RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

BOTANICHESKII ZHURNAL

Volume 106

№ 3

MOSCOW
2021

Founders:

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

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

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

EDITORIAL BOARD

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

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

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

Moscow

2021

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

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 3, 2021

ОБЗОР

Болота таежного северо-востока Европейской России

Т. К. Юрковская 211

СООБЩЕНИЯ

Scutellaria oreophila (Lamiaceae): жизненная форма, побегообразование, онтогенез

В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков 229

Формирование зародышевого мешка, развитие семязачатка и семени у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae)

О. Н. Воронова, А. А. Бабро 239

Покой жизнеспособных семян в почве и их прорастание после пожаров в широколиственно-кедровых лесах южного Сихотэ-Алиня

Т. А. Комарова, Н. В. Терехина, Т. П. Орехова 255

Морфология пыльцы трибы *Androsaceae* (Primulaceae)

Д. А. Брицкий, В. В. Григорьева 272

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Конспект азиатских видов рода *Mertensia* (Boraginaceae)

О. Д. Никифорова 292

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Eversmannia subspinosa (Fabaceae) – новый вид для флоры Калмыкии

А. П. Лактионов, А. Ю. Королюк, О. В. Волобоева 303

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Евгений Леонидович Любарский (к 90-летию со дня рождения)

Г. В. Демина, О. А. Тимофеева 306

Указатель выделенных типов 312

Contents

Vol. 106, No. 3, 2021

Reviews

Peatlands of the taiga North-East of European Russia
T. K. Yurkovskaya 211

Communications

Scutellaria oreophila (Lamiaceae): life form, shoot formation, ontogenesis
V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov 229

Formation of embryo sac, development of ovule and seed in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae)
O. N. Voronova, A. A. Babro 239

Dormancy of viable seeds in soil and their germination after fires in broadleaved-Korean-pine forests of Southern Sikhote-Alin
T. A. Komarova, N. V. Terekhina, T. P. Orekhova 255

Pollen morphology of tribe Androsaceae (Primulaceae)
D. A. Britskii, V. V. Grigoryeva 272

Systematic Reviews and New Taxa

Synopsis of Asian species of the genus *Mertensia* (Boraginaceae)
O. D. Nikiforova 292

Floristic Records

Eversmannia subspinosa (Fabaceae), a new species to the flora of Kalmykia
A. P. Laktionov, A. Yu. Korolyuk, O. V. Voloboeva 303

Jubilees and Memorial Dates

Evgeny Leonidovich Lyubarsky (to the 90th anniversary)
G. V. Demina, O. A. Timofeeva 306

Index to new plant names 312

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 211–228

ОБЗОР

БОЛОТА ТАЕЖНОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2021 г. Т. К. Юрковская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197360, Россия
e-mail: yurkovskayatat@gmail.com

Поступила в редакцию 05.08.2020 г.
После доработки 09.11.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

Растительность болот на северо-востоке тайги Европейской России по площади уступает только лесам. Преобладают крупные болота и болотные системы, а среди них – верховые и аапа. Наши исследования разрушили сложившиеся представления о существовании печорской провинции аапа болот. На самом деле они распространены в пределах всей северной и средней тайги, а также в лесотундре. Соотношение верховых и аапа болот на севере тайги можно уподобить соотношению на этом пространстве еловых и сосновых лесов. На западе, в Кольско-Карельском регионе, сосновые леса преобладают над еловыми, а на северо-востоке господствуют еловые леса, сосняки уступают им по площади и запасам. Аналогично на западе аапа болота доминируют, верховые значительно им уступают. На северо-востоке верховые болота преобладают над аапа.

Ключевые слова: северная и средняя тайга, верховые болота, аапа болота, растительность, торфяная залежь, пространственная организация

DOI: 10.31857/S0006813621030108

Рассматриваемая часть северо-востока европейской тайги России занимает северную и среднюю подзоны тайги в пределах восточноевропейского ботанико-географического сектора. Заметим, что между лесотундрой и северной тайгой протянулась еще одна широтная полоса – крайнесеверная тайга. Но в данной работе мы ее не рассматриваем в качестве особой подзональной категории, а объединяем с северной тайгой. Это связано с тем, что в отношении ее трактовки современными геоботаниками нет единства. В Архангельской области, несмотря на то что она была впервые выделена именно там А.П. Шенниковым (Shennikov, 1941), до сих пор ее границы не установлены. В республике Коми, по предложению Ю.П. Юдина (Yudin, 1954) – ученика и последователя А.П. Шенникова, все геоботаники выделяют подзону крайнесеверной тайги (Degteva et al., 2001). Исследователи Карелии рассматривают ее в качестве широтной полосы второго порядка и называют полосой редкостойной тайги, следуя М.Л. Раменской (Ramenskaya, Shubin, 1975) или крайнесеверной (Yurkovskaya, Payanskaya-Gvozdeva, 1993).

Восточноевропейский ботанико-географический сектор хорошо отделяется от граничащего с ним западнорусского сектора. Границей между ними служит река Онега, впадающая в Белое море. Онега разделяет Восточную Фенноскандию (Кольско-Карельский регион) и таежный Север Восточно-Европейской равнины. На востоке граница проходит по Приуралью. Эти меридиональные сектора были показаны мною на карте (Yurkovskaya, 2010, 2011). В географических координатах граница рассматриваемого региона идет от 66° с.ш. до 60° с.ш. и от 39°в.д. до 59° в.д.

На западе, в Карелии, доминируют сосновые леса, а в нашем регионе – еловые. *Larix sibirica*[1] впервые появляется в Кольско-Карельском регионе (Kozhin, Sennikov, 2016), но только на северо-востоке елово-лиственничные, сосново-лиственничные и лиственничные леса начинают встречаться довольно часто (Kucherov, Zverev, 2011; Kucherov, 2019). В Архангельской области, в верховьях реки Вага, левого притока Северной Двины, появляется *Abies sibirica*[2] (по наблюдениям автора и Т.И. Исаченко в 1969 г). Западная граница пихты в регионе очень хорошо и четко описана во флоре Северо-Востока (Flora..., 1974). Леса с примесью пихты и пихтовые леса встречаются уже в Республике Коми. На Тиманском кряже (Респуб-

[1] В настоящее время в пределах Европы выделяют *Larix archangelica*, но в геоботанических работах по-прежнему используют *Larix sibirica*, так как восточная граница первого вида не уточнена

[2] Номенклатура сосудистых растений дана по S.K. Czerepanov (2007), номенклатура листостебельных мхов по Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al., 2006.

лика Коми) отмечен *Pinus sibirica*, а затем уже в Приуралье и на Урале (Nepomilueva, 1974).

Везде в этой части северной и средней тайги много болот. Но в Карелии господствуют болота карельского аапа типа, грядово-мочажинные сфагновые верховые болота встречаются редко, как и болота других типов, тогда как на северо-востоке преобладают верховые болота, а аапа встречаются спорадически и лишь местами доминируют.

Общими для обоих секторов являются субокеанические дистрофные верховые болота южно-прибеломорского типа, распространенные вдоль юго-восточного побережья Белого моря и далее вплоть до реки Мезень. Эти болота не определяют специфику секторов, к тому же о них имеется обширная литература (Katz, 1937, 1948; Bogdanovskaya-Guienéuf, 1949; Elina, Yurkovskaya, 1965; Elina, 1969, 1971; Yurkovskaya, 2003, 2004). Поэтому в данной статье я их не обсуждаю.

Итак, на таежном северо-востоке доминируют верховые и аапа болотные массивы. Классики русского болотоведения (Zinserling, 1929, 1938; Katz, 1948, 1971; Bogdanovskaya-Guienéuf, 1949) отнесли их к двум особым географическим типам: онежско-печорский верховой тип болотных массивов и печорский аапа тип. Мною было показано, что на самом деле у них общий ареал, простирающийся от реки Онега на западе до Урала (Yurkovskaya, 1992, 2004, 2010). Исследования верховых и аапа болот продолжаются в этом регионе и подтверждают общность ареалов обоих типов, а также уточняют границу между секторами и выявляют варианты этих типов (Kutenkov, 2006; Smagin et al., 2013; Goncharova, 2013, 2014 и др.). И в дальнейшем мы их назовем: северовосточноевропейские верховые континентальные (в отличие от упомянутых выше субокеанических южно-прибеломорских) и северовосточноевропейские аапа. Переименование связано с тем, что во время работы над картой Европы мы столкнулись не только с трудностями перевода на английский язык, но и понимания наших географических терминов зарубежными коллегами.

Кассандрово-морошково-сфагновые со сфагновыми мочажинами на склонах и с заболоченным лесом по краю **северовосточноевропейские континентальные верховые болота.**

До конца 1970-х годов имелись лишь краткие геоботанические описания нескольких болотных массивов (Rabotnov 1929, 1930; Katz, Minkina 1936; Korchagin, 1940).

Опубликованы данные по стратиграфии торфяных залежей и районированию отдельных частей региона (Nikonov, 1958a, b; Kiryushkin, 1967; Abramova, Kiryushkin, 1968). Исследования активизировались в связи с составлением геоботанической карты европейской части СССР (Karta..., 1979). С этой целью мною проводились геоботанические исследования болот в Архангельской, Вологодской областях и республике Коми, в результате которых был собран материал по флоре, растительности, строению торфяной залежи, а также возрасту верховых болот этого типа (Yurkovskaya 1984, 1992; Elina, Yurkovskaya, 1980). Кроме того, мною были отдешифрированы материалы аэрофотосъемки на эту территорию. В дальнейшем исследования были продолжены как мною, так и ботаниками Петрозаводска, Сыктывкара, Архангельска и др. На сегодня мы имеем довольно полную картину о составе и структуре растительного покрова верховых болот этого типа, их морфологии, строении торфяной залежи и возрасте. Кроме того, теперь доступны материалы космической съемки, которые значительно облегчили процесс распознавания типов на отдельных полигонах и экстраполяции результатов исследования.

Верховые болота этого типа имеют слабовыпуклую поверхность. Превышение вершин над окраинами составляет 2–3 м. Многие массивы имеют асимметричную форму поверхности, т.е. их вершина и самая глубокая часть залежи сдвинуты к одному краю (эксцентрические). Морфологические части болот различаются нечетко. Вычленяется вершина с мелкомочажинным микрорельефом, поросшая низкорослой сосной, и склон с более или менее хорошо развитым грядово-мочажинным микрорельефом. Грядово-мочажинный комплекс занимает основную часть болотного массива, а на некоторых болотах регрессивный или грядово-озерковый комплекс.

Мною установлено, что степень выраженности того или иного комплекса на болотах этого типа или их отсутствие не связано ни с глубиной залежи, ни с возрастом массива, а является исключительно функцией его водосборной площади, т.е. зависит от размеров массива. Примером зависимости степени выраженности тех или иных комплексов от площади болот служит изучавшийся нами в течение ряда лет полигон, болотная система Себболото (Yurkovskaya, 1992 и др.).

Самый маленький массив (5.4 га) в этой системе весь покрыт сообществами одной ассоциации (Pinus sylvestris f. Litwinowii-Chamaedaphne calyculata-Ledum palustre-Sphagnum fuscum) (рис. 1.1). В центре следующего по величине (24 га) массива сформировался грядово-мочажинный комплекс (рис. 1.2). Третий (32.5 га) почти весь занимают грядово-мочажинные комплексы, различающиеся размерами гряд и мочажин и их растительным покровом, а у вершины появляются первые признаки деградации и денудации мохового покрова в мочажинах (рис. 1.3). Явления деградации и денудации растительного покрова на грядах и в мочажинах очень характерны для четвертого по ве-

личине массива (88 га, рис. 1.4). Регрессивный комплекс на болоте № 4 вытянулся по профилю на 300 м. Мочажины достигают ширины 20–30 м, имеют неравномерный покров, состоящий из фрагментов разных ассоциаций и пятен обнаженного торфа. На грядах *Sphagnum fuscum* оттеснен лишайниками к краям. Среди содоминирующих видов на грядах и в мочажинах впервые появляется *Trichophorum cespitosum*. Регрессивный комплекс занимает подавляющую часть самого крупного болота (638 га). На грядах преобладают сообщества с *Empetrum nigrum* s.l., *Rubus chamaemorus*, *Sphagnum fuscum* и *Cladina*, редкой сильно искривленной сосной. Мы назвали такую сосну *Pinus sylvestris* f. *pomorica*, она очень характерна для регрессивных комплексов верховых болот этого типа и южноприбеломорских, но ботанического описания этой формы нет.

Морфология северовосточноевропейских верховых болот, характер растительности и строение торфяной залежи хорошо прослеживаются на профилях массивов, изученных в Архангельской области и опубликованных мною в 1992 г. (рис. 14–16). Глубина залежи на исследованных нами болотах колебалась от 2.5 до 5 м. Залежь верхового типа (рис. 2). Верхний пласт залежи образован комплексом верховых торфов – фускум – под грядами, сфагновым мочажинным – под мочажинами. На вершине, где нет грядово-мочажинного комплекса, – верхний пласт сложен фускум торфом. Ниже залежь образуют сфагново-пушицевые и пушицевые торфы. Несмотря на значительное удаление болот друг от друга (в нашем материале это левобережье Сев. Двины; правобережье Пинеги, Архангельская область; и бассейн реки Вымь, Республика Коми), строение залежи однотипно. Различается лишь мощность пластов, что связано с глубиной залежи и только в придонных слоях наблюдаются существенные различия. Это свидетельствует о несхожести начальных этапов развития болот. На одних болотах более или менее длительной была озерная фаза развития, они подстилаются сапропелем. Другие сформировались в мелководных бассейнах, об этом говорит гипновый низинный торф, приуроченный к самым глубоким участкам дна, а основная их часть сформировалась путем заболачивания суши, в таком случае на дне лежат древесные и древесно-пушицевые переходные торфы (Yurkovskaya, Elina, 1992). За исключением начальных этапов, развитие болот в дальнейшем шло по одному пути.

Рассмотрим детальнее растительность комплексов, характерных для северовосточноевропейских верховых болот. Самыми распространенными являются грядово-мочажинные комплексы, на многих болотах занимающие почти всю поверхность болота, за исключением самой вершины и окраины. Эти комплексы довольно

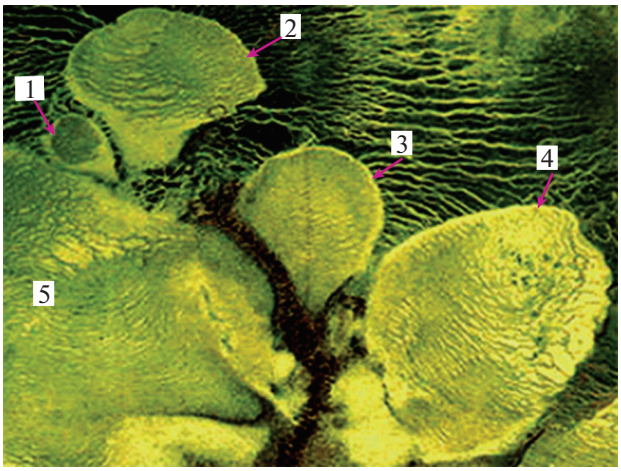

Рис. 1. Пространственная организация болотной системы Себболото, аэрофотоснимок 64°31′ с.ш. 44°17′ в.д.

Fig. 1. Spatial organization of the Sebboloto miresystem, aerial view 64°31′ N 44°17′ E.

однообразные. Площадь мочажин обычно несколько превышает площадь гряд. Только у самой вершины обратное соотношение. Размеры мочажин от вершины болота к окраине постепенно увеличиваются. Гряды невысокие (0.3–0.4 м) и широкие (3–5 м). В их моховом покрове господствует *Sphagnum fuscum*, отличающийся не только постоянством, но и высоким покрытием. Наиболее частыми являются асс. Pinus sylvestris–Chamaedaphne calyculata–Sphagnum fuscum (табл. 1, 1), свойственная всему ареалу этих болот, и Pinus sylvestris–Chamaedaphne calyculata–Empetrum nigrum–Sphagnum fuscum (табл. 1, 2), встречающаяся в основном в северной части их ареала. Наличие сосны и ее значительное участие в растительном покрове не только гряд, но и вершины болота – также характерный признак болот этого типа. Они существенно отличаются этим от болот западнорусского, южноприбеломорского типов, на которых в центральных частях сосен значительно меньше и они ниже. Здесь обычны не только *Pinus sylvestris* f. *willkommii*, но и f. *litwinowii*, достигающая высоты 3.5–4 м. Часто много еще более высокого сухостоя.

Растительность мочажин более разнообразна, но еще беднее флористически. Наиболее характерны сообщества асс. Eriophorum vaginatum–Sphagnum balticum, Eriophorum vaginatum–Scheuchzeria palustris–Sphagnum balticum, Scheuchzeria palustris–Sphagnum balticum. Каждая из них представлена типичной и субассоциацией с *Andromeda polifolia*, характерной для менее увлажненных, по сравнению с типичными, местообитаний. Данные ассоциации отличаются друг от друга доминирующими видами травяного покрова. Они представляют собой последова-

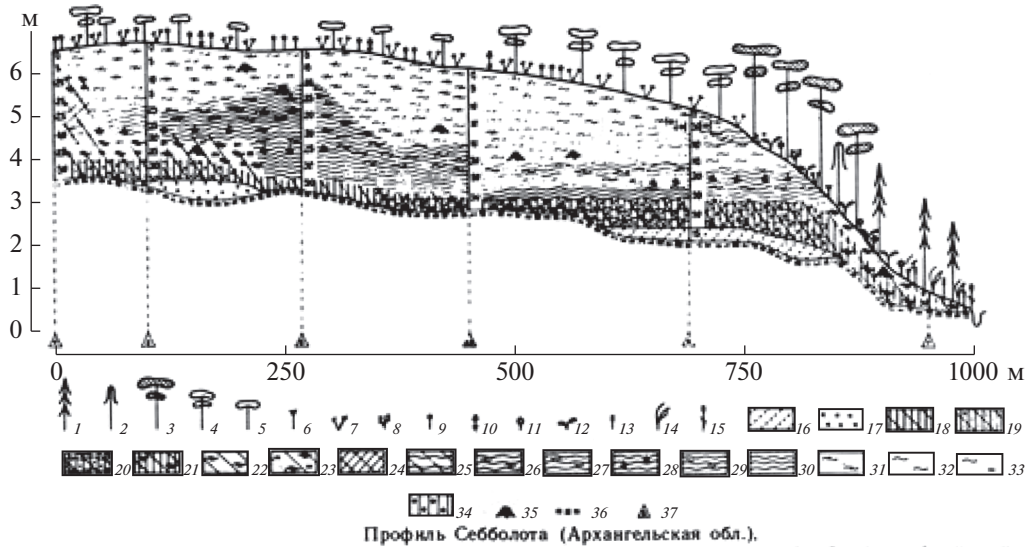

Рис. 2. Профиль верхового болота.
1 – *Picea obovata*, *2* – *Betula pubescens*, *3* – *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *4* – *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *5* – *Pinus sylvestris* f. *willkommii*, 6 – *Ledum palustre*, *7* – *Chamaedaphne calyculata*, *8* – *Betula nana*, *9* – *Eriophorum vaginatum*, *10* – *Scheuchzeria palustris*, *11* – *Rubus chamaemorus*, *12* – *Vaccinium myrtillus*, *13* – *Equisetum fluviatile*, *14* – *Calamagrostis canescens*, *15* – *Phalaroides arundinacea*; низинные торфы: *16* – гипновый, *17* – хвощовый; переходные торфы: *18* – древесный, *19* – березовый, *20* – березово-пушицевый, *21* – древесно-сфагновый, *22* – сфагновый, *23* – шейхцериево-сфагновый, *24* – осоковый, *25* – пушицевый; верховые торфы: *26* – пушицево-сфагновый (*Sphagnum fuscum*), *27* – пушицево-сфагновый (*S. magellanicum*), *28* – пушицево-сфагновый (*S. angustifolium*), *29* – пушицево-сфагновый (мочажинный), *30* – пушицевый, *31* – фускум, *32* – сфагновый мочажинный, *33* – шейхцериево-сфагновый пушицево-сфагновый (мочажинный), *34* – сосновый, *35* – пень, *36* – глина, *37* – номера скважин.

