Высказано предположение, что растения распространяются главным образом за счет распространения фрагментов побегов птицами (Panarctic Flora).

Численность и плотность ценопопуляций (ЦП) определяли на семи площадках (табл. 2). Численность растений *C.* × *spitsbergense* на площадках в среднем составляет 103 побега на 36 м^2, наибольшее значение отмечено в ЦП № 3–253 побега на 14 м^2, самая маленькая ЦП № 1 насчитывает всего 20 побегов на 25 м^2.

Экологическая плотность изученных ЦП в среднем составляет 4.6 особи/м^2. В наиболее благоприятных условиях (ивово (*Salix reptans*)-травяно-кустарничково-моховое сообщество в нижней части пологого склона к озеру) зафиксировано 16.8 особи/м^2. Эффективная плотность популяции в среднем составила 1.5 особи/м^2, максимум в ЦП № 3 – 6.4 особи/м^2.

Доля плодоносящих особей составила в среднем 20.9%. Максимальные значения зафиксированы на площадках № 2 и 3 (30 и 36%), на площадке № 5 в сыром мохово-пушицевом сообществе плодоносящие растения отсутствовали.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В пределах о-ва Ловецкий *Coptidium* × *spitsbergense* произрастает в 2 типах сообществ: в ивово (*Salix reptans*)-травяно-кустарничково-моховых и в сырых мохово-пушицевых, где ведущими факторами устойчивости ценопопуляции выступают хорошо развитый моховой покров и близость к водным объектам. Проективное покрытие редкого вида в первом типе варьировало от 1 до 70%, во втором находилось в пределах 5–20%.

Поддержание численности и плотности популяций коптидиума шпицбергенского в основном происходит за счет вегетативного размножения, с образованием клонов, а также за счет распространения фрагментов стеблевых побегов животными. Установлено, что численность вида на о-ве Ловецкий составляет свыше 600 особей на общей площади 254 м^2. Экологическая плотность изученных ЦП варьирует в пределах 0.4–16.8 особи/м^2, эффективная плотность – до 6.4 особи/м^2. Наиболее высокие показатели плотности отмечены в сообществе асс. **Andromedo pumilae–Salicetum reptantis** вар. **Sphagnum fimbriatum**.

Доля плодоносящих особей варьирует от полного отсутствия таковых в сообществе до максимального значения – 36%.

В настоящее время растение уязвимо в связи с локальностью его распространения. Полученные

данные положены в основу мониторинга вида, находящегося под угрозой исчезновения на территории округа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю особую благодарность старшему научному сотруднику Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН О.В. Лавриненко за значимые замечания, помощь в представлении полевого материала и оформления данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Andersson G., Hesselman H. 1900. Bidrag till Kännedomen om Spetbergens och Beeren Eilands Kärlväxtflora. – Bihang till Kongl. Svenksa Vetensk. Akad. Handl. Afd. III. 26 (1): 1–88.

Becking R. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. – Bot. Rev. 23 (7): 411–488. https://doi.org/10.1007/BF02872328

Cody W.J., Blondeau M., Cayouette J. 1988. Ranunculus × spitsbergensis (Nath.) Hadač, an addition to the flora of North America. – Rhodora. 90 (861): 27–36. https://www.jstor.org/stable/23312400

Coptidium × s*pitsbergensis* (Hadač) Elven. The flora of Svalbard. 2007. https://svalbardflora.no/oldsite/index.php?id=529

Gillespie L.J., Saarela J.M., Sokoloff P.C., Bull R.D. 2015. New vascular plant records for the Canadian Arctic Archipelago. – PhytoKeys. 52: 23–79. https://doi.org/10.3897/phytokeys.52.8721

Hörandl E., Paun O., Johansson J.T., Lehnebach C., Armstrong T., Chen L., Lockhart P. 2005. Phylogenetic relationships and evolutionary traits in Ranunculus s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. – Mol. Phylogenet. Evol. 36 (2): 305–327. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.02.009

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130. https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01

[Koroleva et al.] Королева Т.М., Петровский В.В., Плиева Т.В. 1984. Флористические находки на западной Чукотке. – Новости сист. высш. раст. 21: 221–225.

[Luferov] Луферов А.Н. 2004. Таксономический конспект лютиковых (Ranunculaceae) Дальнего Востока России. – Turczaninowia. 7 (1): 5–85.

https://cyberleninka.ru/article/n/taksonomicheskiy-konspekt-lyutikovyh-ranunculaceae-dalnego-vostoka-rossii/viewer

[Mochalova, Bobrov] Мочалова О.А., Бобров А.А. 2019. Водные сосудистые растения в верховьях р. Малый Анюй (западная Чукотка). Звенигородская биостанция МГУ. 10—13 (14) октября 2019 г.: Тез. докладов. Всероссийская конф. “Современная наука о растительности”. М. С. 157.

[Nikolin] Николин Е.Г. 2009. Текущие изменения и дополнения во флоре Якутии. – Turczaninowia. 12 (3–4): 66–81. https://cyberleninka.ru/article/n/tekuschie-izmeneniya-i-dopolneniya-vo-flore-yakutii/viewer

[Odum] Одум Ю. 1986. Экология. М. 209 с.

Panarctic Flora. http://panarcticflora.org/results?biogeographic=&bioclimatic=&region=&name=Coptidium+#paf-361402

[Petrovskij] Петровский В.В. 1973. Список сосудистых растений о. Врангеля. – Бот. журн. 58(1): 114–126. http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3559&rid=pdf_0003550

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala. 359 p.

[Sekretareva] Секретарева Н.А. 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 131 с.

[The Red Book...] Красная книга Ненецкого автономного округа: официальное издание. 2-е изд. 2020. Нарьян-Мар. 456 с.

Theurillat J.-P., Wllner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4rd ed. – Appl. Veg. Sci. 24: e12491. https://doi.org/10.1111/avsc.12491

[Timokhina et al.] Тимохина С.А., Фризен Н.В., Власова Н.В. и др. 1993. Сем. Portulacaceae – Ranunculaceae. – В кн.: Флора Сибири. Новосибирск. Т. 6. С. 310.

[Tolmachev] Толмачев А.И. 1971. Ranunculaceae п. п. – В кн.: Арктическая флора СССР. Вып. 6. Семейства Caryophyllaceae – Ranunculaceae. С. 123–231.

[Uranov, Serebryakov] Уранов А.А., Серебрякова Т.И. 1976. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 217 с.

[Yurtsev et al.] Юрцев Б.А., Петровский В.В., Галанин А.В., Катенин А.Е., Кожевников Ю.П., Разживин В.Ю. 1975. Новые флористические находки в Чукотской тундре. – Бот. журн. 60 (6): 831–842.

http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=4166&rid=pdf_0004157

[Zhivotovskij] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. – Экология. 1: 3–7.

[Zlobin] Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 146 с.

STATE OF POPULATION OF RARE PLANT *COPTIDIUM* × *SPITSBERGENSE* (RANUNCULACEAE) IN THE "NENETSKY" RESERVE

T. V. Dyachkova

Nenets Nature Reserve
Zavodskaya Str., 2, Naryan-Mar, 166000, Russia
e-mail: ms.tanya.dyachkova@mail.ru

The paper presents information on the distribution, phytocoenotic confinement, abundance and density of *Coptidium* × *spitsbergense* (Hadač) Luferov et Prob., an endangered species included in the Red Data Book of the Nenets Autonomous District. Two types of communities with presence of this rare species were described. It was established that the number of *Coptidium* × *spitsbergense* plants on the Lovetsky Island is over 600 shoots on a total area of 254 m^2. The maximum ecological density of the studied coenopopulations is 16.8 plants/m^2, the maximum effective density is 6.4 plants/m^2.

Keywords: coenopopulation, rare species, number, ecological density, effective density

ACKNOWLEDGEMENTS

I express my special gratitude to the senior researcher of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences O.V. Lavrinenko for significant comments, assistance in the presentation of field material data and the design of this article.

REFERENCES

Andersson G., Hesselman H. 1900. Bidrag till Kännedomen om Spetbergens och Beeren Eilands Kärlväxtflora. – Bihang till Kongl. Svenksa Vetensk. Akad. Handl. Afd. III. 26 (1): 1–88.

Becking R. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. – Bot. Rev. 23 (7): 411–488. https://doi.org/10.1007/BF02872328

Cody W.J., Blondeau M., Cayouette J. 1988. *Ranunculus* × *spitsbergensis* (Nath.) Hadač, an addition to the flora of North America. – Rhodora. 90 (861): 27–36. https://www.jstor.org/stable/23312400

Coptidium × *spitsbergensis* (Hadač) Elven. The flora of Svalbard. 2007. https://svalbardflora.no/oldsite/index.php?id=529

Gillespie L.J., Saarela J.M., Sokoloff P.C., Bull R.D. 2015. New vascular plant records for the Canadian Arctic Archipelago. – PhytoKeys. 52: 23–79. https://doi.org/10.3897/phytokeys.52.8721

Hörandl E., Paun O., Johansson J.T., Lehnebach C., Armstrong T., Chen L., Lockhart P. 2005. Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis. – Mol. Phylogenet. Evol. 36 (2): 305–327. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.02.009

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130. https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01

Koroleva T.M., Petrovskij V.V., Plieva T.V. 1984. Floristic finds in Western Chukotka. – Novosti sistematiki vysshikh rasteniy. 21: 221–225 (In Russ.).

Luferov A.N. 2004. Taxonomic summary of buttercups (Ranunculaceae) of the Russian Far East. – Turczaninowia. 7 (1): 5–85 (In Russ.). https://cyberleninka.ru/article/n/taksonomicheskiy-konspekt-lyutikovyh-ranunculaceae-dalnego-vostoka-rossii/viewer

Mochalova O.A., Bobrov A.A. 2019. Aquatic vascular plants in the upper reaches of the Maly Anyui River (western Chukotka). Zvenigorod Biostation of Moscow State University. October 10–13(14), 2019: Abstracts. Moscow. All-Russian Conference "Modern science of vegetation". P. 157 (In Russ.).

Nikolin E.G. 2009. Current changes and additions in the flora of Yakutia. – Turczaninowia. 12 (3–4): 66–81 (In Russ.). https://cyberleninka.ru/article/n/tekuschie-izmeneniya-i-dopolneniya-vo-flore-yakutii/viewer

Odum Yu. 1986. Ecology. Moscow. 209 p. (In Russ.). PanarcticFlora. http://panarcticflora.org/results?biogeographic=&bioclimatic=&region=&name=Coptidium+#paf-361402.

Petrovskij V.V. 1973. List of vascular plants of Wrangel Island. – Bot. Zhun. 58 (1): 114–126 (In Russ.). http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=3559&rid=pdf_0003550

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. 2004. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala. 359 p.

Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of the Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p. (In Russ.).

The Red Book of the Nenets Autonomous Okrug: official publication. 2nd edition. 2020. 456 p. (In Russ.).

Theurillat J.-P., Wllner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. 2021. International code of phytosociological nomenclature. 4rd ed. – Appl. Veg. Sci. 24: e12491. https://doi.org/10.1111/avsc.12491

Timohina S.A., Frizen N.V., Vlasova N.V. et al. 1993. Sem. Portulacaceae – Ranunculaceae. – In: Flora of Siberia. Vol. 6. Novosibirsk. P. 310 (In Russ.).

Tolmachev A.I. 1971. Ranunculaceae p. p. – Flora of the Arctic URSS. VI. Caryophyllaceae–Ranunculaceae. P. 123–231 (In Russ.).

Uranov A.A., Serebryakova T.I. 1976. Coenopopulations of plants (basic concepts and structure). Moscow. 217 c. (In Russ.).

Yurtsev B.A., Petrovskij V.V., Galanin A.V., Katenin A.E., Kozhevnikov Yu.P., Razzhivin V.Yu. 1975. New floral finds in the Chukchi tundra. – Bot. Zhurn. 60 (6): 831–842 (In Russ.). http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=4166&rid=pdf_0004157

Zhivotovskij L.A. 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of plant populations. – Ecology. 1: 3–7.

Zlobin Yu.A. 1989. Principles and methods of studying cenotic plant populations. Kazan. 146 p. (In Russ.). https://cyberleninka.ru/article/n/taksonomicheskiy-konspekt-lyutikovyh-ranunculaceae-dalnego-vostoka-rossii/viewer

EDN: HFINZH
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 766–780

СООБЩЕНИЯ

АПОМИКСИС У ЗЛАКОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2022 г. Э. И. Кайбелева[1,*], О. И. Юдакова[1,]**

[1] *Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского ул. Астраханская, 83, Саратов, 410012, Россия*

**e-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru*

***e-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru*

Поступила в редакцию 08.02.2022 г.
После доработки 04.06.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Цели и задачи исследования: Выявление апомиктичных видов злаков во флоре Саратовской области.

Материалы и методы: Способ семенной репродукции у растений диагностировали на основе результатов цитоэмбриологического анализа женской генеративной сферы. Материалом исследования послужили растения 117 природных популяций 71 вида злаков. В каждой популяции ацетоалкоголем (3:1) фиксировали соцветия 10–15 растений. Препараты семязачатков, приготовленные методом просветления растительных тканей, анализировали с помощью фазово-контрастного микроскопа.

Основные результаты и выводы: Облигатно половой способ репродукции зарегистрирован у 51 (71.8%) из 71 изученного вида. Цитоэмбриологические признаки факультативного гаметофитного апомиксиса обнаружены у 20 (28.2%) видов 8 родов: *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Dactylis*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium* и *Poa*. Преобладающий тип апомиксиса – апоспория *Hieracium*-типа в сочетании с псевдогамией. Впервые установлен тип гаметофитного апомиксиса у трех видов: *Agrostis stolonifera* (диплоспория *Taraxacum*-типа и псевдогамия), *Bromus inermis* и *Dactylis glomerata* (апоспория *Hieracium*-типа и псевдогамия).

Ключевые слова: апомиксис, апоспория, диплоспория, псевдогамия, эмбриология растений, зародышевый мешок, злаки, Poaceae

DOI: 10.31857/S0006813622080087

Злаки (Poaceae Barnh.) – одно из наиболее крупных семейств покрытосеменных растений, которое объединяет около 11000 видов 900 родов (Tzvelev, 1987). Его представители играют огромную роль в сложении растительного покрова Земли и широко используются как хлебные, кормовые, газонные, декоративные и технические культуры. Наряду с розоцветными и сложноцветными, злаки составляют тройку лидеров по количеству видов, у которых зарегистрирован апомиксис – размножение семенами без оплодотворения (Carman, 1995, 1997; Shishkinskaya et al., 2004; Yudakova, Shishkinskaya, 2008; Hojsgaard et al., 2014). К настоящему времени апомиктичный способ репродукции установлен более чем у 200 видов злаков (Shishkinskaya et al., 2004; Yudakova, 2010), но эти цифры едва ли отражают истинное количество апомиктичных таксонов в данном семействе. Эмбриология многих дикорастущих злаков не изучена (Kashin et al., 2009), а именно цитоэмбриологический анализ до сих пор остается наиболее эффективным и информативным методом диагностики апомиксиса (Asker, Jerling, 1992; Mazzucato et al., 1996; Spillane et al., 2001; Ozias-Akins, 2006). Масштабные исследования по определению способа репродукции покрытосеменных растений велись с начала 20 в. и до конца 1970-х гг. В 1980-х гг. акцент в изучении апомиксиса сместился на выявление механизмов его генетической детерминации, и целенаправленный поиск апомиктичных видов во флоре практически прекратился. К этому времени на основе во многом фрагментарных данных были разработаны теории и гипотезы о закономерностях географического распределения апомиктов и их эволюционном значении (Vandel, 1925; Stebbins, 1950; Van Valen, 1973; Bierzychudek, 1985). Некоторые из них популярны до сих пор, несмотря на то, что результаты современных исследований апомиктичных видов зачастую не укладываются в их рамки (Hörand et al., 2011; Kashin et al., 2012; Burgess et al., 2014; Hojsgaard et al., 2014;

Brožova et al., 2019). Для уточнения и корректировки сложившихся представлений об апомиксисе необходимо значительно расширить наши знания о количестве апомиктичных видов, их распределении в системе покрытосеменных растений и представленности во флоре различных регионов. Все это возможно только при условии интенсификации исследований по диагностике способа репродукции покрытосеменных растений.

Выявление апомиктичных форм и изучение степени распространения апомиксиса также важно для решения вопросов, касающихся направлений эволюции систем репродукции и эволюции растений в целом (Petrov, 1988; Asker, Jerling, 1992; Savidan, 2007; Barcaccia, Albertini, 2013). Кроме того, эти исследования имеют важное практическое приложение, поскольку способ репродукции растений необходимо учитывать при разработке селекционно-генетических программ, мероприятий по сохранению биоразнообразия, интродукции и реинтродукции.

Цель настоящей работы состоит в выявлении апомиктичных видов злаков во флоре Саратовской области с использованием методов цитоэмбриологического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования послужили растения 117 природных популяций 71 вида злаков флоры Саратовской области (табл. 1). Видовую принадлежность злаков определяли по Н.Н. Цвелеву (Tzvelev, 1976). Названия видов и их авторы приведены в соответствие с “The Wold checklist of Vascular Plants (WCVP) (https://wcvp.science.kew.org).

В каждой популяции проводили сбор и однократную фиксацию 10–15 растений в разгар цветения непосредственно на месте произрастания. Вследствие асинхронности развития растений в популяции и цветков в соцветиях однократная фиксация позволяла исследовать процессы мегаспорогенеза, мегагаметофитогенеза и ранние этапы эмбрио- и эндоспермогенеза. Из зафиксированных ацетоалкоголем (3 : 1) цветков приготавливали препараты семязачатков с использованием модифицированного метода просветления растительных тканей (Herr, 1971). В отличие от методики J. Herr (1971) обработку материала перед просветлением осуществляли не ацетоном, а глицерином, выдерживая в нем завязи не менее 3 сут (Yudakova et al., 2012). Выделенные из завязей семязачатки обрабатывали смесью 80%-ной молочной кислоты, хлоралгидрата, фенола, гвоздичного масла и ксилола в соотношении 2 : 2 : 2 : 2 : 1 по весу. Препараты анализировали с помощью микроскопа “AxioStar Plus” (C. Zeiss, Германия) в фазово-контрастном режиме. В каждой популяции исследовали структуру не менее 50 семязачатков. Всего проанализировано около 12000 препаратов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По данным А.Г. Еленевского (Elenevskiy et al., 2008) в Саратовской области злаки представлены 131 видом. Однако при сборе материала мы обнаружили два вида, которые отсутствовали в данной сводке: *Anthoxanthum nitens* (Weber) Y. Schouten & Veldkamp, 1812 и *Stipa borysthenica* Klokov ex Prokudin, 1951 (табл. 1). Ранее они указывались в “Конспектах флоры Саратовской области”, изданных под редакцией А.А. Чигуряевой (Konspekt..., 1991), но позднее были исключены из флористических списков. Собранные нами образцы *A. nitens* и *S. borysthenica* переданы на хранение в гербарий Саратовского государственного университета имени Н.Г. Чернышевского (SARAT). Далее при анализе полученных результатов мы будем исходить из того, что на территории Саратовской области произрастают 133 вида злаков.

Злаки с половым способом семенной репродукции

Облигатно половой способ семенной репродукции констатировали при отсутствии эмбриологических признаков апомиксиса (Khokhlov et al., 1978; Yudakova, Shishkinskaya, 2008) и наличии эмбриологических доказательств осуществления мейоза и двойного оплодотворения. По результатам анализа к облигатным амфимиктам отнесен 51 (71.8%) из 71 вида (табл. 1).

У растений половых видов эмбриологические процессы в женской генеративной сфере осуществлялись типично для злаков (Batygina, 1987, 1997; Yudakova, Shishkinskaya, 2008). В субэпидермальном слое нуцеллуса семязачатка закладывалась единственная археспориальная клетка. Пройдя период роста, она становилась материнской клеткой мегаспор, которая в результате мейоза давала начало тетраде мегаспор с линейным расположением клеток (рис. 1, *1–3*). Из халазальной мегаспоры в результате трех последовательных митозов формировался биполярный, восьмиядерный, семиклеточный зародышевый мешок *Polygonum*-типа (рис. 1, *4*; 2, *1*). Зрелые мегагаметофиты разных видов различались своими размерами и морфологией антиподального комплекса (рис. 1, *5*, *6*). Количество антипод варьировало от 3 (например, у *Melica nutans* и *Poa annua*) до 10 и более (*Agropyron desertorum*, *Elymus caninus*). Исключение составил *Melica altissima*, у которого обнаружена нехарактерная для злаков ранняя дегенерация антипод, вследствие чего зрелые мегагаметофиты имели четырехклеточное пятиядерное строение (рис. 2, *2*, *3*). У исследованных половых видов злаков после двойного оплодотворения развивался зародыш

Таблица 1. Эмбриологические признаки апомиксиса у изученных злаков
Table 1. Embryological signs of apomixis in the studied cereals

№	Вид Species	Место сбора материала* Districts of material collecting	Количество семязачатков Number of ovules			Количество зародышевых мешков Number of embryo sacs		
			всего, шт. total	с признаками апоспории, % with signs of apospory, %	с признаками диплоспории, % with signs of diplospory, %	всего, шт. total	аномального строения, % abnormal structure, %	с проэмбрио и полярными ядрами, % with proembryo and polar nuclei, %
	Виды без эмбриологических признаков апомиксиса Species without embryological signs of apomixis							
1	*Agropyron cristatum* (L.) Gaerth.	Sar	88	0.0	0.0	88	0.0	0.0
2	*Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult.	Khv	101	0.0	0.0	101	0.0	0.0
3	*Agropyron fragile* (Roth) P. Candargy	Kr	84	0.0	0.0	84	0.0	0.0
4	*Agrostis vinealis* Schreb.	At	87	0.0	0.0	87	0.0	0.0
		B-K	104	0.0	0.0	104	0.0	0.0
5	*Alopecurus geniculatus* L.	Vs	112	0.0	0.0	112	0.0	0.0
		Khv	91	0.0	0.0	91	0.0	0.0
6	*Alopecurus pratensis* L.	B-K	89	0.0	0.0	89	0.0	0.0
		Khv	97	0.0	0.0	97	0.0	0.0
7	*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.	B-K	99	0.0	0.0	99	0.0	0.0
		Khv	112	0.0	0.0	112	0.0	0.0
		Vs	102	0.0	0.0	102	0.0	0.0
8	*Bromus riparius* (Rehmann) Holub	B-K	87	0.0	0.0	87	0.0	0.0
		Vs	95	0.0	0.0	95	0.0	0.0
9	*Bromus squarrossus* L.	Kr	110	0.0	0.0	110	0.0	0.0
		Sar	120	0.0	0.0	120	0.0	0.0
10	*Bromus tectorum* L.	B-K	98	0.0	0.0	98	0.0	0.0
		Khv	102	0.0	0.0	102	0.0	0.0
		Kr	89	0.0	0.0	89	0.0	0.0
		Vs	87	0.0	0.0	87	0.0	0.0
11	*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth	B-K	105	0.0	0.0	105	0.0	0.0
		Khv	90	0.0	0.0	90	0.0	0.0
		Vs	93	0.0	0.0	93	0.0	0.0
12	*Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv.	Sar	101	0.0	0.0	101	0.0	0.0
13	*Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.	Sar	126	0.0	0.0	126	0.0	0.0
		Vs	117	0.0	0.0	117	0.0	0.0
14	*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv.	Sar	108	0.0	0.0	108	0.0	0.0
15	*Elymus caninus* (L.) L.	Khv	86	0.0	0.0	86	0.0	0.0
16	*Elymus repens* (L.) Gould	Vs	94	0.0	0.0	94	0.0	0.0

Таблица 1. Продолжение

№	Вид Species	Место сбора материала* Districts of material collecting	Количество семязачатков Number of ovules			Количество зародышевых мешков Number of embryo sacs		
			всего, шт. total	с признаками апоспории, % with signs of apospory, %	с признаками диплоспории, % with signs of diplospory, %	всего, шт. total	аномального строения, % abnormal structure, %	с проэмбрио и полярными ядрами, % with proembryo and polar nuclei, %
17	*Eragrostis minor* Host	Sar	120	0.0	0.0	120	0.0	0.0
18	*Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach	Sar	114	0.0	0.0	114	0.0	0.0
19	*Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski	B-K	103	0.0	0.0	103	0.0	0.0
		Khv	100	0.0	0.0	100	0.0	0.0
		Vs	98	0.0	0.0	98	0.0	0.0
20	*Glyceria notata* Chevall.	Khv	96	0.0	0.0	96	0.0	0.0
21	*Helictotrichon desertorum* (Less.) Pilg.	Sar	118	0.0	0.0	118	0.0	0.0
22	*Hordeum brevisubulatum* (Haller f.) Koeler	Khv	115	0.0	0.0	115	0.0	0.0
23	*Hordeum jubatum* L.	Vs	93	0.0	0.0	93	0.0	0.0
24	*Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult.	Oz	87	0.0	0.0	87	0.0	0.0
25	*Leersia oryzoides* (L.) Sw.	B-K	128	0.0	0.0	128	0.0	0.0
		Vs	105	0.0	0.0	105	0.0	0.0
26	*Leymus paboanus* (Claus) Pilg.	Kr	116	0.0	0.0	116	0.0	0.0
27	*Leymus racemosus* (Lam.) Tzvelev	Sar	130	0.0	0.0	130	0.0	0.0
28	*Lolium arundinaceum* (Schreb.) Darbysh.	Khv	98	0.0	0.0	98	0.0	0.0
29	*Melica altissima* L.	B-K	85	0.0	0.0	85	0.0	0.0
		Khv	80	0.0	0.0	80	0.0	0.0
30	*Melica nutans* L.	B-K	92	0.0	0.0	92	0.0	0.0
		Khv	89	0.0	0.0	89	0.0	0.0
31	*Milium effusum* L.	Khv	104	0.0	0.0	104	0.0	0.0
		Ls	117	0.0	0.0	117	0.0	0.0
32	*Phalaris arundinacea* L.	B-K	120	0.0	0.0	120	0.0	0.0
		Khv	106	0.0	0.0	106	0.0	0.0
33	*Phleum phleoides* (L.) H. Karst.	Khv	118	0.0	0.0	118	0.0	0.0
34	*Phleum pratense* L.	Sar	116	0.0	0.0	116	0.0	0.0
35	*Poa annua* L.	Khv	90	0.0	0.0	90	0.0	0.0
36	*Poa versicolor* Besser	Ls	94	0.0	0.0	94	0.0	0.0
37	*Puccinellia convoluta* (Hornem.) Fourr.	Oz	83	0.0	0.0	83	0.0	0.0
38	*Puccinellia dolicholepis* (V.I. Krecz.) Pavlov	Kr	104	0.0	0.0	104	0.0	0.0
39	*Scolochloa festucacea* (Willd.) Link	Sar	115	0.0	0.0	115	0.0	0.0
40	*Secale sylvestre* Host	Kr	127	0.0	0.0	127	0.0	0.0
41	*Setaria pumila* (Poir.) Roem. & Schult.	Sar	86	0.0	0.0	86	0.0	0.0

Таблица 1. Продолжение

№	Вид Species	Место сбора материала* Districts of material collecting	Количество семязачатков Number of ovules			Количество зародышевых мешков Number of embryo sacs		
			всего, шт. total	с признаками апоспории, % with signs of apospory, %	с признаками диплоспории, % with signs of diplospory, %	всего, шт. total	аномального строения, % abnormal structure, %	с проэмбрио и полярными ядрами, % with proembryo and polar nuclei, %
42	*Setaria verticillata* (L.) P. Beauv.	Sar	102	0.0	0.0	102	0.0	0.0
43	*Setaria viridis* (L.) P. Beauv.	Sar	92	0.0	0.0	92	0.0	0.0
44	*Stipa borysthenica* Klokov ex Prokudin	Khv	100	0.0	0.0	100	0.0	0.0
45	*Stipa capillata* L.	Nv	124	0.0	0.0	124	0.0	0.0
46	*Stipa dasyphylla* (Lindem.) Czern. ex Trautv.	Bl	118	0.0	0.0	118	0.0	0.0
47	*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.	Khv	106	0.0	0.0	106	0.0	0.0
48	*Stipa pennata* L.	Oz	96	0.0	0.0	96	0.0	0.0
49	*Stipa sareptana* A.K. Becker	Ls	89	0.0	0.0	89	0.0	0.0
50	*Stipa tirsa* Steven	Kr	108	0.0	0.0	108	0.0	0.0
51	*Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth & D.R. Dewey	Kr	131	0.0	0.0	131	0.0	0.0
	Виды с эмбриологическими признаками апомиксиса Species with embryological signs of apomixis							
52	*Agrostis gigantea* Roth	Khv	87	0.0	0.0	87	2.3	27.5
		Sar	108	0.0	1.9	104	3.8	96.1
53	*A. stolonifera* L.	Khv	101	0.0	1.0	98	0.0	63.2
		Vs	112	0.0	0.0	112	0.8	51.7
		B-K	89	0.0	0.0	89	0.0	46.1
		Ls	121	0.0	0.0	121	1.6	6.6
54	*Anthoxanthum repens* (Host) Veldkamp	Sar	80	25.0	0.0	105	7.6	15.2
		Vs	60	21.6	0.0	72	5.5	2.7
		Kp	71	38.0	0.0	98	3.0	1.0
55	*A. nitens* (Weber) Y. Schouten & Veldkamp	Vs	68	22.0	0.0	81	1.2	0.0
56	*Bromus inermis* Leyss.	Vs	85	35.6	0.0	115	6.1	1.7
		Khv	64	34.3	0.0	83	8.4	0.0
57	*Dactylis glomerata* L.	Vs	76	13.2	0.0	106	2.3	38.1
		Sar	120	26.6	0.0	152	1.9	9.2
		Khv	105	14.2	0.0	121	1.6	2.4
58	*Festuca altissima* All.	B-K	102	12.7	0.0	106	1.8	0.0
		Sar	115	9.5	0.0	124	3.2	0.0
		Khv	126	11.9	0.0	142	4.2	0.0

Таблица 1. Окончание.

№	Вид Species	Место сбора материала* Districts of material collecting	Количество семязачатков Number of ovules			Количество зародышевых мешков Number of embryo sacs		
			всего, шт. total	с признаками апоспории, % with signs of apospory, %	с признаками диплоспории, % with signs of diplospory, %	всего, шт. total	аномального строения, % abnormal structure, %	с проэмбрио и полярными ядрами, % with proembryo and polar nuclei, %
59	*F. beckeri* (Hack.) Trautv.	Kr	80	8.8	0.0	87	4.5	0.0
		Khv	78	11.5	0.0	88	5.6	0.0
60	*F. rubra* L.	B-K	134	9.6	0.0	144	2.1	0.0
61	*F. rupicola* Heuff.	Khv	102	14.6	0.0	108	5.5	0.0
62	*F. valesiaca* Schleich. ex Gaudin	B-K	97	32.0	0.0	117	8.5	0.0
		Vs	114	16.6	0.0	124	4.8	0.0
		Kr	87	22.9	0.0	112	7.2	0.0
		Khv	130	15.3	0.0	152	5.9	0.0
63	*Koeleria glauca* (Spreng.) DC.	B-K	60	30.0	0.0	117	8.5	2.5
		Kr	76	23.7	0.0	94	0.0	1.3
64	*K. pyramidata* (Lam.) P. Beauv.	Vs	65	18.4	0.0	77	2.6	0.0
65	*Lolium giganteum* (L.) Darbysh.	Khv	98	0.0	5.1	98	9.1	0.0
66	*L. pratense* (Huds.) Darbysh.	Khv	104	9.6	0.0	114	5.2	0.0
67	*Poa angustifolia* L.	Vs	86	25.5	0.0	89	6.7	60.6
		B-K	63	39.6	0.0	86	10.8	80.2
68	*P. bulbosa* L.	Kr	152	57.8	0.0	134	3.7	7.4
		Pт	140	62.8	0.0	119	1.7	31.9
		Khv	98	19.3	0.0	101	0.9	58.4
69	*P. compressa* L.	B-K	78	30.7	0.0	85	4.7	32.9
		Vs	101	11.8	0.0	113	4.4	56.6
		Sar	56	5.3	0.0	59	1.7	85.7
70	*P. nemoralis* L.	B-K	76	0.0	0.0	76	6.5	57.8
		Vs	68	0.0	0.0	64	3.1	31.2
		Khv	87	0.0	2.3	87	5.7	73.5
71	*P. pratensis* L.	B-K	103	7.7	0.0	111	3.6	61.2
		Vs	90	21	0.0	101	4.9	14.8
		Sar	112	21.3	0.0	117	7.6	16.2
		Khv	95	18.9	0.0	113	4.4	51.3

Примечание. * Районы Саратовской области: At – Аткарский; B-K – Базарно-Карабулакский; Bl – Балашовский; Khv – Хвалынский; Kr – Краснокутский; Ls – Лысогорский; Nv – Новобурасский; Oz – Озинский; Rt – Ртищевский; Sar – Саратовский; Vs – Воскресенский.

Note. * Districts of the Saratov Region: At – Atkarsky; B-K – Bazarno-Karabulaksky; Bl – Balashovsky; Khv – Khvalynsky; Kr – Krasnokutsky; Ls – Lysogorsky; Nv – Novoburassky; Oz – Ozinsky; Rt – Rtishchevsky; Sar – Saratovsky; Vs – Voskresensky.

(по *Graminad*-типу эмбриогенеза) и нуклеарный эндосперм, приобретающий к стадии глобулярного зародыша клеточное строение (рис. 1, *7–9*). Аномалий мегагаметофитогенеза, эмбрио- и эндоспермогенеза не зарегистрировано.

Злаки с эмбриологическими признаками апомиксиса

Апомиктичный способ семенной репродукции констатировали при наличии у изученных растений эмбриологических признаков апомиксиса (Khokhlov et al., 1978; Yudakova, Shishkinskaya, 2008), таких как:

1) присутствие в нуцеллусе рядом с диадами или тетрадами мегаспор апоспорических инициальных клеток или зародышевых мешков (признак апоспории);

2) наличие у видов с одноклеточным археспорием в одном семязачатке нескольких зародышевых мешков на одной или на разных стадиях развития (признак апоспории);

3) развитие зародышевого мешка из халазальной клетки диады мегаспор (признак диплоспории);

4) присутствие в неоплодотворенном зародышевом мешке проэмбрио при интактных полярных ядрах (признак псевдогамии);

5) деление ядер эндосперма в зародышевом мешке без следов проникновения в него пыльцевой трубки (признак автономного апомиксиса).