Fig. 2. Profile of the raised bog.
1 – *Picea obovata*, *2* – *Betula pubescens*, *3* – *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*, *4* – *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *5* – *Pinus sylvestris* f. *willkommii*, 6 – *Ledum palustre*, *7* – *Chamaedaphne calyculata*, *8* – *Betula nana*, *9* – *Eriophorum vaginatum*, *10* – *Scheuchzeria palustris*, *11* – *Rubus chamaemorus*, *12* – *Vaccinium myrtillus*, *13* – *Equisetum fluviatile*, *14* – *Calamagrostis canescens*, *15* – *Phalaroides arundinacea*; eutrophic peat types: *16* – brown moss peat, *17* – Equiseteti peat; mesotrophic peat types: *18* – woody peat, *19* – Betuleti peat, *20* – Betulo-Eriophoreti peat, *21* – woody-Sphagnum moss peat, *22* – Sphagneti peat, *23* – Scheuchzerio-Sphagneti peat, *24* – Cariceti peat, *25* – Eriophoreti peat; oligotrophic peat types: *26* – Eriophoro-Sphagneti fuscum peat, *27* – Eriophoro-Sphagneti magellanicum peat, *28* – Eriophoro-Sphagneti angustifolium peat, *29* – Eriophoro-Sphagneti hollow peat, *30* – Eriophoreti peat, *31* – Sphagneti fuscum peat, *32* – Sphagneti hollow peat, *33* – Scheuchzerio-Sphagneti and Eriophoro-Sphagneti hollow peat, *34* – Pineti peat; other: *35* – stump, *36* – clay, *37* – well numbers.

тельный сукцессионный ряд и связаны с определенными уровнями болотных вод и размерами мочажин. Первые самые небольшие (не более 2–5 м ширины, УБВ от –5 до –10 см), последние встречаются в мочажинах до 10–15 м шириной, с УБВ от 0 до –3 см. Широко распространены также мочажины со *Sphagnnum majus*, асс. Eriophorum vaginatum–Scheuchzeria palustris–Sphagnum majus и Scheuchzeria palustris–Sphagnum majus (рис. 3). Последние приурочены к самым крупным мочажинам шириною от 15 до 20 м и длиною до 100–300 м с высоко стоящей водой (–3, 0, +3 см), а на севере региона часто встречаются также мочажины со *Sphagnum lindbergii*.

Рис. 3. Мочажина Scheuchzeria palustris–Sphagnum majus.
Fig. 3. Hollow Scheuchzeria palustris–Sphagnum majus.

Значительные площади на крупных болотных массивах в северной тайге занимают регрессивные дистрофные комплексы, для которых характерны гряды с обилием лишайников и большие денудированные мочажины шириною до 20–50 м. Они сосредоточены в верхних участках склонов, а на болотах площадью более 500 га занимают часто всю центральную часть массивов, включая их вершину.

В регрессивном комплексе на грядах преобладают сообщества асс. Pinus sylvestris–Empetrum nigrum–Rubus chamaemorus–Cladina-Sphagnum fuscum (табл. 1, 3). Даже в регрессивном комплек-

се гряды бывают сильно облесены. Сообщества со значительным участием *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* характерны для наименее регрессивных участков грядово-мочажинных комплексов. Увеличение низкорослых форм связано с развитием регрессивных комплексов и увеличением размеров массивов. В центре крупных болот с обширными участками регрессивных комплексов гряды почти безлесны.

Другая особенность растительного покрова гряд в регрессивном комплексе – появление микропонижений с растениями, чуждыми грядам. Это прежде всего влаголюбивые мхи – *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*. Предшественниками их являются участки с синузиями психрофильных мхов (*Dicranum affine*, *Pleurozium schreberi*), печеночников (*Mylia anomala*), лишайниками (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*), они сменяются упомянутыми сфагнами, которые разрастаются и вместе с сопутствующими им сосудистыми растениями образуют микроценозы или фрагменты фитоценозов, чуждые сообществам гряд. Наблюдались разные стадии формирования таких микроценозов, которые начинались с вымокания и осклизнения лишайников, поселения печеночников, а затем сфагновых мхов. Некоторые из них потом вновь заполнялись лишайниками или *Sphagnum fuscum*, площадь других увеличивалась, и на многих грядах регрессивного комплекса они занимали до 10% площади, сосредоточиваясь в понижениях размером от 0.75–1 м ширины до 1–3 м длины. Подобные микроценозы уже представляют зачатки будущих мочажин, а их состав по набору видов близок к составу аналогичных мочажин. “Грядовые” виды находятся в малом обилии и угнетенном состоянии. В дальнейшем такие микроценозы отшнуровываются от гряды и присоединяются к рядом расположенной мочажине или гряда распадается на части и формируется новая мочажина. Таким путем происходит увеличение площади мочажин и уменьшение площади гряд.

Денудированные мочажины имеют пестрый, т.е. очень неравномерный и разнородный покров, состоящий из отдельных, часто сменяющихся пятен – фрагментов разных фитоценозов, перемежающихся с участками обнаженного торфа. В их моховом покрове чередуются *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. papillosum*, *Cladopodiella fluitans*, лишайник *Cetrariella delisei*, в травяном – *Trichophorum cespitosum*, *Carex limosa*, *Drosera anglica*, *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, а на севере региона местами и *Eriophorum russeolum*. Иногда каждый из фрагментов занимает лишь небольшое пятно, в некоторых мочажинах преобладают 1–2 фрагмента, а остальные вкраплены в этот фон. Порой вся мочажина – сплошной обнаженный торф, а фрагменты с растительным покровом прижаты к краям и углам ее.

Таблица 1. Значения классов константности видов ассоциаций Sphagneta fusci северовосточноевропейских верховых болот
Table 1. Values of species constancy classes in Sphagneta fusci associations of northeastern European raised bogs

Вид Species	Ассоциации/Associations		
	1	2	3
	Число описаний Number of releves		
	11	20	18
Empetrum nigrum	r	V	V
Vaccinium myrtillus	0	II	II
V. uliginosum	II	V	V
V. vitis-idaea	0	II	II
Drosera rotundifolia	I	V	V
Dicranum affine	III	III	IV
Pleurozium schreberi	r	III	III
Mylia anomala	II	IV	IV
Cladina rangiferina	II	3-IV	15-V
Sphagnum nemoreum	0	III	V
Cetraria islandica	0	II	V
Cladina stellaris	0	III	V
Trichophorum cespitosum	0	r	IV
Sphagnum angustifolium	III	III	V
S. balticum	II	II	IV
S. lindbergii	0	I	III
Oxycoccus palustris	IV	IV	II
Pinus sylvestris	V	V	V
Andromeda polifolia	V	V	V
Betula nana	II	II	II
Chamaedaphne calyculata	V	V	V
Ledum palustre	V	V	V
Oxycoccus microcarpa	V	V	V
Rubus chamaemorus	V	V	V
Carex pauciflora	II	II	II
Eriophorum vaginatum	V	V	V
Sphagnum fuscum	V	V	V
Polytrichum strictum	II	II	I
Cladina arbuscula	II	III	III
Среднее число видов Average number of species	13	18	22

Примечание/Note. Ассоциации/Associations: 1 – Pinus sylvestris–Chamaedapne calyculata–Sphagnum fuscum; 2 – Pinus sylvestris–Chamaedapne calyculata–Empetrum nigrum–Sphagnum fuscum; 3 – Pinus sylvestris–Empetrum nigrum–Rubus chamaemorus–Sphagnum fuscum–Cladina.

Рис. 4. Мочажина с голым торфом.
Fig. 4. Hollow with bare peat.

Длина пятен обнаженного торфа достигает иногда свыше 100 м при ширине 15–25 м (рис. 4). На севере региона для мочажин характерны фитоценозы асс. Trichophorum cespitosum–Sphagnum lindbergii. Они особенно свойственны молодым небольшим мочажинам, а также крупным денудированным мочажинам, сосредотачиваясь в их углах. На севере часто встречаются и мочажины асс. Eriophorum russeolum–Sphagnum balticum, Eriophorum russeolum–Sphagnum lindbergii, Eriophorum russeolum–Sphagnum majus.

Во флоре этих болот, по неполным данным, насчитывается 55 видов сосудистых растений, 25 видов листостебельных мхов (из них 17 сфагновых), 10 лишайников, 3 Hepaticae. Флора специально не изучалась, особенно ущербны данные о Hepaticae, недостаточно изучены лишайники, нет данных о водорослях, которые свойственны мочажинам в регрессивных комплексах и встречаются в озерках. Виды-эпифиты и эпиксилы игнорировались намеренно, так как они связаны с породой дерева или минерала и идентичны в лесу и на болоте. Более половины всех сосудистых растений (35 видов) характерны для нетипичных местообитаний, в том числе 27 для краевого заболоченного леса, а также топей. В олиготрофных и дистрофных фитоценозах центральной части насчитывается 19 видов сосудистых растений, 16 – листостебельных мхов (из них 12 сфагновых), 5 видов лишайников (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Cetrariella delisei*, *C. islandica*), все 3 Hepaticae (*Mylia anomala*, *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata*). Среди трав и кустарничков господствуют *Eriophorum vaginatum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa* (реже), *Chamaedaphne calyculata*, *Rubus chamaemorus*, *Empetrum nigrum* s.l., *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *O. palustris*. В северотаежной подзоне часто доминирует *Trichophorum cespitosum*, а к северо-востоку от реки Пинега в мочажинах активной становится *Eriophorum russeolum*. Следует отметить частое присутствие в олиготрофных центральных частях массивов *Carex pauciflora*, а местами *Melampyrum pratense*. В фитоценозах болот, расположенных в бассейне реки Сев. Двина еще встречаются иногда западные виды, характерные для болот субокеанической и северо-западной групп: *Sphagnum cuspidatum*, *S. rubellum*, *S. tenellum*. Несколько раз мною были описаны фитоценозы с *Calluna vulgaris*, который обычно отсутствует на болотах этого типа.

Широко распространена сосна, представленная на северовосточноевропейских верховых болотах в основном тремя формами: *Pinus sylvestris* f. *litwinowii*, *P. sylvestris* f. *willkommii*, *P. sylvestris* f. *pomorica*. Изучение и описание болотных форм сосны является одной из прерогатив русского болотоведения со времен В.Н. Сукачева и его ученика, талантливого геоботаника Р.И. Аболина (Sukachev, 1905; Abolin, 1915; Solonevich, 1962; Volkova, 2000). Последняя выделяемая мною форма “pomorica” не была никем ранее описана, так как эти болота до начала наших исследований были изучены очень слабо. Мое же описание чисто физиономическое и требует, безусловно, серьезной корректировки специалистом. Эта экологическая форма сосны характерна для центральных частей крупных болот данного типа, особенно для гряд регрессивного комплекса. Она образуется под влиянием сильных ветров и мороза. При этом отмирает (отмерзает) верхушечный побег, крона становится флагообразной, а ствол перекручивается, приобретая иногда причудливые извилистые формы. Высота ее обычно чуть более 1 м. Она напоминает формы сосны, растущие на южноприбеломорских болотах (Elina, Yurkovskaya, 1965; Elina, 1971). И потому я ей присвоила название pomorica.

Итак, на огромной площади ареала выявлена географическая неоднородность морфологии, структуры и состава растительного покрова, мощности (глубины) торфяной залежи северовосточноевропейских верховых болот. Ранее описанный тип (Katz, 1948) является типичным вариантом этих болот, встречающимся по всему региону и заходящему на восток Карелии, но особенно характерным для южной полосы. Для этого варианта отмечаем безраздельное господство грядово-мочажинных комплексов со *Sphagnum fuscum* и *Chamaedaphne calyculata* на грядах, *Sphagnum balticum* и *S. majus* в мочажинах. Северотаежный вариант этих болот представлен крупными массивами с обилием лишайников на грядах, а в мочажинах наряду со *Sphagnum balticum* и *S. majus* заметным доминантом становится *S. lindbergii*. Существенное значение на севере приобре-

тает в покрове гряд *Empetrum nigrum* s.l., а *Trichophorum cespitosum* и на грядах, и в мочажинах.

Травяно-сфагново-гипновые с грядово-мочажинно-озерковыми комплексами в вогнутой части **северовосточноевропейские аапа болота**

Напомню главные особенности аапа болот, отличающие их от верховых: 1. вогнутая форма поверхности (у верховых выпуклая); 2. наличие гетеротрофных грядово-мочажинных или грядово-озерковых комплексов в вогнутой части болотного массива (у верховых они располагаются на вершине и склонах, т.е. выпуклых частях болота и гомотрофны по своей структуре); 3. торфяная залежь в центре болота низинного или переходного типа, а по периферии смешанного (у верховых – преобладает верховой тип залежи, только по краю могут быть переходные и низинные); 4. водно-минеральное питание складывается за счет атмосферных, делювиальных и подземных вод (у верховых – только атмосферное); 5. в отличие от верховых в растительном покрове аапа три доминантных синузии – травяная, сфагновая и гипновая (у верховых доминируют сфагновые мхи).

Подчеркнем также значительную проточность вод в связи с сильным уклоном болота по траверзу, впервые это отчетливо было показано О.Л. Кузнецовым (Kuznetsov, 2017). Главное, что обуславливает резкое различие состава и структуры растительного покрова аапа и верховых болот – это различие водного режима. Это было блестяще показано в работе финского исследователя T. Tohvanainen (2011). Многие особенности структуры и развития аапа болот выявлены Кузнецовым в Карелии (Kuznetsov, 1980, 1982; Kuznetsov, Yurkovskaya, 2016).

Анализ и дешифрирование космических снимков, как и исследования последней четверти XX века и начала XXI-го окончательно подтвердили утверждение о панбореальном распространении аапа болот, высказанное a priori Rauno Ruuhijarvi еще в 1960 г. (Ruuhijarvi, 1960). Нанесены на карту местонахождения аапа болот в Канаде (Zoltai, Pollett, 1983; Wells, Zoltai, 1985). Они обнаружены на севере США, в штатах Мен и Миннесота (Hofstetter, 1983; Davis, Anderson, 2001 и др.). Они показаны мною на картах растительности России и Европы. Первые данные об аапа болотах в Сибири стали появляться с 60-х годов (Storozheva, 1960; Romanova, Usova, 1969; Preys, 1978). В России они распространены в лесотундре, северной и средней тайге; и от западной границы России до Тихого океана (Yurkovskaya, 2010, 2011).

Долгое время, с тех пор как их впервые описали Н.Я. Кац (Katz, 1928) и Ю.Д. Цинзерлинг (Zinserling, 1929), бассейн средней Печоры считался изолированным местонахождением аапа болот этого типа. И только с началом исследований в связи с составлением Карты растительности европейской части СССР (Karta..., 1979) и просмотром аэрофотоснимков мною была установлена сплошная полоса распространения аапа болот на протяжении всего таежного северо-востока, смыкающаяся на западе с карельскими аапа болотами (Yurkovskaya, 1977). Первоначально граница между карельскими и северовосточноевропейскими аапа болотами проводилась мною по реке Выг и Онежскому озеру, но позднее исследования карельских болотоведов выяснили (Kutenkov, 2006), что эту границу следует проводить восточнее. Одним словом, как было сказано выше, ареал верховых и аапа болот на северо-востоке Европы совпадает, только в отличие от Карелии аапа болота на северо-востоке уступают верховым, хотя в некоторых местах, а не только по Средней Печоре, они занимают значительные площади. В целом же можно сказать, что соотношение верховых и аапа болот аналогично соотношению еловых и сосновых лесов в тайге и зависит это в основном от геоморфологии и водного питания болот.

Исследования в Республике Коми проводила Р.Н. Алексеева (Alekseeva, 1974, 1988), а позднее вплоть до настоящего времени ведет Н.Н. Гончарова (Goncharova, 2014). Мною с начала 70-х годов велись исследования аапа болот в Архангельской области и Республике Коми, а в настоящее время под руководством О.Л. Кузнецова продолжают их изучение в Архангельской области карельские и местные специалисты (Kuznetsov et al., 2013).

Аапа болота занимают проточные котловины, но нередко, особенно в Архангельской области, они встречаются в сочетании с верховыми внутри болотных систем, подавляющую площадь которых занимают верховые. В этих системах чаще всего они располагаются на месте транзитных топей. При этом на юге ареала аапа болот (вплоть до севера южной тайги) сохраняются лишь те из них, которые входят в состав болотных систем. Южнее севера южной тайги по всей европейской тайге они отсутствуют, а проточные топи в системах приобретают свой классический характер, так называемые гладкие транзитные топи, т.е. без грядово-мочажинного комплекса с евтрофной травяной, травяно-моховой или мезотрофной травяно-сфагновой растительностью. Впрочем, гладкие топи встречаются в системах, на протяжении всего ареала верховых болот, вплоть до их северной границы.