Перечисленные признаки апомиксиса зарегистрированы у 20 (28.2%) из 71 вида, относящихся к 8 родам (табл. 1). В семязачатках растений *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Lolium gigantea* и *Poa nemoralis* обнаружены функциональные мегаспоры, дву- и четырехъядерные зародышевые мешки, над которыми располагались остатки одной дегенерирующей клетки (рис. 3, *1–3*). Сформированные мегагаметофиты были восьмиядерными семиклеточными (рис. 3, *4*). Такие эмбриологические особенности характерны для диплоспории *Taraxacum*-типа (Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Shishkinskaya, Yudakova, 2000), при которой в результате модификации мейоза вместо тетрады гаплоидных мегаспор образуется диада клеток с нередуцированным числом хромосом, халазальная клетка диады претерпевает три митоза и дает начало биполярному, восьмиядерному, семиклеточному зародышевому мешку.

У изученных растений *Anthoxanthum repens*, *A. nitens*, *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca altissima*, *F. beckeri*, *F. rubra*, *F. rupicola*, *F. valesiaca*, *Koeleria glauca*, *K. piramidata*, *Lolium pratense*, *Poa angustifolium*, *P. bulbosa*, *P. compressa*, *P. pratensis* обнаружены признаки апоспории: атипичные клетки нуцеллуса, морфология которых соответствовала инициальным клеткам апоспорических зародышевых мешков (рис. 4, *1*, *2*), апоспорические зародышевые мешки, расположенные рядом с тетрадой мегаспор (рис. 4, *3*) и развитие в одном семязачатке нескольких (чаще двух) мегагаметофитов (табл. 1, рис. 4, *4*, *5*). Зрелые мегагаметофиты были биполярными, содержали трехклеточный яйцевой аппарат, комплекс антипод и центральную клетку с двумя полярными ядрами. Выявленные особенности указывают на развитие нередуцированных зародышевых мешков из соматических клеток нуцеллуса посредством трех митотических делений, т.е. на апоспорию *Hieracium*-типа (Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Shishkinskaya, Yudakova, 2000).

Большинство видов с эмбриологическими признаками диплоспории и апоспории характеризовались псевдогамией, при которой сохраняется необходимость оплодотворения центральной клетки зародышевого мешка для образования эндосперма. Партеногенетическое развитие яйцеклетки, как правило, начинается в неоплодотворенных семязачатках (рис. 4, *5*, *6*), и к моменту проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки в нем уже присутствует многоклеточный проэмбрио (рис. 4, *7*). Наличие в неоплодотворенных зародышевых мешках многоклеточных проэмбрио при интактных полярных ядрах (табл. 1) и деление ядер эндосперма только в тех мегагаметофитах, которые содержали остатки пыльцевых трубок (рис. 4, *8*), послужили основанием для констатации псевдогамии у *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Anthoxanthum repens*, *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata*, *Koeleria glauca*, *K. piramidata*, *Poa angustifolium*, *P. bulbosa*, *P. compressa*, *P. pratensis*.

У *Anthoxanthum repens* в нескольких зародышевых мешках без следов проникновения пыльцевой трубки присутствовали зиготоподобная яйцеклетка, интактные синергиды и ядерный эндосперм (рис. 4, *9*), что может указывать на автономный апомиксис, т.е. возможность развития зародыша и эндосперма без оплодотворения.

У 5 видов *Festuca* были выявлены эмбриологические признаки апоспории, но убедительных эмбриологических доказательств псевдогамии или автономного развития эндосперма получить не удалось. Возможно, им свойственен редкий тип псевдогамии, когда партеногенетическое развитие яйцеклетки начинается одновременно или после начала развития зародыша (Nogler, 1984). Этот вопрос требует более детального исследования с использованием беспыльцевого режима и других методов.

Практически у всех видов с эмбриологическими признаками диплоспории и апоспории наряду с мегагаметофитами нормального строения (рис. 5, *1*) были зарегистрированы зародышевые мешки атипичного строения: с тремя полярными ядрами (табл. 1, рис. 4, *4*; 5, *2*) и яйцеклеткопо-

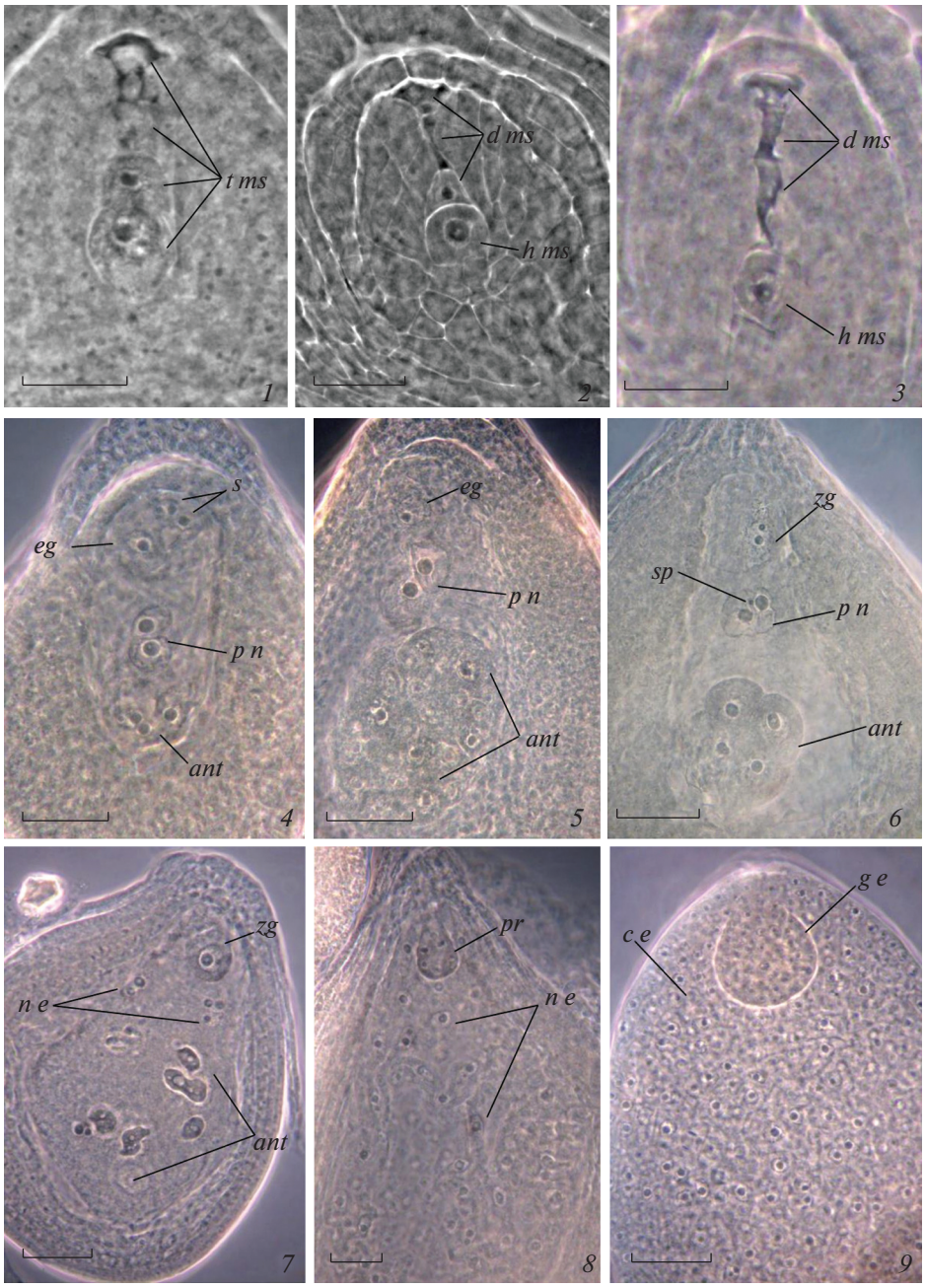


Рис. 1. Половые злаки:

1 – тетрада мегаспор (*Thinopyrum intermedium*), *2, 3* – функциональная халазальная мегаспора и три дегенерирующие микропилярные мегаспоры (*Poa annua*), *4* – сформированный зародышевый мешок (*Poa annua*), *5* – зрелый зародышевый мешок (*Elymus caninus*), *6* – зародышевый мешок на стадии двойного оплодотворения (*Thinopyrum intermedium*), *7* – зародышевый мешкок с зиготой и ядром первичной клетки эндосперма на стадии телофазы митоза (*Poa annua*), *8* – проэмбрио и ядерный эндосперм (*Poa annua*), *9* – глобулярный зародыш и клеточный эндосперм (*Setaria verticillata*). *ant* – антиподы, *c e* – клеточный эндосперм, *d ms* – дегенерирующие мегаспоры, *eg* – яйцеклетка, *g e* – глобулярный зародыш, *h ms* – халазальная мегаспора, *e n* – ядра эндосперма, *p n* – полярные ядра, *pr* – проэмбрио, *sp* – спермий, *t ms* – тетрада мегаспор, *zg* – зигота. Масштабная линейка – 30 мкм.

Fig. 1. Sexual grasses:

1 – tetrad of megaspores (*Thinopyrum intermedium*), *2*, *3* – functional chalazal megaspore and three degenerating micropylar megaspores (*Poa annua*), *4* – immature embryo sac (*Poa annua*), *5* – mature embryo sac (*Elymus caninus*), *6* – embryo sac at the stage of double fertilization (*Thinopyrum intermedium*), *7* – embryo sac with zygote and primary cell of endosperm at the telophase of mitosis (*Poa annua*), *8* – proembryo and nuclear endosperm (*Poa annua*), *9* – globular embryo and cellular endosperm (*Setaria verticillata*). *ant* – antipodes, *c e* – cellular endosperm, *d ms* – degenerating megaspores, *eg* – egg cell, *g e* – globular embryo, *h ms* – chalazal megaspore, *e n* – endosperm nuclei, *p n* – polar nuclei, *pr* – proembryo, *sp* – sperm cell, *t ms* – tetrad of megaspores, *zg* – zygote. Scale bar – 30 μm.

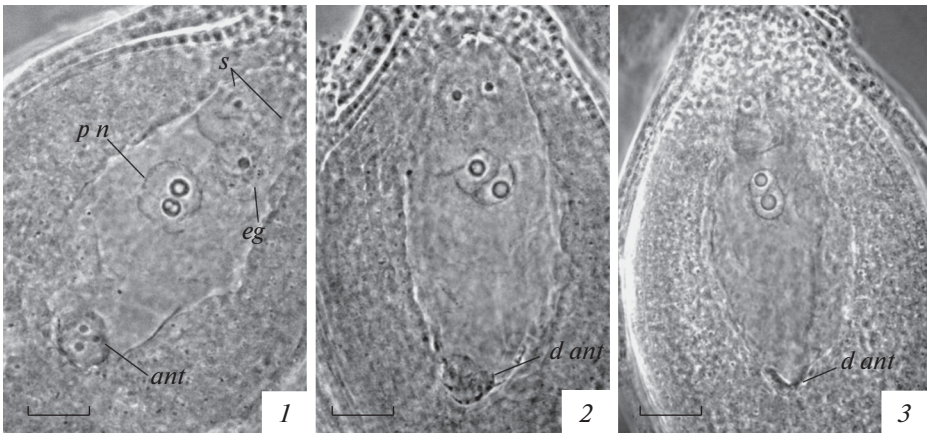


Рис. 2. Дегенерация антипод в зародышевом мешке *Melica altissima* в процессе его созревания:
1 – сформированный зародышевый мешок, *2, 3* – зрелый зародышевый мешок с дегенерирующими антиподами. *ant* – антиподы, *d ant* – дегенерирующие антиподы, *eg* – яйцеклетка, *p n* – полярные ядра; *s* – синергиды. Масштабная линейка – 20 мкм.

Fig. 2. Degeneration of antipodes in the *Melica altissima* embryo sac during its maturation:
1 – formed embryo sac, *2, 3* – mature embryo sac with degenerating antipodes. *ant* – antipodes, *d ant* – degenerating antipodes, *eg* – egg cell, *p n* – polar nuclei, *s* – synergids. Scale bar – 20 μm.

добными синергидами (табл. 1, рис. 5, *2*, *3*). Такие гаметофитные аномалии являются неотъемлемым атрибутом апомиктичных форм, и факт их обнаружения может служить дополнительным косвенным подтверждением наличия апомиксиса у исследованных растений (Khokhlov et al., 1978; Yudakova, Shishkinskaya, 2008). У всех видов апомиксис носил факультативный характер, о чем свидетельствуют обнаруженные тетрады мегаспор (рис. 4, *1–3*) и единичные зародышевые мешки на стадии двойного оплодотворения.

Растения разных популяций одного вида характеризовались сходными эмбриологическими особенностями даже в тех случаях, когда микроклиматические условия их произрастания различались. Например, признаки апоспории и псевдогамии были зарегистрированы у растений *Poa bulbosa*, собранных как в Крастокутском районе, расположенном в зоне сухих степей в южной части Левобережья, так и в Правобережных районах (Ртищевском и Хвалынском), расположенных в зоне лесостепей (табл. 1). Различия по частоте эмбриологических признаков апомиксиса у растений разных популяций одного вида, на наш взгляд, не являются отражением разной степени проявления у них апомиксиса. Скорее всего, они обусловлены тем, что фиксацию материала проводили однократно, и поэтому анализируемые растения могли находиться на разных стадиях генеративного развития.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В ранее проведенных исследованиях злаков флоры Саратовской области апомиксис был диагностирован у *Lolium arundinaceum* subsp. *orientale* (Hack.) G.H. Loos (Kashin et al., 2009) и *Poa remota* Forsell. (Yudakova, Shakina, 2006). Флора региона также включает еще 2 апомиктичных вида: *Digitaria eriantha* Steud. (Purcell, 1965) и *Poa palustris* L. (Zhirov, 1967; Naumova at al., 1999). Суммируя эти данные с результатами наших исследований, можно констатировать, что 18.0% (24 из 133) видов злаков флоры Саратовской области способны размножаться апомиктично. Такая значительная доля апомиктов в злаковом компоненте флоры не совсем согласуется с популярной теорией географического партеногенеза, которая постулирует приуроченность апомиктов к большим высотам и/или северным широтам (Vandel, 1928; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003). Исходя из положений этой теории, Саратовскую область нельзя отнести к районам, благоприятствующим для произрастания апомиктов. Она расположена в умеренной климатической зоне, в средних широтах и, главным образом, на равнине (самая высокая точка – гора Беленькая, 379 м над уровнем моря).

Выявленные апомиктичные злаки относятся к 9 родам: *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Dactylis*, *Digitaria*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium* и *Poa*. Впервые был установлен тип апомиксиса у *Bromus inermis*, *Dactylis glomerata* и *Agrostis stolonifera*. В 1978 г. С.С. Хохлов и соавт. (Khokhlov et al., 1978) внесли *B. inermis* и *D. glomerata* в список апомиктов, как виды с нерегулярным гаплоидным партеногенезом, а *A. stolonifera*, как вид, у которого апомиксис установлен экспериментально, но его тип не определен. В списке J. Carman (1997) роды *Agrostis* и *Dactylis* отсутствуют, а *Bromus* включен в пере-

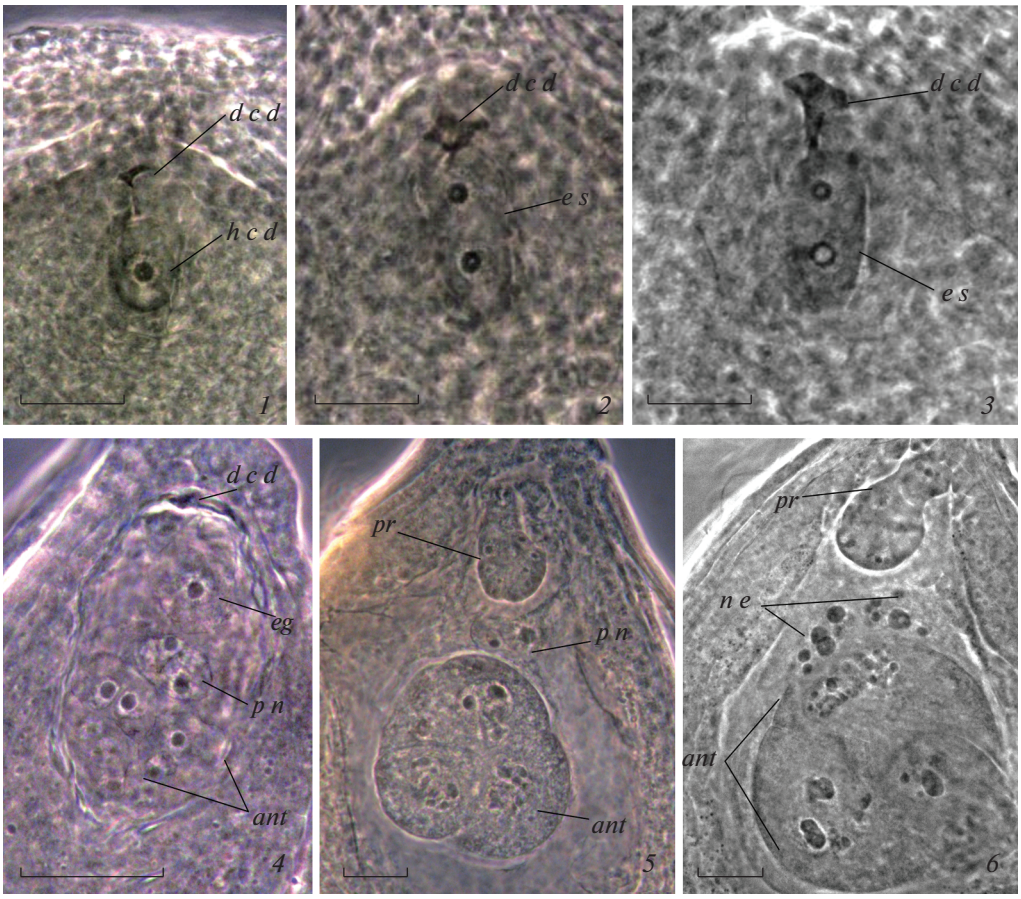


Рис. 3. Злаки с эмбриологическими признаками диплоспории:

1 – диада с развивающейся халазальной и дегенерирующей микропилярной клетками (*Lolium giganteum*), *2, 3* – двуядерный диплоспорический зародышевый мешок и остатки дегенерирующей микропилярной клетки диады (*Agrostis gigantea*, *L. giganteum*), *4* – сформированный диплоспорический зародышевый мешок и остатки дегенерировавшей микропилярной клетки диады (*A. stolonifera*), *5* – зрелый зародышевый мешок с проэмбрио и полярными ядрами (*A. gigantea*), *6* – зародышевый мешок с проэмбрио и ядрами эндосперма (*A. gigantea*). *ant* – антиподы; *d c d* – дегенерирующая клетка диады, *eg* – яйцеклетка, *e s* – зародышевый мешок, *h c d* – халазальная клетка диады, *e n* – ядра эндосперма, *p n* – полярные ядра, *pr* – проэмбрио. Масштабная линейка – 30 мкм.

Fig. 3. Grasses with embryological signs of diplospory:

1 – dyad with developing chalazal cell and degenerating micropylar one (*Lolium giganteum*), *2, 3* – binuclear diplosporic embryo sac and remnants of degenerating micropylar cell of dyad (*Agrostis gigantea*, *L. giganteum*), *4* – immature diplosporic embryo sac and remnants of degenerated micropylar cell of dyad (*A. stolonifera*), *5* – mature embryo sac with proembryo and polar nuclei (*A. gigantea*), *6* – embryo sac with proembryo and endosperm nuclei (*A. gigantea*). *ant* – antipodes; *d c d* – degenerating cell of dyad, *eg* – egg cell, *e s* – embryo sac, *h c d* – chalazal cell of the dyad, *e n* – endosperm nuclei, *p n* – polar nuclei, *pr* – proembryo. Scale bar – 30 μm.

чень, как род, у представителей которого зарегистрирован не гаметофитный, а спорофитный апомиксис (нуцеллярная эмбриония). В ходе проведенного нами анализа установлено, что у *A. stolonifera* апомиксис реализуется в форме диплоспории *Taraxacum*-типа и псевдогамии, а у *B. inermis* и *D. glomerata* – в форме апоспории *Hieracium*-типа и псевдогамии.

Ранее неоднократно отмечалось, что основное количество апомиктов сосредоточено внутри высоко полиморфных родов с большим числом видов, для которых характерна полиплоидия и гибридизация (Gustafsson, 1947; Khokhlov, 1970; Asker, Jerling, 1992). Именно к таким родам принадлежат выявленные апомиктичные злаки флоры Саратовской области. Исключение составляет только *D. glomerata*, который относится к роду, объединяющему всего два вида. Однако *D. glomerata* характеризуется значительным внутривидовым полиморфизмом, в нем выделяют 20 подвидов (The Wold..., 2022). Кроме того, ранее его включали в высоко полиморфные апомиктичные роды *Koeleria* и *Festuca*. Наличие апомиксиса у представителя олиготипного рода и значительный внутривидовой полиморфизм могут быть обусловлены тем, что род *Dactylis* – в эволюцион-

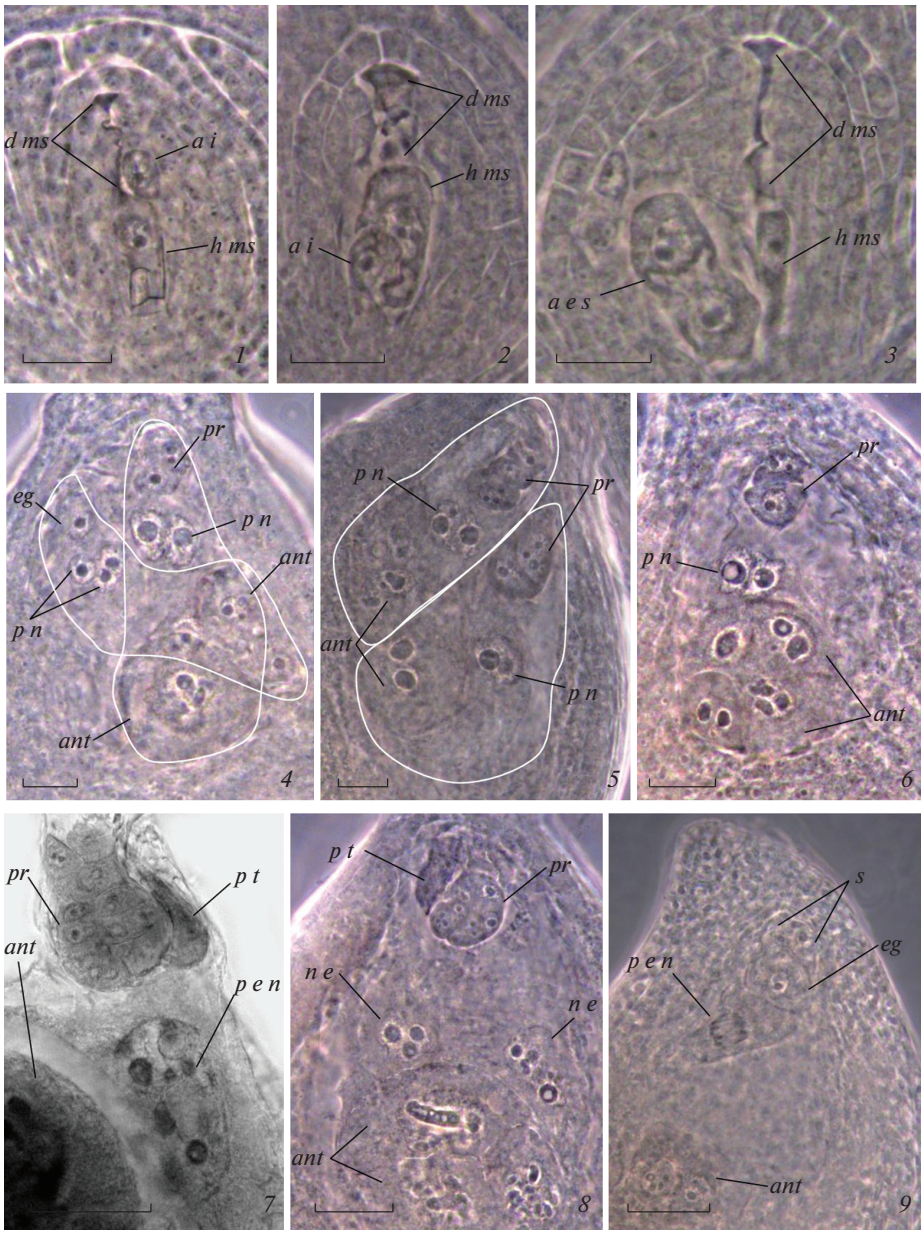


Рис. 4. Злаки с эмбриологическими признаками апоспории:

1, 2 – апоспорическая инициаль и тетрада мегаспор с функциональной халазальной и тремя дегенерирующими микропилярными клетками (*Poa bulbosa, P. angustifiloia*), *3* – двуядерный апоспорический зародышевый мешок и тетрада мегаспор (*P. angustifiloia*), *4, 5* – семязачатки с двумя зародышевыми мешками (*P. angustifiloia, P. bulbosa*), *6* – зрелый зародышевый мешок с партеногенетическим двуклеточным проэмбрио и неслившимися полярными ядрами, *7* – зародышевый мешок с проэмбрио, остатками пыльцевой трубки и первичным ядром эндосперма (*P. angustifiloia*), *8* – зародышевый мешок с проэмбрио, остатками пыльцевой трубки и первичной клеткой эндосперма на стадии телофазы митоза (*P. angustifiloia*), *9* – неоплодотворенный зародышевый мешок с яйцеклеткой, синергидами и первичной клеткой эндосперма на стадии анафазы митоза (*Anthoxanthum repens*). *a e s* – апоспорический зародышевый мешок, *a i* – апоспорическая инициаль, *ant* – антиподы; *d ms* – дегенерирующие мегаспоры, *eg* – яйцеклетка, *h ms* – халазальная мегаспора, *e n* – ядра эндосперма, *p n* – полярные ядра, *pr* – проэмбрио, *p t* – остатки пыльцевой трубки, *p e n* – первичное ядро эндосперма. Масштабная линейка – 30 мкм.

Fig. 4. Grasses with embryological signs of apospory:

1, 2 – aposporic initial and tetrad of megaspores with functional chalazal cell and three degenerating micropilar ones (*Poa bulbosa*, *P. angustifiloia*), *3* – binuclear aposporic embryo sac and tetrad of megaspores (*P. angustifiloia*), *4, 5* – ovules with two embryo sacs (*P. angustifiloia, P. bulbosa*), *6* – mature embryo sac with parthenogenetic bicellular proembryo and unfused polar nuclei, *7* – fertilized embryo sac with proembryo, pollen tube remnants and primary endosperm nucleus (*P. angustifiloia*), *8* – embryo sac with proembryo, pollen tube remnants and primary endosperm cell at the telophase of mitosis (*P. angustifiloia*), *9* – unfertilized embryo sac with an egg cell, synergids and primary endosperm cell at the anaphase of mitosis (*Anthoxanthum repens*). *a e s* – aposporic embryo sac, *a i* – aposporic initial, *ant* – antipodes; *d ms* – degenerating megaspores, *eg* – egg cell, *h ms* – chalazal megaspore, *e n* – endosperm nuclei; *p n* – polar nuclei, *pr* – proembryo, *p t* – pollen tube remnants, *p e n* – primary endosperm nucleus. Scale bar – 30 μm.

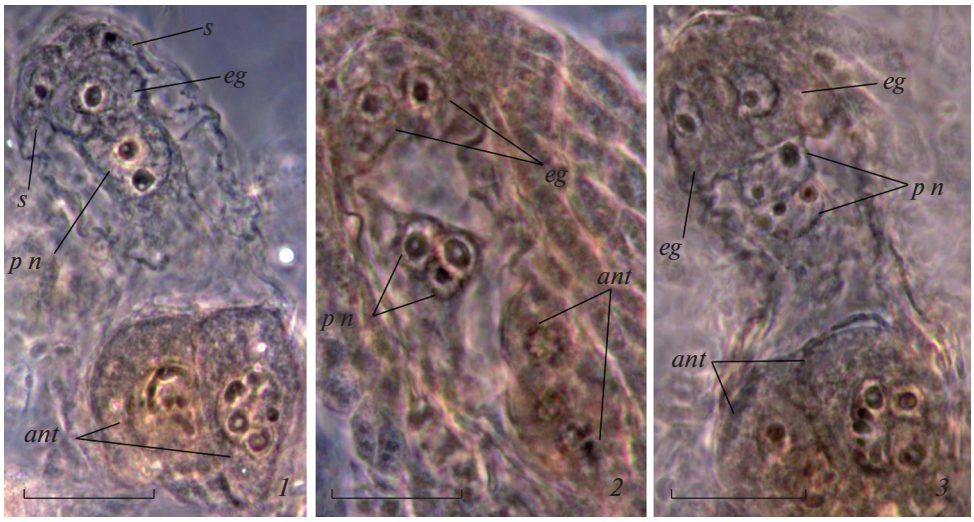


Рис. 5. Зародышевые мешки *Festuca rubra*:

1 – нормального строения (приводится для сравнения), *2* – с двумя яйцеклеткоподобными клетками и тремя полярными ядрами; *3* – с двумя яйцеклеткоподобными клетками. *ant* – антиподы, *eg* – яйцеклетка, *p n* – полярные ядра, *s* – синергида. Масштабная линейка – 30 мкм.

Fig. 5. *Festuca rubra* embryo sacs:

1 – normal structure (given for comparison), *2* – with two egg-like cells and three polar nuclei, *3* – with two egg-like cells. *ant* – antipodes, *eg* – egg-like cell, *p n* – polar nuclei, *s* – synergid. Scale bar – 30 μm.

ном масштабе молодой, возможно, "недавно" отделившийся от какого-либо крупного полиморфного рода, и в котором в настоящее время активно осуществляются микроэволюционные процессы.

Накопленные к настоящему времени данные о распределении апомиктов в системе покрытосеменных растений показывают, что они, как правило, приурочены к определенным систематическим группам (Asker, Jerling, 1992; Shishkinskaya et al., 2004; Hojsgaard et al., 2014). Виды одного рода чаще всего имеют одну и ту же форму апомиксиса. Обнаружение апомиксиса хотя бы у одного из представителей рода, открывает перспективы выявления его у близкородственных видов. В связи с этим, особого внимания заслуживают роды *Agrostis* и *Dactilis*, поскольку *A. gigantea*, *A. stolonifera* и *D. glomerata* стали их первыми представителями, у которых обнаружен гаметофитный апомиксис.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа растений 117 популяций 71 вида злаков флоры Саратовской области облигатно половой способ семенной репродукции зарегистрирован у 51 вида (71.8%), цитоэмбриологические признаки факультативного гаметофитного апомиксиса обнаружены у 20 (28.2%) видов. Суммирование полученных данных с результатами ранее проведенных исследований свидетельствуют о том, что во флоре Саратовской области апомиктичные злаки представлены 24 видами 9 родов. Преобладающим типом апомиксиса у них является апоспория *Hieracium*-типа в сочетании с псевдогамией. Исключение составляют *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Lolium gigantea* и *Poa nemoralis*, которым свойственна диплоспория *Taraxacum*-типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Asker S.E., Jerling L. 1992. Apomixis in plants. Boca Raton. London. 292 p.

[Batygina] Батыгина Т.Б. 1987. Хлебное зерно. Л. 102 с.

[Batygina] Батыгина Т.Б. 1997. Эмбриогенез злаков. – В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. Семя. СПб. С. 528–539.

Barcaccia G., Albertini E. 2013. Apomixis in plant reproduction: a novel perspective on an old dilemma. – Plant Reprod. 26 (3): 159–179. https://doi.org/10.1007/s00497-013-0222-y

Bierzychudek P. 1985. Petterns in plant parthenogenesis. – Experientia. 41: 1255–1264. https://doi.org/10.1007/BF01952068

Brožová V., Koutecký P., Doležal J. 2019. Plant apomixis is rare in Himalayan high-alpine flora. – Sci. Rep. 9: 14386. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50907-5

Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Talent N., Frye C.T., Campbell C.S. 2014. Effects of apomixis and polyploidy on diversification and geographic distribution in *Amelanchier* (Rosaceae). – Am. J. Bot. 101 (8): 1375–1387. http://www.jstor.org/stable/43826691

Carman J.G. 1995. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives. – Apomixis newsletter. 8: 39–53.

Carman J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony. – Biol. J. Linn. Soc. 61 (1): 51–94. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01778.x

[Elenevskiy et al.] Еленевский А.Г., Буланый Ю.И., Радыгина В.И. 2008. Конспект флоры Саратовской области. Саратов. 232 с.

[Flora...] Флора Саратовской области. 1991. Т. 8. Саратов. 76 с.

Gustafsson A. 1947. Apomixis in higher plants. – Lunds. Univ. Arsskrift. 43 (69): 1–370.

Herr Jm.J.M. 1971. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms. – Am. J. Bot. 58 (8): 785–790. https://doi.org/10.2307/2441475

Hojsgaard D., Klatt S., Baier R., Carman J.G., Hörandl E. 2014. Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics. – Crit. Rev. Plant Sci. 33 (5): 414–427. https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488

Hörandl E., Dobeš C., Suda J., Vít P., Urfus T., Temsch E.M., Cosendai A.-C., Wagner J., Ladinig U. 2011. Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. – Annals of Botany. 108 (2): 381–390. https://doi.org/10.1093/aob/mcr142

[Kashin et al.] Кашин А.С., Кочанова И.С., Лисицкая Н.М., Березуцкий М.А. 2012. Распространение гаметофитного апомиксиса у представителей семейства Asteraceae во флорах Нижнего Поволжья и Северо-Западного Кавказа. – Поволжский экологический журнал. 1: 22–32.

[Kashin et al.] Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х. 2009. Распространение гаметофитного апомиксиса в семействах Asteraceae и Poaceae (на примере видов флоры Саратовской области). – Бот. журн. 94 (5): 744–756.

[Khokhlov et al.] Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. 1978. Выявление апомиктичных форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов. 224 с.

[Khokhlov] Хохлов С.С. 1970. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений. – В кн.: Апомиксис и селекция. М. С. 7–21.

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. 1996. Evolution and adaptedness in facultatively apomictic *Poa pratensis* L. – Euphytics. 92 (1–2): 13–19.

Naumova T.N., Osadtchiy J.V., Sharma V.K., Dijkhuis P., Ramulu K.S. 1999. Apomixis in plants: structural and functional aspects of diplospory in *Poa nemoralis* and *P. palustris*. – Protoplasma. 208 (1–4): 186–195.

Nogler G.A. 1984. Gametophytic apomixis. – In: Embryology of angiosperms. Berlin. P. 475–517.

Ozias-Akins P. 2006. Apomixis: developmental characteristics and genetics. – Critical reviews in plant sciences. 25: 199–214. https://doi.org/10.1080/07352680600563926

[Petrov] Петров Д.Ф. 1988. Апомиксис в природе и в опыте. Новосибирск. 213 с.

Purcell C.M. 1965. Embryo-sac development in two accessions of giant pangola *Digitaria valida* Stent. – J. Agric. Univ. of Puerto Rico. 49 (4): 477–483.

Savidan Y.H. 2007. Apomixis in higher plants. – In: Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Liechtenstein. P. 15–22.

[Shishkinskaya, Yudakova] Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. 2000. Классификация апомиксиса. – В кн.: Эмбриология растений: Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 168–180.

[Shishkinskaya et al.] Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. 2004. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов. 145 с.

Spillane Ch., Steimer A., Grossniklaus U. 2001. Apomixis in agriculture: the quest for clonal seeds. – Sex. Plant Reprod. 14 (4): 179–187. https://doi.org/10.1007/s00497-001-0117-1

Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. New-York. 643 p.

The Wold checklist of Vascular Plants (WCVP). 2022. https://wcvp.science.kew.org (Accessed 05.02.2022).

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1976. Злаки. Л. 788 с.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1987. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. – Комаровские чтения. Л. 37. С. 1–75.

Van Dijk P.J. 2003. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. – Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 358 (1434): 1113–1121. https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302

Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. – Evol. Theory. 1: 1–30.

Vandel A. 1928. La parthenogenese geograhpique. Contribution a l'etude biologique de la parthenogenese naturelle. – Bullrtin Bilogique de la France et de la Belgique. 62: 164–182.

[Yudakova et al.] Юдакова О.И., Гуторова О.В., Беляченко Ю.А. 2012. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов. 34 с.

[Yudakova, Shakina] Юдакова О.И., Шакина Т.Н. 2006. Псевдогамный апомиксис у *Poa chaixii*. – Изв. Высших учебных заведений. Поволжский регион. Сер. Естественные науки. 5: 277–284.

[Yudakova, Shishkinskaya] Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. 2008. Особенности эмбриологии апомиктичных злаков. Саратов. 105 с.

[Yudakova] Юдакова О.И. 2010. Апомиксис у дикорастущих злаков. – В кн.: Апомиксис и репродуктивная биология. Саратов. С. 17–25.

[Zhirov] Жиров Е.Г. 1967. Цитоэмбриологическое изучение наследования диплоспории у *Poa palustris*. – В кн.: Цитология и генетика культурных растений. Новосибирск. С. 184–201.

APOMIXIS IN GRASSES OF SARATOV REGION FLORA

E. I. Kaybeleva[a,#] and O. I. Yudakova[a,##]

[a] *Saratov State University*
Astrakhanskaya Str., 83, Saratov, 410012, Russia
[#]*e-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru*
[##]*e-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru*

Goals and objectives of the study: The identification of apomictic species and the study of their distribution is relevant for solving theoretical issues of plant evolution and practical problems in plant breeding, biodiversity conservation, plant introduction and reintroduction. The purpose of the study was to diagnose the mode of seed reproduction in wild grasses of the Saratov Region flora and to identify apomictic species.

Methods: The structure of ovules and embryo sacs was studied in the plants of 117 natural populations of 71 grass species of the Saratov Region flora. The inflorescences of 10–15 plants in each population were fixed with acetoalcohol (3 : 1). The ovule preparations were prepared by clearing-squash technique and analyzed using a phase-contrast microscope.

Results: The obligate sexual mode of seed reproduction was registered in 51 (71.8%) of the 71 species. Embryological signs of gametophytic apomixis were found in 20 (28.2%) species of 8 genera: *Agrostis*, *Anthoxanthum*, *Bromus*, *Dactylis*, *Festuca*, *Koeleria*, *Lolium* and *Poa*. The *Hieracium*-type of apospory combined with pseudogamy is predominant in the studied grasses. For the first time, the type of apomixis was identified in three species: *Agrostis stolonifera* (*Taraxacum*-type of diplospory and pseudogamy), *Bromus inermis* and *Dactylis glomerata* (*Hieracium*-type of apospory and pseudogamy).

Keywords: apomixis, apospory, diplospory, pseudogamy, plant embryology, embryo sac, grasses, Poaceae

REFERENCES

Asker S.E., Jerling L. 1992. Apomixis in plants. Boca Raton. London. 292 p.

Barcaccia G., Albertini E. 2013. Apomixis in plant reproduction: a novel perspective on an old dilemma. – Plant Reprod. 26 (3): 159–179. https://doi.org/10.1007/s00497-013-0222-y

Batygina T.B. 1987. Khlebnoye zerno [Bread grain]. Leningrad. 102 p. (In Russ.).

Batygina T.B. 1997. Embryogenesis of cereals. – In: Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 2. Semya [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2. Seed]. St. Petersburg. P. 528–539 (In Russ.).

Bierzychudek P. 1985. Petterns in plant parthenogenesis. – Experientia. 41: 1255–1264. https://doi.org/10.1007/BF01952068

Brožová V., Koutecký P., Doležal J. 2019. Plant apomixis is rare in Himalayan high-alpine flora. – Sci. Rep. 9: 14386. https://doi.org/10.1038/s41598-019-50907-5

Burgess M.B., Cushman K.R., Doucette E.T., Talent N., Frye C.T., Campbell C.S. 2014. Effects of apomixis and polyploidy on diversification and geographic distribution in *Amelanchier* (Rosaceae). – Am. J. Bot. 101 (8): 1375–1387. http://www.jstor.org/stable/43826691

Carman J.G. 1995. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives. – Apomixis newsletter. 8: 39–53.

Carman J.G. 1997. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory and polyembryony. – Biol. J. Linn. Soc. 61 (1): 51–94. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01778.x

Elenevskiy A.G., Bulanyy Yu.I., Radygina V.I. 2008. Konspekt flory Saratovskoy oblasti [Synopsis of the Saratov region flora]. Saratov. 232 p. (In Russ.).

Flora Saratovskoy oblasti [Flora of the Saratov region]. 1991. Vol. 8. Saratov. 76 p. (In Russ.).

Gustafsson A. 1947. Apomixis in higher plants. – Lunds. Univ. Arsskrift. 43 (69): 1–370.

Herr Jm.J.M. 1971. A new clearing-squash technique for study of ovule, development in angiosperms. – Am. J. Bot. 58 (8): 785–790. https://doi.org/10.2307/2441475

Hojsgaard D., Klatt S., Baier R., Carman J.G., Hörandl E. 2014. Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics. – Crit. Rev. Plant Sci. 33 (5): 414–427. https://doi.org/10.1080/07352689.2014.898488

Hörandl E., Dobeš C., Suda J., Vít P., Urfus T., Temsch E.M., Cosendai A.-C., Wagner J., Ladinig U. 2011. Apomixis is not prevalent in subnival to nival plants of the European Alps. – Annals of Botany. 108(2): 381–390. https://doi.org/10.1093/aob/mcr142

Kashin A.S., Kochanova I.S., Lisitzkaya N.M., Berezutsky M.A. 2012. Gametophytic apomixis distribution in representatives of the Asteraceae family in the florae of the Lower-Volga region and Northwest Caucasus. – Povolzhskiy Journal of Ecology. 1: 22–32 (In Russ.).

Kashin A.S., Yudakova O.I., Kochanova I.S., Polyanskaya M.V., Mindubaeva A.Kh. 2009. Distribution of gametophyte apomixis in the families Asteraceae and Poaceae (on the example of species of the Saratov region flora). – Bot. Zhurn. 94 (5): 744–756 (In Russ.).

Khokhlov S.S. 1970. Evolutionary-genetic problems of apomixis in angiosperms. – Apomiksis i selektsiya [Apomixis and selection]. Moscow. P. 7–21 (In Russ.).

Khokhlov S.S., Zaitseva M.I., Kupriyanov P.G. 1978. Vyyavlenie apomiktichnykh form vo flore tsvetkovykh rastenii SSSR [Identification of apomictic forms in the flora of flowering plants in the USSR]. Saratov. 224 p. (In Russ.).

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. 1996. Evolution and adaptedness in facultatively apomictic *Poa pratensis* L. – Euphytics. 92 (1–2): 13–19.

Naumova T.N., Osadtchiy J.V., Sharma V.K., Dijkhuis P., Ramulu K.S. 1999. Apomixis in plants: structural and functional aspects of diplospory in *Poa nemoralis* and *P. palustris*. – Protoplasma. 208 (1–4): 186–195.

Nogler G.A. 1984. Gametophytic apomixis. – In: Embryology of angiosperms. Berlin. P. 475–517.

Ozias-Akins P. 2006. Apomixis: developmental characteristics and genetics. – Critical reviews in plant sciences. 25: 199–214. https://doi.org/10.1080/07352680600563926

Petrov D.F. 1988. Apomiksis v prirode i v opyte [Apomixis in nature and in experience]. Novosibirsk. 213 p. (In Russ.).

Purcell C.M. 1965. Embryo-sac development in two accessions of giant pangola *Digitaria valida* Stent. – J. Agric. Univ. of Puerto Rico. 49 (4): 477–483.

Savidan Y.H. 2007. Apomixis in higher plants. – In: Apomixis: evolution, mechanisms and perspectives. Liechtenstein. P. 15–22.

Shishkinskaya N.A., Yudakova O.I., Tyrnov V.S. 2004. Populyatsionnaya embriologiya i apomiksis u zlakov [Population embryology and apomixis in cereals]. Saratov. 145 p. (In Russ.).

Shishkinskaya N.A., Yudakova O.I. 2000. Classification of apomixis. – In: Embriologiya rasteniy: Terminologiya i kontseptsii. T. 3 [Plant Embryology: Terminology and concepts. Vol. 3]. St. Petersburg. P. 168–180 (In Russ.).

Spillane Ch., Steimer A., Grossniklaus U. 2001. Apomixis in agriculture: the quest for clonal seeds. – Sex. Plant Reprod. 14 (4): 179–187. https://doi.org/10.1007/s00497-001-0117-1

Stebbins G.L. 1950. Variation and evolution in plants. New-York. 643 p.

The Wold checklist of Vascular Plants (WCVP). 2022. https://wcvp.science.kew.org (Accessed 05.02.2022).

Tzvelev N.N. 1976. Zlaki [Cereals]. Leningrad. 788 p. (In Russ.).

Tzvelev N.N. 1987. System of cereals (Poaceae) and their evolution. – In: Komarovskiye chteniya. Leningrad. 37: 1–75 (In Russ.).

Van Dijk P.J. 2003. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla*. – Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 358 (1434): 1113–1121. https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1302

Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. – Evol. Theory. 1: 1–30.

Vandel A. 1928. La parthenogenese geograhpique. Contribution a l'etude biologique de la parthenogenese naturelle. – Bullrtin Bilogique de la France et de la Belgique. 62: 164–182.

Yudakova O.I. 2010. Apomixis in wild cereals. – In: Apomiksis i reproduktivnaya biologiya [Apomixis and reproductive biology]. Saratov. P. 17–25 (In Russ.).

Yudakova O.I., Gutorova O.V., Belyachenko Yu.A. 2012. Metody issledovaniya reproduktivnykh struktur i organov rasteniy [Methods for studying the reproductive structures and organs of plants]. Saratov. 34 p. (In Russ.).

Yudakova O.I., Shakina T.N. 2006. Pseudogamic apomixis in *Poa chaixii*. – Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Seriya yestestvennye nauki. 5: 277–284 (In Russ.).

Yudakova O.I., Shishkinskaya N.A. 2008. Osobennosti embriologii apomiktichnykh zlakov [Features of the embryology of apomictic cereals]. Saratov. 105 p. (In Russ.).

Zhirov E.G. 1967. Cytoembryological study of the inheritance of diplospory in *Poa palustris*. – In: Tsitologiya i genetika kulturnykh rasteniy [Cytology and genetics of cultivated plants]. Novosibirsk. P. 184–201 (In Russ.).

EDN: HOEZNM
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 781–793

СООБЩЕНИЯ

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *COLURIA GEOIDES* (ROSACEAE)

© 2022 г. Т. В. Елисафенко[1,*], В. Н. Годин[1,2,]**

[1] *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН*
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
[2] *Московский педагогический государственный университет*
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия
**e-mail: tveli@ngs.ru*
***e-mail: vn.godin@mpgu.su*

Поступила в редакцию 03.05.2022 г.
После доработки 11.06.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Изучены строение семян и плодов, особенности завязывания семян и семенного размножения у травянистого короткокорневищного поликарпического растения *Coluria geoides* в естественных условиях Горного Алтая, Алтайского края и в интродукционном эксперименте (г. Новосибирск). *C. geoides* образует 1-, 2- или 3-цветковые синфлоресценции, представляющие собой вариант дихазиальных соцветий. Данный вид относится к ксеногамным по соотношению числа пыльцевых зерен и семязачатков (от 2356 до 3891). Для цветков характерна протогиния, препятствующая автофилии. Показано, что изученные размерные характеристики семян, плодов и их составных элементов обладают низкой или средней вариабельностью. Наоборот, количественные параметры семенной продуктивности (потенциальная и реальная семенная продуктивность, процент семенификации) демонстрируют высокий и очень высокий уровни вариабельности. Число плодолистиков в цветках у особей с 3-цветковыми соцветиями достоверно больше, чем в цветках у особей с 1- и 2-цветковыми синфлоресценциями. Также у особей с 3-цветковыми соцветиями реальная семенная продуктивность (в расчете на плод) и процент семенификации плодов, занимающих терминальное положение, выше, чем у плодов, расположенных на пазушных побегах.

Ключевые слова: Coluria geoides, семенное размножение, биология опыления
DOI: 10.31857/S0006813622080051

Род *Coluria* R. Br. включает 5 видов, которые встречаются на территории Южной Сибири, Китая и Монголии (Kalkman, 2004). *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (колюрия гравилатовидная) – гемиэндемик юга Сибири и северной Монголии. Р.В. Камелин (Kamelin, 1998) определяет ареал вида как восточноказахстанско-алтае-тувинско-северохангайский. Другие 4 вида рода являются эндемиками Китая (Chaoluan et al., 2003; Vydrina, 1988). Таксономическое положение рода дискуссионно, некоторые авторы включают его в состав рода *Geum* L. (Potter et al., 2007). Камелин (Kamelin, 1998) определяет *C. geoides* как высокотолерантный вид, по всей видимости лесного генезиса. В роде *Coluria* прослеживается уникальный пример родственных связей с центрально- и юго-западно-китайскими субтропическими видами.

C. geoides (рис. 1, A, B) – травянистое короткокорневищное поликарпическое растение с эпигеогенным плагиотропным корневищем и моноциклическими удлиненными генеративными побегами. Вид является ксеромезофитом, мезотрофом и факультативным петрофитом, при этом встречается до 2800 м над ур. м. на северных и северо-восточных степных склонах в составе луговых степей, горных и высокогорных степей, щебнистых и каменистых склонов (Polyntseva, Utemova, 1988), а также в разреженных лиственничных и сосновых лесах (Leonova et al., 2010). Это длительновегетирующее, летне-зимнезеленое растение с весенне-раннелетним ритмом цветения и эфемероидным типом развития генеративных побегов. *C. geoides* – ценное эфироносное растение, основным компонентом которого является эвгинол, включенный в фармакологию и использующийся в стоматологии и кулинарии. Проявляет иммуностимулирующее действие при стафилококковой инфекции (Kuz'mina, Ovcharenko, 1987; Vodolazova et al., 2011; Dutova et al., 2015).

C. geoides долгое время включали в региональные списки редких и исчезающих видов растений (Redkie..., 1980), а также в "Красную книгу Рес-

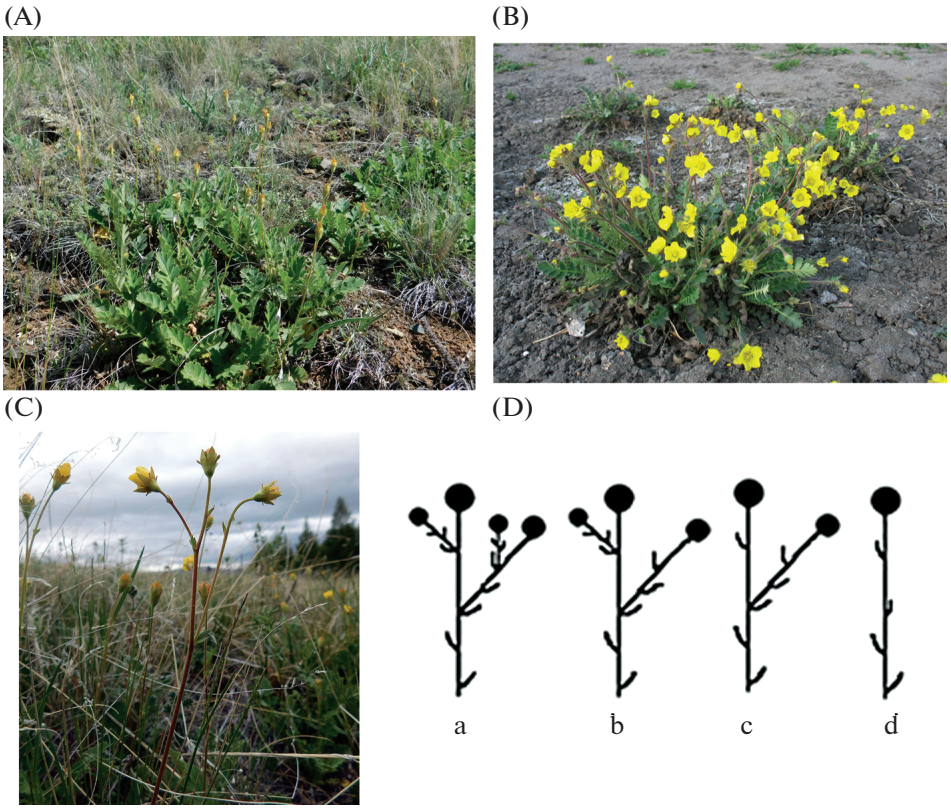


Рис. 1. *Coluria geoides*.

A – Республика Алтай (9 июня 2016 г.), B – экспозиция “Редкие и исчезающие виды растений Сибири” (г. Новосибирск, 3 мая 2012 г.), C – генеративный побег (Республика Алтай, 16 июня 2016 г.), D – схема синфлоресценции. a – 4-цветковый дихазий; b – 3-цветковый дихазий; c – 2-цветковый дихазий; d – одноцветковый дихазий. Фото Т.В. Елисафенко.

Fig. 1. *Coluria geoides*. A – Altai Republic (June 9, 2016), B – exposition “Rare and endangered plant species of Siberia” (Novosibirsk, May 3, 2012), C – generative shoot (Altai Republic, June 16, 2016), D – synflorescence scheme. a – 4-flowered dichasium; b – 3-flowered dichasium; c – 2-flowered dichasium; d – 1-flowered dichasium. Photo by T.V. Elisafenko.

публики Алтай” (Orlov, 1996), Красную книгу Красноярского края (Sonnikova, 2005). В настоящее время данный вид входит только в Красную книгу Красноярского края (Sonnikova, 2012), поскольку на юге этого региона находится северная граница ареала, причем отмечается, что лимитирующими факторами являются изменение микроклимата в связи со строительством водохранилища и непосредственное уничтожение местообитаний. Т.В. Леонова с соавторами (Leonova et al., 2010) установила, что неблагоприятными условиями для роста и развития растений на территории Хакасии являются сильно увлажненные участки и бедные почвы, а также моховой покров, каменистые степи, антропогенная нагрузка (весенние палы степной растительности, выпас скота). Н.А. Полынцева и Л.Д. Утемова (Polyntseva, Utemova, 1988) сделали вывод о нецелесообразности сохранения данного вида в культуре и необходимости сохранять популяции *C. geoides* в естественных условиях.

Согласно данным литературы, поддержание популяций *C. geoides* осуществляется семенным и вегетативным способами (Elisafenko, 2008; Leonova, 2012). На основании проведенных ранее исследований в Горном Алтае установлено (Elisafenko, 2008), что для *C. geoides* свойственно незначительное как вегетативное, так и семенное размножение, а также уязвимость к антропогенному воздействию. Реальная семенная продуктивность в расчете на генеративный побег составила от 11 до 33 семян, причем у 30% из них отсутствовал зародыш, и в итоге число полноценных семян составило 8 шт. (Elisafenko, 2008). В Хакасии Т.В. Леонова (Leonova, 2012) выявила аналогичную довольно низкую реальную семенную продуктивность в расчете на генеративный побег – 13.4–34.0 шт. и также отметила наличие пустосемянности.

Семенная продуктивность растений напрямую зависит от особенностей строения синфлоресценций. Виды рода *Coluria*, как и другие пред-

ставители семейства Rosaceae, характеризуются монотелическими цимозными синфлоресценциями (Troll, 1969). В литературе нет однозначной трактовки синфлоресценций данного вида, которые, как правило, немного- (1–4) цветковые. Некоторые авторы относят синфлоресценции *C. geoides* к редуцированному многочленному монохазию (Cheryomushkina, Leonova, 2011).

Цель данного исследования – изучить семенную продуктивность и морфологию семян у *C. geoides* в зависимости от особенностей строения и пространственного положения в синфлоресценциях в различных эколого-фитоценотических условиях Горного Алтая и Алтайского края.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение семенной продуктивности и морфологии семян *Coluria geoides* проводили в естественных условиях Алтайского края и Горного Алтая. Изучено 5 ценопопуляций (ЦП) *C. geoides* в различных эколого-фитоценотических условиях.

Семигумидный сектор Горного Алтая.

ЦП 1. Закустаренная каменистая луговая степь, Горный Алтай, Усть-Канский р-н, окр. с. Кайсын. Общее проективное покрытие (ОПП) – 60%. Доминанты: *Carex pediformis* C.A. Mey., *Helictotrichon altaicum* Tzvelev.

ЦП 2. Закустаренная каменистая луговая степь, Горный Алтай, Усть-Канский р-н, спуск Ябоганского перевала. ОПП – 60%. Доминанты: *Spiraea trilobata* L., *Carex pediformis*, *C. humilis* Leyss.

Переход к семиаридному сектору Горного Алтая.

ЦП 3. Закустаренная каменистая дерновинно-стоповидноосоковая степь, Горный Алтай, Онгудайский р-н, окр. п. Чуй-Оозы. ОПП – 50%. Доминант: *Carex pediformis*.

ЦП 4. Каменистая полынная дерновинно-злаковая степь, Горный Алтай, Онгудайский р-н, между поселками Купчегень и Иня. ОПП – 30%. Доминант: *Koeleria cristata* (L.) Pers.

Алтайский край, степная зона.

ЦП 5. Каменистая луговая степь, Алтайский край, Курьинский р-н, окр. оз. Колыванское. ОПП – 30%. Доминанты: *Carex pediformis*, *C. humilis*.

У *C. geoides* встречаются особи с разным числом цветков, входящих в синфлоресценции: с одним, двумя или тремя цветками. В каждой ЦП выявляли долю особей с разными вариантами разветвленности синфлоресценций. Для этого случайным образом собирали от 70 до 300 генеративных побегов в зависимости от общей численности вида в ЦП. Из этой выборки генеративных побегов в каждой ЦП у 30–40 синфлоресценций определяли размеры плодов и выявляли семенную продуктивность по методике И.В. Вайнагия (Vaynagiy, 1974). При этом подсчитывали потенциальную семенную продуктивность (число семязачатков в цветке), реальную семенную продуктивность (число образовавшихся полноценных семян в расчете на плод) и процент семенификации как отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной (выраженной в процентах). Плоды, сформированные особями с разными вариантами разветвленности синфлоресценций, а также плоды в пределах 2–3 цветковых синфлоресценций *C. geoides* собирали и анализировали отдельно. Для каждого плода определяли следующие параметры: длина и диаметр плода, отношение длины плода к его диаметру.

В камеральных условиях семена, собранные с 30–40 синфлоресценций разной разветвленности, хранили и анализировали отдельно для выявления характера зависимости их размерных показателей от положения в синфлоресценции. Измерения размера семян проводили на оборудовании центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН при помощи стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V12 при увеличении 10–30 раз с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений в 30-кратной повторности. Семена перед измерениями замачивали на 12–18 ч. Для каждого семени определяли следующие параметры: длина, ширина и толщина семени, длина и ширина зародыша, длина семядолей, длина оси зародыша, отношение длины семени к его ширине, отношение длины зародыша к длине семени (в %), отношение длины семядоли к длине оси зародыша (в %).

Для изучения соотношения числа пыльцевых зерен и семязачатков использовали 10 цветков, зафиксированных в 70%-ном этиловом спирте. Подсчет пыльцевых зерен производили по общепринятой методике (Cruden, 1977). Для каждого цветка оценивали число пыльцевых зерен в одной из тек одного произвольно выбранного невскрывшегося пыльника, а также подсчитывали мерность андроцея и гинецея выбранного цветка. Для подсчета пыльцевых зерен в препаратах использовали оптический микроскоп Axio Lab. A1 (Carl Zeiss) с цветной цифровой камерой высокого разрешения Axiocam MRc 5 с программой AxioVision 4.8 при увеличении объектива 40× с окуляр-микрометрометром с сеточкой. Так как

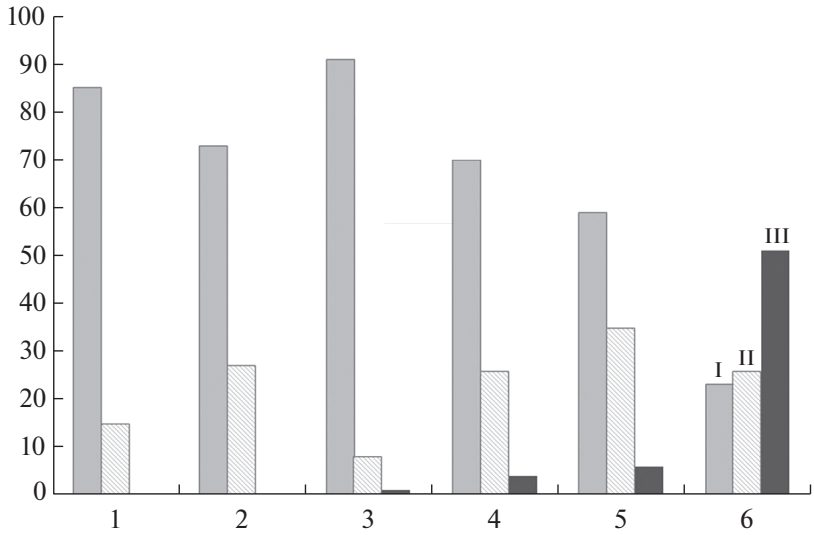


Рис. 2. Распределение типов синфлоресценций *Coluria geoides* в разных сообществах и в условиях интродукции.
Условные обозначения: по оси X – популяции, по оси Y – процент типа синфлоресценции в популяции (%). I – одноцветковое соцветие; II – 2-цветковое соцветие; III – 3- цветковое соцветие.
1 – ЦП1, 2 – ЦП2, 3 – ЦП3, 4 – ЦП4, 5 – ЦП5, 6 – интродукционная популяция.
Fig. 2. Distribution of synflorescence types of *Coluria geoides* in different communities and in conditions of the botanical garden.
Legend: X-axis – populations, Y-axis – percentage of synflorescence types in the population. I – 1-flowered dichasium; II – 2-flowered dichasium; III – 3-flowered dichasium.
1–5 – numbers of coenopopulations; 6 – population in the botanical garden.

пыльник состоит из двух тек, количество пыльцы в пыльнике получали, удваивая ее численность в одной теке. Для оценки числа пыльцевых зерен, продуцируемых цветком, полученное содержание пыльцы в пыльнике умножали на число тычинок в данном цветке. Поскольку для трибы Colurieae характерно наличие единственного фертильного семязачатка в каждом гнезде завязи (Potter et al., 2007), отношение числа пыльцевых зерен к числу семязачатков оценивали для каждого цветка делением числа пыльцевых зерен в цветке на число плодолистиков.

Все полученные данные обрабатывали с помощью непараметрических методов анализа (Sokal, Rohlf, 2012). Перед проведением статистического анализа данные тестировали на нормальность распределения. Степень асимметричности распределения показателей изученных признаков вычисляли через отношение моментов третьего порядка к кубу среднего квадратичного отклонения. Оценку достоверности показателя асимметрии производили через отношение показателя асимметрии к его ошибке. Значения показателей асимметрии параметров семян и их составных элементов в разных ценопопуляциях варьировали от 0.08 до 0.24, ошибка – от 0.41 до 0.49. Следовательно, распределение этих признаков в разных ценопопуляциях достаточно близко к симметричному. Распределение значений таких показателей как потенциальная и реальная семенная продуктивность, процент семенификации в разных ценопопуляциях показывал асимметричность. Поэтому для адекватного сравнения всех изученных признаков в дальнейшем использовали медиану и медианный коэффициент вариации (Zhivotovskiy, 1991).

Для оценки степени влияния разных факторов (тип сообщества, мерность синфлоресценции, локализация цветка в соцветии) на изученные показатели семян и семенной продуктивности использовали ранговый дисперсионный анализ для групп равного или неравного объема по методу Краскелла и Уоллиса (Sokal, Rohlf, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура синфлоресценций. *Coluria geoides* образует 1-, 2- или 3-цветковые синфлоресценции (в условиях интродукционного эксперимента иногда формируются 4-цветковые соцветия) (рис. 1, C, D). Мерность синфлоресценции зависит от степени благоприятности условий произрастания: в интродукционном эксперименте процент особей с 3-цветковыми дихазиями был самый высокий и составлял не менее 50% (рис. 2). Интерпретация таких малоцветковых синфлоресценций не всегда проста. Мы склонны считать, что синфлоресценция у данного вида пред-

ставляет собой вариант редуцированного дихазия, когда наблюдается недоразвитие одного или обоих пазушных цветков и остается только терминальный цветок. Однако в литературе иногда синфлоресценцию *C. geoides* описывают как редуцированный многочленный монохазий (Cheryomushkina, Leonova, 2011). Рассмотрим причины, почему мы относим синфлоресценции у *C. geoides* к дихазиальным, а не монохазиальным вариантам соцветий.

Во-первых, во всех возможных вариантах монохазиев у двудольных растений (улитки и извилины) оси каждого порядка имеют парные профиллы (прицветнички), расположенные всегда трансверзально (Kondorskaya, 1990). В дихазиальных соцветиях парные профиллы расположены всегда медианно (Kondorskaya, 1989), что характерно и для синфлоресценций *C. geoides*. Необходимо отметить, что специфика внешнего облика дихазиев у представителей сем. Rosaceae заключается в том, что для них характерен не супротивный филлотаксис, а очередный.

Во-вторых, монохазиальные и дихазиальные соцветия различаются характером раскрывания цветков. Как известно, последовательность раскрывания цветков в соцветиях определяется порядком побега, на котором цветки формируются (Kuznetsova, 1992; Kuznetsova, Timonin, 2017). Среди цветковых растений известны единичные исключения из этого правила, описанные у некоторых представителей сем. Apiaceae (Godin, Perkova, 2017; Kuznetsova, Timonin, 2017). Во всех монохазиальных соцветиях первыми зацветают цветки на побегах самых низких порядков, расположенные в основании соцветия. В целом такая последовательность цветения цветков монохазиальных соцветий напоминает “акропетальную” (настоящая акропетальность характерна только для рацемозных соцветий). В дихазиальных соцветиях всегда первым зацветает его терминальный цветок (в случае очередного филлотаксиса расположенный обычно выше пазушных), а после – пазушные цветки на побеге следующего порядка и т.д. У *C. geoides* характер раскрывания цветков, несомненно, свидетельствует о дихазиальности ее синфлоресценций: первым раскрывается и отцветает терминальный цветок соцветия, а пазушные цветки на побегах следующего порядка цветут синхронно друг с другом и всегда после окончания функционирования терминального.

В-третьих, многие морфологи в области синфлоресценций в случае формирования малоцветковых соцветий у конкретного вида и неоднозначности интерпретации их строения рекомендуют проводить сравнение с близкородственными таксонами (Kuznetsova, 1992). По мнению W. Troll (1969), для всех представителей сем. Rosaceae характерны монотелические синфлоресценции (с терминальным цветком). Многие исследователи этого семейства отмечают, что часто у его представителей наблюдается редукция числа цветков в соцветиях до 1 (Troll, 1969; Tichonova. 1974; Kalkman, 2004; Petuchova, 2000). Род *Coluria* относится к трибе Colurieae, близкой к трибе Potentilleae. Согласно многим исследованиям (Focke, 1891; Wolf, 1908; Kuznetsova, 1992), основной вариант синфлоресценций у обоих триб – дихазии, часто с элементами редукции числа цветков до единственного. На основании всех вышеперечисленных фактов, все-таки мы считаем, что синфлоресценции *C. geoides* представляют собой вариант дихазия.