Размеры болотных массивов сильно варьируют, но много крупных болот площадью несколько тысяч гектаров (Nikonov, 1953; Alekseeva, 1974; Goncharova, 2014). Но более часто встречаются и по количеству преобладают аапа болота небольших размеров.

Таблица 2. Значения классов константности видов ассоциаций Sphagneta papillosi северовосточноевропейских аапа болот
Table 2. Values of species constancy classes in Sphagneta papillosi associations of northeastern European aapa mires

Вид Species	Ассоциации/Associations			
	1	2	3	4
	Число описаний Number of relives			
	8	9	12	10
Betula pubescens	II	0	0	0
Carex pauciflora	0	II	III	II
Sphagnum subfulvum	II	0	0	0
S. magellanicum	III	V	II	II
Trichophorum cespitosum	II	0	V	I
Eriophorum angustifolium	V	V	II	IV
Juncus stygius	I	I	III	I
Loeskypnum badius	0	0	II	0
Carex chordorrhiza	I	II	III	V
Warnstorfia exannulata	0	0	0	I
W. fluitans	0	0	0	I
Carex lasiocarpa	V	V	V	I
Betula nana	V	V	IV	IV
Chamaedaphne calyculata	II	II	I	I
Equisetum fluviatile	III	III	II	II
Sphagnum papillosum	V	V	V	V
Pinus sylvestris	II	0	I	0
Andromeda polifolia	V	V	V	V
Oxycoccus palustris	V	V	IV	V
Trichophorum alpinum	I	0	II	II
Carex limosa	III	III	II	II
C. rostrata	IV	III	III	III
Eriophorum vaginatum	0	I	I	I
Drosera anglica	II	IV	III	II
D. rotundifolia	IV	V	IV	IV
Menyanthes trifoliate	V	V	V	V
Scheuchzeria palustris	III	V	V	III
Sphagnum fallax	I	I	I	0
S. flexuosum	V	III	IV	II
S. jensenii	I	II	III	I
S. lindbergii	0	II	I	0
S. majus	0	I	I	0
S. russowii	0	II	I	I
S. subsecundum	0	I	0	I
S. warnstorfii	I	I	0	0
Straminergon stramineum	III	III	III	IV
Hepaticae	0	0	II	II
Среднее число видов Average number of species	14	15	14	13

Примечание/Note. Ассоциации/Associations: 1 – Betula nana–Carex lasiocarpa–Sphagnum papillosum; 2 – Carex lasiocarpa–Sphagnum papillosum; 3 – Trichophorum cespitosum–Sphagnum papillosum; 4 – Carex chordorrhiza–Sphagnum papillosum.

По макро- и микроморфологии они очень сходны с аапа болотами Карелии; также имеют вогнутую поверхность и уклон по продольному траверзу. В вогнутой части массивов развит грядово-мочажинный микрорельеф, а по окраинам кочковатый или окраины ровные. Наряду с грядово-мочажинным и грядово-озерковым комплексами, характерными для аапа болот Карелии, широко распространены грядово-озерково-топяные. Любопытно, что на некоторых болотах гряды и мочажины имеют концентрическую форму и физиономически напоминают расположение гряд и мочажин на верховых болотах. Это впервые было отмечено Н.Н. Гончаровой на космоснимке болота Пурганюр, а впоследствии этот болотный массив был изучен ею в натуре (Goncharova, Dubrovskiy, 2014).

В заключение повторим следующее: аапа болота имеют панбореальный ареал и в России они встречаются от ее западных границ до восточных.

Залежь этих аапа болот неглубокая (2–4 м), максимум 6 м (Nikonov, 1953; Yurkovskaya, 1984). Они отличаются большим разнообразием слагающих торфов. Характерны залежи переходного и низинного типа, топяного и топяно-лесного вида строения. Нередко и в низинном типе залежи верхний слой образован переходными торфами.

Растительный покров пестр и разнообразен. Преобладают многочисленные грядово-мочажинно-озерковые и озерково-топяные комплексы. На положительных элементах микрорельефа, как на всех типах аапа, господствуют сфагновые сообщества, а к отрицательным приурочены травяные и гипновые. Но в отличие от карельских аапа болот доля участия в мочажинах травяно-гипновых сообществ значительно сократилась, а роль сфагновых сообществ увеличилась.

Сообщества формации Sphagneta papillosi являются самыми распространенными, формируя покров гряд, кочек, ковров (табл. 2). Высота гряд варьирует от 20 до 40 см, но в основном равна 25 см, а высота кочек всего 10–15 см, среди них много крупных плоских кочек-подушек.

УБВ в межень под грядами составляет 10–20 см ниже поверхности мохового покрова, а под кочками и в сообществах ковра – –5...–10 см. Эдификаторная роль *Sphagnum papillosum* хорошо выражена, он редко уступает под натиском травяно-кустарничкового покрова. Местами усиливается роль более влаголюбивых видов секции Cuspidata, реже более евтрофных (*Sphagnum subfulvum*, *S. warnstorfii*), которые вообще редко отмечают на болотах этого типа, иногда усиливается роль *Sphagnum magellanicum* и *S. russowii*. Только 3 вида имеют V класс константности: *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus palustris* и *Menyanthes trifoliata*. *Carex lasiocarpa* в сравнении с карельскими встречается значительно реже, но по-прежне-

му является характерным содоминантом узких извилистых гряд аапа и в ветреные дни колышется словно ковыль в степи. Нет *Juniperus*, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris*, которые в сообществах ряда ассоциаций карельских аапа болот были содоминантами. Остальные содоминанты те же: *Betula nana*, *Carex lasiocarpa*, *Trichophorum cespitosum*, но добавляются еще *Carex chordorrhiza* и *C. rostrata*. Очень широко распространена здесь *Eriophorum angustifolium* (IV класс константности, тогда как в Карелии в этой формации она относилась к I классу).

Асс. Betula nana–Carex lasiocarpa–Sphagnum papillosum формирует покров гряд. Основную массу травяно-кустарничкового яруса образует *Carex lasiocarpa*, местами ее покрытие достигает 50–65%. Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется от 25 до 85%, составляя в среднем 50%. Число видов в сообществах варьирует от 12 до 18 (табл. 2, 1).

Асс. Carex lasiocarpa–Sphagnum papillosum (табл. 2, 2) также образует покров гряд и ковров. Но гряды ниже, от 10–15 до 20 см. Покрытие и обилие *Carex lasiocarpa* ниже, чем в предыдущей ассоциации, а *Betula nana* хотя и присутствует во всех сообществах, но совсем теряет свою доминирующую роль, встречаясь рассеянно или единично. Значительно ниже и общее покрытие травяно-кустарничкового яруса, оно изменяется от 10 до 40%, а в среднем около 20%. По составу ассоциация близка к предыдущей, но увеличилось присутствие более влаголюбивых и светолюбивых видов, например *Carex chordorrhiza*, *Drosera anglica*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum magellanicum*.

Асс. Trichophorum cespitosum–Sphagnum papillosum является самой распространенной (табл. 2, 3). Ее фитоценозы характерны для узких низких гряд, встречаются на плоских кочках-подушках и образуют ковры. Высота гряд и кочек 10–20 см. Ширина гряд от 0.5 до 4 м, но в основном не шире 1–1.2 м. УБВ колеблется от –5 до –15 см. Можно выделить субассоциацию с *Betula nana*, которая характерна для более высоких и широких гряд. Обилие и покрытие *Trichophorum* варьирует от 10 до 70%; во многих ценозах разрастается *Andromeda polifolia*, покрытие которой местами достигает 20%. Растения более высокие, как *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, встречаются единично или рассеянно и яруса не образуют. *Trichophorum cespitosum* формирует собственный ярус высотой 20–30 см, где постоянно присутствует *Scheuchzeria palustris*. Данная ассоциация отличается от предыдущих не только доминантами травяно-кустарничкового яруса, но и значениями константности ряда видов. Только в этой ассоциации встретился *Loeskypnum badium*, характерный для сообществ с повышенной трофностью. Выше средней константность у *Juncus stygius*.

Асс. Carex chordorrhiza–Sphagnum papillosum по принципу выделения некое исключение, так как я ее называю по дифференцирующему виду, встречающемуся с высоким постоянством, но не всегда с высоким обилием и доминирующая роль его сомнительна (табл. 2, 4). Во всех сообществах этой ассоциации хорошо выражен ярус, образованный *Menyanthes trifoliata*. В этой ассоциации можно выделить 3 субассоциации: типичную, с *Carex rostrata* и с *Carex lasiocarpa*.

В процессе сукцессии типичная субассоциация Carex chordorrhiz–Sphagnum papillosum является начальной стадией образования травяно-сфагновых сообществ с господством *Sphagnum papillosum*. Она занимает небольшие плоские кочки. В ее покрове, помимо *Carex chordorrhiza*, велика роль других травянистых видов, характерных для мочажин. Субассоциации с *Carex rostrata* и с *Carex lasiocarpa* указывают путь от плоских кочек к грядам. При этом гряды с *Carex rostrata* более типичны для периферийной части грядово-озерково-мочажинного комплекса и чаще сочетаются со сфагновыми мочажинами, а гряды с *Carex lasiocarpa* – для центральных частей этого комплекса и входят в состав комплексов с озерками и травяными мочажинами.

Наиболее продвинутыми в сукцессионном ряду являются 2 первые ассоциации, они особенно характерны для гряд, составляющих основу грядово-мочажинно-озеркового комплекса. Сообщества ассоциации с *Trichophorum cespitosum* характерны для узких молодых гряд, они нередко располагаются поперек основного направления гряд и, по-видимому, возникают в результате изменения гидрологического режима в процессе развития болота. Фитоценозы Carex lasiocarpa–Sphagnum papillosum занимают более высокие и широкие гряды, направленные поперек основного стока и часто перпендикулярно грядам с *Trichophorum cespitosum*. Я предполагаю, что гряды с *Trichophorum cespitosum* стали развиваться значительно позднее, чем гряды с *Carex lasiocarpa*.

Сообщества Sphagneta fusci на основной части ареала встречаются значительно реже чем в Карелии. Они чаще всего встречаются на кочках посреди гряд со *Sphagnum papillosum* или образуют самостоятельные более крупные кочки, иногда собранные в грядообразные цепочки, изредка формируют покров гряд. Обычно в комплексах, где имеются сообщества со *Sphagnum fuscum*, сосуществуют и преобладают по площади сообщества со *Sphagnum papillosum* и *S. magellanicum*, которые также приурочены к положительным эле-

Таблица 3. Значения классов константности видов ассоциаций Sphagneta magellanici северовосточноевропейских аапа болот
Table 3. Values of species constancy classes in Sphagneta magellanici associations of northeastern European aapa mires

Вид Species	Ассоциации/Associations		
	1	2	3
	Число описаний Number of releves		
	8	9	12
Ledum palustre	II	0	0
Drosera rotundifolia	III	V	V
Carex rostrata	IV	I	II
Sphagnum angustifolium	III	0	0
S. papillosum	I	III	III
S. russowii	III	I	0
Chamaedaphne calyculata	V	0	III
Trichophorum cespitosum	I	IV	0
Straminergon stramineum	II	0	V
Carex pauciflora	II	0	V
Eriophorum angustifolium	II	I	IV
Andromeda polifolia	V	V	V
Betula nana	IV	V	V
Carex lasiocarpa	IV	III	V
Menyanthes trifoliata	V	V	V
Warnstorfia exannulata	0	0	0
W. fluitans	0	0	0
Sphagnum magellanicum	V	V	V
Empetrum nigrum	II	0	I
Oxycoccus microcarpus	I	II	0
O. palustris	V	V	V
Rubus chamaemorus	I	II	I
Eriophorum vaginatum	I	II	II
Carex chordorrhiza	I	I	I
C. limosa	II	II	I
Equisetum fluviatile	I	0	0
Scheuchzeria palustris	II	III	II
Sphagnum balticum	0	I	I
S. fallax	I	0	I
S. flexuosum	II	I	II
S. fuscum	II	I	II
S. warnstorfii	I	0	0
Pohlia nutans	I	0	0
Polytrichum strictum	II	II	II
Среднее число видов Average number of species	13	13	13

Примечание/Note. Ассоциации/Associations: 1 – Chamaedaphne calyculata–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum; 2 – Andromeda polifolia–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum; 3 – Betula nana–Carex lasiocarpa–Sphagnum magellanicum.

ментам микрорельефа. Но господствуют во всех комплексах травяные или травяно-сфагновые сообщества топяных местообитаний или вторичные озерки, почти лишенные растений. Высота кочек и гряд колеблется от 35 до 60 см. УБВ стоит на 25–30 см ниже поверхности мохового покрова.

Всего выделено 4 ассоциации: Empetrum nigrum–Menyanthes trifoliata–Sphagnum fuscum, Chamaedaphne calyculata–Empetrum nigrum–Menyanthes trifoliata–Sphagnum fuscum, Andromeda polifolia–Menyanthes trifoliata–Sphagnum fuscum, Chamaedaphne calyculata–Menyanthes trifoliata–Sphagnum fuscum.

Но к северу роль фитоценозов со *Sphagnum fuscum* в растительном покрове возрастает, а самое интересное сообщает об этих сообществах Н.Н. Гончарова, которая много работала на аапа болотах в республике Коми в полосе крайнесеверной тайги (Goncharova, 2014). На этих болотах наряду с минеротрофными мочажинами, вторичными озерками и мочажинами-римпи часты очень длинные и высокие гряды со *Sphagnum fuscum*, на которых отсутствуют минеротрофные виды, их растительность абсолютно аналогична растительности гряд верховых болот.

Фитоценозы формации Sphagneta magellanici на северовосточноевропейских аапа болотах занимают второе место среди сфагновых сообществ, характерных для положительных форм микрорельефа, т.е. то, которое на карельских аапа болотах отведено ценозам Sphagneta warnstorfii. Данная совокупность фитоценозов должна быть выделена в минеротрофную субформацию, так как около 10 видов, характерных для них, вообще не встречаются в олиготрофных фитоценозах Sphagneta magellanici. Это *Carex chordorrhiza*, *C. lasiocarpa*, *C. limosa*, *C. rostrata*, *Equisetum heleocharis*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Scheuchzeria palustris*, *Sphagnum warnstorfii*, *Straminergon stramineum* (табл. 3). Некоторые из этих видов являются субдоминантами: *Menyanthes trifoliata*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*.

Сообщества ассоциации Chamaedaphne calyculata–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum встречаются на кочках и грядах аапа болот (табл. 3, 1). Они особенно свойственны для окраинного кочковато-равнинного комплекса и для периферической части центрального грядово-мочажинного комплекса. В последнем они сочетаются с травяно-сфагновыми мочажинами со *Sphagnum jensenii*, *Eriophorum russeolum*, *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*. Высота кочек и гряд колеблется в пределах 0.3–0.5 м. УБВ от –15 до –35 см.

Высота кустарничкового яруса 20–35 см, а *Menyanthes* образует приземистый ярус высотой 5–10 см. Высокие травы и *Betula nana* составляют разреженный полог высотой 50–60 см, изредка

они формируют более или менее выраженный верхний ярус. Гряды и кочки безлесны. Иногда на окраинах встречается сухостой сосны.

Общее покрытие травяно-кустарничкового покрова сильно меняется – от 10 до 70%, как и у господствующих видов: *Chamaedaphne calyculata* – от 10 до 60%, *Menyanthes* – от 10 до 40%. Различаем 2 субассоциации: типичную и с *Carex rostrata*.

Сообщества ассоциации Andromeda polifolia–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum (табл. 3, 2) располагаются на небольших высоких кочках или грядах, проективное покрытие *Andromeda* достигает 20–30%.

Асс. Betula nana–Carex lasiocarpa–Sphagnum magellanicum характерна для широких гряд аапа болот (табл. 3, 3). Высота их 20–35 см, а ширина – 5 м. Уровень болотных вод стоит на 15–20 см ниже сфагнового покрова. *Carex lasiocarpa* и *Betula nana* образуют высокий (до 70 см) и густой (покрытие до 40–70%) ярус. Покрытие и обилие *Menyanthes* сильно варьирует (от 5 до 60%).

Все 3 ассоциации хорошо расчленяются по видовому составу и месту в сукцессионном ряду. Chamaedaphne calyculata–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum является самой продвинутой в сукцессионном ряду и характеризуется наибольшей олиготрофизацией. Только в ней встречаются *Ledum palustre и Sphagnum angustifolium*. Betula nana–Carex lasiocarpa–Sphagnum magellanicum представляет переход от Sphagneta papillosi к Sphagneta magellanici. Andromeda polifolia–Menyanthes trifoliata–Sphagnum magellanicum – начальный этап в образовании сообществ Sphagneta magellanici путем зарастания небольших кочек или, как предыдущая, переход от Sphagneta papillosi к Sphagneta magellanici.

Сообщества Sphagneta jensenii (табл. 4), как и Sphagneta magellanici, подчеркивают своеобразие северовосточноевропейских аапа болот. Они широко распространены на аапа болотах этого типа и в отличие от всех перечисленных выше сфагновых, характерны для отрицательных форм микрорельефа – мочажин и топей. Участие сообществ со *Sphagnum jensenii*, как характерную особенность северовосточноевропейских аапа болот, отмечают все их исследователи (Katz, 1948, 1971; Alekseeva, 1974; Boch, Vasilevich, 1980; Goncharova, 2014).

Сообщества Sphagneta jensenii характерны для периферийной части грядово-мочажинного комплекса, а также образуют топяные ковры между грядово-мочажинным комплексом и краевым заболоченным лесом, реже встречаются в виде бордюра вдоль озерков или образуют заливы в их углах и тогда могут быть обнаружены и в центре болота.