Соотношение пыльцевых зерен и семязачатков. Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков – один из важных показателей, характеризующих успешность опыления у растений. По мнению R.W. Cruden (1977), этот показатель отражает вероятность попадания на каждое рыльце количества пыльцы, необходимого для наиболее полного завязывания семян. Другими словами, это минимальное количество пыльцы, при повышении которого не увеличивается семенная продуктивность. Чем выше эффективность транспорта пыльцы от тычинок к рыльцам, тем ниже этот показатель. Таким образом, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков скоррелировано с типом системы размножения вида. Ниже всего данный показатель у растений, для которых характерна автогамия, особенно клейстогамия (Cruden, 1977, 2000).

Наши исследования показали, что число пыльцевых зерен в микроспорангиях тычинок у *C. geoides* варьирует от 1100 до 2360. Число тычинок в изученных нами цветках колеблется от 35 до 65, а плодолистиков – от 8 до 23. Следовательно, в цветках соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков варьирует от 2356 до 3891, что согласно представлениям R.W. Cruden (1977) позволяет отнести *C. geoides* к ксеногамным видам. Например, у близкого вида *Geum urbanum* L. это соотношение составляет 999, поэтому он относится к таксонам с факультативной ксеногамией (Weber, 1995).

Особенности опыления и завязывания семян. Энтомофильный облик цветков *C. geoides* (яркая окраска венчика, довольно крупные цветки, открытость и доступность нектарного кольца, многомерность андроцея с доступной пыльцой и др.) позволяет предполагать, что круг насекомых-опылителей и посетителей довольно широк. Наши немногочисленные наблюдения в природе и в

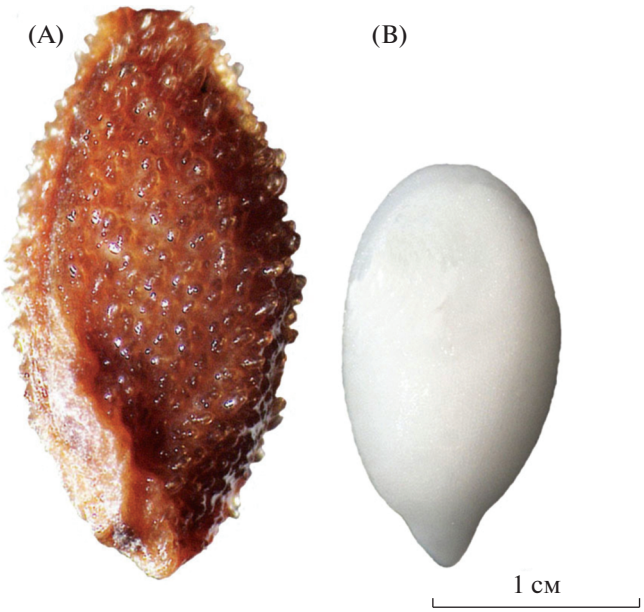


Рис. 3. Орешек (A) и зародыш (B) *Coluria geoides*.
Fig. 3. Nutlet (A) and embryo (B) of *Coluria geoides*.

условиях интродукционного эксперимента показали, что цветки *C. geoides* посещаются в основном представителями двух отрядов насекомых – Hymenoptera и Diptera. Для цветков этого вида характерна протогиния – более ранее созревание рылец в сравнении с пыльниками. После раскрывания цветка тычинки согнуты к готовым к опылению плодолистикам, пыльники их не вскрыты. Насекомые, посещающие в это время цветки *C. geoides* в поисках нектара, спрятанного глубоко в цветке между андроцеем и гинецеем, осуществляют перекрестное опыление за счет пыльцы с других цветков. После окончания функционирования рылец, тычинки удлиняются, выпрямляются и располагаются параллельно чашелистикам, образуя в цветках своеобразную прочную "щетку", снабженную большим числом вскрытых пыльников с многочисленной пыльцой. В эту фазу цветения (пыльниковую) цветка насекомые посещают их ради пыльцы, поскольку им совершенно невозможно добраться до нектарного диска. Такой характер временного функционирования репродуктивных органов значительно уменьшает вероятность автогамии в цветках *C. geoides* с их полимерными андроцеем и гинецеем.

Наши опыты по изоляции еще нераскрывшихся цветков *C. geoides* в условиях интродукционного эксперимента показали, что под марлевыми изоляторами завязывание семян не наблюдалось. Следовательно, случайный перенос пыльцы в пределах цветка на рыльца у данного вида практически невозможен из-за наличия временного разрыва в функционировании его репродуктивных органов (протогинии). С другой стороны, данный опыт также показывает отсутствие вероятности образования семян у *C. geoides* за счет апомиксиса. Хотя в близком роде *Potentilla* разные формы апомиксиса широко распространены (Müntzing, Müntzing, 1941), у представителей других близкородственных таксонов (*Geum*, *Dryas* и др.) апомиктичное завязывание семян происходит очень редко (Gajewski, 1959). Поэтому можно предположить, что для ксеногамного вида *C. geoides* также не характерно образование семян при помощи апомиксиса.

Морфология и размерные характеристики семян и семенной продуктивности. Семена *C. geoides* заключены в орешки, образующие плоды многоорешки. Орешки *C. geoides* продолговато-яйцевидные, 2.3–3.3 мм длиной, 1.2–1.5 мм шириной и 1.2–1.5 мм толщиной (рис. 3), коричневого цвета, покрытые стекловидными сосочками. По мнению F. Boll (1933), эти сосочки представляют собой приспособление для распространения семян этого вида муравьями. Это связано с тем, что среди клеток экзокарпия располагаются крупные масляные клетки, которые содержат жирные масла, служащие аттрактантом для муравьев. Зародыш хорошо развит, крупный, хорошо дифференцирован и занимает почти всю внутреннюю часть семени.

У *C. geoides* гипантий и чашечка сохраняются при плодах, в результате чего многоорешек полностью в них погружен. Из-за этого плод у этого вида длинно колокольчатой формы, 1.0–1.4 см дл. и диаметром 0.5–0.7 см. Число выполненных семян в одном плоде варьирует в широких пределах (от 0 до 20), что также приводит к большой изменчивости в завязываемости семян: процент семенификации колебался от 0 до 100%, составляя, около 70%. Масса 100 выполненных семян довольно слабо варьирует: от 0.09 до 0.12 г. Реальная семенная продуктивность в расчете на побег варьирует у 1-цветковых особей от 6 до 18 семян, у 2-цветковых особей – от 21 до 39 семян и у 3-цветковых особей от 36 до 64 семян.

Анализ размерных показателей семян, их структурных элементов и характеристик семенной продуктивности показал следующее (рис. 4). По степени варьирования (коэффициенты вариации) значений изученные признаки разделяются на две группы: размерные и счетные. Все размерные показатели семян, плодов, зародышей характеризуются слабым или средним варьированием своих значений: медианные коэффициенты вариации колеблются от 3.6 до 24.0% (рис. 5). Количественные показатели семенной продуктивности (потенциальная и реальная семенная продук-

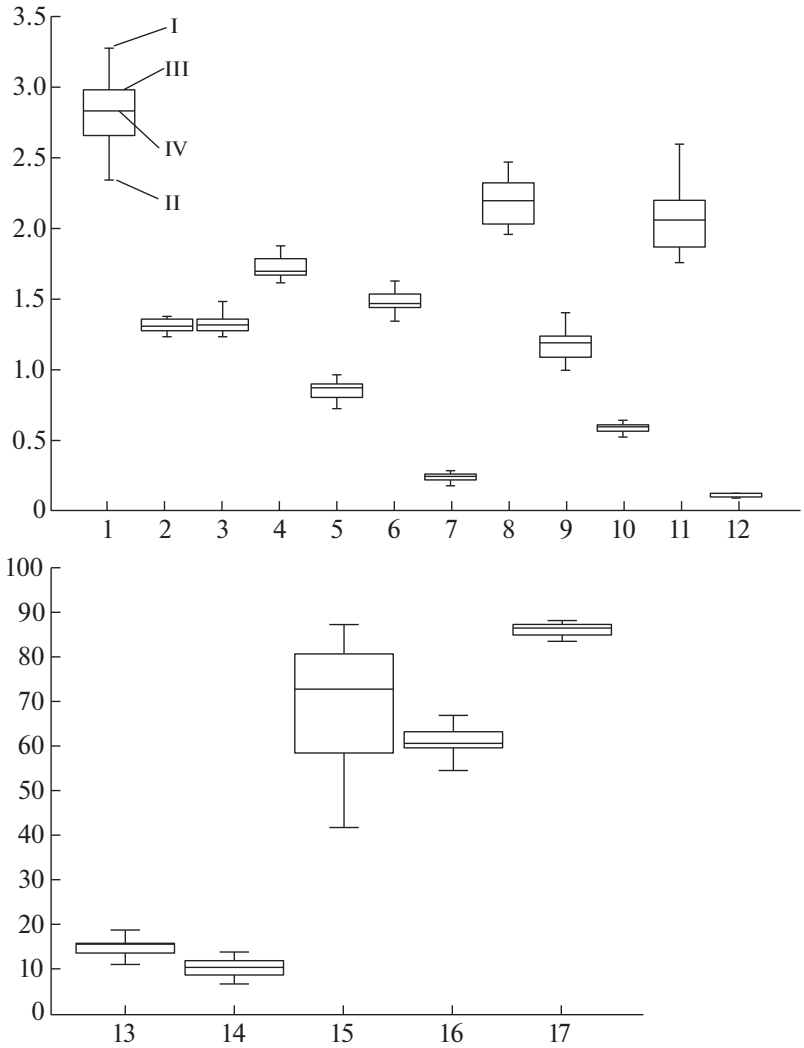


Рис. 4. Размерные характеристики и показатели семян и семенной продуктивности у *Coluria geoides*.

Условные обозначения: по оси X – признаки, по оси Y – значения медиан признаков.

I – максимальное значение, II – минимальное значение, III – квартиль, IV – медиана.

1 – длина (мм), 2 – ширина (мм), 3 – толщина семени (мм), 4 – длина (мм), 5 – ширина зародыша (мм), 6 – длина семядоли (мм), 7 – длина оси зародыша (мм), 8 – соотношение длины и ширины семени, 9 – длина плода (см), 10 – диаметр плода (см), 11 – соотношение длины и диаметра плода, 12 – масса семян (г), 13 – потенциальная семенная продуктивность (шт.), 14 – реальная семенная продуктивность (шт.), 15 – процент семенификации (%), 16 – отношение длины зародыша к длине семени, 17 – отношение длины семядоли к длине зародыша.

Fig. 4. Dimensional characteristics and indicators of seeds and seed set in *Coluria geoides*

Legend: X-axis – traits, Y-axis – values of trait medians (mm or %).

I – maximum value, II – minimum value, III – quartile, IV – median.

1 – length (mm), 2 – width (mm), 3 – seed thickness (mm), 4 – length (mm), 5 – embryo width (mm), 6 – cotyledon length (mm), 7 – embryo axis length (mm), 8 – seed length/width ratio, 9 – fruit length (cm), 10 – fruit diameter (cm), 11 – fruit length/diameter ratio, 12 – mass of seeds (g), 13 – number of ovules per flower (pcs.), 14 – number of seeds per fruit (pcs.), 15 – ratio of seed number per fruit to ovule number per flower (%), 16 – ratio of embryo length to seed length, 17 – ratio of cotyledon length to embryo length.

тивности, процент семенификации) отличаются высоким и очень высоким варьированием: медианные коэффициенты вариации больше 29%. В целом это общая закономерность варьирования мерных и счетных признаков (Mamaev, 1973). Размерные показатели семян и их составных элементов относятся к генеративным органам, изменчивость которых жестко контролируется естественным отбором, что способствует их малой или невысокой вариабельности. Напротив, мерность гинецея в цветке, число сформированных полноценных семян в плоде и соотношение

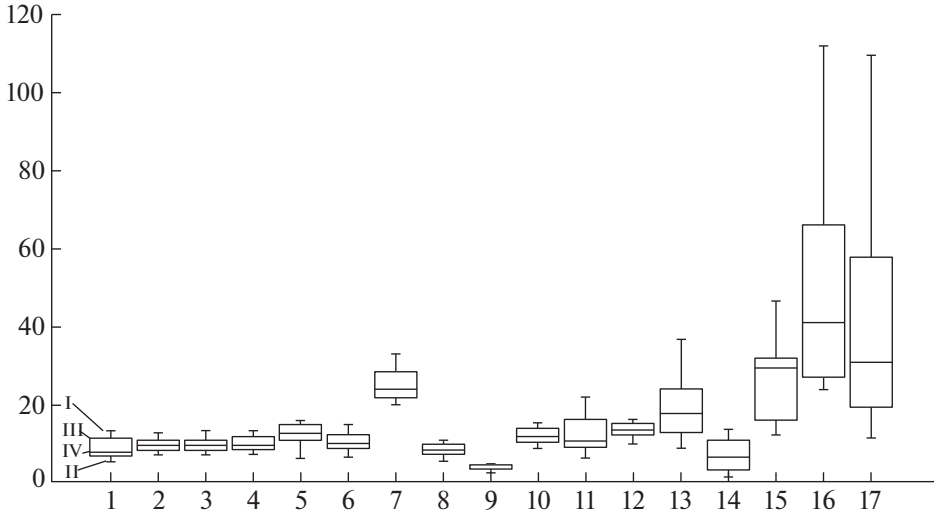


Рис. 5. Медианный коэффициент вариации показателей семян и семенной продуктивности у *Coluria geoides*.

Условные обозначения: по оси X – признаки, по оси Y – значения медианного коэффициента вариации признаков (%).

I – максимальное, II – минимальное значение, III – квартиль, IV – медиана.

1 – длина семени, 2 – ширина семени, 3 – толщина семени, 4 – длина зародыша, 5 – ширина зародыша, 6 – длина семядоли, 7 – длина оси зародыша, 8 – отношение длины зародыша к длине семени, 9 – отношение длины семядоли к длине зародыша, 10 – соотношение длины и ширины семени, 11 – длина плода, 12 – диаметр плода, 13 – соотношение длины и диаметра плода, 14 – масса семян, 15 – потенциальная семенная продуктивность, 16 – реальная семенная продуктивность, 17 – процент семенификации.

Fig. 5. Median coefficient of variation of seed and seed set indicators in *Coluria geoides*.

Legend: X-axis – traits, Y-axis – median coefficients of trait variation (%).

I – maximum value, II – minimum value, III – quartile, IV – median.

1 – seed length, 2 – seed width, 3 – seed thickness, 4 – embryo length, 5 – embryo width, 6 – cotyledon length, 7 – length of embryo axis, 8 – ratio embryo length to seed length, 9 – ratio of cotyledon length to embryo length, 10 – seed length/width ratio, 11 – fruit length, 12 – fruit diameter, 13 – fruit length/diameter ratio, 14 – weight of seeds, 15 – number of ovules per flower, 16 – number of seeds per fruit, 17 – ratio of seed number per fruit to ovule number per flower.

этих показателей относятся к стохастическим характеристикам и определяются вероятностными причинами. У многих представителей сем. Rosaceae, в том числе и у *C. geoides*, число плодолистиков в цветках не фиксированное (Kalkman, 1988). Число выполненных семян в плодах и процент семенификации полностью определяются успешностью опыления, которое зависит от многих факторов, не подпадающих под прямое действие естественного отбора.

Поскольку частота встречаемости особей в изученных ценопопуляциях с разным числом цветков в синфлоресценции крайне неравномерна, не представляется возможным провести дисперсионный анализ сразу по всем возможным факторам (тип сообщества, особенности строения соцветий, положение цветка в синфлоресценции), которые могут влиять на размерные показатели семян, плодов и семенную продуктивность у *C. geoides*. В связи с этим нам пришлось оценивать влияние каждого фактора отдельно.

Тип сообщества. Вид *C. geoides* изучен нами в двух типах сообществ на территории Алтайского края и Горного Алтая: в настоящих и луговых степях. В этих двух типах сообществ были проанализированы морфометрические показатели семян, плодов и количественные параметры семенной продуктивности для всех особей с разным числом цветков в соцветиях. Применение рангового дисперсионного анализа для групп равного объема показало, что тип сообщества достоверно влияет лишь на один из изученных показателей: длина плода ($\chi^2 = 10.2$, $P < 0.044$). По остальным проанализированным параметрам семян и семенной продуктивности влияние типа сообщества крайне мало и статистически недостоверно. Следовательно, в луговых степях у *C. geoides* формируются более длинные плоды, чем в степных сообществах. Скорее всего, формирование более длинных плодов в луговых сообществах обусловлено сравнительно благоприятными условиями для произрастания данного вида, что выражается в образовании более крупных особей в сравнении со степными фитоценозами.

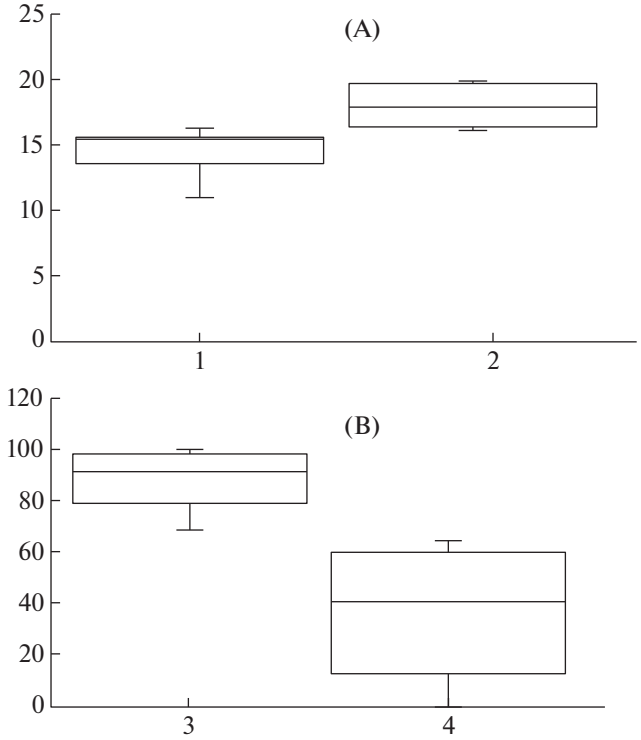


Рис. 6. Семенная продуктивность *Coluria geoides*.

А – число плодолистиков в цветках (потенциальная семенная продуктивность) в соцветиях с разной мерностью. В – процент семенификации в плодах с разным положением в 3-цветковых соцветиях.

Условные обозначения: 1 – число плодолистиков в цветках 1- и 2-цветковых соцветий, 2 – число плодолистиков в цветках 3-цветковых соцветий. 3 – процент семенификации в плодах, развившихся из терминальных цветков, 4 – процент семенификации в плодах, расположенных на боковых побегах. Остальные условные обозначения, как на рис. 4 и 5.

Fig. 6. The seed set of *Coluria geoides*.

A – number of carpels per flower in inflorescences with different number of flowers, B – ratio of seed number per fruit to ovule number per flower in fruits with different positions in 3-flowered inflorescences.

Symbols: 1 – carpel number in flowers of 1- and 2-flowered inflorescences, 2 – carpel number in flowers of 3-flowered inflorescences. 3 – ratio of seed number per fruit to ovule number per flower in fruits formed on the main shoot, 4 – ratio of seed number per fruit to ovule number per flower in fruits of lateral shoots. For the other symbols see Figs. 4 and 5.

Число цветков в соцветиях. *C. geoides* формирует особи с 1-, 2- и 3-цветковыми синфлоресценциями в естественных условиях (рис. 2). Поскольку нами не было выявлено влияния типа сообщества на почти все анализируемые признаки семян и семенной продуктивности, выборки из всех ценопопуляций были использованы для получения обобщенной характеристики параметров особей, различающихся мерностью синфлоресценций (число цветков в соцветиях). Применение рангового дисперсионного анализа для групп неравного объема выявило, что мерность соцветия заметно влияет только на один анализируемый признак – потенциальную семенную продуктивность ($\chi^2 = 11.4$, $P = 0.032$). Таким образом, число плодолистиков в цветках у особей с 3-цветковыми соцветиями достоверно больше (рис. 6, А), чем в цветках у особей с 1- и 2-цветковыми синфлоресценциями (последние достоверно не различаются по данному признаку). Возможно, что наблюдаемое небольшое увеличение числа плодолистиков в цветках у 3-цветковых особей обусловлено их большей мощностью и возможностью вкладывать больше пластических веществ на формирование генеративных органов и как итог большую потенциальную семенную продуктивность.

Положение плода в соцветии. В дихазиальных соцветиях *C. geoides* цветки и, соответственно затем плоды, могут иметь два положения: терминальное и пазушное. Мы проанализировали влияние положения плода у 2- и 3-цветковых соцветий на показатели семян и семенной продуктивности. Использование рангового дисперсионного анализа для групп неравного объема показало, что у особей с 3-цветковыми соцветиями реальная семенная продуктивность и процент семенификации плодов, занимающих терминальное положение, выше, чем у пазушных ($\chi^2 > 10.9$, $P < 0.041$) (рис. 6, В). У особей с 2-цветковыми соцветиями такого влияния не выявлено.

Цветки с разным положением в синфлоресценциях цветут в разное время и соответственно успех завязывания ими плодов напрямую зависит от обеспеченности пыльцой. Терминальные цветки в 3-цветковых синфлоресценциях у *C. geoides* цветут в период, когда в популяциях наблюдается массовое цветение других особей, способных стать источником пыльцы для опыления и завязывания семян. Пазушные цветки в этих соцветиях раскрываются и функционируют позже, когда большая часть особей в популяции отцвела (с 1- и/или 2-цветковыми соцветиями). Поэтому вероятность успешного опыления и завязывания ими плодов значительно снижается. Плоды, занимающие терминальное положение в 3-цветковых синфлоресценциях, всегда завязывают семена, а для плодов, расположенных на пазушных побегах дихазия, очень часто характерна пустосемянность, когда не завязывается ни одно семя.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. *Coluria geoides* образует малоцветковые синфлоресценции, представляющие собой вариант редуцированного дихазия, когда наблюдается не-

доразвитие одного или обоих пазушных цветков и остается только терминальный цветок.

2. В цветках *C. geoides* соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков варьирует от 2356 до 3891, что позволяет отнести его к ксеногамным видам.

3. В цветках *C. geoides* из-за разрыва во временном функционировании репродуктивных органов (протогиния) практически отсутствует вероятность автогамии в его цветках несмотря на полимерность андроцея и гинецея.

4. Подавляющее большинство изученных признаков семян, плодов и их элементов характеризуется низкой или средней изменчивостью, а количественные характеристики семенной продуктивности (число плодолистиков, семян и процент семенификации) демонстрируют высокий и очень высокий уровни вариабельности.

5. Выявлено влияние таких факторов, как мерность синфлоресценции и положение плода в соцветии, на некоторые показатели структурных элементов семенной продуктивности. Число плодолистиков в цветках у особей с 3-цветковыми соцветиями достоверно больше, чем в цветках у особей с 1- и 2-цветковыми синфлоресценциями. У особей с 3-цветковыми соцветиями реальная семенная продуктивность (в расчете на плод) и процент семенификации плодов, занимающих терминальное положение, выше, чем у плодов, расположенных на пазушных побегах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Н.И. Макунину, д.б.н., ведущего научного сотрудника ЦСБС СО РАН, за помощь в описании сообществ. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН АААА-А21-121011290025-2 “Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов” и АААА-А21-121011290026-9 “Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций” и на материале УНУ № USU 440534 “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте” ЦСБС СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bolle F. 1933. Eine Übersicht über die Gattung *Geum* L. und die ihr nahestehenden Gattungen. – Repert. Spec. Nov. Fedde, Beih. 72: 1–119.

[Cheryomushkina, Leonova] Черемушкина В.А., Леонова Т.В. 2011. Онтогенез колюрии гравилатовидной (*Coluria geoides* (Pall.). – В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т. 6. Йошкар-Ола. С. 164–170.

Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants – Evolution. 31 (1): 32–46. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x

Cruden R.W. 2000. Pollen grains: why so many. – Plant Syst. Evol. 222 (1): 143–165. https://doi.org/10.1007/BF00984100

[Dutova] Дутова С.В., Неделькина Н.П., Карпова М.Р., Чумаков В.Ю., Мяделец М.А. 2015. Иммуностимулирующее действие экстракта *Coluria geoides* (Rosaceae) при генерализованной стафилококковой инфекции. – Российский иммунологический журнал. 9 (2): 15–17.

[Elisafenko] Елисафенко Т.В. 2008. Онтогенез и структура ценопопуляций *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. (Rosaceae) в Центральном Алтае. – Бот. журн. 93 (8): 1240–1248.

Focke W.O. 1891. Rosaceae. – In: Die Naturlichen Pflanzenfamilien. Vol. 3. P. 1–61.

[Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). – Бот. журн. 102 (1): 35–47. https://doi.org/10.1134/S0006813617010033

Gajewski W. 1959. Evolution in the Genus *Geum*. – Evolution. 13 (3): 378–388.

https://doi.org/10.2307/2406114

Kalkman C. 1988. The phylogeny of the Rosaceae. – Bot. J. Linn. Soc. 98 (1): 37–59. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb01693.x

[Kamelin] Камелин Р.В. 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул. 240 с.

[Kondorskaya] Кондорская В.Р. 1989. О применении термина “дихазий”. – Биологические науки. 2: 66–71.

[Kondorskaya] Кондорская В.Р. 1990. Монохазиальные соцветия. – Биологические науки. 2: 81–92.

[Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1992. Морфология соцветий: современное состояние. – В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника. М. С. 51–174.

[Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.

[Kuz’mina, Ovcharenko] Кузьмина Л.В., Овчаренко С.Н. 1987. Род *Coluria* R.Br. – Колюрия. – В кн.: Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Hydrangeaceae–Haloragaceae. Л. С. 31–32.

[Leonova] Леонова Т.В. 2012. Семенная продуктивность *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. – В кн.: Экосистемы Центральной Азии: исследования, сохранение, рациональное использование. Кызыл. С. 70–73.

[Leonova et al.] Леонова Т.В., Черемушкина В.А., Водолазова С.В. 2010. Онтогенетическая структура популяций *Coluria geoides* (Rosaceae) в разных эколого-ценотических условиях в Хакасии. – Раст. ресурсы. 46 (2): 24–32.

[Mamaev] Мамаев С.А. 1973. Внутривидовая изменчивость и проблема интродукции древесных растений. – В кн.: Успехи интродукции растений. М. С. 128–148.

Müntzing A., Müntzing G. 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. – Botaniska Notiser. 94 (3): 237–278.

[Orlov] Орлов В.П. 1996. Колюрия гравилатовидная. – В кн.: Красная книга Республики Алтай. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Новосибирск. С. 75–76.

[Petuchova] Петухова Л.В. 2000. Гравилат городской. – В кн.: Биологическая флора Московской области. М. Вып. 14. С. 112–127.

[Polyntseva, Utemova] Полынцева Н.А., Утемова Л.Д. 1988. Колюрия гравилатовидная – *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. – В кн.: Биоэкологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск. С. 68–74.

Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. – Plant Syst. Evol. 266 (1/2): 5–43. https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9

[Redkie...] Редкие и исчезающие растения Сибири. 1980. Новосибирск. 223 с.

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

[Sonnikova] Сонникова. А.Е. 2005. Колюрия гравилатовидная. – В кн.: Красная книга Красноярского края: растения и грибы. Красноярск. С. 177.

[Sonnikova] Сонникова. А.Е. 2012. Колюрия гравилатовидная. – В кн.: Красная книга Красноярского края. Т. 2: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск. С. 294.

Troll W. 1969. Die Infloreszenzen. Bd. 2. T. 1. Jena. 630 S.

[Tichonova] Тихонова В.Л. 1974. Лапчатка прямостоящая. – В кн.: Биологическая флора Московской области. М. Вып. 1. С. 67–77.

[Vaynagiy] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. – Бот. журн. 59 (6): 826–831.

[Vodolazova et al.] Водолазова С.В., Мяделец М.А., Карпова М.Р., Саранчина Ю.В. 2011. Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакасии. – Сиб. мед. журн. 26 (2/2): 54–58.

[Vydrina] Выдрина С.Н. 1988. *Coluria* R. Br. – Колюрия. – В кн.: Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск. С. 89.

Weber H.E. 1995. Rosoideae. – In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin. 4 (2A). S. 269–659.

Wolf Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. – Biblioth. Bot. 16 (71): 1–714.

Kalkman C. 2004. Rosaceae. – In: Flowering plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Berlin. P. 343–386.

[Zhivotovskiy] Животовский Л.А. 1991. Популяционная биометрия. М. 271 с.

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *COLURIA GEOIDES* (ROSACEAE)

T. V. Elisafenko[a,#] and V. N. Godin[a,b, ##]

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

[b] *Moscow Pedagogical State University*
Kibalchicha Str., 6, Bld. 3, Moscow, 119991, Russia

[#]*e-mail: tveli@ngs.ru*

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

The genus *Coluria* consists of 5 species that occur in Southern Siberia, China, and Mongolia. *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. is an herbaceous short-rhizome polycarpic plant, a hemiendemic of Southern Siberia and Northern Mongolia. This species is used as a medicinal and ornamental plant. Furthermore, it is included in regional Red Data Books. We studied the structure of seeds and fruits, seed formation and seed set in both natural conditions (Altai Republic, Altai Krai) and in the botanical garden (Novosibirsk). The techniques of optical microscopy, the reproductive biology and anthecological methods were used. All the obtained data were processed using nonparametric analysis methods. It has shown that *C. geoides* forms 1-, 2- or 3-flowered synflorescences, which represent a variant of a dichasium. Our calculations demonstrated that the species belongs to xenogamous species according to the pollen-ovule ratio (from 2356 to 3891). The flowers of *C. geoides* are protogynous that reduces a possibility of autogamy. It is shown that the sizes of seeds, fruits and their structural parts have a low or medium variability. On the contrary, the traits of seed set (the number of ovules per flower, the number of seeds per fruit, and their ratio) demonstrate a high and very high level of variability. It was revealed that the number of carpels per flower in the plants with 3-flowered inflorescences is significantly bigger than that in the flowers of the plants with 1- and 2-flowered synflorescences. Furthermore, the number of seeds per fruit and the ratio of the number of seeds per fruit and the number of ovules per flower in the plants with 3-flowered inflorescences is higher in terminal fruits than in the fruits located on axillary shoots.

Keywords: Coluria geoides, seed reproduction, biology of pollination

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank N.I. Makunina, PhD, a leading researcher at the CSBS SB RAS, for her help in describing the communities. The work is performed within the framework of the state assignments AAAA-A21-121011290025-2 "Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods" and AAAA-A21-121011290026-9 "Vegetation of North Asia: diversity, ecological and geographical patterns of formation, functioning of populations" and on the material of UNU No. USU 440534 Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

REFERENCES

Bolle F. 1933. Eine Übersicht über die Gattung *Geum* L. und die ihr nahestehenden Gattungen. – Repert. Spec. Nov. Fedde, Beih. 72: 1–119.

Chaoluan L., Ikeda H., Ohba H. 2003. 33. *Coluria* R. Brown. – Flora of China. Vol. 9. P. 289–290.

Cheryomushkina V.A., Leonova T.V. 2011. Ontogenesis of *Coluria geoides* (Pall.). – In: Ontogenetic atlas of plants. Vol. 6. Yoshkar-Ola. P. 164–170 (In Russ.).

Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants – Evolution. 31 (1): 32–46. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x

Cruden R.W. 2000. Pollen grains: why so many. – Plant Syst. Evol. 222 (1): 143–165. https://doi.org/10.1007/BF00984100

Dutova S.V., Nedelkina N.P., Karpova M.R., Chumakov V.Y., Mjadelets M.A Immunostimulatory effect of extracts of *Coluria geoides* (Rosaceae) in generalized staph infection. – Russian journal of immunology. 9 (2): 15–17 (In Russ.).

Elisafenko T.V. 2008. Ontogenesis and population structure of *Coluria geoides* (Rosaceae) in the Central Altai. – Bot. Zhurn. 93 (8): 1240–1248 (In Russ.).

Focke W.O. 1891. Rosaceae. – In: Die Natiirlichen Pflanzenfamilien. Vol. 3. P. 1–61.

Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species Moscow region. – Bot. Zhurn. 102 (1): 35–47 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813617010033

Gajewski W. 1959. Evolution in the Genus *Geum*. – Evolution. 13 (3): 378–388. https://doi.org/10.2307/2406114

Kalkman C. 1988. The phylogeny of the Rosaceae. – Bot. J. Linn. Soc. 98 (1): 37–59. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb01693.x

Kamelin R.V. 1998. Materialy po istirii flory Azii (Altayskaya gornaya strana) [Materials on the history of the flora of Asia (Altai mountain country). Barnaul. 240 p. (In Russ.).

Kondorskaya V.P. 1989. O primemenii termina "dichaziy" [About using of the term "dihasium"]. – Biologicheskii nauki. 2: 66–71 (In Russ.).

Kondorskaya V.P. 1990. Monochazial'nye sotsvetiya [Monohazial inflorescences]. – Biologicheskii nauki. 2: 81–92 (In Russ.).

Kuznetsova T.V. 1992. Morfologiya sotsvetiy: sovremennoe sostoyanie [Morphology of inflorescences: current state]. – In: Itogi nauki I techniki. Botanika. Moscow. P. 51–174 (In Russ.).

Kuznetzova T.V., Timonin A.C. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity. Moscow. 183 p. (In Russ.).

Kuz'mina L.V., Ovcharenko C.N. 1987. Rod *Coluria* R. Br. – Koluria [Genus Coluria R.Br – Coluria]. – In: Rastitel'nye resursy SSSR: Tsvetkoviy rasteniya, ich chimicheskiy sostav, ispol'zovanie; semeystva Hydrangaceae–Haloragaceae. Leningrad. P. 31–32 (In Russ.).

Leonova T.V. 2012. Semennaya productivnost' *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. [Seed productivity *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.]. – In: Ekosistemy Tsentral'noy Azii: issledovaniya, sochranenie, ratseonal'noe ispol'zovanie. Kysyl. P. 70–73 (In Russ.).

Leonova T.V., Cheryomushkina V.A., Vodolazova S.V. 2010. Ontogenetic structure of *Coluria geoides* (Rosaceae) populations under different ecological-coenotic conditions in Khakasia. – Rastitelnye resursy. 46 (2): 24–32 (In Russ.).

Mamaev C.A. 1973. Vnutrividovaya izmenchivost' I problema introduktsii drevesnych rasteniy [Intraspecific variability and the problem of introduction of woody plants]. – In: Uspechi introduktsii rasteniy. Moscow. P. 128–148 (In Russ.).