Асс. Eriophorum russeolum–Sphagnum jensenii (табл. 4, 1) встречается во всех перчисленных местообитаниях, но наиболее характерна для грядово-топяных комплексов, в которых мочажины-топи достигают ширины 50 м и занимают 70–85% площади комплекса. УБВ колеблется от 0 до –5 см. В травяном покрове постоянны *Eriophorum russeolum*, *Menyanthes trifoliata* и почти постоянна

Таблица 4. Значения классов константности видов ассоциаций Sphagneta jensenii северовосточноевропейских аапа болот
Table 4. Values of species constancy classes in Sphagneta jensenii associations of northeastern European aapa mires

Вид Species	Ассоциации/Associations			
	1	2	3	4
	Число описаний Number of relives			
	10	10	10	11
Eriophorum russeolum	V	0	I	II
Scheuchzeria palustris	II	V	III	III
Carex limosa	V	V	V	IV
C. rostrata	II	II	I	V
Drosera anglica	III	II	IV	0
Sphagnum fallax	I	0	I	III
S. lindbergii	I	I	I	III
Oxycoccus palustris	I	I	I	V
Andromeda polifolia	I	II	II	II
Chamaedaphne calyculata	I	0	0	I
Carex chordorrhiza	I	I	I	0
Carex lasiocarpa	I	0	I	I
Eriophorum angustifolium	II	II	II	II
E. vaginatum	II	0	0	II
Drosera rotundifolia	I	II	I	I
Equisetum fluviatile	0	II	I	0
Menyanthes trifoliata	V	V	IV	V
Utricularia intermedia	I	I	I	0
Sphagnum flexuosum	II	III	I	III
S. jensenii	V	V	V	V
S. majus	0	I	I	II
S. obtusum	I	I	I	I
S. papillosum	0	II	II	0
S. platyphyllum	0	I	I	0
Straminergon stramineum	I	0	II	I
Warnstorfia examnulata	0	I	I	0
W. fluitans	0	II	II	I
Среднее число видов Average number of species	14	15	14	13

Примечание/Note. Ассоциации/Associations: 1 – Eriophorum russeolum–Sphagnum jensenii; 2 – Scheuchzeria palustris–Sphagnum jensenii; 3 – Carex limosa–Sphagnum jensenii; 4 – Carex rostrata–Sphagnum jensenii.

Carex limosa и нередко обильнее, чем *Eriophorum*. Эти 2 вида образуют верхний ярус высотой 20–30 см, покрытие его колеблется от 15 до 40%. Почти всегда имеется хорошо выраженный ярус *Menyanthes* высотой 10–15 см. Моховой покров часто монодоминантный, местами с примесью *Sphagnum fallax* или *Sphagnum flexuosum*.

Acc. Scheuchzeria palustris–Sphagnum jensenii (табл. 4, 2) наиболее характерна для мочажин периферийной части грядово-мочажинного комплекса или образует бордюр по краю мочажин-озерков. УБВ колеблется от +1 до –3 см. Помимо шейхцерии в ней, как и в предыдущей, постоянны только *Carex limosa* и *Menyanthes trifoliata*. Доминирует всюду *Scheuchzeria*. Она и *Carex limosa* формируют первый ярус высотой 15–30 см. Во втором ярусе более или менее обильна *Menyanthes*. Общее покрытие в фитоценозах этой ассоциации обычно ниже, чем в предыдущей и варьирует от 15 до 30%. Моховой покров рыхлый и эдификаторная роль *Sphagnum jensenii* во многих сообществах менее выражена. Значительна примесь то мезоолиготрофных видов: *Sphagnum papillosum*, *Sphagnum flexuosum*, *Loeskipnum badium*, то более евтрофных: *Sphagnum platyphyllum*, *Warnstorfia exannulata*.

Acc. Carex limosa–Sphagnum jensenii (табл. 4, 3) встречается во всех перечисленных местообитаниях. *Carex limosa* одна, лишь с незначительной примесью *Scheuchzeria* в некоторых ценозах, образует ярус; постоянство вахты снижается, но в некоторых сообществах она очень обильна, покрывая до 40% поверхности, в таких фитоценозах относительно велико и общее покрытие, достигая 45%, обычно же оно не превышает 15%. Как и в предыдущей ассоциации, не столь выражена доминирующая роль *Sphagnum jensenii*, значительна примесь разных видов: от *Sphagnum fallax* до *Warnstorfia exannulata*.

Acc. Carex rostrata–Sphagnum jensenii (табл. 4, 4) особенно характерна для топяных ковров с наиболее низким уровнем воды (–5 до –10 см, иногда до –15 см). Это сразу отразилось на постоянстве *Oxycoccus palustris*, здесь оно 100%, тогда как в других она редка. *Menyanthes* почти всегда обильна и имеет 100%-е постоянство, покрытие иногда достигает 40–50%. Иногда она и необыкновенно высокая, до 25 см, но обычно 10–15 см. Высокий ярус *Carex rostrata* (65–75 см) часто весьма густой, также до 40–50% покрытия, но преимущественно 15–20%. Местами хорошо выражен ярус высотой 25–30 см, образованный *Carex limosa* и *Scheuchzeria*. Однако в этой ассоциации постоянство *Carex limosa* снизилось до 70% (в предыдущих оно было 100%). Доминирующее положение *Sphagnum jensenii* не всегда явное, местами значительно участие близкого по экологии и характерного для топяных ковров *Sphagnum fallax*.

Только последняя ассоциация имеет группу дифференцирующих видов, остальные различаются только доминантами. Эту особенность болотных синтаксонов с маловидовым составом отмечали неоднократно (Tüxen, 1978; Boch, Vasilevitch, 1980; Rybniček, 1981 и др.).

Травяные сообщества аапа болот этого типа характеризуются крайней бедностью видового состава и однообразием. Широко распространены почти чистые озерки, в которых встречаются единичные экземпляры *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *C. rostrata*.

Сообщества ассоциации Carex limosa–Menyanthes trifoliata являются самыми распространенными. Они встречаются в обширных сильно обводненных озерках (мочажины-озерки или римпи), в заливах вторичных озерков или образуют бордюр по краю озерков. Размеры мочажин очень варьируют: от 4–5 до 15–30 м в ширину и от 10–15 до 100–150 м в длину. Они занимают значительные площади (до 70%) в грядово-мочажинно-озерковых комплексах и сосредоточены в центральных участках болотных массивов. От близкой ассоциации Carex limosa–Utricularia intermedia карельских аапа она отличается отсутствием *Carex livida*. *Carex livida* вообще отсутствует в этом регионе, тогда как для аапа болот Кольско-Карельского региона она чрезвычайно характерна.

Сообщества четко разделяются на 2 яруса: первый с *Carex limosa* высотой 25–35 см, а второй с *Menyanthes* – 10–15 см. Обилие и покрытие их сильно колеблются в зависимости от УБВ. Обилие изменяется от 3 до 5 баллов, а покрытие от 15 до 35% каждого из двух видов. Вместе с *Carex limosa* растут *C. chordorrhiza*, *Scheuchzeria palustris*, *Pedicularis palustris*. Высокие травы (*Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum angustifolium*) образуют разреженный полог, возвышаясь до 60–70 см. Общее покрытие травяного покрова варьирует от 10–15 до 45–50%. УБВ в мочажинах-озерках колеблется от 0 – +5 до +25 – +35, чаще всего +10 – +15 см. Обилие, покрытие и густота стояния того или иного вида изменяется и по годам в зависимости от увлажнения. Так, в 1985 засушливом году на повторно исследуемых болотах в Архангельской области значительно уменьшилось обилие *Utricularia intermedia* и увеличилась густота стояния *Carex limosa*. Мхи в этих сообществах редки, более часто отмечены *Sphagnum jensenii*, *Warnstorfia exannulata* и *W. fluitans*.

Травяно-гипновые фитоценозы на этих аапа болотах редки. Это отличает их от карельских аапа болот и свидетельствует об их общей бедности и слабой минерализации вод. *Warnstorfia exannulata* самый характерный из гипновых мхов вид для северовосточноевропейских аапа болот, но и он редко доминирует.

Таблица 5. Значения классов константности видов ассоциации Carex limosa–Warnstorfia exanulata северовосточноевропейских аапа болот
Table 5. Values of species constancy classes in Carex limosa–Warnstorfia exanulata association of northeastern European aapa mires

Вид Species	Константность Constancy
Carex limosa	**V**
Menyanthes trifoliata	V
Scheuchzeria palustris	II
Utricularia intermedia	III
Eriophorum angustifolium	III
Carex chordorrhiza	I
Pedicularis palustris	II
Juncus stygius	I
Warnstorfia exanulata	**V**
Sphagnum subsecundum	IV
S. jensenii	III
S. obtusum	II
S. platyphyllum	II
Warnstorfia fluitans	II
Straminergon stramineum	III
Среднее число видов Average number of species	15
Число описаний Number of releves	15

Асс. Carex limosa–Warnstorfia exannulata – единственная, которую я смогла выделить (табл. 5). Ее фитоценозы встречаются как бордюр и заливы в травяных мочажинах-озерках или в проточных топях. УГВ колеблется от –3 до +3 см. В моховом покрове часто встречается примесь *Sphagnum jensenii* и *S. subsecundum*, но *Warnstorfia exannulata* всегда господствует, составляя 60–80% покрытия. Покров его рыхлый, например в одном фитоценозе обильно росла *Utricularia intermedia*. Хорошо выражены 3 яруса: первый образован *Carex limosa* с участием *Scheuchzeria palustris*, иногда *C. chordorrhiza* высотою 20–30 см; второй ярус образует *Menyanthes*, третий ярус – мхи.

На северовосточноевропейских аапа болотах хорошо выражен экологический ряд центр–окраина, как и на всех аапа болотах. Вдоль суходолов тянется заболоченный лес, его сменяет кустарничково-сфагновое сосновое редколесье, за которым следует полоса травяно-сфагновых ковров с *Eriophorum angustifolium*, *E. gracile*, *E. vaginatum*, *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. pauciflora*, *Trichophorum cespitosum*. Всю центральную часть занимают грядово-мочажинные, грядово-озерковые и озерково-топяные комплексы, нередко практически непроходимые.

Флористический состав северовосточноевропейских аапа болот изучен недостаточно. К настоящему времени известно около 50 видов сосудистых растений и 36 видов листостебельных мхов, из них 21 сфагновые. К числу преобладающих относятся *Betula nana*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex lasiocarpa*, *C. limosa*, *Trichophorum cespitosum*, *Equisetum heleocharis*, *Eriophorum angustifolium*, *Menyanthes trifoliata*, *Utricularia intermedia*, *Sphagnum papillosum*, *S. magellanicum*, *S. jensenii*, *Warnstorfia exannulata*, *W. fluitans*, *Straminergon stramineum*. В восточной части их ареала частой становится *Eriophorum russeolum*, а на болотах верхнего и среднего течения Печоры появляется *Pinus sibirica* (Alekseeva, 1988; Boch, Olenskaya, 1980; Goncharova, 2014).

Помимо этих 2-х самых распространенных типов болотных массивов в этом регионе спорадически встречаются сфагновые переходные, травяные низинные, своеобразные ключевые висячие болота, особые оригинальные небольшие болота в карстовых воронках. Все они еще мало изучены и ждут своих исследователей. На самом северовостоке, на границе с лесотундрой появляются бугристые болота.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по № АААА-А19-119030690058-2 “Разнообразие, динамика и принципы организации растительных сообществ Европейской России” и частично при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-05-00830.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Abolin] Аболин Р.И. 1915. Болотные формы сосны *Pinus silvestris* L. – Тр. Ботан. музея Акад. наук. 15: 62–84.

[Abramova, Kiryushkin] Абрамова Т.Г., Кирюшкин В.Н. 1968. Районирование болот Архангельской области. – В кн.: Северо-Запад европейской части СССР. Л. Т. 6. С. 81–113.

[Alekseeva] Алексеева Р.Н. 1974. Аапа болота среднего течения р. Печоры. – В кн. Типы болот СССР и принципы их классификации. Л. С. 62–68.

[Alekseeva] Алексеева Р.Н. 1988. Болота Припечорья. Л. 135 с.

[Boch, Olenskaya] Боч М.С., Оленская Н.М. 1980. Болота Якшинского участка. – В кн.: Взаимосвязь компонентов лесных и болотных экосистем северного Приуралья. Л. С. 65–87.

[Boch, Vasilevich] Боч М.С., Василевич В.И. 1980. Болота окрестностей Сегежского озера (южная Карелия). – Бот. журн. 65 (1): 27–38.

[Bogdanovskaya-Guienéuf] Богдановская-Гиенэф И.Д. 1949. Типы верховых болот СССР. – Тр. 2-го Всесоюз. геогр. съезда. М. 3: 144–152.

Czerepanov S.K. 2007. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge. 517 p.

Davis R.B., Anderson D.S. 2001. Classification and distribution of freshwater peatlands in Maine. – Northeastern Naturalist. 8(1): 1–50.

[Degteva et al.] Дегтева С.В., Железнова Г.В., Пыстина Т.Н., Шубина Т.П. 2001. Ценотическая и флористическая структура лиственничных лесов Европейского Севера. СПб. 269 с.

[Elina] Елина Г.А. 1969. К истории развития болот юго-восточной части побережья Белого моря. – Бот. журн. 54 (4): 545–552.

[Elina] Елина Г.А. 1971. Типы болот Прибеломорской низменности. – В кн.: Болота Карелии и пути их освоения. Петрозаводск. С. 51–79.

[Elina, Yurkovskaya] Елина Г.А., Юрковская Т.К. 1965. О прибеломорских болотах Карелии. – Бот. журн. 50 (4): 545–552.

[Elina, Yurkovskaya] Елина Г.А., Юрковская Т.К. 1980. Верховые болота на левобережье Северной Двины. – Бот. журн. 65 (7): 958–970.

[Flora...] Флора Северо-Востока европейской части СССР. 1974. Л. Т. 1. 274 с.

[Goncharova] Гончарова Н.Н. 2013. Флора болот бассейна реки Печора. – Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 1 (177): 18–20.

[Goncharova] Гончарова Н.Н. 2014. Болотный заказник “Чукчинское”. – В кн.: Кадастр особо охраняемых природных территорий республики Коми. Сыктывкар. С. 41–42.

[Goncharova, Dubrovskiy] Гончарова Н.Н., Дубровский Ю.А. 2014. Болотный заказник “Пурганюр”. – В кн.: Кадастр особо охраняемых природных территорий республики Коми. Сыктывкар. С. 108.

Hofstetter R.H. 1983. Wetland in the United States. – In: Mires, swamp, bog, fen and moor. Amsterdam. P. 201–244. (Ecosystem of the world; Vol. 4B).

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130.

[Karta...] Карта растительности европейской части СССР. М 1 : 2 500 000. 1979. М. 6 листов.

[Katz] Кац Н.Я. 1928. О типах олиготрофных сфагновых болот Европейской России и их широтной и меридиональной зональности. – Тр. Ботан. н.-и. ин-та при физ.-мат. фак. Моск. ун-та. С. 1–60.

[Katz] Кац Н.Я. 1937. Типы болот и их размещение на территории европейской части СССР. – Землеведение. 39 (4–5): 388–456.

[Katz] Кац Н.Я. 1948 Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М. 320 с.

[Katz] Кац Н.Я. 1971. Болота земного шара. М. 295 с.

[Katz, Minkina] Кац Н.Я., Минкина Н.И. 1936. Торфяные болота северной части бассейна реки Печора. – Тр. ЦТОС. 1: 103–125.

[Kiryushkin] Кирюшкин В.Н. 1967. Болотная система “Вадье” и пути ее развития. – В кн.: Природа болот и методы их исследований. Л. С. 47–55.

[Korchagin] Корчагин А.А. 1940. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. – Тр. Печоро-Илычского заповедника. 2: 5–412.

Kozhin M.N., Sennikov A.N. 2016. The Russian larch (*Larix archangelica*, Pinaceae) in the Kola Peninsula. – Memoranda – Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 92: 79–91.

[Kucherov] Кучеров И.Б. 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов северной и средней тайги Европейской России. СПб. 568 с.

[Kucherov, Zverev] Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2011. Лиственничные леса северо-востока Европейской России. – Вестн. Томского гос. ун-та. Биология. 13 (1): 28–50.

[Kutenkov] Кутенков С.А. 2006. Болотные экосистемы. – В кн.: Природа и историко-культурное наследие Кожозерья. Архангельск. С. 39–50.

[Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 1980. О развитии аапа болот северной Карелии. – В кн.: Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск. С. 92–113.

[Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 1982. Структура и динамика аапа болот северной Карелии. – Бот. журн. 67 (10): 1304–1400.

[Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2017. Разнообразие типов болот таежной зоны европейского севера России. – В кн.: Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее. Матер. Пятого Международного полевого симпозиума. Новосибирск. С. 26–28.

[Kuznetsov et al.] Кузнецов О.Л., Кутенков С.А., Чуракова Е.Ю. 2013. Аапа болота Архангельской области, их разнообразие и генезис. – В кн.: Водно-болотные угодья и пути миграции птиц в Баренцовом / Евроарктическом регионе и вдоль Зеленого пояса Фенноскандии. Матер. Международной научно-практической конференции. С. 122–128.

[Kuznetsov, Yurkovskaya] Кузнецов О.Л., Юрковская Т.К. 2016. Аапа болота на севере Голарктики. – Карельский экологический журнал. С. 18–22.

[Nepomilueva] Непомилуева Н.И. 1974. Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) на северо-востоке европейской части СССР. Л. 184 с.

[Nikonov] Никонов М.Н. 1953. Торфяники средней Печоры. – Тр. ин-та леса АН СССР. 13: 148–157.

[Nikonov] Никонов М.Н. 1958a. Торфяники Архангельской области. – В кн.: Торфяной фонд Архангельской области. М. С. III–XVI.

[Nikonov] Никонов М.Н. 1958b. Торфяники Коми АССР. – В кн.: Торфяной фонд Коми АССР. М. С. III–XV.

[Preys] Прейс А.А. 1978. Бугристые болота бассейна реки Хантайки и их динамика. – В кн.: Генезис и динамика болот. Т. 2. М. С. 43–50.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1929. Болота б. Никольского уезда Северо-Двинской губ. – Изв. Лугового ин-та. 4–6: 34–67.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1930. О болотах Архангельского округа. – Торфяное дело. 5: 232–235.

[Ramenskaya, Shubin] Раменская М.Л., Шубин В.И. 1975. Природное районирование в связи с вопросами лесовосстановления. – Лесовосстановление в СССР и Мурманской области. Петрозаводск. С. 180–189.

[Romanova, Usova] Романова Е.А., Усова Л.И. 1969. Геоботаническая и краткая гидрологическая характеристика болотных ландшафтов водораздела рек Вах и Вахтинский Еган Западной Сибири. – Тр. ГГИ. 157: 98–122.

Ruuhijarvi R. 1960. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. – Ann. Bot. Soc. Vanamo. 31 (1): 1–360.

Rybniček K. 1981 Problematika klasifikace rašelinnych spolecenstev. – Zpr. Čs. Bot. Společ. 16 (2): 65–70.