Müntzing A., Müntzing G. 1941. Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla*. – Botaniska Notiser. 94 (3): 237–278.

Orlov V.P. 1996. Colyria gravilatovidnaya. [*Coluria geoides*]. – In: Krasnaya kniga Respubliki Altay. Redkie I nachodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidi rasteniy. Novosibirsk. P. 75–76 (In Russ.).

Petuchova L.V. 2000. Gravilat gorodskoy [*Geum urbanum*]. – In: Biological Flora of the Moscow Region. Iss. 14. Moscow. P. 112–127 (In Russ.).

Polyntseva N.A, Utemova L.D. 1988. Colyria gravilatovidnay – *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. [*Coluria geoides* (Pall.) Ledeb.]. – In: Bioecolochiskie osobennocti rasteniy Sibiri, nuzhdayushchichsya v ochrane. Novosibirsk. P. 68–74 (In Russ.).

Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. – Plant Syst. Evol. 266(1/2): 5–43. https://doi.org/10.1007/s00606-007-0539-9

Redkie i ischezayashchie rasteniya Sibiri [Rare and endangered plants of Siberia] 1980. Novosibirsk. 223 p. (In Russ.).

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

Sonnikova A.E. 2005. *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. – In: Red Book of Krasnoyarsk Territory. Plants and funguses. Krasnoyarsk. P. 177.

Sonnikova A.E 2012. *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. – In: Red Book of Krasnoyarsk Territory. The Rare and Endangered Species of Wild Plants and Funguses. Krasnoyarsk. P. 294.

Troll W. 1969. Die Infloreszenzen. Bd. 2. T. 1. Jena. 630 S.

Tichonova V.L. 1974. Lapchatka pryamostoyashchaya [*Potentilla erecta*]. – In: Biological Flora of the Moscow Region. Iss. 1. Moscow. P. 67–77 (In Russ.).

Vaynagiy I.V. 1974. O metodike izychenia semennoiy productivnosti rasteniy [On the method of studying seed productivity of plants]. – Bot. Zhurn. 59 (6): 826–831 (In Russ.).

Vodolazova S.V., Myadelets M.A., Karpova M.R., Saranchina Yu.V. 2011. Antimicrobic activity of volatile oils and water extracts from medicinal herbs of Khakasia. – The Siberian Journal of Clinical and Experimental Medicine. 26 (2/2): 54–58 (In Russ.).

Vydrina S.N. 1988. *Coluria* R. Br. – Koluria [*Coluria* R. Br.]. – In: Flora Sibiriae. Rosaceae. Novosibirsk. P. 89 (In Russ.).

Weber H.E. 1995. Rosoideae. – In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin. 4 (2A). S. 269–659.

Wolf Th. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. – Biblioth. Bot. 16 (71): 1–714.

Kalkman C. 2004 Rosaceae. – In: Flowering plants – Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Berlin. P. 343–386.

Zhivotovsky L.A. 1991. Population biometry. Moscow. 271 p. (In Russ.).

EDN: SKAMPQ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 794–799

СООБЩЕНИЯ

KARYOLOGICAL STUDY OF SOME *GERANIUM* SPECIES (GERANIACEAE) FROM ARMENIA

© 2022 г. A. Ghukasyan[1,*], R. Adamyan[2,], and A. Poghosyan[2,***]**

[1] *Institute of Botany after A. Takhtajyan of National Academy of Science of RA*
Acharyan Str., 1, Yerevan, 0063, Armenia
[2] *Yerevan State University*
Alek Manukyan Str., 1, Yerevan, 0025, Armenia
**e-mail: botinst@sci.am*
***e-mail: ruzanna-74@rambler.ru*
****e-mail: astchik@ysu.am*

Received March 25, 2022; Revised May 31, 2022; Accepted June 14, 2022

The genus *Geranium* is represented by 20 species in Armenian flora. In the present study 9 species of this genus from the territory of Armenia were karyologically investigated for the first time: *G. columbinum*, $2n = 18$ (sect. *Columbinum*); *G. ibericum*, $2n = 28$, *G. sylvaticum*, $2n = 28$ (sect. *Geranium*); *G. lucidum*, $2n = 40$ (sect. *Robertiana*); *G. pyrenaicum*, $2n = 26$; *G. pusillum*, $2n = 26$; *G. molle*, $2n = 26$; *G. rotundifolium*, $2n = 26$; *G. divaricatum*, $2n = 26$ (sect. *Rotundifolia*).

Keywords: chromosome number, karyotype, cytorace, flora of Armenia, Geranium

DOI: 10.31857/S0006813622080063

The species of the genus *Geranium* are common in temperate zones of the Earth and in high mountains of tropical zones. The genus *Geranium* includes about 400 species (Aedo, 2003). Most species are polymorphic. The genus *Geranium* is distributed in Armenia and is represented by 20 species from 8 sections: *Sanguineum* Knuth (1 species), *Columbinum* Koch (2), *Geranium* (5), *Robertiana* Boiss. (2), *Palustra* Knuth (2), *Pyrenaica* Knuth (1), *Rotundifolia* Gams. (5) and *Tuberosa* Boiss. (2) (Table 1). The classification of the genus was carried out according to the system of R. Knuth (Knuth, 1912).

Determination of chromosome numbers is the first step in any karyological study. As karyological data accumulate they can be used in the systematics. The study of chromosome numbers, in some cases, makes it possible to clarify the issues of evolution, speciation and phylogenetic relationships. Available data on chromosome numbers make it possible to better understand a taxon, species, or even family.

Data on the chromosome numbers of species can be found in different books of references, (Fedorov (ed.), 1969; Takhtajan (ed.), 1993; Moore, 1977; Goldblatt, 1981–1988; Goldblatt, Johnson, 1990–1996). Information on the chromosome numbers of species ocurring in Armenia is presented in the book "Chromosome numbers of flowering plants of the Armenian flora" (Nazarova, Ghukasyan, 2004), which summarizes the data on about 900 species from more than 2000 populations, 51 families belonging to 320 genera. Until now, the members of the genus *Geranium* growing in Armenia have not been studied karyologically.

MATERIAL AND METHODS

The determination of the chromosome numbers and the description of the species karyotypes were carried out by light microscopy. The seeds were germinated on wet filter paper in Petri dishes in the laboratory (19–21°C). The karyological studies were made on the mitotic metaphases of the meristematic cells from root tips. The root tips were pretreated in 0.4% colchicine solution for 2 hours and fixed in fluid 3:1 alcohol and glacial acetic acid for at least 2 hours at room temperature. After hydrolysis in HCl 1N for 10–15 minutes at 60°C, the root tips were stained in Schiff reagent for 1.5 hours. Then the root tips were squashed on a glass slide with 45% acetic acid. For all chromosome counts, at least 10 plates were examined for each taxon.

The stained roots were washed in warm water and placed on a glass slide. The colored tip of the rootlet (0.5–1 mm) was crushed in 45° acetic acid under a coverslip. After a preliminary examination of the smears under a microscope, the preparations were placed in buthyl alcohol for 5 minutes, then in xylene for 5 minutes, and were placed in Canadian balsam.

Table 1. Chromosomes numbers of the genus *Geranium* L. species (according to original and literature data)

Section	Species	Chromosomes numbers (2n)
Sanquineum Knuth	*G. sanguineum* L.	≈56, 80, 82, 84
Columbinum Koch	*G. columbinum* L.	**18***
	G. dissectum L.	22
Geranium	*G. ibericum* Cav.	**28**, 56
	G. montanum Habl. ex Pall.	–
	G .platypetalum Fisch. et C.A. Mey.	42
	G. sylvaticum L.	24, **28**
	G. ruprechtii (Woronow) Grossh.	–
Robertiana Boiss	*G. robertianum* L.	32, 54, 56, 64
	G. lucidum L.	20, ≈40, **40**–44, 42
Palustra Knuth	*G. palustre* L.	28, 56
	G. collinum Steph. ex Willd.	28
Pyrenaica Knuth	*G. albanum* Bieb.	28
Rotundifolia Gams.	*G. pyrenaicum* Burm. f.	20, 22–24, **26**, 28
	G. pusillum L.	**26**, 34
	G. molle L.	**26**
	G. rotundifolium L.	**26**
	G. divaricatum Ehrh.	**26**, 28
Tuberosa Boiss.	*G. tuberosum* L.	28
	G. linearilobum DC.	–

Note. * The chromosomes numbers determined on the Armenian material by the authors are highlighted in bold.

The karyological study was based on the samples of the genus *Geranium* (Geraniaceae) species collected by R. Adamyan, K. Tamanyan, G. Fayvush and others, during expeditions in 2003–2010 in different regions of Armenia. Herbarium material of the Institute of Botany of National Academy of Sciences (ERE) and Yerevan State University (EREU) was studied.

RESULTS AND DISCUSSION

There are 20 species of the genus *Geranium* in the flora of Armenia, and following species were studied by us karyologically: *G. columbinum*, $2n = 18$ (sect. *Columbinum*); *G. ibericum*, $2n = 28$, *G. sylvaticum*, $2n = 28$ (sect. *Geranium*); *G. lucidum*, $2n = 40$ (sect. *Robertiana*); *G. pyrenaicum*, $2n = 26$; *G. pusillum*, $2n = 26$; *G. molle*, $2n = 26$; *G. rotundifolium*, $2n = 26$; *G. divaricatum*, $2n = 26$ (sect. *Rotundifolia*) (Table 1).

According to the literature data on the chromosome numbers of the genus *Geranium* species, presented in Table 1, the different basic chromosome numbers $x = 9$, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 23, 25 are revealed.

G. columbinum L., 2n = 18

Examined samples: Lori Province, near the village of Akhtala, 805 m a.s.l., 41°09'26"N 44°45'56"E, 24.06.2009, leg. G. Fayvush, K. Tamanyan, N 09-1804 ERE, W, MA, PE, det. R. Adamyan; Tavush Province, above Yenokavan, a cave in the valley of the river Tanzout. Lastiver, 1260–1360 m a.s.l., 41°54'57" N 44°4'46" E, 06/23/2008, leg. G. Faivush, K. Tamanyan, N 08-0790 ERE, W, MA, PE, det. R. Adamyan.

The species is well studied karyologically. According to the literature data, only the diploid cytorace is characteristic for *G. columbinum* with $2n = 18$ (Fedorov, 1969; Moore, 1973; Murin, 1974; Alves, Leitao, 1976; Van Loon, 1984b). Our material also revealed a diploid cytorace $2n = 2x = 18$, with a basic chromosome number $x = 9$. The karyotype of *G. columbinum* is asymmetric, consisting of 2 pairs of submetacentric and 7 pairs of metacentric chromosomes. Karyotype formula: $2n = 18 = 4SM+14M$.

G. ibericum Cav., 2n = 28

Examined samples: Ashotsk Province, climb to the top of Mount Kachal Sar, 2600–2900 m a.s.l., 01.08.2009, leg. E. Gabrielyan, E. Nazarova, M. Hovhannisyan, N 13619 ERCB, det. R. Adamyan; Kotayk Province, Tsakhkadzor, Teghenis 2250 m a.s.l., 40°32'08" N 44°41'02", 05.22.2005, leg. Aedo, Fayvush, Tamanyan et al. No. 17696 MA, det. S. Castroviejo; Kotayk Province, Tsaghkadzor, cableway

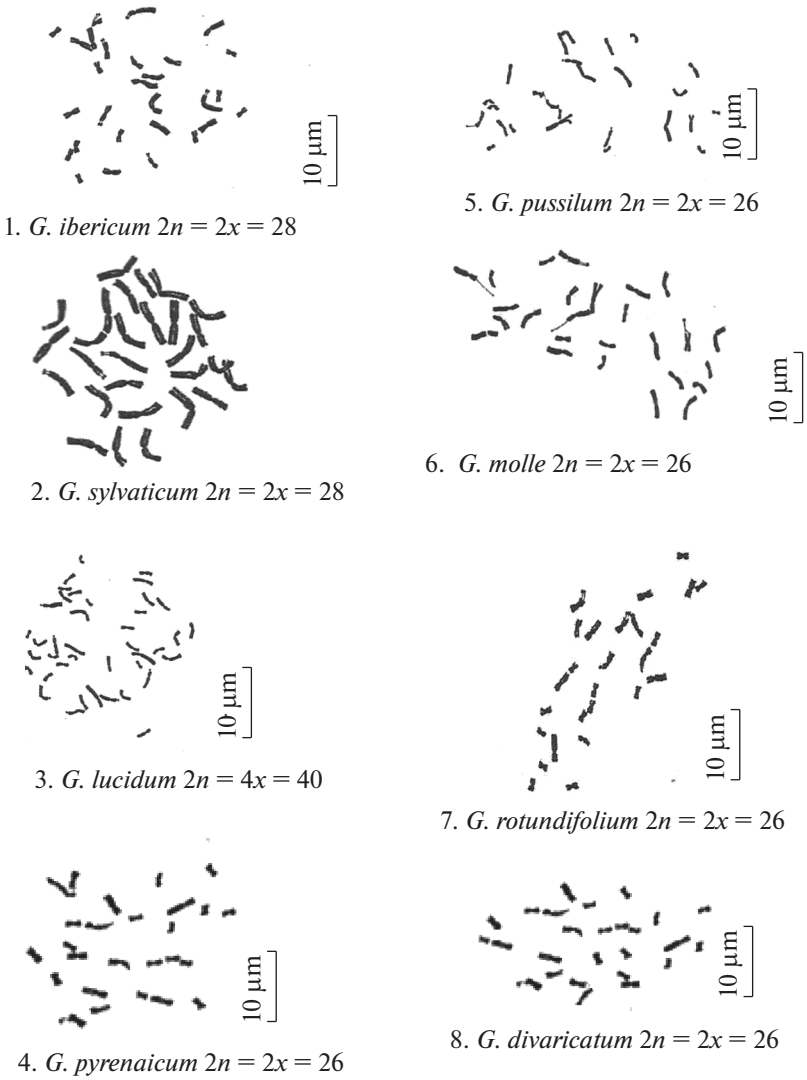


Fig. 1. Metaphase plates of the genus *Geranium* species.
1 – *G. ibericum* ($2n = 2x = 28$); 2 – *G. sylvaticum* ($2n = 2x = 28$); 3 – *G. lucidum* ($2n = 4x = 40$); 4 – *G. pyrenaicum* ($2n = 2x = 26$); 5 – *G. pusillum* ($2n = 2x = 26$); 6 – *G. molle* ($2n = 2x = 26$); 7 – *G. rotundifolium* ($2n = 2x = 26$); 8 – *G. divaricatum* ($2n = 2x = 26$).

2300 m a.s.l., 40°32'08" N 44°41'02", 0.07.2010 leg. R. Adamyan, N 13618 ERCB, det. R. Adamyan.

The species is poorly studied karyologically. According to the literature data, for the European species *G. ibericum*, mainly the tetraploid cytorace was found, $2n = 4x = 56$ (Gauger, 1937; Warburg, 1938), in addition, a diploid cytorace is known for this species, $2n = 28$ (Van Loon, 1984a). On our material the diploid cytorace was also identified for this species $2n = 2x = 28$, with basic chromosome number $x = 14$ (Fig. 1.1). The karyotype of *G. ibericum* is asymmetric, consisting of 7 pairs of metacentric, 4 pairs of submetacentric and 3 pairs of chromosomes with satellites: 2 pairs of metacentric and 1 pair of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 28 = 14M + 8SM + 4M^S + 2SM^S$.

G. sylvaticum L., 2n = 28

Examined samples: Vayots Dzor, Vayk Province, near the village of Kechut, 1200–2050 m a.s.l., 39°49'N 45°38'E, 19.06.2004, leg. K. Tamanyan, G. Fayvush, M. Hovanisyan, N 04-0851, det. R. Adamyan; Kotayk Province, Hankavan, territory of YSU base, 1600 m a.s.l., 20.07.2010, leg. R. Adamyan, N 13617 ERCB, det. R. Adamyan; Kotayk Province, Tsaghkadzor, Teghenis, 2250 m a.s.l., 40°32'08" N 44°41'02", 06.22.2005, leg. K. Aedo et al., No. 17705 MA, det. R. Adamyan.

The species is well studied karyologically. According to the literature data, mainly the diploid cytorace is characteristic for *G. sylvaticum*, $2n = 28$, with basic chromosome number $x = 14$ (Fedorov, 1969; Moore, 1973; Uhrikova, Majovsky, 1980; Strid, Franzen,

1981; Arohonka, 1982; Van Loon, 1984a; Takhtajan, 1990). Only for the Belarusian material, S.A. Dmitrieva gives the chromosome number $2n = 24$ (Dmitrieva, 1986). Our material also revealed a diploid cytorace for this species, $2n = 2x = 28$, with basic chromosome number $x = 14$ (Fig. 1.2). The karyotype of *G. sylvaticum* is asymmetric, consisting of 6 pairs of metacentric, 5 pairs of submetacentric and 3 pairs of chromosomes with satellites: 2 pairs of metacentric and 1 pair of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 28 = 12M+10SM+4M^S+ 2SM^S$.

G. lucidum L., 2n = 40

Examined samples: Syunik Province, on the road Goris × Kapan, 1370–1600 m a.s.l. 39°20' N 46°23'–24' E, 05.07.2003, leg. G. Fayvush, K. Tamanyan, N 03-0859 ERE, W, MA, PE, det. R. Adamyan; Syunik Province, Nerkin Ande village, 660 m a.s.l., 39°03'47" N 46°31'58" E, 06.25.2005, leg. K. Aedo et al., N 313 MA, det. R. Adamyan.

The species is well studied karyologically. According to the literature data, di- and tetraploid cytoraces were found in most cases for the species, $2n = 20, 40$ (Fedorov, 1969; Alves, Leitao, 1976; Uhrikova, Majovsky, 1980; Strid, Franzen, 1981; Van Loon, 1984b; Galland, 1988; Luque, Díaz Lifante, 1991; Hollingsworth et al., 1992). In addition, a hexaploid cytorace $2n = 60$ ($6x$) is given for Indian populations of *G. lucidum* (Aryavand, 1983), and for Belarusian populations, an octoploid chromosome number is also known, $2n = 80$ (Petrova, Stanimirova, 2003). For European populations of the species, chromosome numbers $2n = 40–44$ were exhibited (Van Loon, 1984 a, b). In the studied specimens of *G. lucidum*, we found tetraploid cytorace $2n = 4x = 40$, with basic chromosome number $x = 10$ (Fig. 1.3). The karyotype of this species is asymmetric, consisting of 5 pairs of metacentric, 12 pairs of submetacentric and 3 pairs of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 40 = 10M+24SM+6SM^S$.

G. pyrenaicum Burm. F., 2n = 26

Examined samples: Lori Province, northwest of the road from Stepanavan to Spitak, 1965 m a.s.l., 40°52'27"N 43°59'39"E, 06.23.2009, leg. G. Faivush et al., N 09-1717 ERE, W, MA, PE, det. R. Adamyan; Tavush Province, vicinity of Dilijan, Kurudakh tract, meadow, 1913 m a.s.l., 40°38'47"N 44°29'51"E, 07.10.2005, leg. K. Tamanyan, G. Faivush, M. Hovhannisyan, N 12616 ERCB, det. R. Adamyan; Kotayk Province, Hankavan, territory of YSU base, forest, 1600 m a.s.l., 07.06.2010, leg. R. Adamyan, N 13615 ERCB, det. R. Adamyan; Armavir Province, Etchmiadzin, Tsiatsan village, 1350 m a.s.l., 40°09'42"N 44°17'28"E, 17.08.2010, leg. R. Adamyan, N 13614 ERCB, det. R. Adamyan.

The species is well studied karyologically. According to the literature data, mainly the diploid cytorace is characteristic for *G. pyrenaicum*, $2n = 26$ (Fedorov, 1969; Moore, 1977; Murin, 1974; Alves, Leitao, 1976; Skalinska et al., 1976, 1978; Strid, 1980; Strid, Franzen, 1981; Mizianty et al., 1983; Van Loon, 1984a; Takhtadjan, 1990; Galland, 1988; Baltisberger, 1991), only for Indian populations chromosome number $2n = 2x = 20$ is given, with basic chromosome number $x = 10$ (Sharma, 1970), and for Europian populations – $2n = 28$ with basic number $x = 14$ (Warburg, 1938). In the studied specimens of the species *G. pyrenaicum* we also revealed a diploid cytorace $2n = 2x = 26$, with basic chromosome number $x = 13$, which confirms the previously presented numerous data (Fig. 1.4). Karyotype of this species is asymmetric, consisting of 8 pairs of metacentric, 3 pairs of submetacentric chromosomes and on 1 pair of meta- and 1 pair of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 26 = 16M+6SM+2M^S+2SM^S$.

G. pusillum L., 2n = 26

Examined samples: Tavush Province, northwest of Ijevan, near Yenokavan village, 1365 m a.s.l., 40°24'54"N 45°18'43"E, 11.06.2008, leg. K. Tamanyan, G. Faivush, E. Vitek, N 08-0704 ERE, W, MA, PE, det. R. Adamyan; Tavush Province, Dilijan, the territory of the House of Composers, 1200–1500 m a.s.l., 40°44'27"N 44°51'47"E, 07.20.2010, leg. R. Adamyan, N 13613 ERCB, det. R. Adamyan; Yerevan, Khanjyan street, 1020 m a.s.l., 40°18'24"N 44°52'72"E, 05.23.2012, leg. R. Adamyan, N 13612 ERCB, det. R. Adamyan.

The karyology of this species has been fairly well investigated. According to the literature data, mainly the diploid cytorace is found for *G. pusillum*, $2n = 26$, with basic chromosome number $x = 13$ (Fedorov, 1969; Moore, 1977; Murin, 1974; Skalinska et al., 1976; Fernandes Cassas, Pascual, 1978; Arohonka, 1982; Van Loon, 1984b; Buttler, 1989). In the studied specimens of *G. pusillum*, we found the diploid cytorace $2n = 2x = 26$, with basic chromosome number $x = 13$, which confirms numerous previousdata (Fig. 1.5). The karyotype of this species is asymmetric. Diploid set of chromosomes consists of 8 pairs of metacentric, 3 pairs of submetacentric chromosomes and 2 pairs of metacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 26 = 16M + 6SM + 4M^S$.

G. molle L., 2n = 26

Examined sample: Syunik Provonce, not far from the Shikahogh State Reserve, m a.s.l., 06.04.2008, leg. E. Gabrielyan, N 13611 ERCB, det. R. Adamyan.

The karyology of this species has been fairly well investigated. According to the literature data, mainly the diploid cytorace is found for *G. molle*, $2n = 26$ (Fe-

dorov, 1969; Moore, 1977; Alves, Leitao, 1976; Murin, 1978; Franzen, Gustafsson, 1983; Van Loon, 1984b; Hill, 1989). In the studied specimens of the species, we found the diploid cytorace $2n = 2x = 26$, with basic chromosome number $x = 13$, which confirms numerous previous data (Fig. 1.6). The karyotype of this species is asymmetric, consisting of 3 pairs of metacentric, 8 pairs of submetacentric chromosomes, and 1 pair of metacentric and 1 pair of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 26 = 6M+16SM+2M^S+2SM^S$.

G. rotundifolium L., 2n = 26

Examined samples: Lori Province, bank of the river Berd, 1290 m a.s.l., 41°08'0"N 44°26'02"E, 06.28.2003, leg. G. Faivush, K. Tamanyan, A. Ter-Voskanyan, E. Vitek, N 03-0200 ERE, W, MA, det. R. Adamyan; Syunik Province, Meghri district, at the fork of Shvanidzor village, from the side of Nyuvadi village, 500 m a.s.l. 05.09.2004, leg. E. Gabrielyan, M. Hovhannisyan, N 13610 ERCB, det. K. Tamanyan; Syunik Province, eastern part of Zangezur, west of Goris-Kapan road, near village Gurdbulakh, 1370–1600 m a.s.l., 40°20'0"N 46°23'24"E, 05.07.2003, leg. G. Faivush, K. Tamanyan, A. Ter-Voskanyan, E. Vitek, N 03-0919 ERE, W, MA, det. R. Adamyan.

The karyology of this species has been fairly well investigated. According to the literature data mainly the diploid cytorace is characteristic for *G. rotundifolium*, $2n = 26$ (Fedorov, 1969; Moore, 1977; Alves, Leitao, 1976; Strid, Franzen, 1981; Franzen, Gustafsson, 1983; Buttler, 1989; Galland, 1988). In the studied specimens we also found the diploid cytorace $2n = 2x = 26$, with basic chromosome number $x = 13$ (Fig. 1.7). The karyotype of this species is asymmetric, consisting of 8 pairs of metacentric, 3 pairs of submetacentric chromosomes and 1 pair of meta-, 1 pair of submetacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 26 = 16M+6SM+2M^S+2SM^S$.

G. divaricatum Ehrh., 2n = 26

Examined samples: Kotayk Province, near Bjni village, 1550 m a.s.l., 40°27'35"N 44°39'34". 06.17.2004, leg. E. Vitek, K. Tamanyan, G. Faivush, M. Hovhannisyan, A. Ter-Voskanyan, N 04-0571 ERE, W, MA, det. R. Adamyan; Kotayk Province, Zovuni village, near the monument, 1200 m a.s.l., 05.20.2010, leg. R. Adamyan, N 13609 ERCB, det. R. Adamyan; Vayots Dzor Province, village Ger-Ger, 1780 m a.s.l., 39°47'09"N 45°32'15", 06.24.2005, leg. K. Aedo, G. Faivush, K. Tamanian, N 2869 MA, det. A. Guerrero.

The species is poorly studied karyologically. According to the literature data, for the Slovakian *G. divaricatum* specimens the chromosome number $2n = 26$ mainly was found, with basic number $x = 13$ (Murin, 1974), for the European specimens the diploid cytorace $2n = 28$ is given, with basic number $x = 14$ (Dersch, 1974; Van Loon, 1984?). In our material, we also revealed the diploid cytorace $2n = 2x = 26$, with basic chromosome number $x = 13$ (Fig. 1.8). The karyotype of this species is asymmetric, consisting of 8 pairs of metacentric, 4 pairs of submetacentric chromosomes and 1 pair of metacentric chromosomes with satellites. Karyotype formula: $2n = 26 = 16M+8SM+2M^S$.

CONCLUSIONS

The karyological research of the genus *Geranium* species of the Armenian flora has revealed the following: we discovered diploid cytoraces for 8 species – *G. columbinum*, $2n = 18$ (sect. *Columbinum*), *G. ibericum*, $2n = 28$, *G. sylvaticum*, $2n = 28$ (sect. *Geranium*), *G. pyrenaicum*, $2n = 26$, *G. pusillum*, $2n = 26$, *G. molle*, $2n = 26$, *G. rotundifolium*, $2n = 26$, *G. divaricatum*, $2n = 26$ (sect. *Rotundifolia*), with different basic chromosome numbers, $x = 9, 13, 14$. For the species *G. lucidum* (sect. *Robertiana*) a tetraploid cytorace $2n = 40$ was discovered with the basic chromosome number $x = 10$. The number of chromosomes for all karyologically studied species of the genus *Geranium* the flora of Armenia is brought up for the first time.

The species of the section *Rotundifolia* occurring in Armenia (*G. pyrenaicum*, $2n = 26$; *G. pusillum*, $2n = 26$; *G. molle*, $2n = 26$; *G. rotundifolium*, $2n = 26$; *G. divaricatum*, $2n = 26$) are characterized with the basic main chromosome number $x = 13$.

The main basic chromosome number $x = 9$ is typical of the Armenian species of the section *Columbinum* (*G. columbinum*, $2n = 18$).

The main basic chromosome number $x = 10$ is typical of the Armenian species of the section *Robertiana* (*G. lucidum*, $2n = 40$).

The main basic chromosome number $x = 14$ is typical of the Armenia species of the section *Geranium* (*G. ibericum*, $2n = 28$; G. *sylvaticum*, $2n = 28$).

Asymmetric karyotype is observed in all the karyologically studied species of the genus *Geranium*.

REFERENCES

Aedo C. 2003. Taxonomic revision of *Geranium* sect. *Trygonium* (Geraniaceae). – Bot. Zhurn. 88: 124–131.

Alves M., Leitao M. 1976. Contribucialo para o conhecimento citotaxonomico das spematophyta de Portugal. XIII. Geraniaceae. – Bol. Soc. Brot. 50: 231–245.

Arohonka T. 1982. Chromosome counts of vascular plants of the island Seili in Nauvo, SW Finland. – Biologian–Laitoksen Julkaisuja. 3: 1–12.

Aryavand A. 1983. In IOPB Chromosome number reports LXXIV. – Taxon. 32: 321–322.

Baltisberger M. 1991. Cytological investigations of some Greek plants. – Fl. Medit. 1: 157–173.

Buttler K.P. 1989. Chromosomenzahlen von Gefässpflanzen aus Hessen 4. Folge. – Hess. Florist. Briefe. 38: 11–14.

Dersch G. 1974. Über einige Chromosomenzählungen an mitteleuropäischen Biütenpflanze. II. – Philippia. 2: 75–82.

Dmitrieva S.A. 1986. Chromosome numbers of some species of vascular plants from Belorussia. – Bot. Zhurn. 71 (8): 1145–1147 (In Russ.).

Fedorov A.A. (ed.). 1969. Chromosome Numbers of Flowering Plants. Leningrad. 926 p. (In Russ.).

Fernandes Cassas J., Pascual R. 1978. In Númerous chromosómicos para la flora Española. – Lagascalia. 7: 105–125.

Franzen R., Gustafsson L.A. 1983. Chromosome numbers in flowering plants from the high mountains of Sterea Ellas, Grees. – Willdenowia. 13: 101–106.

Galland N. 1988. Recherche sur l'origine de la flore orophile du Maroc étude caryologique et cytogéographique. – Trav. Inst. Sci. Univ. Mohammed V, Sér. Bot. (Rabat). 35: 1–168.

Gauger W. 1937. Ergebnisse einer zytologischen Untersuchung der Familie der Geraniaceae. I. – Planta. 26 (4): 529–531.

Goldblatt P. 1981. Index to plant chromosome numbers. – Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 5: 276–277; 1984. 8: 201–202; 1985. 13: 105; 1988. 23: 117.

Goldblatt P., Johnson D. 1990. Index to plant chromosome numbers. – Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 30: 98–99; 1991. 40: 113–114; 1994. 51:108–109; 1996. 58: 124–125.

Hill L.M. 1989. IOPB chromosome data I. – Int. Organ. Plant Biosyst. Newslett. 13: 17–19.

Hollingsworth P., Gornall R., Bailey J. 1992. Contribution to a cytological catalogue of the british and Irish flora, 2. – Watsonia. 19: 134–137.

Knuth R. 1912. Geraniaceae Juss. In: Engler A. Das Pflanzenreich regni vegetabilis conspectus. Leipzig, Engelman. 53: 640 p.

Luque T., Díaz Lifante. 1991. Chromosome numbers of plants collected during Iter Mediterraneum I in the SE of Spain. – Bocconea. 1: 303–364.

Mizianty M., Mirek Z., Frey L. 1983. Chromosome numbers of Polish vascular plants. Part 4. – Acta Soc. Bot. Poloniae. 52: 205–214.

Moore R.I. 1977. Index to plant chromosome numbers for 1973–1974. Regnum Vegetabile. Utrecht. 257 p.

Murin A. 1974. In Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 4. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 23: 1–23.

Murin A. 1978. In Index of chromosome numbers of Slovakian flora. Part 6. – Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot. 26: 1–42.

Nazarova E.A., Gukasyan A.G. 2004. Chromosome numbers of flowering plants of Armenia flora, Yerevan. Institute of Botany NAS RA. 171 p. (In Russ.).

Petrova A., Stanimirova P. 2003. Karyological study of some *Geranium* (Geraniaceae) species growing in Bulgaria. – Bocconea. 16 (2): 675–682.

Sharma A.K., 1970. Annual report, 1967–1968. – Res. Bull. Univ. Calcutta Cytogenetics Lab. 2: 1–50.

Skalinska M., Pogan E., Wcislo H. 1976. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperm. XI. – Acta. Biol. Cracov. 19: 107–148.

Skalinska M., Pogan E., Czapik R. 1978. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperm. XII. – Acta. Biol. Cracov. 21: 31–63.

Strid A. 1980. In chromosome number reports LXIX. – Taxon. 29: 709–710.

Strid A., Franzen R. 1981. In chromosome number reports LXXIII. – Taxon. 30: 829–842.

Takhtajan A.L. (ed.) 1993. Chromosome Numbers of flowering plants of the Flora of the USSR. St. Petersburg. Vol. 1. 508 p. (In Russ.).

Uhrikova A., Majovsky J. 1980. In chromosome number reports LXIX. – Taxon. 29: 725–725.

Van Loon, J.C. 1984a. Chromosome numbers in *Geranium* from Europe, I. The perennial species. – Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C, Biological and Medical Sciences. 87: 263–277.

Van Loon, J.C. 1984b. Chromosome numbers in *Geranium* from Europe, II. The annual species. – Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Series C, Biological and Medical Sciences. 87: 279–296.

Warburg E.F. 1938. Taxonomy and relationship in the Geraniales in the light of their cytology. – New Phytol. 37 (2): 130–159.

EDN: HEAZEX
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 800–808

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

TAXONOMIC REVIEW OF *PYRUS* (ROSACEAE) SECTION *ARGYROMALON* IN ARMENIA

© 2022 г. J. A. Akopian
[1] *Institute of Botany after A. L. Takhtajyan NAS RA*
Acharyan Str., 1, Yerevan, 0063, Republic of Armenia
**e-mail: akopian_janna@inbox.ru*
Received March 28, 2022; Revised June 14, 2022; Accepted June 14, 2022

The article presents the results of a taxonomic study of the genus *Pyrus* L. (Rosaceae) section *Argyromalon* Fed. in Armenia, comprising 12 species. A checklist and a key for identification of the species, data on their altitudinal and geographic distribution, habitats, terms of flowering and fruiting, synonyms, type citations, as well as critical notes on some taxa are given. A rich diversity of endemic species, varieties and interspecific hybrid forms has been recorded. The lectotype of *P. theodorovii* Mulk. is designated.

Keywords: Pyrus, section *Argyromalon*, taxonomy, flora of Armenia
DOI: 10.31857/S0006813622080026

The genus *Pyrus* L.was established by Linnaeus (1753). It belongs to subtribe Pyrinae (formerly subfamily Maloideae) (Potter et al., 2007). The range of the genus *Pyrus* occupies the territories from the Atlas Mountains in Northern Africa and South of France throughout the Eurasian continent, including the Japanese seashore, and from the Baltic in the north to India in the south (Fedorov, 1954; Browicz, 1993). According to paleontological evidences, *Pyrus* probably originated in Tertiary in mountainous regions of China (Rubtsov, 1944). The main centers of *Pyrus* diversity are in East Asia, Mediterranean, South-West Asia and Caucasus (Fedorov, 1954; Browicz, 1993; Zohary, Hopf, 2000). The number of the genus *Pyrus* species differs from 20–40 (Browicz, 1993) to 80 (Phipps et al., 1990).

The Caucasus is an important center of diversity of the genus *Pyrus* (Fedorov, 1954; Gladkova, 1990a; Korotkova et al., 2018). Floristic links between the Caucasian and other areas of speciation in the genus *Pyrus*, along with the autochthonous development trend, contributed to the emergence of a rich species diversity of pears in the Caucasus. The first study of the genus *Pyrus* in the Caucasus was held by Y.S. Medvedev (1919), who distinguished four species in the region, viz. *Pyrus communis* L., *P. syriaca* Boiss., *P. elaeagnifolia* Pall. ("*P. elaeagrifolia*"), and *P. salicifolia* Pall. Subsequently, during the last century from 1924 up to 1990, in the Caucasus 27 new *Pyrus* species were described, with 18 of themfrom Armenia only. The territory of the Republic of Armenia (RA) is an area of high diversity and local endemism of the genus *Pyrus*, where about 32–34 pear species were recorded (Akopian, 2007, 2010a). Wild pears speciation processes in Armenia are conditioned by the species spatial isolation due to fragmentation of the relief, climate and vegetation types differentiation and xerophytization, by the escape of folk varieties back to wild. Speciation processes in the pear forests of Armenia are continuing nowadays (Mulkidzhanyan, 1969a). The taxonomy of the genus *Pyrus* poses difficulties for researchers, because of remarkable polymorphism, variability and hybridization of its species, and leads to a diversity of views on the ranks of the pear various taxa. According to K. Browicz (1993), the most complicated area in terms of the taxonomy of *Pyrus*, is located in Armenia, which provides dwelling to about a half of the species worldwide.

The genus *Pyrus* is subdivided into four sections: *Pashia* Koehne, *Pyrus* (*Achras* Koehne emend. Fed.), *Xeropyrenia* Fed., and *Argyromalon* Fed. (Koehne, 1890; Fedorov, 1954). The section *Argyromalon* was described by An.A. Fedorov (1954) and initially included 9 species: *P. complexa* Rubtzov, *P. raddeana* Woronow, *P. taochia* Woronow, *P. elaeagnifolia*, *P. georgica* Kuth., *P. takhtadzhianii* Fed., *P. sachokiana* Kuth., *P. salicifolia*, and *P. medvedevii* Rubtzov. Earlier, in the "Flora URSS" (Maleev, 1939) the species *P. elaeagnifolia*, *P. salicifolia*, *P. takhtadzhianii*, *P. taochia* were included in the series *Ponticae* Maleev, and *P. raddeana* in the series *Syriacae* Maleev. A.A. Grossheim (1952) classified the Caucasian pears into two sections, *Achras* and *Xeropyrenia*. Subsequently, new endemic species were described from Armenia, among them those included in the section *Argyromalon*, such as *P. theodorovii* Mulk. (Mulkidzhanyan, 1965), *P. hajastana* Mulk. (Mulkidzhanyan, 1969b), *P. chosrovica* Gladkova, *P. gergerana* Gladkova, *P. megrica* Gladko-

va (Gladkova, 1990a). The species *P. oxyprion* Woronow and *P. fedorovii* Kuth. were transferred by V.N. Gladkova (1990a) from the sect. *Xeropyrenia* (Fedorov, 1954) to the sect. *Argyromalon*, and all Caucasian species of this section were grouped into three aggregates: *P. salicifolia* Pall. aggr. (*P. salicifolia*, *P. medvedevii*, *P. theodorovii*, *P. hajastana*, *P. oxyprion*, *P. fedorovii*), *P. georgica* Kuth. aggr. (*P. georgica*, *P. chosrovica*, *P. megrica*, *P. sachokiana*), and *P. takhtadzhianii* Fed. aggr. (*P. takhtadzhianii*, *P. gergerana*). A.S. Tuz (1972) reduced the rank of *Argyromalon* to subsection (subsect. *Argyromalon* (Fed.) Tuz), where he included only four species with relatively wide ranges, namely *P. elaeagnifolia*, *P. salicifolia*, *P. spinosa* Forssk. (=*P. amygdaliformis* Vill.), and *P. nivalis* Jacq. In his opinion, other species of this section described from the Caucasus, mainly those with local distribution, need further clarification of their taxonomic ranks.

The diagnosis of the sect. *Argyromalon* ("silvery" pears) is based on the morphological characteristics of leaves (shape of leaf blade, margin, kind and degree of pubescence), as well as on the peculiarities of inflorescence and fruit pubescence, persistence of sepals in fruit (Fedorov, 1954, 1958; Schönbeck-Temesy, 1969; Tuz, 1972). The section includes xeromorphic species of Mediterranean origin, widespread in the Western Asia and Southern Europe. Pears of the sect. *Argyromalon* are characterized by a rich species and intraspecific diversity, significant polymorphism, intense morphogenetic processes and hybridization. The section includes a number of locally distributed microspecies, most of which presumably have a hybrid origin. Hybridization taking place in natural populations in the zone of introgression causes a significant increase in phenotypic diversity. Some characters in hybrid forms of pears vary over a fairly wide range. As a result, a complex taxonomic picture is formed that needs to be clarified.

The main species and intraspecific diversity of pears of the sect. *Argyromalon* within Armenia is observed in arid woodlands of the Yerevan, Darelegis and Meghri floristic regions. In Armenia, wild pears of the sect. *Argyromalon* grow in the lower and middle mountain belts together with the species of *Amygdalus*, *Crataegus*, *Juniperus*, *Pistacia*, *Prunus*, *Quercus*, *Rosa*, *Sorbus* in broad-leaved forests, arid woodlands, on dry mountain slopes in shrub thickets, river gorges, near villages and roads.

We distinguish the following *Pyrus* species in the section *Argyromalon*, occurring in Armenia: *P. chosrovica* Gladkova, *P. complexa* Rubtzov, *P. georgica* Kuth., *P. gergerana* Gladkova, *P. hajastana* Mulk., *P. medvedevii* Rubtzov, *P. megrica* Gladkova, *P. raddeana* Woronow, *P. salicifolia* Pall., *P. takhtadzhianii* Fed., *P. taochia*, *P. theodorovii* Mulk. Some species included in the section *Argyromalon*, such as *P. gergerana*, *P. hajastana*, *P. raddeana*, have some characters intermediate with the section *Xeropyrenia* (leaf blade-shape, petiole length, peculiarities of the leaf edge, character and density of pubescence or its absence).

As a result of our study of the genus *Pyrus* section *Argyromalon* in Armenia, a check-list and determination key to the species of the section were prepared, data on their altitudinal and geographical distribution and habitat, timing of flowering and fruiting, endemism, synonyms and citations of types, as well as critical notes on some taxa are given.

MATERIAL AND METHODS

The research is based on the herbarium materials of *Pyrus* collected on the territory of Armenia and field observations at both flowering (Fl.) and fruiting (Fr.) stages. The observations were done on the base of wild pears living collection (Akopian, 2010b) in the Yerevan Botanical Garden NAS RA as well. The collections of *Pyrus* stored in the Herbarium (ERE) of the Institute of Botany after A. Takhtajan NAS RA, including type and authentic specimens, and some images of type specimens received from the Herbaria B, G, LE, TBI, WIR were examined. Morphological features of *Pyrus* species and their variability were evaluated. Observations on phaenology were carried out according to I.N. Beideman (1974). Data from relevant literature on *Pyrus* taxonomy were used. The floristic regions of Armenia are given in accordance with the scheme of A.L. Takhtajan (1954) (fig. 1). Morphology of *Pyrus* specimens was studied using Stereo Microscope MBC-9. Plants and their details were photographed with digital camera SONY DSC-W150.

RESULTS

Pyrus L. 1753, Sp. Pl. 1: 479.

Sect. ***Argyromalon*** Fed. 1954, Trees & Shrubs USSR 3: 408. – Series *Ponticae* (Decne.) Maleev, 1939, Flora URSS 9: 345, p. p.

Leaves linear, lanceolate, obovate-lanceolate, oblong-ovate or elliptical, more or less gradually or, sometimes, suddenly passing into a petiole. Leaf blades much longer than broad. Pubescence dense, silvery-grey or white-woolly, consisting of tomentose, woolly or silky hairs. Leaves always more or less pubescent on both sides or above. Stamens 14–20. Styles 4, rarely 3 or 5, ovary 4-, less often 5-loculed. Usually medium-sized trees or tall shrubs.

Type: *P. salicifolia* Pall.

P. salicifolia Pall. 1776, Reise 3: 734.

Described from East Ciscaucasia. Holotypus: "Inter Terec et Human flut., ...circa colles Dubigi" LE (?); specimen authenticum: "Лоховая груша на песчаной степи против Червленого [Oleaster pear on the sandy steppe against Chervlennaya]", LE 00013470 photo!

Fig. 1. Map of the floristic regions (1–12) of Armenia.
Рис. 1. Карта флористических районов (1–12) Армении.

Disrtibution in Armenia: Ijev., Apar., Sevan., Gegh., Yerev., Dar., Zang., Meghri. Upland-xerophilic vegetation, arid woodlands, 600–2200 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VIII–IX.

General distribution: Caucasus, North-West Iran, North-East Anatolia.

P. salicifolia is a highly polymorphic species. Characteristic of typical *P. salicifolia* are oblong-lanceolate leaves, with a leaf blade up to 7 times longer than broad, with the greatest breadth in the middle, usually entire, with a dense, appressed, silvery-white or greyish, silky or arachnoid pubescence on both sides, indistinct or very short petioles (0.3) 0.5–1 cm long; fruit stalk usually short, about 1 cm long. Based on the variability of morphological characters, some varieties of *P. salicifolia* have been described, of which the following are known in Armenia: var. *angustifolia* (Diapulis) Kuth. (=*P. argyrophylla* Diapulis) (Kuthatheladze, 1947) with long, almost linear leaves (Darelegis floristic region, Herher river gorge) ; var. *latifolia* Alexeenko (? ined.) (found in Yerevan floristic region) ; var. *petiolaris* Mulk. ex Akopian (Akopian, 2014) with petioles up to 3 cm long (Yerevan, Darelegis, Meghri floristic regions); var. *serrulata* Browicz (Browicz, 1972) with leaves distinguished by a weaker, obliterating pubescence from above, a shiny surface and serrated edge (Meghri floristic region). In the Yerevan, Darelegis, and Meghri floristic regions, some hybrid forms of *P. salicifolia* are also recorded. A hybrid *P. oxyprion* × *P. salicifolia* was found by Ya.I. Mulkidjanian (ERE 21094, 90003, 89710, 172185, 90019, 80911, 165879), it differs from its parent species *P. salicifolia* by shiny, greenish leaves, almost devoid of pubescence, and from *P. oxyprion* – by entire leaves. In the Darelegis floristic region, there are noticed hybrid specimens of *P. pseudosyriaca* Gladkova × *P. salicifolia* (ERE 55887, 103098) with grey leaf pubescence, which differ from *P. pseudosyriaca* characterized by glabrous leaves.

P. medvedevii Rubtzov, 1941, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR 9: 77.

Described from Nakhichevan. Syntypi: “Hab. Atropatania Sovetica australis, Nakhiczevan: in decliviis montium Darrydagh prope pagum Gjamal-Eddin. A. Schelkovnikov et E. Kara-Muzza, 11 VI 1929 legunt”, LE 01010169 photo!; “Armenia, atque in montibus Daralagez, inter pagos Aisasi et Kalaser, 2000–2100 m alt., in agris. G. Rubtzov, 1 IX 1936. N 13”, WIR-4841 photo!

Distribution in Armenia: Apar., Gegh., Yerev., Dar., Zang., Meghry. In arid woodlands, 1400–2200 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. XIII–X.

General distribution: Caucasus (Armenia, Nakhichevan), northwestern Iran (Zamani et al., 2012).

P. medvedevii is usually characterized by entire leaves, wavy, oblanceolate, 9–11 × 3–4 cm, more narrowed at the base than toward the top, asymmetrical, green and glabrous above, white-pubescent beneath, petioles 2.5–3 cm long. Some hybrid forms have been found in the Yerevan and Gegham floristic regions, differing from the typical *P. medvedevii*by greyish leaves on both sides with silvery tomentose pubescence: "*P. medvedevii* Rubtzov × *P. chosrovica* Gladkova. Хосровскийзаповедник. 12 VI 1981. Собр. М. Григорян. Опр. Ж. Акопян [Khosrov Reserve, 12 VI 1981. Leg. M. Grigoryan. Det. J.A. Akopian]" (ERE 185479–185481) ; "*P.medvedevii* Rubtzov × *P. theodorovii* Mulk. АрмССР, Арташатский район, окр. Гелайсор, с.-в. склон, грушевники, 1500–1600 м над ур. м. 8 IX 1966. Собр. В. Манакян, Я. Мулкиджанян. Опр. Ж.А. Акопян [ArmSSR, Artashat region, in the vicinity of the village Gelaisor, north-east slope, 1500–1600 m a.s.l. 8 IX 1966. Leg. V. Manakyan, Ya. Mulkidzhanyan. Det. J.A. Akopian]" (ERE 84129, 84131) ; "*P. medvedevii* Rubtzov × *P. theodorovii* Mulk. АрмССР, отрог Гегамского хребта, близ Гегарта, южный щебнистый склон, справа от шоссе, образует заросль. 8 IX 1966. Собр. В. Манакян, Я. Мулкиджанян. Опр. Ж.А. Акопян [ArmSSR, spur of the Gegham Range, near Geghart, southern rubbly slope, to the right of the highway, forms a thicket. 8 IX 1966. Leg. V. Manakyan, Ya. Mulkidzhanyan. Det. J.A. Akopian]" (ERE 84125, 84126).

P. theodorovii Mulk. 1965, Dokl. Akad. Nauk Armyanskoi SSR 410, 4: 249.

Described from Armenia: "Armenia. Distr. Vedi. Inter pp. Ketuz et Gelajsor, altitud. 1500–1600 m a.s.l. 14 VII 1964. Leg. J. Mulkijanian". Lectotypus (Akopian, hic designatus): "Армянская ССР, Вединский район, сел. Кетуз × сел. Гелайсор, ближе к сел. Гелайсор, за водораздельным хребтом, горная степь. "Грушовники", сев. склон, 1600 м над ур. м. 14 VII 1964. Собр. и опр. Я. Мулкиджанян [Armenian SSR, Vedi district, villages Ketuz × Gelaisor, closer to the village Gelaisor, behind the watershed ridge, mountain steppe. Pear grove, northern slope, 1600 m a.s.l. 14 VII 1964. Leg. & Det. Ya. Mulkidzhanyan]", ERE 79745 (barcode ERE0000868) ! (fig. 2) ; isolectotypi ERE 79747–79749!; syntypi ERE 144657! 144652!

Disrtibution in Armenia: Gegh., Yerev. Arid woodlands, 1500–1800 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VII–IX. Endemic of Armenia. Included in the Red Book of Armenia as an endangered species (Akopian, 2010c).

A very peculiar pear, well distinct in mainly spatulate leaves and thick silvery-tomentose pubescence. In the Yerevan floristic region, there was found a variety *P. theodorovii* Mulk. var. *latifolia* Mulk. ex Akopian et Zamani (Akopian, 2014), differing from the type one in larger and broader (7–8 × 2.5–3.5 cm) leaves tapering at the top.

It should be noted that on the territory of the Khosrov Reserve of RA and in the pear grove near the village Gelaisor (Vedi district of RA, 1500–1600 m a.s.l.), from where *P. theodorovii* was described (Mulkidzhanyan, 1965), various hybrid combinations of this species with other species of the section *Argyromalon*, such as *P. medvedevii*, *P. chosrovica*, *P. takhtadzhianii* are found. Thus, the hybrid specimen *P. takhtadzhianii* × *P. theodorovii* (ERE 146616) is distinct in heterophyllia characteristic of *P. takhtadzhianii*, in combination with grey colour and greyish pubescence of the upper and lower leaf surfaces characteristic of *P. theodorovii*.

P. hajastana Mulk. 1969, Dokl. Akad. Nauk Armyanskoi SSR 48, 4: 234.

Described from Armenia. Holotypus: "Armenia, Daralagez, distr. Eghegnadzor, systema fl. Elegis (Alajaz), ripa sinistra fl. Kara-Kajprope Gylliduz, 11 VII 1968. Ja.I. Mulkidzhanjan, K.K. Browicz, T.N. Popova, B.G. Arevschatjan legunt", ERE 144648-1 (barcode ERE0000853)!

Disrtibution in Armenia: Dar. In broad-leaved forests, on dry slopes, 1700–2200 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. IX–X. Endemic of Armenia.

According to Ya.I. Mulkidzhanyan (1969a), allied species of *P. hajastana* are *P. oxyprion* and *P. salicifolia*. From *P. oxyprion* it differs by dense pubescence of leaves both above and beneath. It differs from *P. salicifolia* by characteristic serrated leaves, longer petioles, reddening fruits, longer fruit stalk 2.5–3 cm, instead of 0.5–1.5 cm. *P. hajastana* combines characters of the sections *Xeropyrenia* and *Argyromalon*.

P. georgica Kuth. 1939, Zametki Sist. Geogr. Rast. (Tbilisi) 8: 13.

Described from Georgia. Holotypus: "Georgia. Borshomi, p. p. Likani, 5 X 1937, 11 V 1938. Sch. Kuthatheladze", TBI1025832 photo!

Distribution in Armenia: Ijev., Yerev., Megri. In broad-leaved forests, on dry slopes, 1200–2500 m a.s.l. Fl. IV–V, Fr. VIII–IX.

General distribution: Caucasus (Daghestan, Transcaucasia).

P. chosrovica Gladkova, 1990, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 27: 70.

Described from Armenia. Holotypus: "Armenia, distr. Vedi, reservatum Khosrov, 1900 m s. m. ad marginem sylvae mixta e frondosae, 1 X 1965. T.I. Zaikonnikova", LE 01010156 photo!; specimen authenticum: ERE 144626 (barcode ERE0001326)!

Distribution in Armenia: Gegh. (Khosrov forest state reserve). In deciduous forests, along river gorges, 1800–1900 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VII–IX. Endemic of Armenia.

P. megrica Gladkova, 1990, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 27: 72.

Described from Armenia. Holotypus: "Armenia, distr. Meghri, inter pagos Dshindara et Mulk, in ar-

Fig. 2. Lectotype of *Pyrus theodorovii* Mulk.
Рис. 2. Лектотип *Pyrus theodorovii* Mulk.

vensibus ad viarum margines, 12 VII 1958. Ya.I. Mulkidzhanian", LE 01010171 photo!

Disrtibution in Armenia: Dar., Meghri. On the edges of deciduous forests, road edges, 1800–2200 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VI–IX. Endemic of Armenia.

P. takhtadzhianii Fed. 1937, Trudy Armyansk. Fil. Akad. Nauk SSSR, ser. biol. 2: 208.

Described from Armenia. Holotypus: "Habitat ad margines silvarum frondosarum in district Vedi prope pagum Khosrov, Armeniae australis, ubi 13 IX 1936 ab amiciss. Armen Takhtadzhian lecta" LE 01010179 photo!; isotypi: ERE 27242 (barcode ERE0000875)!, ERE 29439 (barcode ERE0000876)!

Disrtibution in Armenia: Ijev., Apar., Gegh., Yerev., Dar., Zang., Megri. Broad-leaved forests, arid woodlands. Fl. IV–V. Fr. VIII–IX.

General distribution: Caucasus (Central and Southern Transcaucasia), Iran (Zamani et al., 2012).

Large pear-shaped fruits and broad obovate leaves 4–5 (7) × (2) 3–4 cm with cuneate base are typical of *P. takhtadzhianii*. According to V.N. Gladkova (1989), specimens with similar features are only known from the Darelegis, Zangezur ridges and areas adjacent to them. In yet other regions of Transcaucasia, variation in leaf shape is observed from ovate to elliptical.

In the Darelegis floristic region, in addition to the typical specimens, there also occurs a variety with larger and wider (up to 9 × 4 cm), tapering, pointed leaves: *P. takhtadzhianii* Fed. var. *macrophylla* Mulk. ex Akopian (holotypus ERE 149147, barcode ERE0000898) (Akopian, 2014).

An.A. Fedorov (1937, 1958) suggested that *P. takhtadzhianii* is a relict of an ancient fruit culture, the assumption confirmed by V.N. Gladkova (1989), who noted that *P. takhtadzhianii* was a morphologically intermediate species between *P. elaeagnifolia* and *P. communis*. According to our observations, the trees

of *P. takhtadzhianii* growing in the Vayots Dzor region of RA (Noravank gorge) have large, pear-shaped, juicy fruits used by local people.

P. takhtadzhianii, as well as *P. georgica*, are classified as allied taxa, which replace the polymorphic *P. elaeagnifolia* in Transcaucasia. *P. elaeagnifolia* was previously cited for the flora of the Caucasus – for dry areas of the Kura valley, Armenia and Karabakh (Medvedev, 1919), but was subsequently excluded as a species not characteristic of this flora (Woronov, 1924–1925). The shape of the leaves of *P. elaeagnifolia* varies greatly and is broadly or oblanceolate, lanceolate, obovate or spatulate, elliptical, ovate. In addition to *P. takhtadzhianii* and *P. georgica*, other species of the *P. elaeagnifolia* group are also common in Armenia, such as *P. chosrovica*, *P. megrica*, *P. theodorovii*. We studied the specimens (ERE) of the listed pear species from the Ijevan, Yerevan, Darelegis, Zangezur, Meghri floristic regions of Armenia, whose morphological features fall within the variation of *P. elaeagnifolia*. Some of the studied specimens are as follows: "АрмССР, Кафанский район, Шикахохский заповедник, с. Н. Анд, юго-западный склон, правый берег р. Анд, 850 м над ур. м. 4 VII 1960. Собр. М. Григорян [ArmSSR, Kafan district, Shikakhokh reserve, vil. N. And, south-western slope, right bank of the river And, 850 m a.s.l. 4 VII 1960. Leg. M. Grigoryan]" (ERE 114616, 165928); "АрмССР, Вединский район, Гарнийский заповедник, правый борт р. Хосров, лесные поляны, юго-восточный осыпной склон. 7 VII 1961. Ya. Mulkidzhanyan [ArmSSR, Vedi district, Garni reserve, right side of the river Khosrov, forest glades, south-eastern scree slope. 7 VII 1961. Ya. Mulkidzhanyan]" (ERE 70127); "Daralaghez, Pashalu. 30 VI 1935. Leg. Takhtadzhian, Fedorov" (ERE 27253) ; "АрмССР, Ноемберянский район, сел. Кохб, в придорожной полосе, 500 м над ур. м. 28 V 1962. Я. Мулкиджанян [ArmSSR, Noemberyan district, village Kokhb, in the roadside, 500 m a.s.l. 28 V 1962. Leg. Ya. Mulkidzhanyan]" (ERE 85263). The shape of the leaves on the studied samples varies from round-spatulate (Vedi district, Khosrov reserve) and round (Tavush, Koghb village; Syunik, Shikakhokh reserve) to lanceolate-elliptical (Syunik, villages Legvaz × Vagravar). The issue of *P. elaeagnifolia* presence in the flora of Armenia requires further research.

P. gergerana Gladkova 1990, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 27: 70. – *P. voronovii* Rubtzov var. *angustifolia* Mulk. 1973, Byull. Moskovsk. Obshch. Isp. Prir., Otd. Biol. 78, 2: 146.

Described from Armenia. Holotypus: "Armenia, Daralaghez, 200 m a pago Gerger secundum viam Asisbekov – Gerger, 1600–1800 m a.s.l. 28 VIII 1968. Leg. Ya.I. Mulkijanian, A.A. Grigoryan, P.P. Gambaryan", LE 01010158 photo!; isotypus ERE 93816 (barcode 0000845)!; paratypi: ERE 93820 (barcode 0000846)!; 93826 (barcode 0000848)!

Disrtibution in Armenia: Dar. Broad-leaved, mountain forests, outskirts of villages, 1600–1800 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VII–IX. Endemic of Armenia. Included in the Red Book of Armenia as an endangered species (Akopian, 2010c).

P. voronovii Rubtzov var. *angustifolia* Mulk. (holotypus ERE 144659!) in its morphology and distribution coincides with *P. gergerana* Gladkova and is treated by us as its synonym (Akopian, 2007).

In the Darelegis floristic region, a variety *P. gergerana* Gladkova var. *macrophylla* Akopian (Akopian, 2014) also occurs, with large (9 × 5 cm), broadly ovate-rhomboid, suddenly pointed at the top leaves with wavy edges.

P. taochia Woronow 1924–1925, Trudy Prikl. Bot. Gen. Sel. 14 (3): 83; id. 1927, Izv. Glavn. Bot. Sada SSSR 26, 6: 609.

Described from Artvin district, NE Anatolia: "Hab. in distr. Artvin inter pp. Ghurdzhan et Khod, ubi a me a 1911 cum fruct. junior. lecta; adsunt quoque in herb. Horti Petropolitani specimina fructifera a cl. Masalsky ibidem lecta et meis simillima" (Woronow, 1927: 607) ; specimen authenticum: LE 01010174 photo!

Distribution in Armenia: Zang. Seldom. "Zangezur ridge, village Vagravar. 5 VII 1990. Leg. I. Gabrielyan. Det. J. Akopian", ERE 172243 (barcode 0007125). It is possible to be found in other southern regions of Armenia, at 1200–1800 m a.s.l., in the remains of broad-leaved forests.

General distribution: North-Eastern Anatolia, along the middle stream of the river Chorokh.

P. taochia is presently regarded as a synonym of *P. elaeagnifolia* subsp. *kotschyana* (Boiss. ex Decne.) Browicz (≡*P. kotschyana* Boiss. ex Decne.) (Browicz, 1972, 1993). Yu. Woronow (1927) when comparing *P. taochia* with *P. kotschyana* treated it as a separate microspecies. He noted some common features such as missing thorns, pubescent buds, wrinkly ringed scars on short shoots, and differences of *P. taochia* – longer and narrower leaves, smaller and shortly pyriform fruits (versus rounded in *P. kotschyana*), more densely pubescent buds. Judging by authentic specimens of *P. taochia* (LE), this species differs in features of the shape and texture of leaves. To clarify its status, further studies on a wider material are required.

P. complexa Rubtzov 1941, Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk SSSR 9, 1: 80.

Described from Armenia. Syntypi: "Hab. Armenia Sovetica australis: in regione Megry, prope pag. Tashtun, Mulk, 1950–2000 m alt., in agris aut silvis, n° 15, 15–16 IX 1934, Kordon", WIR-3835, photo!; "Armenia, Meghri district, Mulk village, 1950 m, glade near the forest, tree 10 meters, n 61, Rubtzov, 12–16 V 1937 (fl.)", WIR-3834, photo!; specimen originale: "Armenia, Megry district, in vicinity village Tashtun, 2000 m a.s.l., on the fields, tree 6–7 meters with

spreading crown, nº 49, 12 IX 1936. Rubtsov", WIR-3833, photo!

Distribution in Armenia: Yerev., Dar., Zang., Megri. In broad-leaved forests, on forest edges, near villages and gardens, 1200–2100 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. IX. Included in the Red Book of Armenia as an endangered species (Akopian, 2010c).

General distribution: Caucasus (Eastern Caucasus, Southern Transcaucasia).

The characteristic features of the species are distinctly greyish leaves, bell-shaped, often double flowers with corrugated on the edge petals and dark violet anthers.

P. raddeana Woronow 1924–1925, Trudy Prikl. Bot. Gen. Sel. 14, 3: 8; id. 1927, Izv. Glavn. Bot. Sada SSSR 26, 6: 608. – *P. syriaca* var. *raddeana* Diapulis 1933, Feddes Repert. 34: 38.

Described from Armenia. Lectotypus (Gladkova, 1990c: 73–75): "Lischk, 13 VI 1871. Legit Radde", TGM. Stored at ERE there are specimens collected in the locus classicus: "Meghry district, near the village Lichk, the upper border of the forest. 27 VI 1945. G. Tumanyan, A. Takhtadzyan", ERE 14138! (barcode ERE0000895), ERE 35121! (barcode ERE0000896).

Distribution in Armenia: Zang., Meghri. In broad-leaved oak forests, along the slopes, 1600–1800 m a.s.l. Fl. IV–V. Fr. VII–IX. Included in the Red Book of Armenia as an endangered species (Akopian, 2010c).

General distribution: Southern Transcaucasia.

As can be seen from the above material, on the territory of Armenia the intensive morphogenetic processes in the section *Argyromalon* of the genus *Pyrus* are observed, the section includes a number of local endemics, microspecies, varieties and forms, which in some cases can be of a hybrid nature.

Identification key to the species of Pyrus section Argyromalon in Armenia

1. Leaves lanceolate, elliptical or ovate 2

– Leaves linear, narrowly lanceolate or oblong-elliptical 9

2. Leaves with dense pubescence, usually long persisting on both sides 3

– Leaves glabrous or finely pubescent above, with dense, sometimes spotty, grey or whitish felt pubescence beneath 4

3. Leaves broadly ovate or elliptical, 6.5–8 × 3.5–4 cm, shortly pointed at top, crenate-serrate, thickly felt-pubescent, whitish; petioles felt. Fruits yellowish, flattened-rounded, small, 2–3 cm in diam., pedicle thin, almost equal to fruit. Tree up to 10 m tall, with thorns *P. complexa* Rubtzov

– Leaves obovate, spatulate or elliptical, rounded or shortly broadly cuneate at base, obtuse or shortly pointed, 3–5 (7.0) × 1.2–1.8 cm, entire, densely silvery-felt on both sides; petioles 1.5–2 cm long. Fruits solitary, spherical, 2.5–3.0 cm long, pedicle 1.0 cm long. Tree 5–7 m tall, with small, sparse spines *P. theodorovii* Mulk.

4. Leaf margins usually unequally toothed, serrate or crenate 5

– Leaf margins usually entire 6

5. All leaves of similar shape, regularly crenate-serrate at margin, oblong-elliptical, 6–8 × 2–4 cm, with greatest width in the middle, evenly narrowed to both ends, acute at apex, densely grey-pubescent beneath; petioles pubescent, 3–4 cm long. Fruits small, 2 cm in diam., spherical, pedicle longer than fruit. Small tree about 5 m tall, usually without thorns *P. raddeana* Woronow

– Leaves of various shapes, obovate, ovate, rhombic or narrowly elliptical, 4–5 (7) × (2) 3–4 cm, acute or obtuse, with cuneated base, serrate or finely crenate, sometimes entire, silvery thinly tomentose beneath, glabrous above; petioles shorter than blades. Fruits 4–5 cm long, pear-shaped, juicy, brown, pedicle club-shaped, 4–6 cm long. Tree 5–7 m tall, without thorns *P. takhtadzhianii* Fed.

6. Leaves at the late stage green above, shiny, matt beneath, pubescent 7

– Leaves at the late stage greyish on both sides, pubescent beneath 8

7. Fruits large, up to 3.5 cm long, in clusters, pear-shaped. Leaves lanceolate, 6–7 × 2 (2.5) cm, slightly asymmetrical, narrowly cuneate at base, entire or slightly serrated near apex, glabrous, dark green and shiny above, matt beneath, sometimes with slight uneven pubescence; petioles glabrous, 2–3.5 cm long. Large tree with thorns *P. gergerena* Gladkova

– Fruits small, 1.5–2 cm long, usually solitary, globular-pear-shaped. Leaves elongate-elliptical, (7) 8 × 3 (3.5) cm, acuminate, rounded or broadly cuneate at base, wavy at margin, glabrous, dark green and bright above, tomentose beneath, slightly darkening when dried; petioles tomentose-pubescent, 2–2.5 cm long. Large tree without thorns *P. megrica* Gladkova

8. Leaves with attenuate apex, acuminate, oblong-elliptical or lanceolate, 5–10 × 1.5–3 cm, entire or slightly serrated, wavy, greyish-pubescent on both sides, wooly-tomentose beneath, later almost glabrous above, petioles arachnoid, 1.6–4.5 cm long. Fruits globular-pear-shaped, pedicles 1.5–4 cm long. Tree, rarely shrub 3–9 m tall, with thorns *P. georgica* Kuth.

– Leaves without attenuate apex, acuminate-elliptical, (4) 6–8 × 2–3 cm, entire or slightly crenate, initially finely tomentose on both sides, later with arachnoid or ragged pubescence above; petioles pubescent, 1.5–2.5 cm long. Fruits spherical, large, 3–4 cm in diam., pedicles up to 3 cm long. Tree 5–6 m tall, with thorns *P. chosrovica* Gladkova

9. Leaf blades up to 7 times longer than broad. Petioles indistinct or very short, (0.3) 0.5–1 cm long. Leaves on both sides with dense, appressed, silvery-white or greyish, silky or arachnoid pubescence, linear or narrowly obovate (3) 6–9 × 0.5–1 (2) cm, usually entire, with petioles 0.5–1 (2) cm long. Fruits usually solitary, round or pear-shaped, up to 2 cm in diam., pedicles short, 0.5–1.6 (2) cm long. Tree (2) 5–10 m tall, very prickly *P. salicifolia* Pall.