[Shennikov] Шенников А.П. 1941. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР. – Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. Вып. 4. С. 35–46.

[Smagin et al.] Смагин В.А., Носкова М.Г., Денисенков В.П. 2013. Нахождение аапа-болот в Архангельской области. – Бот. журн. 98 (9): 1095–1108.

[Solonevich] Солоневич Н.Г. 1962. Корневая система болотной сосны. – Проблемы ботаники. Т. 6. М.-Л. С. 297–307.

[Storozheva] Сторожева М.М. 1960. Материалы к характеристике болот восточного склона Северного Урала и Зауралья. – Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. 20: 1–54.

[Sukachev] Сукачев В.Н. 1905. О болотной сосне. – Лесной журнал. 35 (3): 354–372.

Tohvanainen T. 2011. Abrupt ombrotrophication of a boreal aapa mire triggered by hydrological disturbance in the catchment. – J. Ecol. 99: 404–415.

Tüxen R. 1978. Remarques sur la synsystématique de la classe Oxycocco-Sphagnetea (I). – Colloque phytosociologuique: Sols tourbeux. Lille. T. 7. P. 383–391.

[Volkova] Волкова Е.М. 2000. Морфолого-биологические особенности и изменчивость сосны обыкновенной, произрастающей в условиях олиготрофных болот средней и южной тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 19 с.

Wells E.D., Zoltai S. 1985. Canadian system of wetlands classification and its application to circumboreal wetlands. – Aquilo. Ser. Bot. 21: 45–52.

[Yudin] Юдин Ю.П. 1954. Темнохвойные леса. – Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1. М.-Л. С. 42–125.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1977. Болота бассейна реки Сулы (геоботанический очерк). – В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л. С. 59–68.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1984. Виды торфа бореальных болот Архангельской области. – В кн.: Матер. VII Всесоюзн. совещ. Калинин. С. 48–55.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 2003. Верховые болота восточного Прибеломорья как часть единого природно-исторического Поморского региона. – В кн.: Природное и историко-культурное наследие северной Фенноскандии. Петрозаводск. С. 51–57.

Yurkovskaya T.K. 2004. Raised bogs on the North-East of Europe. – Annali di Botanica: nuova serie. IV: 19–28.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 2010. Меридиональная зональность и широтная дифференциация растительности болот России. – Направления исследований в современном болотоведении России. СПб. С. 165–178.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 2011. Карта растительности. М 1 : 15 000 000 – Национальный атлас почв Российской Федерации. С. 46–51.

[Yurkovskaya, Elina], Юрковская Т.К., Елина Г.А. 1992. Крупномасштабное картографирование палеорастительности голоцена. – Геоботаническое картографирование 1991. СПб. С. 3–12.

[Yurkovskaya] Юрковская Т.К., Паянская-Гвоздева И.И. 1993. Широтная дифференциация растительности вдоль российско-финской границы. – Бот. журн. 78(12): 72–98.

[Zinserling] Цинзерлинг Ю.Д. 1929. Очерк растительности болот по среднему течению р. Печоры. – Изв. Главн. ботан. сада. 29 (1–2): 95–128.

[Zinserling] Цинзерлинг Ю.Д. 1938. Растительность болот. – В кн.: Растительность СССР. Л. Т. 1. С. 355–428.

Zoltai S.C., Pollett F.C. 1983. Wetlands in Canada: their classification, distribution and use. – In: Mires, swamp, bog, fen and moor. Amsterdam. P. 28–43. (Ecosystem of the world; Vol. 4B).

PEATLANDS OF THE TAIGA NORTH-EAST OF EUROPEAN RUSSIA

T. K. Yurkovskaya

Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197376, Russia

e-mail: yurkovskayatat@gmail.com

The vegetation of peatlands in the taiga North-East of European Russia is second in area only to forests. Large mires and mire systems dominate, and among them raised bogs and aapa. Our research has destroyed the existing ideas about the existence of the Pechora province of aapa mires. In fact, aapa mires are distributed throughout the entire northern and middle taiga, as well as in the forest tundra. The ratio of raised bogs and aapa mires in the north of the taiga can be likened to the ratio of spruce and pine forests in this area. The pine forests predominate over the spruce forests in the west, i.e. in the Kola-Karelian region, but in the North-East the spruce forests dominate and the pine forests are inferior in both area and stocks. Similarly, the aapa mires dominate in the West and the raised bogs are significantly inferior to them. The raised bogs dominate over the aapa in the northeast.

Keywords: northern and middle taiga, raised bogs, aapa mires, vegetation, peat accumulation, spatial organization

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state task of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences on AAAA-A19-119030690058-2 "Diversity, dynamics and principles of organization of plant communities in European Russia" and partially with the financial support of the RFBR grant No. 19-05-00830.

REFERENCES

Abolin R.I. 1915. Bolotnye formy sosny *Pinus sylvestris* L. [Swamp forms of pine Pinus sylvestris L.] – Trudy Botanicheskogo museya Akademii nauk. 15: 62–84.

Abramova T.G., Kiryushkin V.N. 1968. Rayonirovanie bolot Rossii. Zoning of mires in the Arkhangelsk region. – In: North-West of the European part of the USSR. Leningrad. Vol. 6. P. 81–113 (In Russ.).

Alekseeva R.N. 1974. Aapa bolota srednego techenia reki Pechora [Aapa mires of the middle course of the Pechora River]. – In: Types of mires of the USSR and principles of their classification. Leningrad. P. 62–68 (In Russ.).

Alekseeva R.N. 1988. Bolota pripechorya [Mires of the pripechorye]. Leningrad. 136 p. (In Russ.).

Boch M.S., Olenskaya N.M. 1980. Bolota Yakshinskogo uchastka [Mires of the site Yakshinskiy]. – In: Interrelation of components of forest and mire ecosystems of the Northern Urals. Leningrad. P. 65–87 (In Russ.).

Boch M.S., Vasilevich V.I. 1980. Mires surrounding area of the lake Segezha (South Karelia). – Botanicheskii zhurnal. 65 (1): 27–38 (In Russ.).

Bogdanovskaya-Guieneuf I.D. 1949. Tipy verhovykh bolot USSR [Types of raised bogs of the USSR]. – Tr. 2-th all-Union. Geogr. 3: 144–152 (In Russ.).

Czerepanov S.K. 2007. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge. 517 p.

Davis R.B., Anderson D.S. 2001. Classification and distribution of freshwater peatlands in Maine. – Northeastern Naturalist. 8 (1): 1–50.

Degteva S.V., Zheleznova G.V., Pystina T.N., Shubina T.P. 2001. Cenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennykh lesov Evropeyskogo Severa [Coenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North] St. Petersburg. 269 p. (In Russ.).

Elina G.A. 1969. K istorii razvitiya bolot yugo-vostochnoy chasti poberezhya Belogo morya [On the history of mire development in the South-Eastern part of the White Sea coast]. – Botanocheskii zhurnal. 54 (4): 545–552 (In Russ.).

Elina G.A. 1971. Tipy bolot pribelomorskoy nizmennosti [Types of bogs of the pribelomorskaya lowland]. – In: Mires of Karelia and ways of their development. Petrozavodsk. P. 51–79 (In Russ.).

Elina G.A., Yurkovskaya T.K. 1965. About the Pribelomorski bogs of Karelia. – Botanicheskii zhurnal. 50 (4): 545–552 (In Russ.).

Elina G.A., Yurkovskaya T.K. 1980. Raised bogs on the left Bank of the Northern Dvina. – Botanicheskii zhurnal. 65 (7): 958–970 (In Russ.).

Flora Severo-Vostoka Evropeyskoy chasti SSSR [Flora of the North-East of the European part of the USSR]. 1974. Leningrad. Vol. 1. 274 p. (In Russ.).

Goncharova N.N. 2013. Flora bolot basseyna reki Pechora [Flora of mires in the basin of the Pechora River]. – Bulletin of the Institute of biology, Komi scientific center, Ural branch of RAS. 1 (177): 18–20 (In Russ.).

Goncharova N.N. 2014. Bolotnyy zakaznik "Chukchinskoe" [Mire reserve "Chukchinskoe"]. – In: Cadastre of specially protected natural territories of the Komi Republic. Syktyvkar. P. 41–42 (In Russ.).

Goncharova N.N., Dubrovskiy Yu.A. 2014. Bolotnyy zakaznik "Purganur" [Mire reserve "Purganur"]. – In: Cadastre of specially protected natural territories of the Komi Republic. Syktyvkar. P. 108 (In Russ.).

Hofstetter R.H. 1983. Wettland in the United States. – In: Mires, swamp, bog, fen and moor. Amsterdam. P. 201–244. (Ecosystem of the world; Vol. 4B).

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130.

Karta rastitelnosti Evropeyskoy chasti SSSR M 1: 2500000 [Vegetation map of the European part of the USSR M 1: 2 500 000] 1979. Moscow. 6 sheets (In Russ.).

Katz N.Ya. 1928. O tipakh oligotrophnykh sphagnovykh bolot Evropeyskoy Rossii I ikh shirotnoy i meridionalnoy zonalnosti [On the types of oligotrophic sphagnum mires in European Russia and their latitudinal and meridional zoning]. – Trudy Botanicheskogo NII at Phys.–Mat. Faculty, Moscow University. P. 1–60 (In Russ.).

Katz N.Ya. 1937. Tipy bolot I ikh razmeshchenie na territorii Evropeyskoy chasti SSSR [Types of mires and their location on the territory of the European part of the USSR]. – Zemlevedenie. 39 (4–5): 388–456 (In Russ.).

Katz N.Ya. 1948. Tipy bolot SSSR i Zapadnoy Evropy I ikh geograficheckoe rasprostranenie [Types of mires of the USSR and Western Europe and their geographical distribution]. Moscow. 320 p. (In Russ.).

Katz N.Ya. 1971. Bolota zemnogo shara [Mires of the globe]. Moscow. 295 p. (In Russ.).

Katz N.Ya., Minkina N.I. 1936. Torfyanye bolota basseyna reki Pechora [Peat mires of the Northern part of the Pechora River basin]. – Tr. TSTOS. 1: 103–125 (In Russ.).

Kiryushkin V.N. 1967. Bolotnaya sistema "Vadye" i puti ee razvitiya [The Wadye mire system and its development pathways]. – In: The nature of bogs and methods of their research. Leningrad. P. 47–55 (In Russ.).

Korchagin A.A. 1940. Rastitelnost severnoy poloviny Pechoro-Ilychskogo zapovednika [The vegetation of the Northern half of the Pechora-Ilychski reserve]. – Trudy the Pechora-Ilychski reserve. 2: 5–412 (In Russ.).

Kozhin M.N., Sennikov A.N. 2016. The Russian larch (*Larix archangelica*, Pinaceae) in the Kola Peninsula. – Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica. 92: 79–91.

Kucherov I.B. 2019. Coenotic and ecological diversity of light coniferous forests of the Northern and middle tai-

ga of European Russia. St. Petersburg. 568 p. (In Russ.).

Kucherov I.B., Zverev A.A. 2011. Listvenichnye lesa Severo-Vostoka Evropeyskoy Rossii [Larch forests of the North-East of European Russia]. – Vestn. Tomsk state University. Biology. 13 (1): 28–50 (In Russ.).

Kutenkov S.A. 2006. Bolotnye ekosistemy [The mire ecosystems]. – In: Nature and historical and cultural heritage of Codosera. Arkhangelsk. P. 39–50 (In Russ.).

Kuznetsov O.L. 1980. O razvitii aapa bolot severnoy Karelii [On the development of the aapa mires of Northern Karelia. – In: Mires of the European North of the USSR. Petrozavodsk. P. 92–113 (In Russ.).

Kuznetsov O.L. 1982. Structure and dynamics of aapa mires in the North Karelia. – Botanicheskii zhurnal. 67 (10): 1304–1400 (In Russ.).

Kuznetsov O.L. 2017. Raznoobrazie tipov bolot taezhnoy zony evropeyskogo severa Rossii [Variety of types of mires in the taiga zone of the European North of Russia]. – In: West Siberian peatlands and the carbon cycle: past and present. Mater. Fifth international Symposium of field. Novosibirsk. P. 26–28 (In Russ.).

Kuznetsov O.L., Kutenkov S.A., Churakova E.Yu. 2013. Aapa mires of the Arkhangelsk region, their diversity and genesis. – In: Wetlands and bird migration routes in the Barents / Euro-Arctic region and along the Green belt of Fennoscandia. Mater. international scientific and practical conference. P. 122–128 (In Russ.).

Kuznetsov O.L., Yurkovskaya T.K. 2016. Aapa mires in the North of the Holarctic. – Karelian ecological journal. www.zellist.narod.ru (5) August. P. 18–22. (In Russ.).

Nepomilueva N.I. 1974. Sibirskiy kedr (*Pinus sibirica* Du Tour) na severo-vostoke Evropeyskoy chasti SSSR [Siberian cedar (*Pinus sibirica* Du Tour) in the North-East of the European part of the USSR]. Leningrad. 184 p. (In Russ.).

Nikonov M.N. 1953. Bolota sredney Pechory [Peatlands of the middle Pechora]. – Trudy in-ta lesa SSSR. 13: 148–157 (In Russ.).

Nikonov M.N. 1958a. Torfyaniki Arkhangelskoy oblasti [Peatland of the Arkhangelsk region]. – In: The Peat Fund of the Arkhangelsk region. Moscow. P. III–XVI (In Russ.).

Nikonov M.N. 1958b. Torfyaniki Komi SSR [Peatland of Komi SSR]. – Peat Fund of Komi SSR. Moscow. P. III–XV (In Russ.).

Preis A.A. 1978. Bugristye bolota basseyna reki Khantayki i ikh dinamika [Palsas of the basin of the River Khantayka and their dynamics]. – In: Genesis and dynamics of mires. Moscow. 2: 43–50 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1929. Bolota b. Nikolskogo uezda Severo-Dvinskoy gubernii [Mires of b. Nikolsky uyezd of the North-Dvina gubernia]. – Izv. Lugovogo in-ta. 4–6: 34–67 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1930. O bolotakh Arkhangelskoy oblasti [On the mires of the Arkhangelsk district]. – Tofane business. 5: 232–235 (In Russ.).

Ramenskaya M.L., Shubin V.I. 1975. Prirodnoe rayonirovanie v svyazi s voprosami lesovosstanovleniya [Natural zoning in connection with reforestation issues]. – Reforestation in the USSR and the Murmansk region. Petrozavodsk. P. 180–189 (In Russ.).

Romanova E.A., Usova L.I. 1969. Geobotanicheskaya I kratkaya gidrologicheskaya kharalteristika bolotnykh landshaftov vodorazdela rek Vakh I Bakhtinskiy Egan Zapadnoy Sibiri [Geobotanical and brief hydrological characteristics of mire landscapes of the watershed of the Vakh and Vakhtinsky Yegan rivers in Western Siberia]. – Tr. GGI. 157: 98–122 (In Russ.).

Ruuhijarvi R.1960. Über die regionale Einteilung der nordfinnischen Moore. – Ann. Bot. Soc. Vanamo. Helsinki. 3 (1): 1–360.

Rybniček K. 1981 Problematika klasifikace rašelinnych spolecenstev. – Zpr. Čs. Bot. Společ. 16(2): 65–70.

Shennikov A.P. 1941. K botanicheskoy geografii lesov severo-vostoka Evropeyskoy chasti SSSR [To the Botanical geography of the forest North-East of the European part of the USSR]. – Tr. BIN AS USSR. Ser. III. Geobotanika. 4: 35–46 (In Russ.).

Smagin V.A., Noskova M.G., Denisenkov V.P. 2013. Finding aapa-mires in the Arkhangelsk region. – Botanicheskii zhurnal. 98(9): 1095–1108 (In Russ.).

Solonevich N.G. 1962. Kornevaya sistema bolotnoy sosny [The root system of bog pine]. – Problems of botany. Vol. 6. Moscow–Leningrad. P. 297–307 (In Russ.).

Storozheva M.M. 1960. Materialy k kharakteristike bolot Vostochnogo sklona Urala i Zauralya [Materials for the characterization of mires of the Eastern slope of the Northern Urals and Trans-Urals]. – Tr. in-ta biologii UV AS SSSR. 20: 1–54 (In Russ.).

Sukachev V.N. 1905. O bolotnoy sosne. [About the bog pine]. – Lesnoy Zhurnal. 35(3): 354–372 (In Russ.).

Tohvanainen T. 2011. Abrupt ombrotrophication of a boreal aapa mire triggered by hydrological disturbance in the catchment. – J. Ecol. 99: 404–415.

Tüxen R. 1978. Remarques sur la synsystématique de la classe Oxycocco-Sphagnetea (I). – Colloque phytosociologuique: Sols tourbeux. Lille. Vol. 7. P. 383–391.

Volkova E.M. 2000. Morfologo-biologicheskie osobennosti i izmenchivost sosny obyknovennoy, proizrastayushchey v usloviyakh oligotrofnykh bolot sredney i yuzhnoy taigi [Morphological and biological features and variability of common pine growing in the conditions of oligotrophic bogs of the middle and southern taiga]: Abstract. Diss. ... Cand. Biol. Sciences. Moscow. 19 p. (In Russ.).

Wells E.D., Zoltai S. 1985. Canadian system of wetlands classification and its application to circumboreal wetlands. – Aquilo. Ser. Bot. 21: 45–52.

Yudin Yu.P. 1954. Temnokhvoynye lesa [Dark Coniferous forests]. – Productive forces of the Komi ASSR. Vol. 3. Ch. 1. Moscow–Leningrad. P. 42–125 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 1977. Bolota basseyna reki Sula (geobotanicheskiy ocherk) [Mires of the Sula river basin (geobotanical essay)]. – In: Problems of ecology, geobotany, botanical geography and floristics. Leningrad. P. 59–68 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 1984. Vidy torfa borealnykh bolot Arkhangelskoy oblasti [Types of peat boreal mires of the Arkhangelsk region]. – In: Mater. VII all-Union. no. bolitophagini. Kalinin. P. 48–55 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitelnosti bolot Evropeyskoy Rossii i sopredelnykh territoriy [Geography and cartography of vegetation in mires of

European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg. 256 p. (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 2003. Verkhovye bolota vostochnogo Pribelomorya kak chast edinogo prirodno-istoricheskogo Pomorskogo regiona [Raised bogs of the Eastern Pribelomorye region as part of the unified natural and historical Pomeranian region]. – In: Natural and historical and cultural heritage of Northern Fennoscandia. Petrozavodsk. P. 51–57 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 2004. Raised bogs on the North-East of Europe. – Annali di Botanica: nuova serie. IV: 19–28.