– Leaf blades (3) 3.5–4.5 times longer than broad. Petioles more distinct, from very short to more or less long (0.8) 1.5–2.5 (3) cm long 10

10. Leaves oblong-elliptical, elongated, 6–9 × 2–2.3 cm, acute, cuneate or rounded at the base, indistinctly finely toothed, with reddish-white densely woolly-tomentose pubescence on both sides; petioles 2–3 times shorter than blades. Fruits cylindrical or pear-form, small, about 1.5 cm in diam., pedicle 2 times longer than fruit. Tree of medium size, without thorns *P. taochia* Woronow

– Leaves oblanceolate or lanceolate, cuneate or attenuate at base 11

11. Leaves entire, wavy, oblanceolate, 9–11 × 3–4 cm, more narrowed toward base than toward top, asymmetrical, green and glabrous above, white pubescent beneath; petioles 2.5–3 cm long. Fruits by (1) 3–4, pear-shaped or cylindrical, 2.5–3 cm in diam., green or yellow, pedicle 2–3 cm long. Sepals in fruit bent backwards. Tree 10–12 m tall, with or without thorns *P. medvedevii* Rubtzov

– Leaves finely serrate, slightly wavy, acutely lanceolate, 5–8 (11) × 2 (2.5) cm, attenuate at base, at both sides with grey tomentose pubescence, less thick above, petioles 1.5–3 (4) cm long. Fruits by 1–3, rounded-pear-shaped, 2–2.5 cm in diam., reddish, pedicle 2–2.5 (3) cm long, getting red. Sepals in fruit bent upwards. Small thorny tree 4–8 tall *P. hajastana* Mulk.

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our sincere gratitude for valuable comments and assistance provided in preparing the article to M.E. Oganesian (Institute of Botany after A.L. Takhtajan NAS RA), I.V. Sokolova and I.V. Tatanov (Komarov Botanical Institute of RAS), I. G. Chukhina (Federal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources).

The work was done in the frames of the research project No. 21T-1F132 supported by the Science Committee of the Ministry of Education, Science, Culture and Sports of the Republic of Armenia.

REFERENCES

Akopian J.A. 2007. On the *Pyrus* L. (Rosaceae) species in Armenia. – Flora, vegetation and plant resources of Armenia. 16: 15–26 (In Russ.).

Akopian J.A. 2010a. Endemic pears (*Pyrus*, Rosaceae) of Armenian and South Transcaucasian flora. – In: Izuchenie flory Kavkaza: Tezisi dokl. mezdunar. nauchn. konf. = Study of the flora of the Caucasus: Abstr. Internatl. Conf. Pyatigorsk. P. 9–10 (In Russ.).

Akopian J.A. 2010b. *Ex situ* conservation of wild pear, *Pyrus* L. (Rosaceae) species at the Yerevan Botanic Garden, Armenia. – Journal of Botanic Gardens Conservation International (BG journal) 7, 1: 25–28.

Akopian J.A. 2010c. *Pyrus* L. – In: The Red Book of Plants of the Republic of Armenia. Higher plants and Fungi. 2nd ed. Yerevan. P. 435–444.

Akopian J.A. 2014. New varieties of the genus *Pyrus* L. (Rosaceae) from Armenia. –Novosti Sist. Vyssh. Rast. 45: 36–38 (In Russ.).

Beideman I.N. 1974. Metodika izucheniya fenologii rasteniy I rastitel'nykh soobshchestv [Methods of phenological studies of plants and plant communites]. Novosibirsk. 155 p. (In Russ.).

Browicz K. 1972. *Pyrus* L. – In: Flora of Turkey. Vol. 4. Edinb. Univ. Press. P. 160–168.

Browicz K. 1993. Conspect and chorology of the genus *Pyrus* L. – Arbor. Kórnickie. 38: 17–33.

Fedorov An.A. 1937. De nova specie generis Piri ex Armenia notula. – Trudy Armyansk. Fil. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Biol. 2: P. 206–208 (In Russ.).

Fedorov A.A. 1954. Rod grusha – *Pyrus* L. [Genus Pear – *Pyrus* L.]. – In: Derev'ya i kustarniki SSSR [Trees and shrubs of USSR]. Moscow; Leningrad. Vol. 3. P. 378–414 (In Russ.).

Fedorov A.A. 1958. *Pyrus* L. – In: Flora Armenii [Flora of Armenia]. Vol. 3. Yerevan. P. 235–254 (In Russ.).

Gladkova V.N. 1989. Notae de generis *Pyrus* L. (Rosaceae) speciebus florae Caucasi. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 26: 104–113 (In Russ.).

Gladkova V.N. 1990a. The synopsis of the species of the genus *Pyrus* (Rosaceae) for the flora of the Caucasus. – Bot. Zhurn. 75 (6): 874–883 (In Russ.).

Gladkova V.N. 1990b. Generis *Pyrus* L. (Rosaceae) taxa nova e Transcaucasia. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 27: 69–73 (In Russ.).

Gladkova V.N. 1990c. Quid est *Pyrus raddeana* Woronow (Rosaceae)? – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 27: 73–75 (In Russ.).

Grossheim A.A. 1952. Flora Kavkaza [Flora of Caucasus]. 2nd ed. Vol. 5. Moscow; Leningrad. 744 p. (In Russ.).

Koehne E. 1890. Die Gattungen der Pomaceen. – In: Wiss. Beil. zum Programm d. Falk-Realgymnasiums zu Berlin. 95. Berlin: Gaertner. 33 S., 2 pl.

Korotkova N., Parolly G., Khachatryan A., Ghukasyan L., Sargsyan H., Akopian J., Borsch T., Gruenstaeudl M. 2018. Towards resolving the evolutionary history of Caucasian pears (*Pyrus*, Rosaceae) – Phylogenetic relationships, divergence times and leaf trait evolution. – J. Syst. Evol. 56 (1): 35–47. https://doi.org/10.1111/jse.12276

Kutateladze Sh.I. 1947. Novye vidy grushi (sektsii *Xeropyrenia* Fed.) iz vostochnoy Gruzii [New species of pear (sect. *Xeropyrenia* Fed.) from Eastern Georgia]. – Zametki Sist. Geogr. Rast. Tbilisi. 13: 19–30 (In Russ.).

Linnaeus C. 1753. Species Plantarum. Vol. 1. Holmiae. P. 1–560.

Maleev V.P. 1939. Rod grusha – *Pyrus* L. s. str. [Genus Pear – *Pyrus* L. s. str.]. – In: Flora URSS. Vol. 9. Moscow; Leningrad. P. 336–357 (In Russ.).

Medvedev Ya.S. 1919. Derev'ya i kustarniki Kavkaza [Trees and shrubs of Caucasus]. 3rd. ed. Tiflis. 483 p. (In Russ.).

Mulkidzhanyan Ya.I. 1965. Novyy vid grushi *Pyrus theodorovii* Mulk. iz Armyanskoy SSR [New pear species *Pyrus theodorovii* Mulk. from Armenian SSR]. – Dokl. Akad. Nauk Armyanskoi SSR 40 (4): 249–251 (In Russ.).

Mulkidzhanyan Ya.I. 1969a. Armyanskaya SSR – odin iz osnovnykh ochagov vidoobrazovaniya roda grusha (*Pyrus* L.) [Armenian SSR – one of the main centers of speciation of pear genus (*Pyrus* L.)]. – Dokl. Akad. Nauk Armyanskoi SSR. 48 (5): 288–291 (In Russ.).

Mulkidzhanyan Ya.I. 1969b. Novye dlya nauki vidy grushi iz Yuzhnogo Zakavkaz'ya [Pear species new for science from Southern Transcaucasia]. – Dokl. Akad. Nauk Armyanskoy SSR 48 (4): 234–237 (In Russ.).

Phipps J.B., Robertson K.R., Smith P.G., Rohrer J.R. 1990. A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae). – Can. J. Bot. 8 (10): 2209–2269. https://doi.org/10.1139/b90-288

Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. – Plant Syst. Evol. 266: 5–43. https://doi.org/10.1007/S00606-007-0539-9

Rubtsov G.A. 1944. Geographical distribution of the genus *Pyrus* L. and trends and factors in its evolution. – Am. Nat. 78: 358–366.

Schönbeck-Temesy E. 1969. *Pyrus* L. – In: Flora Iranica. 66: 27–36.

Takhtajan A.L. 1954. Karta rayonov flory Armyanskoy SSR [Map of the regions of the flora of the Armenian SSR]. – Flora Armenii [Flora of Armenia]. Yerevan. Vol. 1. P. 3. (In Russ.).

Tuz A.S. 1972. K voprosu o klassifikatsii roda *Pyrus* L. [On the issue of genus *Pyrus* L. classification]. – Trudy Prikl. Bot. Gen. Sel. 6 (21): 70–91 (In Russ.).

Woronow Yu.N. 1924–1925. Materialy k poznaniyu dikikh grush (*Pyrus* s. str.) Kavkazskogo kraya [Materials for the knowledge of wild pears (*Pyrus* s. str.) of the Caucasian region]. – Trudy Prikl. Bot. Gen. Sel. 14 (2): 73–90 (In Russ.).

Woronov Yu.N. 1927. Novye kavkazskie vidy roda *Pyrus* L. [New Caucasian species of the genus *Pyrus* L.]. – Izv. Glavn. Bot. Sada SSSR. 26 (6): 608–609 (In Russ.).

Zamani A., Attar F., Maroofi H. 2012. A synopsis of the genus *Pyrus* L. (Rosaceae) in Iran. – Nord. J. Bot. 30: 310–332. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2012.00989.x

Zohary D., Hopf M. 2000. Domestication of plants in the Old World. 3rd ed. New York: Oxford Univ. Press. 316 p. https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1505

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР СЕКЦИИ *ARGYROMALON* РОДА *PYRUS* (ROSACEAE) В АРМЕНИИ

Ж. А. Акопян

Институт ботаники им. А.Л. Тахтаджяна НАН РА
ул. Ачаряна, 1, Ереван, 0063, Республика Армения

e-mail: akopian_janna@inbox.ru

В статье представлены результаты таксономического исследования секции *Argyromalon* Fed. рода *Pyrus* L. (Rosaceae) в Армении, включающей 12 видов. Приводятся конспект и ключ для определения видов секции, данные об их высотном и географическом распространении, местообитаниях, сроках цветения и плодоношения, синонимы, цитаты типовых образцов, а также критические замечания по некоторым таксонам. Отмечается богатое разнообразие эндемичных видов, разновидностей и межвидовых гибридных форм. Обозначен лектотип *P. theodorovii* Mulk.

Ключевые слова: Pyrus, секция *Argyromalon*, систематика, флора Армении

EDN: OJGAXZ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 809–813

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ИВАНОВСКОЙ ОБЛАСТИ ТАКСОНЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

© 2022 г. Е. А. Борисова[1,*], А. А. Курганов[1,], Ю. С. Виноградова[2,***], Н. К. Конотоп[2,****]**

[1] *Ивановский государственный университет*
ул. Ермака, 39, Иваново, 153025, Россия

[2] *Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН*
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

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

***e-mail: 07011991_anton@mail.ru*

****e-mail: ylia.vinogradova1997@yandex.ru*

*****e-mail: nikita.konotop@yandex.ru*

Поступила в редакцию 11.03.22 г.
После доработки 27.05.22 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Приводятся сведения об 11 новых для флоры Ивановской области видах и одном гибриде сосудистых растений. Среди них пять видов (*Geranium sanguineum* L., *Potamogeton rutilus* Wolfg., *Seseli annuum* L., *Sparganium glomeratum* (Laest. ex Beurl.) Neuman, *Thymus pulegioides* L.) и гибрид – *Ranunculus circinatus* Sibth. × *R. kauffmannii* Clerc, природной флоры и шесть видов (*Anemone canadensis* L., *Cardamine hirsuta* L., *Eragrostis albensis* H. Scholz, *Geranium macrorrhizum* L., *Gilia capitata* Sims, *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.) – чужеродные.

Ключевые слова: сосудистые растения, чужеродные виды, гибриды, Ивановская область

DOI: 10.31857/S0006813622080038

Основой для статьи послужил материал, собранный преимущественно в период 2020–2021 гг. на территории Ивановской области. Также изучены гербарные образцы, собранные в регионе в 1920-х гг., хранящиеся фондах областного краеведческого музея им. Д.Г. Бурылина (Borisova et al., 2015), в гербарии им. Д.П. Сырейщикова биологического факультета МГУ (MW) и гербарии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (IBIW). Гербарные сборы наземных растений, подтверждающие находки, переданы в гербарий БИН РАН (LE), сборы водных растений – в гербарий Института биологии внутренних вод им И.Д. Папанина РАН (IBIW). Коллекторы сборов – авторы статьи: БЕ – Е.А. Борисова, КА – А.А. Курганов, КН – Н.К. Конотоп, ВЮ – Ю.С. Виноградова, другие коллекторы приводятся без сокращений.

Ниже приводятся описания местонахождений видов. Координаты определялись на местности с помощью GPS-навигатора (Garmin eTrex 10 GPS, GLONASS). Виды в списке расположены по семействам, семейства – в алфавитном порядке, названия видов – в соответствии с флористической сводкой (Maevskiy, 2014), редкие заносные виды – с монографией (Mayorov et al., 2020). Чужеродные виды обозначены “*” перед названием вида.

Виды, впервые приводимые для региона

Семейство Apiaceae

Seseli annuum L.: Гаврилово-Посадский р-н, окр. с. Давыдовское Большое, верхняя часть крутого открытого склона правого коренного берега р. Ирмеса, встречается рассеянно, чаще одиночными экземплярами, реже небольшими группами по 2–6 особей среди *Dactylis glomerata*, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis gigantea*, *Seseli libanotis*, *Galium verum*, *Allium oleraceum*, *Dianthus superbus* и др., 20 VII 2021, БЕ, А. Сорокин; 56.51750° с.ш., 40.20277° в.д. Растения находились в начале цветения. Это пока единственное достоверно известное местонахождение вида в области.

Вид указывался для области как редкое растение на основании единственного сбора, который хранится в фондах Ивановского областного краеведческого музея им. Д.Г. Бурылина: № 4325. Кинешемский уезд, с. Новлянское, по заливному лу-

гу р. Волги, 24 VI 1920, З. Фирсова, опр. А.А. Хорошков (Khoroshkov, 1923), позднее приводился в других определителях (Alyavdina, Vinogradova, 1972; Mayevskiy, 2014). Однако, данный гербарный образец был определен неверно, он относится к *Seseli libanotis*. Интересно отметить, что других сборов *Seseli libanotis* нет, вероятно, вид в первой половине XX в. был очень редок. В последние десятилетия стал обычным для многих районов области.

Семейство Brassicaceae

***Cardamine hirsuta** L.: г. Иваново, центральная часть, ООПТ "Сад акклиматизации южных растений", группа цветущих и вегетирующих растений на расчищенном, временно не используемом участке, на суглинистой почве вместе с другими сорняками, 9 X 2021, КА; 56.99674° с.ш., 40.98635° в.д. Определение подтверждено А.В. Леостриным. По нашим наблюдениям, растения вегетировали с июля до заморозков, отдельные единичные экземпляры встречались на участке аптекарского огорода и в рабатках вдоль дорожек.

Европейско-средиземноморский вид, естественно произрастающий на Северном Кавказе и островах Финского залива (Leostrin, Mayorov, 2019; Mayorov et al., 2020); в средней полосе Европейской России пока встречается очень редко, ближайшие местонахождения – в Москве, Костромской, Московской и Калужской обл. (Leostrin, Efimova, 2020; Mayorov et al., 2020; Seregin, 2022).

Семейство Geraniaceae

***Geranium macrorrhizum** L.: Ивановский р-н, окр. д. Горшково, опушка елово-соснового леса, несколько небольших групп цветущих и молодых вегетативных особей на лесной подстилке вместе с *Fragaria vesca*, *Festuca rubra*, *Veronica chamaedrys*, 30 V 2021, БЕ; 56.85890° с.ш., 40.98214° в.д. Изредка выращивается как декоративное растение, случаи дичания известны в Москве и Московской обл. (Mayevskiy, 2014; Mayorov et al., 2020).

***Geranium sanguineum** L.: Гаврилово-Посадский р-н, окр. с. Подолец, в небольшой продольной ложбине склона левого коренного берега р. Ирмес, плотная группа (площадь 1 м × 3 м) высоких генеративных экземпляров вместе с *Seseli libanotis*, *Achillea millefolium*, *Potentilla argentea*, *Centaurea scabiosa*, *Agrostis tenuis*, *Galium verum*, *Pimpinella saxifraga* и др., 20 VII 2021, БЕ, А. Сорокин; 55.513838° с.ш., 40.262137° в.д.

Ранее для обл. не указывался (Mayevskiy, 2014), хотя имеется старый сбор: Владимирская губ., Вязниковский у., с. Рыло (MW0424882) – ныне с. Новоклязьминское Южского р-на Ивановской обл. Позднее в окр. с. Новоклязьминское вид не отмечался. Очень редкий вид, в регионе находится на северной границе ареала, нуждается в охране.

Семейство Lamiaceae

***Thymus pulegioides** L.: Фурмановский р-н, в 0.8 км западнее с. Юрьевское, злаково-разнотравный луг в долине р. Солоницы, несколько небольших плотных групп (площадь 0.5 м × 0.6 м) в радиусе 2 м, среди *Agrostis gigantea*, *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata*, *Vicia cracca*, *Centaurea jacea*, *Galium mollugo*, 8 VIII 2021, КА, БЕ, ВЮ, КН, А. Сорокин; 57.28892° с.ш., 40.76719° в.д.

Это пока единственное достоверно известное местонахождение вида в области. Отметим, что в гербарии музея им. Д.Г. Бурылина хранится образец № 5013: Тейковский у. (Лежневский р-н), с. Чернцы, на распаханном незасеянном поле, 13 VII 1920, П. Беленкова, определенный Д.П. Сырейщиковым как *Th. glaber* Mill. f. *pulchellus*. На основании этого под названием *Th. chamaedrys* Fr. приведен для региона (Khoroshkov, 1923; Alyavdina, Vinogradova, 1972). Учитывая сложность в определении тимьянов и легкость гибридизации между видами, данное определение нуждается в проверке. На наш взгляд, сбор не вполне соответствует *Th. pulegioides*. Вид очень редко встречается в соседних Владимирской (Seregin, 2012) и Костромской (Krasnaya..., 2019; Leostrin, Efimova, 2020) обл., известен в Нижегородской обл. (Mayevskiy, 2014).

Семейство Lemnaceae

***Wolffia arrhiza** (L.) Horkel ex Wimm.: Ивановский р-н, в 650 м южнее д. Пещеры, запруда на р. Инивешке, южный берег, на узком участке с медленным течением, около берега, на поверхности и в толще воды совместно с *Lemna minor*, *Spirodela polyrhiza*, 8 IX 2021, ВЮ, КН; 56.88371° с.ш., 40.85547° в.д. Определение подтверждено А.А. Бобровым.

Чужеродный вид, способный переживать зимний период в виде турионов, легко распространяется водоплавающими птицами, земноводными и ветром (Kipriyanova et al., 2021). Из сопредельных областей известен во Владимирской, в старицах р. Клязьмы (Seregin, 2012).

Семейство Poaceae

***Eragrostis albensis** H. Scholz: г. Иваново, центральная часть, на газоне возле Дворца искусств, на черном привозном грунте, 10 VIII 2013, КА; 56.99924° с.ш., 40.97516° в.д. (MW0237033), А.П. Серегин определил как *E. imberbis* (Franch.) Prob.

Среднеевропейский рудеральный вид (Mayevskiy, 2014), распространяющийся в последние десятилетия. *Eragrostis* aggr. *pilosa* представляет собой комплекс мелких, трудно различимых ви-

дов, систематика и география которых нуждаются в изучении (Tzvelev, Probatova, 2019).

Семейство Polemoniaceae

Gilia capitata Sims: северо-восточная окраина г. Иваново, сорное место в огороде частного дома, группа особей среди *Polygonum aviculare*, *Stellaria media*, 14 VIII 2021, БЕ; 57.03793° с.ш., 41.01196° в.д., определение С.Р. Майорова. Семена, вероятно, были занесены с семенами подсолнечника, растения удерживаются в течение 3 лет, обильно цветут, дают самосев.

Вид сухих каменистых склонов западной части Северной Америки, введен в культуру как декоративное растение; случаи специального выращивания в регионе не фиксировались. Отмечался в г. Москве (Mayorov et al., 2020).

Семейство Potamogetonaceae

Potamogeton rutilus Wolfg.: г. Гаврилов Посад, р. Ирмес, городской пляж, песчаная отмель, отдельные экземпляры в хорошем состоянии, без генеративных органов, совместно с *Potamogeton alpinus*, *P. friesii*, *P. perfoliatus*, *Ranunculus circinatus* и др., 14 VIII 2020, КН, ВЮ, КА; 56.55628° с.ш., 40.14091° в.д. Определение подтверждено А.А. Бобровым.

Ранее приводился для обл. ошибочно (Lisitsyna et al., 2009), т.к. подтверждающих гербарных сборов нами не обнаружено. Редкий вид, ареал простирается от Европы до Северной Монголии и Сибири (Bobrov et al., 2020). Обитает в стоячей воде рек и озер преимущественно с чистой водой, может легко вытесняться другими видами рода *Potamogeton* (Lisitsyna, Papchenkov, 2000; Mäemets, 2016).

Семейство Ranunculaceae

Anemone canadensis L.: г. Иваново, северо-западная окраина, пустырь у домов частного сектора близ ул. Плесская, у лесного массива, группа цветущих особей, с многочисленными проростками, 7 VII 2021, ЕБ; 57.03495°с.ш., 41.02375°в.д.

Изредка выращивается как декоративное растение, долго удерживается в местах культуры, интенсивно размножается вегетативно и иногда дает самосев рядом с посаженными растениями. Случаи дичания пока редки, отмечены в г. Москве (Mayorov et al., 2020).

Ranunculus circinatus Sibth. × ***R. kauffmannii*** Clerc: 1) Савинский р-н, в 400 м северо-восточнее д. Пельхово, под мостом в р. Шижегде, 12 IX 2019, ВЮ, КН; 56.54761° с.ш., 41.48092° в.д.; 2) Ивановский р-н, у д. Ломы, р. Востра, под мостом, 1 X 2020, КН, ВЮ; 56.87941° с.ш., 40.97484° в.д.; 3) Вичугский р-н, 500 м восточнее от д. Быстри, р. Сунжа, под мостом, 26 VI 2020, ВЮ; 57.29660° с.ш., 41.90988° в.д. Определение подтверждено А.А. Бобровым.

Этот гибрид обитает в реках со средним или медленным течением, на мелководье с песчаным грунтом, обычно произрастает совместно с одним из родительских видов, растущих выше или ниже по течению. Образцы *R. circinatus* × *R. kauffmannii* из р. Шижегды и р. Востры были подтверждены молекулярными методами по ядерному маркеру ITS и по хлоропластным маркерам. У образцов из рек Сунжи и Шижегды были подсчитаны числа хромосом, что подтвердило их гибридную природу (Vinogradova Yu. et al., 2020).

Семейство Sparganiaceae

Sparganium glomeratum (Laest. ex Beurl.) Neuman: Ильинский р-н, в 1 км юго-западнее д. Рожново, небольшое низинное труднопроходимое болото, поросшее березой пушистой, окруженное молодым березняком и сосняком, небольшая рыхлая группа из 7 плодоносящих и нескольких вегетативных особей на топкой сплавине, вместе с *Calamagrostis canescens*, *Calla palustris*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Typha latifolia* и зелеными мхами, 29 VII 2021, КА; 56.82751° с.ш., 39.54586° в.д.

Отмечен во всех соседних областях (Mayevskiy, 2014), в центре Европейской России очень редок (Alekseev, 1975) и в некоторых регионах внесен в Красные книги. Ранее для Ивановской обл. приводился ошибочно (Mayevskiy, 2006).

В результате исследований также были обнаружены новые местонахождения 5 редких видов Ивановской обл. и Верхневолжского региона в целом: ***Coronilla varia*** L. (Ивановский р-н, у д. Дьяково, придорожная луговина, 27 VI 2021), ***Eragrostis minor*** Host (г. Фурманов, ж.-д. станция, между шпалами, 7 VII 2013), ***Oxalis corniculata*** L. (г. Иваново, сорное на клумбах, 9 X 2021), ***Reseda lutea*** L. (окр. г. Иваново, ж.-д. станция Текстильный, между шпалами, 5 VII 2021) – данные чужеродные виды известны из 1–3 пунктов обл. (Borisova, 2007). ***Myriophyllum sibiricum*** Kom. (Ивановский р-н, окр. с. Биберево, канал Волга–Уводь, крупные заросли, 24 VIII 2021), вид впервые отмечен в области в 2011 г. (Borisova et al., 2017).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проводились в рамках контракта с Департаментом природных ресурсов и экологии Ивановской обл. (Госконтракт 19/21 от 2.06.2021 г.), а также в рамках госзадания ИБВВ РАН (тема № 121051100099-5). Мы благодарим А.А. Боброва и Е.В. Чемерис за помощь в определении таксонов водных растений, проведение ПЦР-анализа и секвенирование *Ranunculus circinatus* Sibth. × *R. kauffmannii* Clerc., а также С.Р. Майорова за определение *Gilia capitata*, А.В. Леострина за консультации и проверку определе-

ния *Cardamine hirsuta*, А.П. Серегина за просмотр материала по видам *Eragrostis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Alekseev] Алексеев Ю.Е. 1975. *Sparganium glomeratum* Laest. в средней полосе европейской части СССР. – Новости сист. высш. раст. 12: 6–8.

[Alyavdina, Vinogradova] Алявдина К.П., Виноградова В.П. 1972. Определитель растений. Ярославль. 399 с.

Bobrov A.A., Chemeris E.V., Filippova Ya.A., Maltseva S.Yu. 2020. European pondweed in East Siberia: evidence of *Potamogeton rutilus* (Potamogetonaceae) in Yakutia (Asian Russia) with evaluation of current distribution and conservation status. – Phytotaxa. 333 (1): 58–72. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.333.1.4

[Borisova] Борисова Е.А. 2007. Адвентивная флора Ивановской области. Иваново. 188 с.

[Borisova et al.] Борисова Е.А., Курганов А.А., Голубева Т.В., Мишагина Д.А. 2015. Гербарий фондов Ивановского областного краеведческого музея им. Д.Г. Бурылина. – В кн.: Сб. науч. статей Всерос. науч. конф. "Ботанические коллекции – национальное достояние России". Пенза. С. 21–22.

[Borisova et al.] Борисова Е.А., Курганов А.А, Шилов М.П. 2017. Находки новых и редких видов сосудистых растений в Ивановской области. – Бот. журн. 102 (11): 1563–1570. https://doi.org/10.1134/S0006813617110084

[Kipriyanova et al.] Киприянова Л.М., Прийдак Н.В., Костерин О.Э. 2021. Находка вольфии бескорневой *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. в Новосибирской области (Западная Сибирь) – первая в Азиатской России. – Российский журн. биол. инвазий. 2: 56–62.

[Krasnaya...] Красная книга Костромской области. 2019. 2-е изд. Кострома. 432 с.

[Khoroshkov] Хорошков А.А. 1923. Ботанические исследования Иваново-Вознесенской губернии Иваново-Вознесенским научным институтом. – Изв. Иван.-Вознесен. политех. ин-та. 7: 3–21.

[Leostrin, Efimova] Леострин А.В., Ефимова А.А. 2020. Материалы для флоры Костромской области. – Turczaninowia. 23 (2): 99–107.

[Leostrin, Mayorov] Леострин А.В., Майоров С.Р. 2019. *Cardamine occulta* Hornem. (Brassicaceae) во флоре Европейской России: инвазионный статус и распространение. – Российский журн. биол. инвазий. 2: 52–63.

[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 В.И. 2009. Флора водоемов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. М. 219 с.

Mäemets H. 2016. Commented list of rare and protected vascular plants of inland water bodies of Estonia. – Nature Conservation Research. 1 (3): 85–89. https://doi.org/10.24189/ncr.2016.032

[Mayevskiy] Маевский П.Ф. 2006. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М. 600 с.

[Mayevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 635 с.

[Mayorov et al.] Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2020. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М. 576 с.

[Seregin] Серегин А.П. 2012. Флора Владимирской области: Конспект и атлас. Тула. 620 с.

[Seregin] Серегин А.П. (ред.) 2022. Цифровой гербарий МГУ: [электронный ресурс]. МГУ, Москва. Режим доступа: https://plant.depo.msu. ru/ (дата обращения 03.02.2022).

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

[Vinogradova Yu. et al.] Виноградова Ю.С., Конотоп Н.К., Борисова Е.А., Бобров А.А. 2020. Биосистематическое изучение водных сосудистых растений Ивановской области для понимания региональной специфики популяций и выявления гибридов. – В кн.: М-лы IX Междунар. науч. конф. по водным макрофитам "Гидроботаника 2020". Борок. 32–34.

TAXA OF VASCULAR PLANTS NEW TO THE FLORA OF IVANOVO REGION

E. A. Borisova[a,#], A. A. Kurganov[a,##], Y. S. Vinogradova[b,###], and N. K. Konotop[b,####]

[a] *Ivanovo State University*
Ermaka Str., 39, Ivanovo, 153025, Russia

[b] *I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*
Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, 152742, Russia

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

[##]*e-mail: 07011991_anton@mail.ru*

[###]*e-mail: ylia.vinogradova1997@yandex.ru*

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

Data on 11 vascular plant species and one hybrid new to the flora of the Ivanovo Region are presented. The hybrid, *Ranunculus circinatus* Sibth. × *R. kauffmannii* Clerc, and 5 species (*Geranium sanguineum* L., *Potamogeton rutilus* Wolfg., *Seseli annuum* L., *Sparganium glomeratum* (Laest. ex Beurl.) Neuman, *Thymus pulegioides* L.) are native, the other 6 species (*Anemone canadensis* L., *Cardamine hirsuta* L., *Eragrostis albensis* H. Scholz, *Geranium macrorrhizum* L., *Gilia capitata* Sims, *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.) are aliens.

Keywords: vascular plant species, alien species, hybrids, Ivanovo Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out with in the contract with the Department of Nature Resources and Ecology of the Ivanovo Region (state contract 19/21 of 2.06.2021) and the state assignment of the I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS (№ 121051100099-5). We express our sincere gratitude to A.A. Bobrov, E.V. Chemeris, S.R. Mayorov, A.V. Leostrin and A.P. Seregin for examining herbarium materials and help with identification of some species.

REFERENCES

Alekseev Yu.E. 1975. *Sparganium glomeratum* Laest. in parte media URSS parties europaeae. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 12: 6–8 (In Russ.).

Alyavdina K.P., Vinogradova V.P. 1972. Field guide for the plants. Yaroslavl. 399 p. (In Russ.).

Bobrov A.A., Chemeris E.V., Filippova Ya.A., Maltseva. S.Yu. 2020. European pondweed in East Siberia: evidence of *Potamogeton rutilus* (Potamogetonaceae) in Yakutia (Asian Russia) with evaluation of current distribution and conservation status. – Phytotaxa. 333 (1): 058–072. https://doi.org/10.11646/phytotaxa.333.1.4

Borisova E.A. 2007. Alien flora of the Ivanovo region. Ivanovo. 188 p. (In Russ.).

Borisova E.A., Kurganov A.A., Golubeva T.V., Mishagina D.A. 2015. Gerbariy fondov Ivanovskogo oblastnogo kraevedcheskogo muzeya im. D.G. Burylina [Herbarium of the funds of the Ivanovo Regional Museum named by D.G. Burylin]. – In: Botanicheskiye kollektsii – natsionalnoye dostoyaniye Rossii. Sbornik nauch. statey Vseross. nauch. konf. Penza. P. 21–22 (In Russ.).

Borisova E.A., Kurganov A.A., Shilov M.P. 2017. Records of new and rare vascular plant species in Ivanovo region. – Bot. Zhurn. 102 (11): 1563–1570 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813617110084

Kipriyanova L.M., Priydak N.V., Kosterin O.E. 2021. Nakhodka Volfii beskornevoy *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. v Novosibirskoy oblasti (zapadnaya Cibir) [*Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex WImm. Record in the Novosibirsk region (West Siberia) – the first in asian Russia]. – Russian journal of biological invasions. 2: 56–62 (In Russ.).

Khoroshkov A.A. 1923. Botanicheskie issledovaniya Ivanovo-Voznesenskoy gubernii Ivanovo-Voznesenskim nauchnym institutom [The botanical researches of Ivanovo-Voznesensk province by Ivanovo-Voznesensk scientific Institute]. – Izv. Ivan.-Voznesen. politekh. inta. 7: 3–21 (In Russ.).

Krasnaya kniga Kostromskoy oblasti [The Red Data Book of the Kostroma region]. 2019. Kostroma. 432 p. (In Russ.).

Leostrin A.V., Efimova A.A. 2020. Contribution to the vascular flora of Kostroma Region (European Russia). – Turczaninowia. 23 (2): 99–107 (In Russ.).

Leostrin A.V., Mayorov S.R. 2019. Current state and distribution of alien weedy Cardamine occulta Hornem. (Brassicaceae) in European Russia. – Russian journal of biological invasions. 2: 52–63 (In Russ.).

Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G. 2000. Flora vodoyemov Rossii: opredelitel' sosudistykh rasteniy [Flora of the reservoirs of Russia: field guide for the vascular plants]. Moscow. 237 p. (In Russ.).

Lisitsyna L.I., Papchenkov V.G., Artemenko V.I. 2009. Flora vodoyemov volzhskogo basseyna. Opredelitel' sosudistykh rasteniy [Flora of reservoirs of the Volga's basin. Field guide for the vascular plants]. Moscow. 219 p. (In Russ.).

Mäemets H. 2016. Commented list of rare and protected vascular plants of inland water bodies of Estonia. – Nature Conservation Research. 1 (3): 85–89. http://dx.doi.org/10.24189/ncr.2016.032

Mayevskiy P.F. 2014. Flora of the midland of European part of Russia. Moscow. 635 p. (In Russ.).

Mayorov S.R., Alekseev Yu.E., Bochkin V.D., Nasimovich Yu.A., Shcherbakov A.V. Alien flora of the Moscow region: the composition, origin and the vectors of formation. Moscow. 576 p. (In Russ.).

Seregin A.P. 2012. Flora of Vladimir oblast, Russia: checklist and atlas. Tula. 620 p. (In Russ.).