Yurkovskaya T.K. 2010. Meridional zoning and latitudinal differentiation of mire vegetation. – In: Russia's mires-research Directions in modern mires science in Russia. St. Petersburg. P. 165–178 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K. 2011. Karta rastitelnosti M 1 : 15 000 000 [Vegetation map M 1 : 15 000 000]. – National soil Atlas of the Russian Federation. P. 46–51 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K., Elina G.A. 1992. Krupnomasshtabnoe kartografirovanie paleorastitelnosty [Large-scale mapping of Holocene paleovegetation]. – Geobotanical mapping St. Petersburg. P. 3–12 (In Russ.).

Yurkovskaya T.K., Payanskaya-Gvozdeva I.I. 1993. Latitude differentiation of vegetation along the Russian-Finnish border. – Botanicheskii zhurnal. 78 (12): 72–98 (In Russ.).

Zinserling Yu.D. 1929. An outline of the vegetation of mires along the middle course of the Pechora River. – WPI. Main. nerd. garden's. 29 (1–2): 95–128 (In Russ.).

Zinserling Yu.D. 1938. Rastitelnost bolot [The vegetation of the mires]. – In: Vegetation of the USSR. Leningrad. 1: 355–428 (In Russ.).

Zoltai S.C., Pollett F.C. 1983. Wetlands in Canada: their classification, distribution and use. – In: Mires, swamp, bog, fen and moor. Amsterdam. P. 28–43. (Ecosystem of the world; Vol. 4B).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 229–238

СООБЩЕНИЯ

SCUTELLARIA OREOPHILA (LAMIACEAE): ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА, ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ, ОНТОГЕНЕЗ

© 2021 г. В. А. Черемушкина[1,*], А. Ю. Асташенков[1,]**

[1] *Центральный сибирский ботанический сад СО РАН*
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

**e-mail: cher.51@mail.ru*

***e-mail: astal@bk.ru*

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.
После доработки 29.09.2020 г.
Принята к публикации 14.10.2020 г.

В статье приводятся результаты исследования онтогенеза и особенностей развития особей эндемика Кавказа *Scutellaria oreophila* L. (Lamiaceae). На основании изучения побегообразования установлен биоморфологический портрет вида, который характеризует *S. oreophila* как явнополицентрический симподиально нарастающий длиннокорневищный травянистый поликарпик, гемикриптофит. Установлено, что на низкотравном альпийском лугу особи *S. oreophila* в основном представляют собой совокупность клонов, состоящих из рамет разных онтогенетических состояний. Онтогенез особей сложный и состоит из онтогенеза семенной особи (генеты) и дочерних особей вегетативного происхождения (рамет). Взрослая особь *S. oreophila* представляет собой явнополицентрическую систему парциальных кустов и побегов, связанных между собой длинными симподиально сочлененными гипогеогенными коммуникационными корневищами, их интенсивное ветвление, приводящее к пространственному захвату территории, характеризует жизненную форму изученного вида как длиннокорневищную.

Ключевые слова: жизненная форма, онтогенез, *Scutellaria oreophila*, эндемик, Кавказ

DOI: 10.31857/S0006813621020022

Комплексное изучение флоры и растительности Кавказа является важной проблемой сохранения биоразнообразия. Уникальные почвенно-климатические условия и геологическая история этого региона способствуют процессам видообразования, приводящим к значительному числу эндемичных растений (Grossheim, 1936; Ivanov, 1998). Род *Scutellaria* L., один из крупных родов сем. Lamiaceae, характеризуется значительным полиморфизмом видов и недостаточно изучен. Биоморфологические исследования с целью уточнения морфологии и экологических особенностей видов почти не проводились, тогда как они также могут быть использованы в систематике рода. Практически не изучены онтогенез и жизненные формы представителей *Scutellaria*, которые раскрыли бы внутриродовые взаимоотношения и в конечном итоге могли бы быть учтены при создании более совершенной системы рода. Изучение биоморфологии растений позволит выявить механизмы адаптации, обеспечивающие их участие в структуре разнообразных растительных сообществ. Среди кавказских представителей *Scutellaria* значительная их часть относится к эндемикам Кавказа, которые встречаются во всех горных поясах от степного до альпийского.

Scutellaria oreophila Grossh. относится к подроду *Euscutellaria* Briq., секции *Lupulinaria* A.Hamilt. Этот вид имеет близкое родство к *S. orientalis* L. и рядом авторов понимается либо как самостоятельный таксон, либо как раса (Yuzepchuk, 1954; Grossheim, 1967; Menitsky, 1992). Описан А.А. Гроссгеймом по экземплярам, собранным в окрестностях села Крыз Кубинского (в настоящее время Губинского) района Азербайджана. Тип в Баку.

S. oreophila – кавказский эндемик (Grossheim, 1967), относится к эукавказскому геоэлементу (Portnier, 2000; Ivanov, 2019). Его ареал охватывает район Большого Кавказа и горного Предкавказья в пределах России и северо-востока Азербайджана. В Восточном Закавказье *S. oreophila* распространен в основном в субальпийском и альпийском поясах, произрастая на горных лугах, щебнистых склонах, известняковых обнажениях и осыпях (Grossheim, 1949, 1967; Isaev, 1957) на высотах 2000–2500 м над ур. м. В других районах Кавказского хребта и горного Предкавказья он

встречается на сухих склонах среднего пояса гор (Yuzepchuk, 1954; Galushko, 1980; Murtazaliev, 2009; Tsepkova, 2012), в травяном покрове сосновых лесов с участием *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch на высотах 1200–1600 м над ур. м., где отмечен на крутых склонах северной и северо-восточной экспозиций на маломощных скелетных почвах, на выходах известняковых скал (Abdurakhmanova, Neshataeva, 2017; Abdurakhmanova et al., 2018).

Существуют разные точки зрения на особенности жизненной формы *Scutellaria oreophila*. А.А. Гроссгейм (Grossheim, 1945; 1949) понимает *S. oreophila* как многолетнее травянистое растение. Его точку зрения разделяют С.Ю. Юзепчук (Yuzepchuk,1954), А.И. Галушко (Galushko, 1980) и Р.А. Муртазалиев (Murtazaliev, 2009). Однако Ю.Н. Карпун (Karpun, 2002) и А.Л. Иванов (Ivanov, 2019) считают, что *S. oreophila* – это полукустарничек, хамефит, у которого почки возобновления находятся выше поверхности почвы. Неоднозначность в определении жизненной формы и отсутствие сведений об онтогенезе особей *S. oreophila* побудили нас провести детальный биморфологический анализ для решения этого спорного вопроса.

Цель работы – изучение жизненной формы и онтоморфогенеза эндемика Кавказа *Scutellaria oreophila*.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для изучения жизненной формы и онтоморфогенеза был собран в *locus classicus* в окрестностях с. Крыз Губинского района Республики Азербайджан в сообществе низкотравного альпийского луга с выходами крупных гранитных камней на высоте 2170 м над ур. м. (координаты N 41°13359; E 48°15254).

В работе использованы структурный и эколого-морфологический подходы. Жизненная форма описана согласно классификации И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1964). При изучении побегообразования применяли терминологию И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1959), Л.Е. Гатцук (Gatzuk, 1974), Е.Л. Нухимовского (Nukhimovskiy, 1997). Цикличность побега определяли с момента развертывания почки и до отмирания надземной части побега. При изучении онтогенеза была принята концепция дискретного описания онтогенеза (Rabotnov, 1950; Uranov, 1975). Фазы морфогенеза выделены согласно обобщению, сделанному О.В. Смирновой с соавт. (Smirnova et al., 1976), и последующим добавлениям (Savinykh, Cheryomushkina, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прорастание семян надземное. Проросток представляет собой однопобеговое растение с двумя овальными семядолями и 1–2 парами супротивных, простых длинночерешковых настоящих листьев с пластинкой эллиптической формы и городчатым краем. Длина пластинки листа 0.6–0.8 см, ширина не более 0.5 см. В пазухах всех листьев закладываются почки. Гипокотиль хорошо выражен, достигает 1 см длины, эпикотиль короткий и не превышает 0.4–0.6 см. Главный корень светло-коричневого цвета, слабоветвистый, его длина не более 1.5–2.0 см. Длительность состояния 2–3 недели.

Особи *S. oreophila* переходят в ювенильное состояние (*j*) в год прорастания семян. Побег продолжает нарастать моноподиально, образуя ортотропную ось, состоящую из 6–7 метамеров с ассимилирующими листьями (рис. 1.I). Длина метамеров постепенно уменьшается по направлению к верхушечной почке. Сближение метамеров в апикальной части побега приводит к формированию розеточной части, в результате чего образуется верхнерозеточный побег. В пазухах всех листьев закладываются почки. Длина такого побега не превышает 1.5–1.6 см. Главный корень втягивает гипокотиль в почву, и семядольный узел оказывается на ее поверхности. В конце вегетационного сезона первичный побег принимает плагиотропное положение. Его верхушечная розеточная часть располагается на поверхности почвы, терминальная почка прикрыта зачатками сильно опушенных настоящих листьев. Главный корень достигает длины от 2.5 до 4 см и ветвится по всей длине; возникает корневая система с боковыми корнями I–II порядков.

На второй год растения переходят в имматурное состояние (*im*). Сохранившаяся розеточная часть первичного побега принимает ортотропное положение и продолжает моноподиальное нарастание. Второй годичный прирост не превышает 1 см. Первый и второй годичные приросты отделены друг от друга участком сближенных метамеров. На втором годичном приросте формируются 3–4 коротких и 5–7 длинных метамеров. Первичный побег ветвится, из зимующей почки семядольного или первого метамера развертывается ортотропный побег II порядка до 0.5 см длиной, несущий 3–4 пары зеленых листьев и представляющий собой первый годичный прирост верхнерозеточного дициклического побега возобновления. В пазухах листьев закладываются почки. В конце вегетационного сезона первичный побег отмирает до узла с побегом возобновления. Терминальная почка побега возобновления располагается в подстилке. Главный корень удлиняется до 6–7 см, на нем развивается много эфемерных тонких боковых корней.

На третий год растения переходят в виргинильное онтогенетическое состояние (*v*). Моноподиальное нарастание особи сменяется на симподиальное. Второй годичный прирост побега возобновления восходящий, высотой не более 2.0–2.5 см, состоит из 1–2 коротких и 4–5 длинных метамеров с зелеными листьями. Заканчивается побег двумя сближенными метамерами, несущими ассимилирующие листья. Надземная часть побега ветвится слабо развитыми побегами обогащения. Одновременно с ростом второго годичного прироста побега II порядка развертываются зимующие почки, расположенные в узлах 2–3 длинных метамеров первого годичного прироста. Развиваются 2–3 побега возобновления III порядка. Нереализованные почки становятся спящими. Формируется первичный куст. По своему развитию побеги I–III порядков дициклические верхнерозеточные. Первый годичный прирост побега III порядка не превышает 1.5 см, состоит из одного короткого метамера с чешуевидными листьями и 2–3 длинных метамеров с ассимилирующими листьями. В конце вегетационного сезона надземная часть побега II порядка вместе со слаборазвитыми побегами обогащения отмирает до зоны с побегами возобновления III порядка. Вся сохранившаяся часть первичного куста втягивается в почву и утолщается. Формируется короткий каудекс. На поверхности почвы остаются только верхушечные почки побегов возобновления, рост которых продолжится на следующий год. Нереализованные почки, сохранившиеся в побеговой системе, становятся спящими. Новые побеги возобновления IV порядка также дициклические. Они развертываются весной из почек, расположенных на длинных метамерах (0.4–0.8 см) первого годичного прироста побега III порядка. Таким образом, зона возобновления в структуре дициклического побега представляет собой 2–3 длинных метамера первого годичного прироста.

Число побегов в кусте виргинильных особей насчитывается от 3 до 6, длиной 2–2.5 см. Подземная сфера особи компактная, образована симподиально сочлененными резидами побегов I–III порядков с почками возобновления и спящими почками. Гипокотиль и базальная часть главного корня утолщаются до 2 мм. Корневая система становится смешанной, тонкие придаточные корни (в числе 2–3) формируются в узлах зоны возобновления. Продолжительность состояния – 2 года.

Переход в молодое генеративное состояние (g_1) происходит на 5-й год жизни особей. Первым зацветает один из дициклических побегов IV порядка, остальные побеги остаются вегетативными, их надземная часть отмирает в конце вегетационного сезона до зоны возобновления. За счет развертывания боковых почек в верхней части второго годичного прироста побег может ветвиться слаборазвитыми побегами обогащения, выполняющими функцию фотосинтеза. Заканчивается побег брактеозным, компактным, коротким, открытым соцветием кисть.

В этом состоянии у растений, кроме дициклических побегов возобновления, из спящих почек, расположенных на каудексе, развиваются дициклические корневищноудлиненные побеги, длина плагиотропной части которых может достигать 3.0–5.0 см. В первый год корневищноудлиненный побег развивается под землей, его верхушечная почка перезимовывает, плагиотропный годичный прирост становится длинным гипогеогенным корневищем. На второй год почка трогается в рост и развертывается в надземный удлиненный вегетативный побег высотой до 2.5–3.5 см. На геофильной (корневищной) части этого побега в пазухах чешуевидных листьев закладываются почки, большая часть из них остается спящими. Апогеотропная часть побега представлена 2–3 короткими и 1–2 длинными метамерами, ортотропная состоит из 3–4 длинных метамеров, несущих зеленые листья.

На основе корневищноудлиненного побега формируется парциальный куст. Он образуются за счет реализации почек возобновления, расположенных в узлах метамеров апогеотропной части побега. Эти почки трогаются в рост одновременно с ростом надземной части корневищного побега. Появившиеся из них побеги – моно- или дициклические. Надземная часть моноциклических побегов отмирает вместе с надземной частью корневищного побега. На их базальной части сохраняются нереализованные почки, из которых на следующий год могут развиться побеги следующего порядка. Дициклические побеги образуются выше сформированных моноциклических. Они представляют собой, слаборазвитые анизотропные побеги, которые на будущий год продолжат свое развитие. Дициклический корневищноудлиненный побег дает начало развитию двум моноциклическим и 2–3 дициклическим побегам возобновления. Такая разветвленная побеговая система состоит обычно из побегов 2–3 порядков ветвления. Она слабо укореняется, живет 3–4 года и отмирает до базальных частей, с расположенными на них спящими почками.

Таким образом, особи в молодом генеративном состоянии представляют собой куртину. Она состоит из первичного куста, 2–3 парциальных вегетативных побегов и парциальных кустов, соединенных с первичным кустом гипогеогенными коммуникационными корневищами. В первичном кусте развивается 1–2 анизотропных дициклических генеративных и 2–6 вегетативных разветвленных побегов, часть из них – это первый годичный прирост дициклических побегов возобновления следующих порядков, другая – моно-

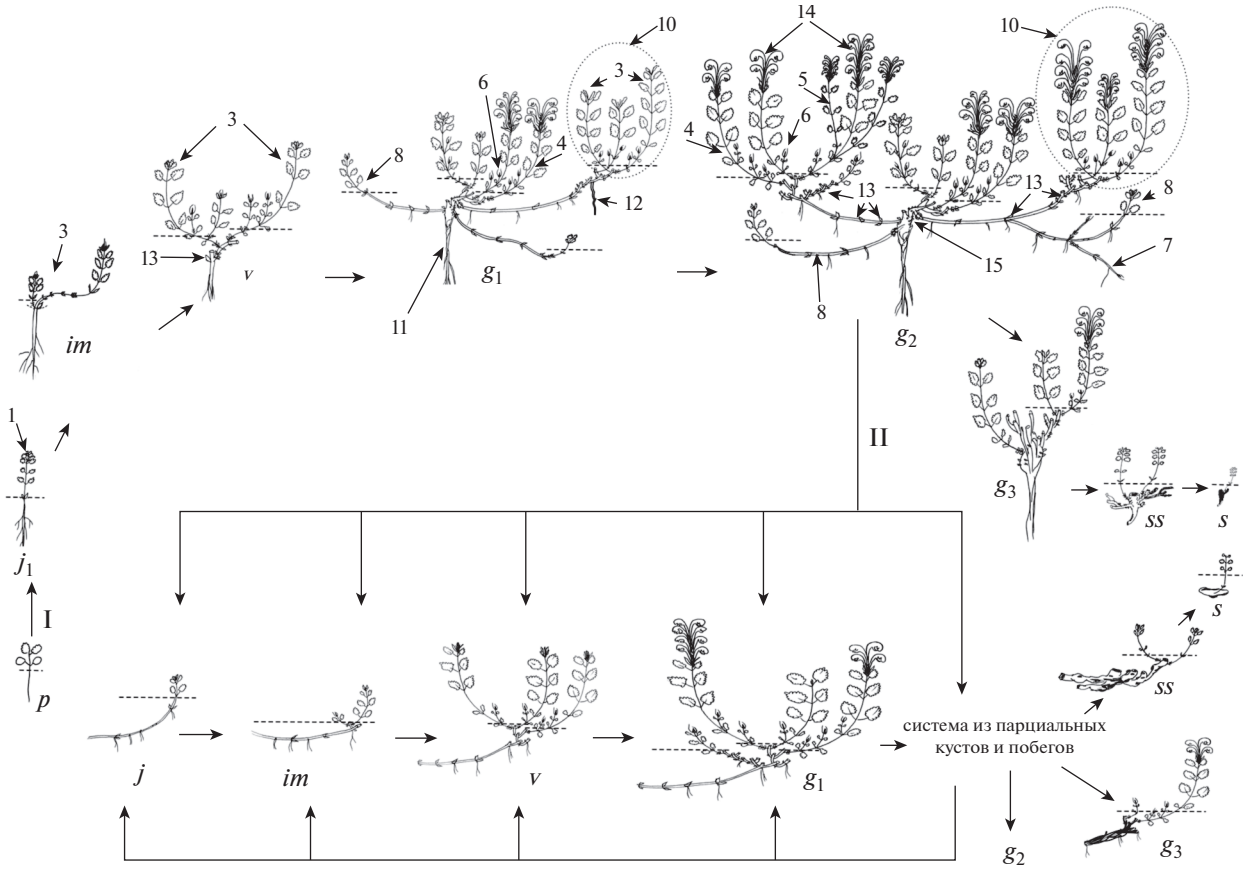

Рис. 1. Онтогенез особей *Scutellaria oreophila*.

Условные обозначения:

I – онтогенез семенной особи, II – онтогенез раметы.

Онтогенетические состояния: p – проросток, j_1 – ювенильное, *im* –имматурное, v – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное, g_3 – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное, ------- – уровень почвы, → – пути и возможные переходы из одного онтогенетического состояния в другое.

1 – побег верхнерозеточный, 2 – первый годичный прирост дициклического побега, 3 – побег дициклический вегетативный, 4 – побег дициклический генеративный, 5 – побег обогащения генеративный, 6 – побег обогащения вегетативный, 7 – побег корневищный, 8 – побег дициклический корневищноудлиненный (парциальный побег), 9 – корневище гипогеогенное, 10 – парциальный куст, 11 – главный корень, 12 – придаточный корень, 13 – спящая почка, 14 – каудекс.

Fig. 1. Ontogenesis of *Scutellaria oreophila* individuals.

Legend:

I – ontogenesis of a seed individual, II – ontogenesis of a ramet.

Ontogenetic states: p – seedling, j_1 – juvenile, *im* – immature, v – virginal, g_1 – young generative, g_2 – mature generative, g_3 – old generative, *ss* – subsenile, *s* – senile, ------- – soil level, → – paths and possible transitions from one ontogenetic state to another.

1 – upper-rosette shoot, 2 – first annual growth of a dicyclic shoot, 3 – dicyclic vegetative shoot, 4 – dicyclic generative shoot, 5 – generative enriching shoot, 6 – vegetative enriching shoot, 7 – rhizome shoot, 8 – dicyclic rhizome-long-shoot (partial shoot), 9 – hypogeogenic rhizome, 10 – partial bush, 11 – main root, 12 – adventitious root, 13 – dormant bud, 14 – caudex.

циклические побеги, отмирающие полностью в конце вегетационного сезона. В этом состоянии продолжительность молодого генеративного состояния семенной особи составляет 3–4 года (рис. 1.I).

В подземной сфере первичный куст имеет разросшийся до 5 мм в толщину каудекс, несущий спящие почки и редкие придаточные корни, и главный корень.

Куртина средневозрастных генеративных особей (g_2) состоит из первичного куста и 4–6 парциальных кустов и парциальных побегов. В первичном кусте из спящих почек развиваются корневищноудлиненные побеги, плагиотропные части которых расположены в верхнем слое почвы. Эти побеги приводят к образованию новых слабо укореняющихся парциальных кустов. Число цветущих побегов в куртине увеличивается до 8–10. Ге-

нативные побеги анизотропные, высота надземной части не более 5–7 см. Надземная часть некоторых парциальных кустов отмирает, но их базальные участки с живыми почками сохраняются в составе куртины продолжительное время.

Каудекс состоит из базальных частей побеговой системы первичного куста, он разрастается до 1–1.5 см в диаметре и несет большое число спящих почек, увеличивается также диаметр базальной части главного корня и диаметр придаточных корней. Продолжительность состояния 7–10 лет.

В этом состоянии начинается вегетативное размножение. Перегнивание корневищ приводит к образованию клона и самостоятельному развитию парциальных кустов и побегов. Возникшие раметы находятся в разных онтогенетических состояниях (от ювенильного до средневозрастного генеративного состояния) и способны к неоднократной партикуляции (рис. 1.II).

Старые генеративные особи (g_3) семенного происхождения теряют способность к образованию корневищных побегов и вегетативному размножению. В первичном кусте побеги развертываются в основном из спящих почек, расположенных на каудексе и в основании побегов на коротких метамерах. Генеративные побеги единичны, они моноциклические, высотой 8.0–12.0 см, вегетативные побеги также моноциклические. Последние не переходят к цветению, остаются вегетативными и полностью отмирают в этот же год. В составе куста сохраняются отмершие остатки побеговых систем и базальные части корневищ. Длительность жизни семенных особей в этом состоянии не превышает 2–3 лет.

У особей постгенеративного периода (субсенильного (*ss*) и сенильного (*s*) состояний) семенного происхождения из спящих почек на каудексе развертываются только однолетние вегетативные побеги имматурного или ювенильного облика. После реализации всех почек онтогенез семенной особи завершается. Длительность состояния 1–3 года, а продолжительность жизни семенной особи составляет 20–23 года.

Особи семенного происхождения в сообществе встречаются очень редко. Они располагаются единично около крупных валунов, где ослаблена или отсутствует фитоценотическая конкуренция и приживание проростков не затруднено. В природных популяциях особи вида представляют собой, как правило, раметы разного онтогенетического состояния, относящиеся к разным поколениям.

Онтогенез парциальных образований (рамет) начинается с ювенильного состояния (рис. 1.II). Рамета ювенильного состояния – это одиночный побег, подземная часть которого образована участком плагиотропного корневищного побега, а надземная представляет собой анизотропный вегетативный побег до 2–3 см длины. Надземная часть побега состоит только из 2–3 удлиненных метамеров, несущих ассимилирующие листья. Придаточные корни развиваются в узлах любой части корневища. После отмирания надземной части осенью, рамета на следующий год начинает ветвиться и переходит в имматурное состояние. Из одной пары супротивно расположенных почек, сохранившихся в апогеотропной части материнского корневищного побега, развиваются два вегетативных побега замещения. Их геофильная часть состоит из 2–3 коротких метамеров и 1–3 длинных, несущих чешуевидные и переходные листья. Надземная часть ортотропная несет 5–6 метамеров с зелеными листьями. Зоной возобновления становится первый верхний длинный метамер. На третий год рамета переходит в виргинильное онтогенетическое состояние. На базе корневищного побега формируется парциальный куст, состоящий из 4–6 вегетативных побегов. Корневищный побег утолщается до 0.2 мм, нереализованные почки на нем становятся спящими и сохраняются в течение всей жизни корневища.

На 4-й год один из дициклических побегов замещения зацветает. У молодых генеративных рамет увеличивается метамерная протяженность зоны возобновления побегов замещения. Она представляет собой геофильную часть анизотропного дициклического побега, несущую 2–3 длинных метамера. Впоследствии большинство образовавшихся побегов цветут, и рамета переходит в зрелое генеративное состояние. Геофильная (корневищная) часть каждого побега, состоящая из длинных метамеров, становится зоной возобновления побегов n + 1 порядка. Также развиваются моноциклические генеративные побеги из почек апогеотропной части материнского побега. Часть придаточных корней утолщается, особенно в апикальной части корневища. В этом состоянии полицентрическая система неоднократно партикулирует с образованием рамет от ювенильного до субсенильного состояния. В старом генеративном состоянии в рамете накапливается большое число отмерших побегов. Новые побеги развертываются в основном из спящих почек, расположенных на коротких метамерах в базальной части любого побега предыдущего порядка. Участок корневища покрывается толстой перидермой, часть придаточных корней отмирает. Парциальный куст раметы в субсенильном состоянии несет 2–3 вегетативных моноциклических побега. Сенильные раметы представлены небольшим участком сохранившегося утолщенного многолетнего корневищного побега с небольшим числом спящих почек. Как правило, развертывается только один моноциклический вегетативный побег ювенильного облика (из наиболее крупной почки), реже – два побега. Длительность жизни раметы от

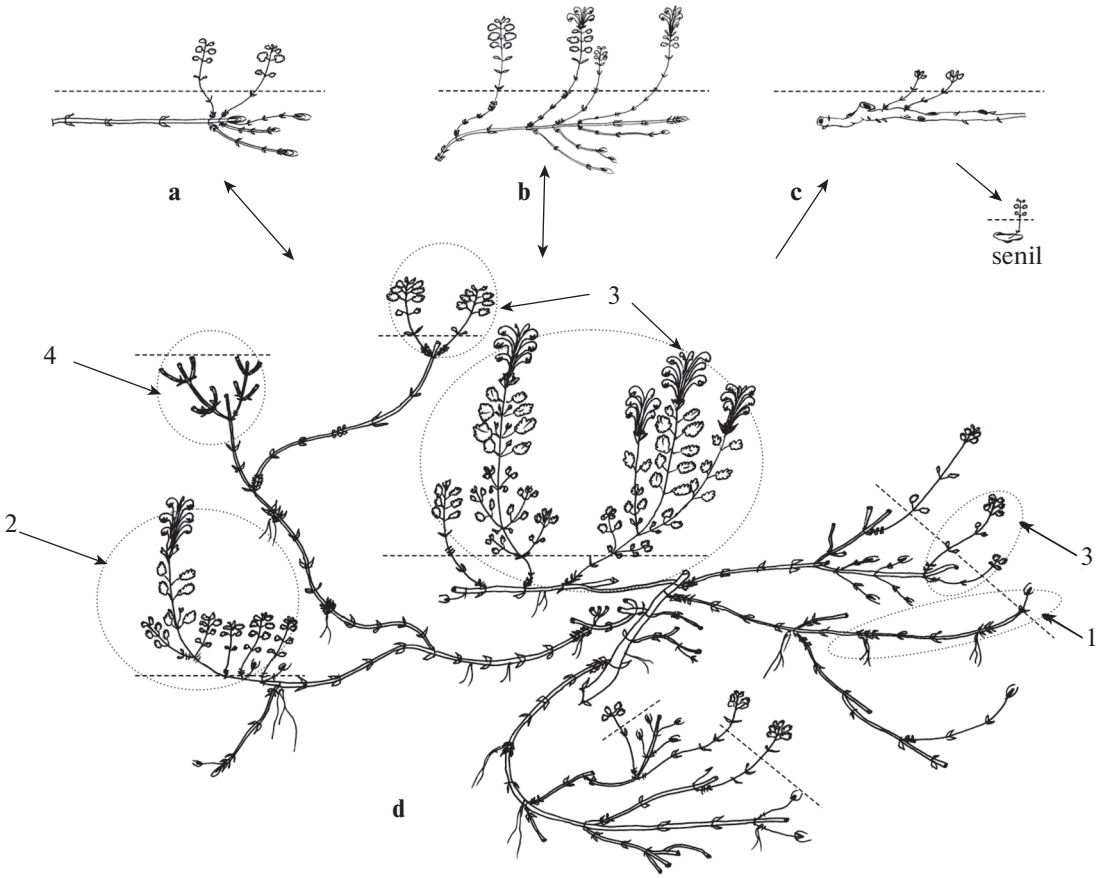

Рис. 2. Система парциальных кустов и побегов *Scutellaria oreophila*.

Условные обозначения:

Корневище раметы: a – ветвление акротонное с образованием рамет *j* состояния; b – ветвление мезотонное и базитонное с образованием рамет $im–g_1$ состояний; c – ветвление из спящих почек многолетней части с образованием рамет *ss–s* состояний; d – фрагмент клона, состоящий из парциальных кустов и побегов.

1 – парциальный побег, 2 – разветвленный парциальный побег, 3 – парциальный куст, 4 – отмерший парциальный куст.

Fig. 2. The system of partial bushes and shoots of *Scutellaria oreophila*.

Legend:

Rhizome of a ramet: a – acrotonic branching with the formation of *j* state ramet; b – branching mesotonic and basitonic with the formation of $im–g_1$ states ramets; c – branching from dormant buds of a perennial part with the formation of *ss–s* states ramets; d – fragment of a clone consisting of partial bushes and shoots.

1 – partial shoot, 2 – branched partial shoot, 3 – partial bush, 4 – dead partial bush.

возникновения из верхушечной почки корневища и до отмирания в сенильном состоянии составляет 10–15 лет. Развитие корневищных побегов приводит к пространственному разрастанию особей *S. oreophila*, в результате чего формируется полицентрическая система из парциальных побегов и кустов, связанных разветвленными коммуникационными гипогеогенными корневищами с придаточной корневой системой (рис. 2).

Корневище раметы, вне зависимости от онтогенетического состояния, способно ветвиться, что связано с реализацией любых почек, расположенных на нем (рис. 2). Одновременно может развиться от 4 до 6 новых корневищных побегов. Их длина варьирует от 3–4 см до 10–13 (19) см. В зависимости от возраста корневища, положения и времени раскрытия почек на нем образуются отличимые по онтогенетическому состоянию раметы следующих поколений. Наибольшее число растущих корневищных побегов сосредоточено в его апикальной части. Они дают начало ювенильным раметам, которые полностью проходят свой частный онтогенез. Корневищные побеги, возникшие из почек в средней и базальной частях, могут развиваться под землей 2–3 года и, выйдя на поверхность, формировать удлиненный ортотропный годичный генеративный побег. Раскрытие спящих почек на многолетних базальных участках корневища приводит к образованию субсенильных и сенильных рамет. Достаточно ча-

сто из-за высокой плотности и числа растущих корневищ в почве, раметы в ювенильном и имматурном состояниях могут сокращать свой онтогенез. Они, минуя генеративное состояние, переходят в постгенеративный период. Вегетативное размножение, связанное с естественным нарушением связи между парциальными побегами и парциальными кустами, может происходить на любом этапе развития полицентрических систем.

Итак, изучение онтогенеза семенной особи *S. oreophila* выявило, что уже на его ранних этапах почки возобновления за счет контрактильной деятельности главного корня остаются на поверхности почвы или в подстилке. Первичный и парциальные кусты формируются в результате базитонного ветвления анизотропных дициклических удлиненных побегов возобновления. Их второй годичный прирост ежегодно отмирает, а первый, несущий почки возобновления, полегает и укореняется придаточными корнями. Эти признаки, предложенные Л.Е. Гатцук (Gatsuk, 1976) для отнесения растений к травам сезонного климата, характеризуют *S. oreophila* как травянистое растение. Подробный биоморфологический анализ и особенности онтогенеза особей позволяют решать спорные вопросы жизненных форм видов (Cheryomushkina et al., 2012; 2019; Denisova et al., 2017). Так, у *S. supina,* родственного вида к *S. oreophila*, в различных экологических условиях формируются разные жизненные формы (Cheryomushkina, Guseva, 2015). Нами установлено, что длиннокорневищно-стержнекорневая биоморфа *S. supina* образуется в мезофильных условиях, что в общих чертах сходно с развитием особей *S. oreophila*. У обоих видов онтогенез особей сложный и состоит из онтогенеза генеты и рамет. Корневищные побеги образуются из спящих почек, что приводит к образованию куртины. Но в отличие от *S. oreophila*, фаза куртины у семенной особи *S. supina* длится до завершения онтогенеза, что характеризует жизненную форму этого вида как длиннокорневищно-стержнекорневую. В то время как у особей *S. oreophila* распад куртины происходит в середине онтогенеза (в средневозрастном генеративном состоянии). Стоит отметить, что в побегообразовании обоих видов участвуют спящие почки, что является одним из механизмов формирования длиннокорневищной жизненной формы (Astashenkov, Cheryomushkina, 2019).

Таким образом, существование длительное время особей *S. oreophila* в виде явнополицентрической системы парциальных кустов и побегов, связанных между собой длинными симподиально сочлененными гипогеогенными коммуникационными корневищами, их интенсивное ветвление, приводящее к пространственному захвату территории, характеризует жизненную форму изученного вида как длиннокорневищную.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение развития особей эндемичного вида *S. oreophila*, растущего на альпийских лугах, показало, что вид относится к явнополицентрическим растениям. Размножение особей вида в основном вегетативное за счет формирования длинных корневищ, которые развиваются из спящих почек. В результате вегетативного размножения образуется клон, состоящий из особи семенного происхождения (генеты), полицентрических систем, включающих парциальные побеги и кусты, а также из отдельных парциальных побегов и парциальных кустов (рамет). Выявлена высокая степень поливариантности сложного онтогенеза, выражающаяся в разной длительности частного онтогенеза рамет и пропусков отдельных онтогенетических состояний.

На основании наших исследований биоморфологический портрет особей *S. oreophila* можно охарактеризовать как – вегетативно-подвижный травянистый длиннокорневищный симподиально нарастающий многолетний поликарпик. Структура взрослых особей состоит из двух типов побегов: удлиненных и корневищноудлиненных. Удлиненные побеги моно-дициклические анизотропные, иногда ортотропные, вегетативные или генеративные, развертываются из почек зоны возобновления. Корневищноудлиненные побеги – ди-, полициклические вегетативные или генеративные, образуются из спящих почек. Корневая система генеративной особи смешанная, главный корень сохраняется в течение всей жизни особи. Придаточные корни развиваются на геофильных частях дициклических побегов и на корневище.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарят академика НАНА Азербайджана В.М. Ализаде и д.б.н. Н.П. Мехтиеву за содействие в сборе полевого материала на территории Азербайджана.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00621 и в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А17-117012610053-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРА

[Abdurakhmanova, Neshataeva] Абдурахманова З.И., Нешатаева В.Ю. 2017. Классификация сосновых лесов из сосны Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch. ex C. Koch) республики Дагестан. – Бюл. гос. Никитского бот. сада. 123: 43–50.

[Abdurakhmanova et al.] Абдурахманова З.И., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 2018. Сосновые леса (Pineta kochianae) в Республике Дагестан. – Растительность России. 34: 3–46. https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.34.3

Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A. 2019. The Role of Dormant Buds in Transformation of Herbaceous Biomorphs (by the Example of *Nepeta* L. sect. Spicatae (Benth.) Pojark.). – Biol. Bulletin. 46 (6): 562–569. https://doi.org/10.1134/S1062359019040046

[Cheryomushkina et al.]. Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Бобоев М.Т. 2012. Морфогенез и состояние ценопопуляции *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk. в южном Таджикистане (г. Ходжа-Мумин). – Известия АН Республики Таджикистан. Отд. биол. и мед. наук. 1: 7–13.

Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). – Contemp. Probl. Ecol. 8 (5): 624–635.

[Cheryomushkina et al.] Черёмушкина В.А., Таловская Е.Б., Асташенков А.Ю., Гусева А.А., Джуманов С. 2019. Биология *Thymus dmitrievae* Gamajun. (Lamiaceae) на заповедной территории (Заповедник Аксу-Жабаглы). – Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 47: 103–122. https://doi.org/10.17223/19988591/47/6

[Galushko] Галушко А.И. 1980. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 3. Ростов-на-Дону. 328 с.

[Gatsuk] Гатцук Л.Е. 1974. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 79 (3): 84–100.

[Gatsuk] Гатцук Л.Е. 1976. Содержание понятия “травы” и проблема их эволюционного положения. – Труды Московского общества испытателей природы. 42: 55–130.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. Л. 746 с.