Seregin A.P. (ed.). 2022. Digital herbarium of MSU: [Electronic resource]. Moscow State University, Moscow. https://plant.depo.msu.ru/ (Accessed 03.02.2022)

Tzvelev N.N., Probatova N.S. Grasses of Russia. 2019. Moscow. 646 p.

Vinogradova Yu.S., Konotop N.K., Borisova E.A., Bobrov A.A. 2020. Biosystematic study of aquatic vascular plants of the Ivanovo region for understanding the regional specificity of populations and identification of hybrids. – In: Proceedings of International scientific conference on aquatic macrophytes "Hydrobotany 2020". Borok. P. 32–34 (In Russ.).

EDN: MCQUGE
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 814–817

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 100-ЛЕТИЮ РАИСЫ ГАВРИЛОВНЫ ИВАНОВОЙ (1922–2009)

© 2022 г. Л. Р. Кадырова[1,*], Л. В. Фомина[1,]**

[1] *Казанский (Приволжский) федеральный университет*
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия
**e-mail: luizakadirova@mail.ru*
***e-mail: fomlus67@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.05.2022 г.
После доработки 17.05.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

DOI: 10.31857/S0006813622080075

Раиса Гавриловна Иванова
Raisa Gavrilovna Ivanova

Представлены биография и научные достижения известного казанского геоботаника, знатока флоры Среднего Поволжья Раисы Гавриловны Ивановой (1922–2009).

Раиса Гавриловна Иванова родилась 11 июля 1922 г. в г. Мариинский Посад Чувашской АССР. Отец Раисы Гавриловны, Иванов Гаврил Иванович (1876 г.р.), был из семьи рабочих. Он работал в Мариин-Посадской Низшей лесной школе, потом в Лестехникуме инструктором по обработке металла. Мать, Иванова Евдокия Константиновна (1884 г.р.), была домохозяйкой. В семье Ивановых было семеро детей: шесть дочерей и сын. С 1930 по 1939 г. Раиса Иванова училась сначала в неполной, потом в средней школе. В 1938 г. вступила в ряды ВЛКСМ.

В 1940 г. Раиса Иванова поступила на биологический факультет Казанского государственного университета. Позже Раиса Гавриловна будет вспоминать, что учеба в годы Великой Отечественной войны все время перемежалась с работой: студенты разносили по домам повестки по мобилизации на фронт, работали в противовоздушных отрядах и в колхозах, на заготовке и погрузке дров, выгружали из санитарных поездов тяжелораненых солдат, дежурили в госпиталях (Zhivaya..., 2015). 28 октября 1941 г. весь университет был мобилизован на оборонительные работы – рыть противотанковые рвы и окопы в Кайбицком (ныне Апастовский) районе Татарии. Студентам выдавали продовольственные карточки на 400 г хлеба в день. Несмотря на голод Р.Г. Иванова в числе других студенток биофака сдавала донорскую кровь для лечения раненых.

В 1946 г. за участие в оборонных работах Раиса Иванова была награждена медалью “За добросовестный труд во время Великой Отечественной войны 1941–1945 гг.”.

1 ноября 1945 г. Раиса Гавриловна, еще будучи студенткой, поступила работать на кафедру геоботаники КГУ на должность лаборанта. После окончания университета 1 августа 1946 г. была переведена на должность старшего лаборанта по научной части.

С первых лет работы Раиса Гавриловна Иванова активно участвовала в научной работе кафедры геоботаники. В 1940-х гг. профессор М.В. Марков организовал четыре комплексные экспедиции по изучению флоры и растительности пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР (Markov, 1980), в ходе которых Р.Г. Иванова исследовала полезные растения поймы. В 1951–1953 гг. коллективом кафедры геоботаники проводились несколько экспедиций

с целью изучения влияния подтопления на луговую растительность в связи со строительством гидроэлектростанций и созданием водохранилищ на Волге и Каме. В результате в 1950-х гг. у Р.Г. Ивановой вышли совместные с Н.М. Куликовой статьи: “Хозяйственно-важные растения пойм рек Волга и Кама в пределах ТАССР”, “Влияние подтопления на луговую растительность”.

Во многих районах республики Р.Г. Иванова оценивала засоренность полей. В 1952 г. она принимала участие в экспедиции по обследованию пастбищ в Бурят-Монгольской АССР. В 1957 г. в составе этнографической экспедиции по теме “Культура и быт русского населения Поволжья”, организованной географическим факультетом КГУ, Раиса Гавриловна изучала, как русским населением используются дикорастущие лекарственные травы.

В 60-е гг. на кафедре геоботаники Казанского университета по инициативе проф. М.В. Маркова развернулось агрофитоценологическое направление исследований. Р.Г. Иванова вместе с коллегами исследовала влияние различных экологических условий на развитие, дифференциацию и взаимоотношения культивируемых растений в посевах подсолнечника, кукурузы, бобов.

В 1964 г. кафедры геоботаники и систематики растений Казанского университета были объединены в кафедру ботаники (Lyubarsky, 2016). В это же время профессор М.В. Марков назначил Раису Гавриловну заведующей гербарием кафедры ботаники, в этом статусе Раиса Гавриловна проработала более 20 лет.

В 1960–70-х гг. Раиса Гавриловна обследовала флору Волжско-Камского заповедника, активно участвовала в обработке флоры ТАССР. В основном благодаря ей и И.И. Гараниной это одна из наиболее изученных во флористическом отношении территорий Республики Татарстан (Krasnov, 1981).

1970–1971 гг. Р.Г. Иванова участвовала в экспедициях по обследованию участков степной растительности на территории Татарии, которые впоследствии приобрели статус особо охраняемых территорий. Это природные заказники Чатыр-Тау и Склоны Коржинского, памятники природы Урдалы-Тау и Кликовский склон.

В 1971 г. Р.Г. Иванова на общественных началах была принята внештатным экспертом Татарской научно-исследовательской криминалистической лаборатории.

Тогда же в 1960–1970 годы произошло важное событие в истории кафедры ботаники и Гербария: информация о гербарных коллекциях Казанского университета была зарегистрирована в издании “Index Herbariorum”, Гербарию университета был присвоен акроним KAZ (Sitnikov et al., 2007).

21 января 1986 г. Р.Г. Иванова перевелась на должность старшего агронома восстановленного Ботанического сада КГУ. Но и в новой должности она продолжала активно участвовать в экспедициях по обследованию флоры республики. В лаборатории светокультуры растений Ботанического сада КГУ (с 1989 г. лаборатория переименована в лабораторию мобилизации растительных ресурсов) Р.Г. Иванова занималась изучением роста и развития амаранта багряного.

С 15 марта 1987 г. Раиса Гавриловна ушла на заслуженный отдых. Однако уже в июне того же года снова устроилась на работу в Ботанический сад в должности рабочего 6-го разряда лаборатории светокультуры растений. В этой должности Р.Г. Иванова проработала по 31 января 1991 г.

Раисой Гавриловной Ивановой в разные периоды ее научной деятельности было подготовлено свыше 20 печатных работ. Основной труд Р.Г. Ивановой – участие в создании “Определителя растений Татарской АССР”, вышедшего в издательстве Казанского университета под редакцией профессора М.В. Маркова. До 1979 г. Татария не имела своего регионального определителя растений, но со времени его издания до настоящего дня он является настольной книгой каждого специалиста. Основная работа по составлению и оформлению определителя лежала на А.Г. Смирнове и Р.Г. Ивановой. Раисой Гавриловной подготовлены ключи по следующим семействам: Typhaceae, Sparganiaceae, Juncaceae, Scheuchzeriaceae, Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Cyperaceae (совместно с В.В. Туганаевым), Araceae, Iridaceae, Chenopodiaceae (совместно с В. В. Туганаевым) Amaranthaceae, Papaveraceae, Brassicaceae, Resedaceae, Fabaceae, Linaceae, Aceraceae, Rhamnaceae, Tiliaceae, Hypericaceae, Apiaceae, Gentianaceae, Menyanthaceae, Polemoniaceae, Hydrophylliaceae, Solanaceae, Lentibulariaceae, Caprifoliaceae, Valerianaceae, Dipsacaceae, Asteraceae (совместно с М.В. Марковым).

Р.Г. Иванова в монографии “Дикорастущие съедобные растения Татарии” (1987) объединила информацию о морфологии, питательных и лекарственных свойствах пищевых растений. Словарь-справочник по флоре Татарии (1988) включает в себя краткое описание 1317 видов растений, произрастающих на территории республики.

Р.Г. Иванова является одним из составителей первого выпуска Красной книги Республики Татарстан (1995). Ею оформлены 47 очерков о редких растениях, а также Список покрытосеменных растений, внесенных в Красную книгу Республики Татарстан.

Начиная с 1953 г. Раиса Гавриловна занималась преподавательской работой. Вела лаборатор-

ные занятия по курсам “Анатомия и морфология растений”, “Ботаника”, “Большой практикум” для студентов-ботаников, учебную и производственную практику, собирала материал для занятий, руководила сбором материала к курсовым и дипломным работам студентов. Студентам Раиса Гавриловна прививала любовь и рациональное отношение к природе.

Раиса Гавриловна Иванова активно участвовала в общественной жизни кафедры, университета: она была профоргом кафедры, в 1960-х гг. – профоргом факультета, была агитатором и воспитателем студентов, работала в избирательной комиссии университета, проводила занятия с юннатами.

Р.Г. Иванова была членом Всесоюзного Ботанического общества. С начала 1970-х гг. являлась членом правления общества Охраны природы при КГУ, с 1983 г. – членом республиканского общества по охране природы.

Кроме уже упомянутой медали “За добросовестный труд во время Великой Отечественной войны 1941–1945 гг.” Р.Г. Иванова также была награждена медалью “Тридцать лет победы в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.”.

Раиса Гавриловна так и не обзавелась собственной семьей. Всю свою энергию она отдавала работе, друзьям, коллегам.

На протяжении всей жизни Р.Г. Иванова испытывала серьезные проблемы со здоровьем. Еще в 1955 г. в ходе экспериментов с использованием меченых атомов на биостанции Р.Г. Иванова заболела лучевой болезнью, вследствие чего получила инвалидность. В пожилом возрасте Раиса Ивановна перенесла инсульт, но смогла после него восстановиться. На последнем году жизни Раиса Гавриловна сломала руку. Несмотря на житейские трудности, Раиса Гавриловна была очень жизнерадостным человеком. Коллеги вспоминают ее как очень доброжелательную, общительную, отзывчивую. Раиса Гавриловна была трудолюбивой и ответственной. Она всегда была готова помочь, проконсультировать по любому вопросу студентов, менее опытных коллег. По-матерински опекала молодых сотрудников.

Раиса Гавриловна Иванова проработала в Казанском университете без малого полвека. Как-то она написала о себе в анкете: “Начиная со студенческих лет и до настоящего времени по велению души и сердца, я все время изучала флору Татарстана”.

Раису Гавриловну в научных кругах признавали лучшим специалистом по флоре Среднего Поволжья. Р.Г. Иванова до сих пор остается одним из ведущих коллекторов гербария, собранного на территории Республики Татарстан и хранящегося в Гербарии Казанского университета.

Список основных публикаций Р.Г. Ивановой

1. Куликова Н.М., Иванова Р.Г. 1953. Влияние подтопления на луговую растительность. – Учен. зап. Казан. ун-та. 113 (1): 51–61.

2. Иванова Р.Г. 1955. Дикие полезные растения пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. – Учен. зап. Казан. ун-та. 115 (5): 153–197.

3. Куликова Н.М., Иванова Р.Г. 1962. О взаимоотношениях между компонентами в двучленных травосмесях. – В кн.: Тезисы докладов научной конференции по вопросам экспериментальной геоботаники. Казань. С. 35–37.

4. Марков М.В., Казанцева А.С., Иванова Р.Г. 1964. Опыт изучения взаимоотношений между растениями в чистых посевах культурных растений. – В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань. С. 69–130.

5. Иванова Р.Г. 1968. К изучению флоры Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. – Тр. Волж.-Камс. гос. зап-ка. 1: 69–90.

6. Иванова Р.Г., Туганаев В.В. 1969. О распространении некоторых адвентивных видов на юге Вятско-Камского бассейна. – Бот. журн. 54 (4): 604–605.

7. Иванова Р.Г., Смирнов А.Г., Туганаев В.В. 1972. Флористические находки в Татарской АССР. – Новости сист. высш. раст. 9: 299–300.

8. Иванова Р.Г., Казанцева А.С., Туганаев В.В. 1975. О приуроченности сорных растений к посевам определенных культур. – Науч. доклады высш. школы. Биол. науки. 1: 71–75.

9. Иванова Р.Г., Смирнов А.Г. 1976. Учебное руководство по гербаризации растений. Казань. 43 с.

10. Иванова Р.Г. 1977. Дополнение к флоре Сараловского участка Волжско-Камского заповедника. – Тр. Волж.-Камс. гос. зап-ка. 3: 51–60.

11. Определитель растений Татарской АССР. 1979. Казань. 371 с.

12. Иванова Р.Г., Галиакберов М.Х. 1981. Методическое пособие для изучающих флору Татарской АССР на летней учебной практике по ботанике. Казань. 103 с.

13. Иванова Р.Г., Рогова Т.В. 1985. Редкие и охраняемые растения ТАССР. – В кн.: Проблемы охраны природы Татарии. Казань. С. 43–51.

14. Иванова Р.Г. 1988. Словарь-справочник по флоре Татарии. Казань. 304 с.

15. Иванова Р.Г. 1988. Дикорастущие съедобные растения Татарии. Казань. 200 с.

16. Иванова Р.Г., Кадошникова И.Г., Кадошников С.И. 1989. Рост и развитие амаранта багряного в условиях конкурентной борьбы с сорной растительностью. – В кн.: Кормовые растительные ресурсы – фактор научно-производственного прогресса в кормопроизводстве. Киев. С. 53–54.

17. Любарский Е.Л., Бакин О.В., Иванова Р.Г., Короткова Г.Г., Марков М.В., Николаева К.В., Папченков В.Г., Рогова Т.В., Ситников А.П., Соболева Л.С., Фардеева М.Б., Шаландина В.Т. 1995. Редкие и исчезающие виды Республики Татарстан. – В кн.: Материалы Всеросс. конф. “Флора Центральной России”. М. С. 74–75.

18. Красная книга Республики Татарстан: животные, растения, грибы. 1995. Казань. 452 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Krasnov] Краснов Н.А. 1981. Из истории изучения флоры и растительности Волжско-Камского государственного заповедника (к 20-летию основания). – Бот. журн. 66 (9): 1315–1319.

[Lyubarsky] Любарский Е.Л. 2016. Развитие Казанской геоботанической школы. – Учен. зап. Казан. ун-та. Серия Естественные науки. 158 (4): 593–613.

[Markov] Марков М.В. 1980. Ботаника в Казанском университете за 175 лет. Казань. 104 с.

[Sitnikov, Baybakov, Potapov] Ситников А.П., Байбаков Э.И., Потапов В.Б. 1996. Гербарий Казанского государственного университета. – Бот. журн. 81 (7): 96–101.

[Zhivaya] Живая память: воспоминания участников, ветеранов и детей войны. Часть 2. 2015. Казань. 148 с.

ON THE 100th ANNIVERSARY OF RAISA GAVRILOVNA IVANOVA (1922–2009)

L. R. Kadyrova[a,#] and L. V. Fomina[a,##]

[a] Kazan (Volga Region) Federal University
Kremlevskaya Str., 18, Kazan, 420008, Russia
[#]e-mail: luizakadirova@mail.ru
[##]e-mail: fomlus67@mail.ru

The biography and scientific achievements of a famous Kazan geobotanist, an expert on the flora of the Middle Volga region Raisa Gavrilovna Ivanova (1922–2009) are presented.

REFERENCES

Krasnov N.A. 1981. From the history of the study of flora and vegetation of the Volga-Kama State Reserve (on the occasion of the 20th anniversary of its foundation). – Bot. Zhurn. 66 (9): 1315–1319 (In Russ.).

Lyubarskiy Ye.L. 2016. Razvitiye Kazanskoy geobotanicheskoy shkoly [Development of the Kazan geobotanical school] – Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki. 158 (4): 593–613 (In Russ.).

Markov M.V. 1980. Botanika v Kazanskom universitete za 175 let [Botany at Kazan University for 175 years]. Kazan. 104 p. (In Russ.).

Sitnikov A.P., Baybakov E.I., Potapov V.B. 1996. Herbarium of Kazan State University. – Bot. Zhurn. 81 (7): 96–101 (In Russ.).

Zhivaya pamyat’: vospominaniya uchastnikov, veteranov i detey voyny [Living memory: memories of participants, veterans and children of the war]. Chast’ 2. 2015. Kazan. 148 p. (In Russ.).

EDN: LFEFTL
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 818–821

ХРОНИКА

ПЕРВЫЙ СЪЕЗД РОССИЙСКОЙ АССОЦИАЦИИ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ ГИМАЛАЕВ И ТИБЕТА

© 2022 г. Т. В. Крестовская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.
После доработки 22.05.2022 г.
Принята к публикации 14.06.2022 г.

Представлена информация о Первом съезде Российской ассоциации исследователей Гималаев и Тибета, состоявшемся 23–24 ноября 2021 года в Санкт-Петербурге. Сообщено о междисциплинарной научной конференции “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура” и принятии резолюции. Всего на заседаниях конференции присутствовало более 60 человек. В программе конференции было заявлено 36 докладов, из них 7 пленарных, посвященных различным научным аспектам, в том числе ботаническим. К открытию был издан сборник материалов съезда под одноименным названием “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура” (2021).

Ключевые слова: Гималаи, Тибет, исследования, конференция

DOI: 10.31857/S0006813622080099

Российская ассоциация исследователей Гималаев и Тибета (РАИГиТ) – общероссийская общественная организация, созданная для координации научной деятельности в области изучения Гималаев и Тибета в рамках естественных, гуманитарных и социальных наук. 23–24 ноября 2021 года в Санкт-Петербурге состоялся Первый съезд РАИГиТ. Задачами съезда были: обмен информацией о научных интересах и достижениях членов ассоциации, демонстрация результатов исследований, обсуждение проблем и планов ассоциации. Информация о работе съезда представлена на сайте РАИГиТ (https://raigit.ru).

Съезд проходил в стенах Русского географического общества (РГО), Музея антропологии и этнографии имени Петра Великого Российской академии наук (Кунсткамера) и Зоологического института Российской академии наук (ЗИН). Программа Первого съезда включала проведение междисциплинарной научной конференции “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура”, включающей различные вопросы этнографии, лингвистики, религиоведения, искусствознания, ботаники, зоологии, геоморфологии, озероведения, палинологии, микробиологии, истории науки, социальной географии. Также в программу вошли: отчетно-выборное общее собрание (собственно съезд), общая дискуссия, подведение итогов, обсуждение перспектив и принятие резолюции.

В начале заседания прочитано приветствие от Посольства России в Индии (Нью-Дели), а также от директора общественного фонда “Евразийский союз ученых” А.В. Голубева (Уральск, Казахстан). К открытию съезда опубликован сборник материалов съезда под названием “Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура” (2021). В сборнике содержится 34 публикации 50 авторов из России (47), Индии (1) и Китая (2), большинство из них являются членами ассоциации. Решение об отборе материалов для публикации принималось на основе рецензирования (на каждый из полученных текстов было от 2-х до 4-х отзывов). Для сохранения преемственности с первой конференцией ассоциации 2017 г. был сохранен формат сборника “Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра” (2017).

В программе конференции заявлено 36 докладов. По ботанике из 6 заявленных 4 представлены в форме докладов, из них 2 междисциплинарных. Заседания конференции проходили в очно-заочном режиме, общее и заключительное собрания ассоциации были очными. Всего на заседаниях конференции присутствовало более 60 человек, в том числе 33 – на пленарном заседании в РГО, 21 – на секции востоковедения в Кунсткамере и

около 50 – в ЗИН РАН. Среди гостей были представители разных специальностей, учреждений и стран: из России, Белоруссии и Узбекистана.

Первый день съезда (23 ноября) проходил в РГО. По требованию администрации на заседаниях могло присутствовать не более 35 человек с QR-кодами или медицинскими справками, что сократило количество присутствующих как из числа членов ассоциации, так и интересующихся Гималаями и Тибетом. Вход был по списку, представленному оргкомитетом в РГО. После краткого вступительного слова президента РАИГиТ Л.Я. Боркина состоялись 7 пленарных докладов. В них отразилось мультидисциплинарное многообразие конференции от: "Проблемы географических исследований в Каракорум-Гималайской горной системе" (Ю.В. Ефремов, Краснодар), показавшей масштабность исследуемого региона, до "Тибетские зоологические рисунки В.И. Роборовского, российского исследователя Центральной Азии" (Л.Я Боркин с соавт., Санкт-Петербург). Последний доклад мне был особенно интересен, в том числе потому, что Роборовский был активным участником нескольких экспедиций в Тибет, где им было собрано много растений, по которым в дальнейшем К.И. Максимовичем были описаны новые виды, типовые образцы которых хранятся в Гербарии (LE) БИН РАН.

На вечернем заседании состоялось отчетно-выборное общее собрание членов РАИГиТ, т.е. собственно съезд в его уставном понимании. Присутствовали 29 членов ассоциации (при кворуме – 21) из Санкт-Петербурга, Москвы, Краснодара и Магадана. Были избраны общая счетная и мандатная комиссии. Затем последовал отчет Правления о деятельности ассоциации в марте 2019 – ноябре 2021 годов, представленный президентом ассоциации, а также отчет Ревизионной комиссии РАИГиТ. Оба отчета были единогласно одобрены. Участники съезда приняли поправки к Уставу, ранее разосланные всем членам ассоциации. В итоге был утвержден Устав РАИГиТ в его новом варианте с учетом принятых поправок. После представления кандидатур, выдвинутых членами ассоциации, тайным голосованием было единодушно избрано (на срок 2021–2024) Правление (12 человек). – д.и.н., проф. М.Ф. Альбедиль (Музей антропологии и этнографии имени Петра Великого РАН, СПб), к.и.н. Н.Г. Альфонсо (Государственный музей искусства народов Востока, Москва), к.б.н. Л.Я. Боркин (Зоологический институт РАН, СПб), д.б.н., проф. М.В. Винарский (Санкт-Петербургский государственный университет), к.б.н. Б.К. Ганнибал (Ботанический институт РАН, СПб), к.и.н. Ю.И. Елихина (Государственный Эрмитаж, СПб), д.филол.н. А.И. Коган (Институт востоковедения РАН, Москва), д.филос.н. С.П. Нестеркин (Институт монголоведения, буддологии и тибетологии СО РАН, Улан-Удэ), к.п.н. Н.И. Неупокоева (Санкт-Петербургский союз ученых), д.б.н., проф. А.А. Никольский (Российский университет дружбы народов, Москва), к.г.н. Т.В. Сапелко (Институт озероведения РАН, СПб) и к.и.н. А.А. Терентьев (издательство "Нартанг", СПб). На проведенном заседании Правления президентом РАИГиТ был переизбран Л.Я. Боркин, вице-президентами – М.Ф. Альбедиль (по востоковедению) и Б.К. Ганнибал (по биологии), ученым секретарем – Т.В. Сапелко. Также была избрана Ревизионная комиссия (3 человека) и Экспедиционное бюро (1 человек). Общее число членов РАИГиТ составило 85 человек.

24 ноября, с утра параллельно проходили два секционных заседания. В Кунсткамере состоялось заседание секции востоковедения и социальной географии. Были представлены доклады по востоковедению, число которых почти наполовину уменьшилось, по сравнению с 11, заявленными в Программе. Освободившееся время позволило провести широкую дискуссию по интересным презентациям. Среди состоявшихся я бы отметила доклад Н.Г. Альфонсо (Москва) "Буддийская непальская живопись в собрании Государственного музея Востока". В этом сообщении автор рассказала о трех стилевых направлениях этой живописи, в том числе сформировавшегося в бывшем королевстве Мустанг, расположенного на границе Непала и Тибета. Интересным был доклад А.А. Терентьева (Санкт-Петербург): "30 лет публикаций о буддизме и Тибете (к юбилею первого российского буддийского издательства "Нартанг"), рассказавшего, что за эти годы было издано более 60 книг о буддизме и Тибете (многие из которых были впервые переведены с тибетского на русский и научно отредактированы).

24 ноября утреннее заседание биологических секций в ЗИН РАН началось с приветствия со стороны директора института чл.-корр. РАН Н.С. Чернецова. Затем были представлены 11 докладов по зоологии, обозначенные в программе. Доклады зоологической секции затрагивали широкий спектр проблематики от масштабных: "Состояние изученности пресноводной малакофауны Гималаев и Тибета" (Винарский М.В., Санкт-Петербург), "Амфибии Гималаев: зоогеографический анализ" (Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Санкт-Петербург), "Итоги четырехлетних исследований насекомоядных млекопитающих (Eulipotyphla) на восточном склоне Цинхай-Тибетского плато" (Шефтель Б.И., Москва), до сравнительно узких, но очень интересных – "Когда гималайский сурок был заперт в островном ареале Тибета" (Никольский А.А., Москва). Последний доклад мне особенно импонировал, поскольку обоснование автором роли эколого-географи-

ческих барьеров в Тибете может быть моделью исследования механизмов изменчивости и у растений. Отмечу, что зоологические доклады были для меня интересны, поскольку в них содержалась информация, высвечивающая общебиологические стратегии и подходы в эволюции биоты интереснейшего региона.

Во второй половине дня в ЗИН РАН были продолжены доклады по зоологии, географии и ботанике. По вопросам географии прозвучал доклад Ю.В. Ефремова (Краснодар) "Современные геоморфологические процессы и явления в Гималайской горной стране", отметившим возрастающую интенсивность их протекания в связи с глобальными изменениями климата и усилением антропогенной деятельности.

Более подробно отмечу доклады и публикации, связанные с ботаникой. Их было немного, всего 3 ботанических. В докладе Б.К. Ганнибала (Санкт-Петербург) "О фитоценотической границе в Гарвальском районе Западных Гималаев" было сделано обоснование проведения фитоценотической границы между Западными и Центральными Гималаями в Гарвале по водоразделу Инда и Ганга. Более точно она проходит в самой западной части штата Уттаракханд в округе Гарвал между реками Тонс и Ямуна, принадлежащими бассейну Ганга. В качестве индикаторного вида автором предложен *Rhododendron arboreum* Sm.

В докладе Г.А. Новицкой (Москва) "Инвазивная дендрофлора Кашмирской долины и ассортимент Могольских садов в Кашмире", сообщено об инвазивной дендрофлоре Кашмирской долины, насчитывающей по данным автора 197 видов, и разнообразии древесных пород в Могольских садах. Виды из Могольских садов были объединены в группы: плодовых, технических, декоративных и натурализовавшихся, т.е. сбежавших из культуры. Возможно, вынесенное в заглавие название: "Инвазивная дендрофлора...", оказалось не вполне корректным, поскольку речь шла скорее о чужеродной (а не инвазивной) дендрофлоре.

В докладе (пленарном) Т.В. Сапелко (Санкт-Петербург) "Палинология озер Гималаев и Тибета" было сообщено о результатах по изучению пыльцы. Для реконструкции озерных экосистем определялись и непыльцевые палиноморфы: водоросли, споры грибов и т.п. Анализ во многих случаях показал несоответствие палиноспектров растительному поясу, в которых расположены озера и позволил сделать вывод о существовании высокой антропогенной нагрузки в регионе.

Были заслушаны два междисциплинарных доклада: "Позднеголоценовые млекопитающие и реконструкция изменений природной среды озера Ракшастал (Ланга-Цо), провинция Нгари, юго-западный Тибет" (Боркин Л.Я., Барышников Г.Ф., Литвинчук С.Н. и Сапелко Т.В., Санкт-Петербург) результаты которого, в том числе, свидетельствуют о смене растительности и изменениях в экосистеме оз. Ракшастал, что могло повлиять на распространение диких животных в регионе. Из костей 9 видов млекопитающих, обитавших там около 1300 лет назад, антилопе оронго присвоен природоохранный статус уязвимого вида; эта антилопа уже исчезла в Непале.

В междисциплинарном докладе на стыке с лингвистикой "О происхождении *sɛngətra* "мандарин" в языке куллуи и других индоарийских языках" (Крылова А.С., Москва) рассматривается этимология слова мандарин в индоарийских языках, в контексте связи с исторической прародиной культивируемых цитрусовых – Восточными Гималаями прежде всего с современным индийским штатом Ассам.

В сборнике материалов съезда были опубликованы 7 ботанических статей и две упомянутых выше, междисциплинарных, из них 4 (их авторы не приехали или не участвовали в конференции из-за пандемии короновируса) – в дополнение к устным сообщениям.

Работа "От Тибета до Магадана: филогеография караганы гривастой, *Caragana jubata* (Pall.) Poir. (Бессонова Е.А., Хантемирова Е.В., Полежаева М.А., Екатеринбург) содержала сведения о разработке молекулярно-генетических маркеров для изучения популяционной структуры этого вида и реконструкции истории его расселения.

Статья автора этой публикации (Крестовская Т.В., Санкт-Петербург)"О коллекции типовых образцов сосудистых растений Тибета в Ботаническом институте РАН" была посвящена анализу типовых образцов сосудистых растений, описанных из Тибета и хранящихся в Гербарии LE. Анализ включал количественные характеристики (всего более 850 таксонов), их связь с географией (Юго-Восток Тибета – наибольшее разнообразие видов) и таксономической составляющей (преобладающие по числу видов семейства – разные в различных частях этого региона), а также информацию об основных коллекторах, авторах видов и др.

Также была опубликована работа "Заметки о мятликах (*Poa* L., Poaceae) Тибета (Олонова М.В., Томск), в которой сформулирован ряд вопросов по систематике и выделены 10 видов мятликов, чья таксономическая принадлежность или ранг рассматриваются как дискуссионные и разрешение которых позволит уточнить видовой состав флоры Тибета.

Для меня оказалась интересной статья "Ботанические изыскания Рерихов в Западных Гималаях" (Шатко В.Г., Потапова С.А., Москва), авторы которой в течение нескольких лет работали с гербарной коллекцией в институте "Урусвати", в

результате инвентаризации и систематизации которой было установлено, что коллекция насчитывает 3217 листов (1041 вид, 491 род, 140 семейств, небольшая часть гербария не идентифицирована) и по видовому богатству она репрезентативно представляет флору долины Куллу и соседних районов. Сообщено также о "медицинской коллекции" Рерихов, включающих 302 образца растений и 87 минералов, используемых в тибетской медицине, а также о других аспектах их деятельности.

Вечером 24 ноября в ЗИН РАН состоялось заключительное заседание съезда. Был подписан "Меморандум о сотрудничестве в сфере гуманитарных, социальных и естественных наук" между РАИГиТ (Л.Я. Боркин) и Санкт-Петербургским союзом ученых (председатель правления А.Л. Тимковский) сроком на 5 лет. Участники Первого съезда отметили высокий научный уровень 29 докладов, представленных на конференции и опубликованных в сборнике материалов съезда, а также разнообразие научных исследований, проводимых членами РАИГиТ. На заключительном заседании съезда обсуждались возможные планы деятельности ассоциации, включая экспедиции, проведение различного рода конференций, совещаний, международное сотрудничество, развитие сайта и т.д. Поддержана идея провести научную конференцию РАИГиТ в Непале, сочетая ее с полевыми исследованиями.

Участники Первого съезда выразили свою признательность Русскому географическую обществу, Музею антропологии и этнографии имени Петра Великого РАН и Зоологическому институту РАН за предоставленную возможность проведения съезда в их стенах, а также искреннюю благодарность директору Общественного фонда "Евразийский союз ученых" А.В. Голубеву (Уральск, Казахстан) за содействие в издании сборника материалов съезда. Также участники Первого съезда благодарили Организационный комитет, в том числе М.Ф. Альбедиль, Л.Я. Боркина и Б.К. Ганнибала, за работу по подготовке и проведению съезда.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу свою искреннюю благодарность президенту РАИГиТ Льву Яковлевичу Боркину (ЗИН РАН), благодаря энтузиазму которого состоялся этот съезд.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

https://raigit.ru/(accessed: 18 May 2022)

[Russian...] Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. 2017. Сб. науч. статей. СПб. 242 с.

[Russian...] Российские исследования Гималаев и Тибета – 2021: природа и культура. 2021. Мат-лы конф. (Санкт-Петербург, 23–24 ноября 2021 г.). СПб. 104 с.

THE FIRST CONGRESS OF THE RUSSIAN ASSOCIATION OF RESEARCHERS OF THE HIMALAYA AND TIBET

T. V. Krestovskaya

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru

Information on the work of the First Congress of the Russian Association of Researchers of the Himalaya and Tibet, held on November 23–24, 2021 in St. Petersburg, is provided. The objectives of the congress and the program are reported, including the holding of an interdisciplinary scientific conference "Russian Studies on the Himalaya and Tibet – 2021: Nature and Culture", a general meeting of reports and re-elections, a general discussion, summing up, discussion of prospects and adoption of a resolution. In total, more than 60 people attended the conference sessions. The conference program comprised 36 reports, including 7 plenary ones devoted to various scientific aspects, including botanical issues. The Proceedings of the Congress were published under the name "Russian Research on the Himalaya and Tibet – 2021: Nature and Culture" (2021) toward the opening of the Congress.

Keywords: Himalaya, Tibet, investigation, conference

ACKNOWLEDGEMENTS

I am sincerely grateful to the President of the Russian Association of Researchers of the Himalaya and Tibet – Lev Borkin (Zoological Institute RAS), thanks to whose enthusiasm this congress took place.

REFERENCES

https://raigit.ru/ (accessed: 18 May 2022).

Russian Himalaya Research: past, present, future. 2017. Sbornik nauchnikh statey. St. Petersburg. 242 p. (In Russ.).

Russian Studies on the Himalaya and Tibet: nature and culture. 2021. Materials of the conference (St.Petersburg, 23–24 November 2021). St. Petersburg. 104 p. (In Russ.).

EDN: PUCJVZ
БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2022, том 107, № 8, с. 822

Указатель обозначенных типов
Index to designated types

DOI: 10.31857/S0006813622080129

Pyrus theodorovii **Mulk**. 803