[Grossheim] Гроссгейм А.А. 1967. Род *Scutellaria* L. – Шлемник. – В кн.: Флора Кавказа. Т. 7. Л. С. 308–322.

[Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А. 2017. Особенности развития *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Benth. (Lamiaceae) в Туве. – Вест. ТвГУ. Серия: Биология и экология. 4: 144–157.

[Isaev] Исаев Я.М. 1957. Род *Scutellaria* L – Акулька. – В кн.: Флора Азербайджана. Т. 7. Баку. С. 232–245.

[Ivanov] Иванов А.Л. 1998. Флора Предкавказья и ее генезис. Ставрополь. 162 с.

[Ivanov] Иванов А.Л. 2019. Конспект флоры Российского Кавказа (сосудистые растения). Ставрополь. 323 с.

[Karpun] Карпун Ю.Н. 2002. Дикорастущие древесные растения Северного Кавказа. Сочи. 14 с.

[Menitsky] Менитский Ю.Л. 1992. Конспект видов семейства Lamiaceae (Labiatae) флоры Кавказа. – Бот. журн. 77 3 (6): 63–78.

[Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект флоры Дагестана (Melantaceae – Acoraceae). Т. 3. Махачкала. 304 с.

[Nukhimovskiy] Нухимовский Е.Л. 1997. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. М. 630 с.

[Portenier] Портениер Н.Н. 2000. Система географических элементов флоры Кавказа. – Бот. журн. 85 (9): 26–33.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 6: 179–196.

Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A. 2015. Biomorphology: Current Status and Prospects. – Cont. Prob. Ecol. 8 (5): 541–549.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. – В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. Л. С. 146–208.

[Serebryakov] Серебряков И.Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. – Учен. Зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. Вопросы биологии растений. 100 (5): 3–38.

[Smirnova et al.] Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. 1976. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. – В кн.: Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 215 с.

[Tsepkova] Цепкова Н.Л. 2012. Новая ассоциация остепненных лугов Джинальского хребта. – Известия Самарского научного центра РАН. 14 (1–4): 1149–1151.

[Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. – Биол. науки. 2: 7–34.

[Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1954. Род Шлемник – *Scutellaria* L. – В кн.: Флора СССР. Т. 20. М.–Л. С. 72–225.

SCUTELLARIA OREOPHILA (LAMIACEAE): LIFE FORM, SHOOT FORMATION, ONTOGENESIS

V. A. Cheryomushkina[a,#] and A. Yu. Astashenkov[a, ##]

[a] *Central Siberian Botanical Garden SB RAS*
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia
[#]*e-mail: cher.51@mail.ru*
[##]*e-mail: astal@bk.ru*

The article presents the results of a detailed description of ontogenesis and developmental features of individuals of a Caucasian endemic *Scutellaria oreophila* L. (Lamiaceae). Based on the study of shoot formation, a biomorphological portrait of the species was established, which characterizes *S. oreophila* as a clearly

polycentric sympodially growing long-rhizomatous herbaceous polycarpic, hemicryptophyte, with innovation buds located in the litter or on the soil surface. It has been established that in short-grass alpine meadow the individuals of *S. oreophila* mainly represent an aggregation of clones consisting of different ontogenetic states (*j*–*ss*). The ontogenesis of individuals is complex and consists of the ontogenesis of a seed individual and of ramets. It was shown that two types of shoots form a perennial structure of adult individuals: long-shoots and rhizome-long-shoots, their role in the formation of the life form is revealed. The long-shoots are mono-dicyclic, vegetative or generative, deploy from the buds of the innovation zone, their role is associated with the formation of partial bushes and the retention of the territory. Rhizome-long-shoots are di-, polycyclic vegetative or generative, formed from dormant buds, their role is associated with the spatial distribution and annexation of the territory.

Keywords: life form, ontogenesis, *Scutellaria oreophila*, endemic, Caucasus

ACKNOWLEGEMENTS

The authors are sincerely grateful to Academician of Azerbaijan National Academy of Sciences V.M. Alizade and Doctor of Biological Sciences N.P. Mehdiyev for assistance in collecting samples on the territory of Azerbaijan.

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (№ 01201255610) of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and with the support of the RFBR grant within the framework of the scientific project № 18-04-00621.

REFERENCES

Abdurakhmanova Z.I., Neshataeva V.Yu. 2017. Classification of Koch pine (*Pinus kochiana* Klotzsch. ex C. Koch) forests of the Dagestan Republic – Bull. of the State Nikit. Bot. Gard. 123: 43–50 (In Russ.).

Abdurakhmanova Z.I., Neshataev V.Yu., Neshatayeva V.Yu. 2018. Pine forests (Pineta kochianae) in the Republic of Daghestan. – Vegetation of Russia. 34: 3–46 (In Russ.). https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.34.3

Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A. 2019. The Role of Dormant Buds in Transformation of Herbaceous Biomorphs (by the Example of Nepeta L. sect. Spicatae (Benth.) Pojark.). – Biol. Bulletin. 46 (6): 562–569. https://doi.org/10.1134/S1062359019040046

Cheryomuskina V.A., Astashenkov A.Yu., Boboev M.T. 2012. Morphogenesis and state of coenopopulation of *Limonium chodshamumynense* Lincz. et Czuk. in southern Tajikistan (Khoja Mumin). – Izvestiya AS Respubliki Tajikistan. Otd. Boil. i med. nauk. 1: 7–13 (In Russ.).

Cheryomushkina V.A., Guseva A.A. 2015. Life forms of *Scutellaria supina* L. (Lamiaceae). – Contemp. Probl. Ecol. 8 (5): 624–635.

Cheryomushkina V.A., Talovskaya E.B., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A., Dzhumanov S. 2019. Biology of *Thymus dmitrieva* Gamajun. (Lamiaceae) in the protected area (Aksu-Dzhabagly Reserve). – Tomsk State University Journal of Biology. 47: 103–122 (In Russ.). https://doi.org/10.17223/19988591/47/6

Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A. 2017. Development patterns of *Dracocephalum fragile* Turcz. ex Benth. (Lamiaceae) in Tuva. – Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya. 4: 144–157 (In Russ.).

Galushko A.I. 1980. Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. [Flora of the North Caucasus. Determinant.]. Vol. 3. Rostov-on-Don. 328 p. (In Russ.).

Gatzuk L.E. 1974. To methods for describing and determining life forms in seasonal climates. – Bul. MOIP. Otd. biol. 79 (3): 84–100 (In Russ.).

Gatzuk L.E. 1976. The content of the concept of "herbs" and the problem of their evolutionary position. – Proceedings of the Moscow Society of Naturalists. 42: 55–130 (In Russ.).

Grossheim A.A. 1949. Opredelitel rasteniy Kavkaza [Key to plants of the Caucasus]. Leningrad. 746 p. (In Russ.).

Grossheim A.A. 1967. Rod *Scutellaria* L. – Shlemnik [Genus *Scutellaria* L. – Skullcap]. – In: Flora Kavkaza. Vol. 7. Leningrad. P. 308–322 (In Russ.).

Isaev Ya.M. 1957. Rod *Scutellaria* L. – Akulka. [Genus *Scutellaria* L.]. – In: Flora Azerbaydzhana. Vol. 7. Baku. P. 232–245 (In Russ.).

Ivanov A.L. 1998. Flora Predkavkas'ya i ee genesis [Flora of the Ciscaucasia and its genesis]. Stavropol. 162 p. (In Russ.).

Ivanov A.L. 2019. Konspekt flory Rossiyckogo Kavkaza (sosudistye rasteniya) [Conspectus of the flora of the Russian Caucasus (vascular plants)]. Stavropol. 323 p. (In Russ.).

Karpun Yu.N. 2002. Dikorastushchie drevesnye pasteniya Severnogo Kavkaza [Wild woody plants of the North Caucasus]. Sochi. 14 p. (In Russ.).

Menitsky Yu.L. 1992. Synopsis of species of the family Lamiaceae (Labiatae) from the Caucasus. – Botanicheskii zhurnal. 85 (6): 63–78 (In Russ.).

Murtazaliev R.A. 2009. Konspekt flory Dagestana (Melantaceae-Acoraceae) [Conspectus of the flora of Dagestan (Melantaceae-Acoraceae). Vol. 3. Makhachkala. 304 p. (In Russ.).

Nukhimovskiy E.L. 1997. Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy [Fundamentals of biomorphology of seed plants]. Vol. 1. Moscow. 630 p. (In Russ.).

Portenier N.N. 2000. The system of geographical elements of the Caucasus flora. – Botanicheskii zhurnal. 85 (9): 26–33 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1950. Zhiznennyy tsikl mnogoletnikh travyanistykh rasteniy v lugovykh tsenozakh [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. – Trudy. BIN AS SSSR. Ser. 3. Geobotanika. 6: 179–196 (In Russ.).

Savinykh N.P., Cheryomushkina V.A. 2015. Biomorphology: Current Status and Prospects. – Cont. Probl. of Ecol. 8 (5): 541–549.

Serebryakov I.G. 1959. Tipy razvitiya pobegov u travyanistykh mnogoletnikov i factory ikh formirovaniya [Types of shoot development in herbaceous perennials and factors of their formation]. – Uchen. Zap. MPGI im V.P. Potemkina. Voprosy bioilogii rasteniy. 100 (5): 3–38 (In Russ.).

Serebryakov I.G. 1964. Zhiznennyy tsikl vysshykh rasteniy i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and their study]. – In: Polevaya geobotanika. Vol. 3. Leningrad. P. 146–208 (In Russ.).

Smirnova O.V., Zaugol'nova L.B., Toropova N.A., Falikov L.D. 1976. Kriterii vydeleniya bozrstnykh sostoyaniy i osobennosti khoda ontogenesa u rasteniy razlichnykh biomorf [Criteria for distinguishing age-related conditions and features of the ontogenesis course in plants of various biomorphs]. – In: Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i srtuktura). Moscow. 215 p. (In Russ.).

Tsepkova N.L. 2012. A new association of steppe meadows from the Dzhinal range. – Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAS. 14 (1–4): 1149–1151 (In Russ.).

Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitotsenopopulyatsiy kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes]. – Biol. nauki. 2: 7–34 (In Russ.).

Yuzepchuk S.V. 1954. Rod Shlemnik – *Scutellaria* L. [Genus *Scutellaria* L.]. – In: Flora SSSR. Vol. 20. Moscow, Leningrad. P. 72–225 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 239–254

СООБЩЕНИЯ

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА, РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА И СЕМЕНИ У *HELIANTHUS CILIARIS* И *H. TUBEROSUS* (ASTERACEAE)

© 2021 г. О. Н. Воронова[1,*], А. А. Бабро[1,]**

[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: o_voronova@binran.ru*
***e-mail: ABabro@binran.ru*

Поступила в редакцию 15.09.2020 г.
После доработки 01.11.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

Исследовались процессы формирования зародышевого мешка, развития семязачатка и семени, начиная со стадии одноядерной мегаспоры до формирования семени, у двух видов многолетних подсолнечников *Helianthus ciliaris* DC и *H. tuberosus* L.

У обоих видов выявлено сходство в формировании зародышевого мешка и окружающих структур. Халазальная мегаспора дает начало зародышевому мешку Polygonum-типа, который имеет особенность в развитии антиподальных клеток, приводящую к формированию только двух антипод, одна из которых двуядерная. Нуцеллус дегенерирует рано и к началу формирования зародышевого мешка представлен единичными базальными клетками. Интегумент дифференцируется на две хорошо различимые зоны: внутреннюю и наружную. Эпидермис внутренней зоны преобразуется в интегументальный тапетум. Сосудистый пучок входит в халазу и повторяет изгиб семязачатка, доходя до уровня антипод в зародышевом мешке. При отсутствии оплодотворения зародышевый мешок сохраняется в течение длительного времени, при этом интегументальный тапетум становится многослойным.

Наблюдалось формирование зародышей от глобулярной до торпедовидной стадии. Эндосперм нуклеарный. Отмечалось формирование зародыша и в отсутствии эндосперма, при этом интегументальный тапетум сохранялся и становился многослойным.

Ключевые слова: завязь, семязачаток, семя, мегагаметогенез, морфогенез репродуктивных структур, зародышевый мешок, апоспория, зародыш, эндосперм, *Helianthus tuberosus* L., *Helianthus ciliaris* DC

DOI: 10.31857/S0006813621030091

Род *Helianthus* L. относится к семейству Asteraceae L., трибе Heliantheae Cass, подтрибе Helianthinae Dumort. (The Families and Genera..., 2007). Род *Helianthus* L. весьма полиморфный и включает в себя, по оценкам разных систематиков, от 10 до 254 видов (Gavrilova, Anisimova, 2003). Наиболее распространенной среди исследователей подсолнечника является классификация E.E. Schilling и C.B. Heiser (1981), в которой выделено 12 однолетних и 36 многолетних видов, произрастающих в Северной Америке и распределенных в 5 секций. Особенности эмбриологии и репродуктивной биологии большинства видов *Helianthus* практически не исследовались, исключение составляют хозяйственно-ценные виды. Среди однолетних видов наиболее изучены культурные формы (сорта, линии) однолетнего подсолнечника *Helianthus annuus* L., среди многолетних – топинамбура *H. tuberosus* L.

Межвидовые скрещивания культурного подсолнечника с дикими видами этого рода используются в селекционной работе для улучшения высокопродуктивных масличных сортов, а также для выведения декоративных сортов и гибридов. Но в этом процессе есть определенные трудности. Межвидовые гибриды крайне нестабильны и дают расщепление в последующих поколениях, что приводит к затруднениям в их поддержании и сохранении их признаков. В то же время, есть данные о наличии у культурного подсолнечника таких форм апомиксиса, как апоспория и интегументальная эмбриония (Ustinova, 1955, 1970; Voronova, Gavrilova, 2007; Voronova, 2010, 2013). Апоспорические образования обнаружены также у топинамбура (Dziubenko, 1965). Апомиксис, как

возможность формирования семян бесполым путем, мог бы способствовать решению целого ряда селекционных задач.

Нами было начато эмбриологическое исследование некоторых диких видов подсолнечника и изучено развитие мужской репродуктивной сферы у двух представителей рода *Helianthus* L.: *H. tuberosus* L. и *H. ciliaris* DC (Babro, Voronova, 2018). У этих же видов были исследованы ранние стадии развития семязачатка и заложение репродуктивных структур до стадии завершения мейоза в мегаспороците и формирования мегаспоры (Voronova, Babro, 2018).

Данная статья является продолжением вышеуказанных работ по исследованию эмбриологии подсолнечника и посвящена, главным образом, исследованию процессов формирования зародышевого мешка, а также затрагивает этапы развития семязачатка и семени у *H. tuberosus* и *H. ciliaris*, начиная со стадии мегаспоры и до формирования зародыша.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования стали подсолнечник клубненосный, или топинамбур, *Helianthus tuberosus* L. и подсолнечник реснитчатый *H. ciliaris* DC. Эти два вида относятся к разным секциям (Divaricati и Ciliares, соответственно) в пределах рода *Helianthus* семейства Asteraceae (Schilling, Heiser, 1981). Оба вида относятся к группе диких многолетних подсолнечников, но значимо различаются по размерам и времени цветения, а также по числу хромосом: *H. tuberosus* – гексаплоид с числом хромосом $2n = 102$, *H. ciliaris* – тетраплоид с $2n = 68$.

Материал по *H. ciliaris* был собран на Кубанской опытной станции ВИР (45°21' с.ш. и 40°80' в.д.), где поддерживается коллекция диких однолетних и многолетних видов подсолнечника, *H. tuberosus* – в Ботаническом саду БИН РАН. Растения произрастали в условиях свободного (перекрестного) опыления, без изоляции.

Целые корзинки на разных стадиях развития были собраны и зафиксированы в растворе FAA (формалин, ледяная уксусная кислота и 70% этанол в отношении 7:7:100). Материал дегидратировали через серию спиртов, проводили через ряд этанол-хлороформных смесей до чистого хлороформа и заключали в Histomix® (Биовитрум), постоянные препараты для световой микроскопии окрашивали несколькими красителями в разных комбинациях (более подробно методики описаны в статье Voronova, Babro, 2018).

Для ускоренного анализа материала использовался метод просветления тотальных препаратов семязачатков и семян (Voronova, 2008b).

Препараты анализировались и фотографировались с помощью микроскопа Zeiss Axioplan 2 Imaging с цифровой фотокамерой в программе AxioVision.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У обоих исследованных видов формирование зародышевого мешка и развитие семязачатка идет сходным образом.

В результате мегаспорогенеза из мегаспороцита формируется тетрада мегаспор. Три верхние (микропилярные) вскоре дегенерируют, а нижняя (халазальная) продолжает развитие и дает начало формированию зародышевого мешка (рис. 1, *1*, *2*).

Халазальная мегаспора претерпевает процесс дифференциации. Она увеличивается в размерах, вытягивается, заполняя практически все пространство, где ранее располагалась тетрада мегаспор. Ядро в ней становится более четко выраженным и смещается из центра клетки в слегка асимметричное положение, чуть ближе к микропилярному концу. Этот процесс также сопровождается вакуолизацией цитоплазмы.

В результате первого митотического деления зародышевый мешок становится двуядерным (рис. 1, *3b*). Ядра расходятся в разные стороны – одно оказывается в микропилярной части, второе несколько смещается в сторону халазального конца зародышевого мешка, но не достигает его, оказываясь в результате примерно посередине между центром клетки и ее халазальным концом (рис. 1, *4*, *5*). Второе деление митоза происходит несколько асинхронно. Халазальное ядро вступает в митотическое деление чуть быстрее микропилярного. Вследствие этого, зародышевый мешок на какой-то момент становится трехъядерным – в центре клетки уже два ядра, а на микропилярном полюсе ядро еще в процессе митоза (рис. 2, *3*). Когда на микропилярном конце деление ядер заканчивается, то на халазальном ядра уже расходятся друг от друга, смещаясь так, чтобы расположиться вдоль продольной оси зародышевого мешка (рис. 2, *4*, *5*). Задержка деления на микропилярном полюсе позволяет ядрам на халазальном конце сместиться в нужные позиции перед третьим делением. В третье митотическое деление ядра вступают практически синхронно, результатом его является образование восьмиядерного зародышевого мешка (рис. 3, *1*).

На микропилярном полюсе, после заложения клеточных перегородок между всеми только что образовавшимися ядрами, формируется трехклеточный яйцевой аппарат (рис. 3, *2*). В дальнейшем его клетки дифференцируются в яйцеклетку и две синергиды (рис. 3, *3*).

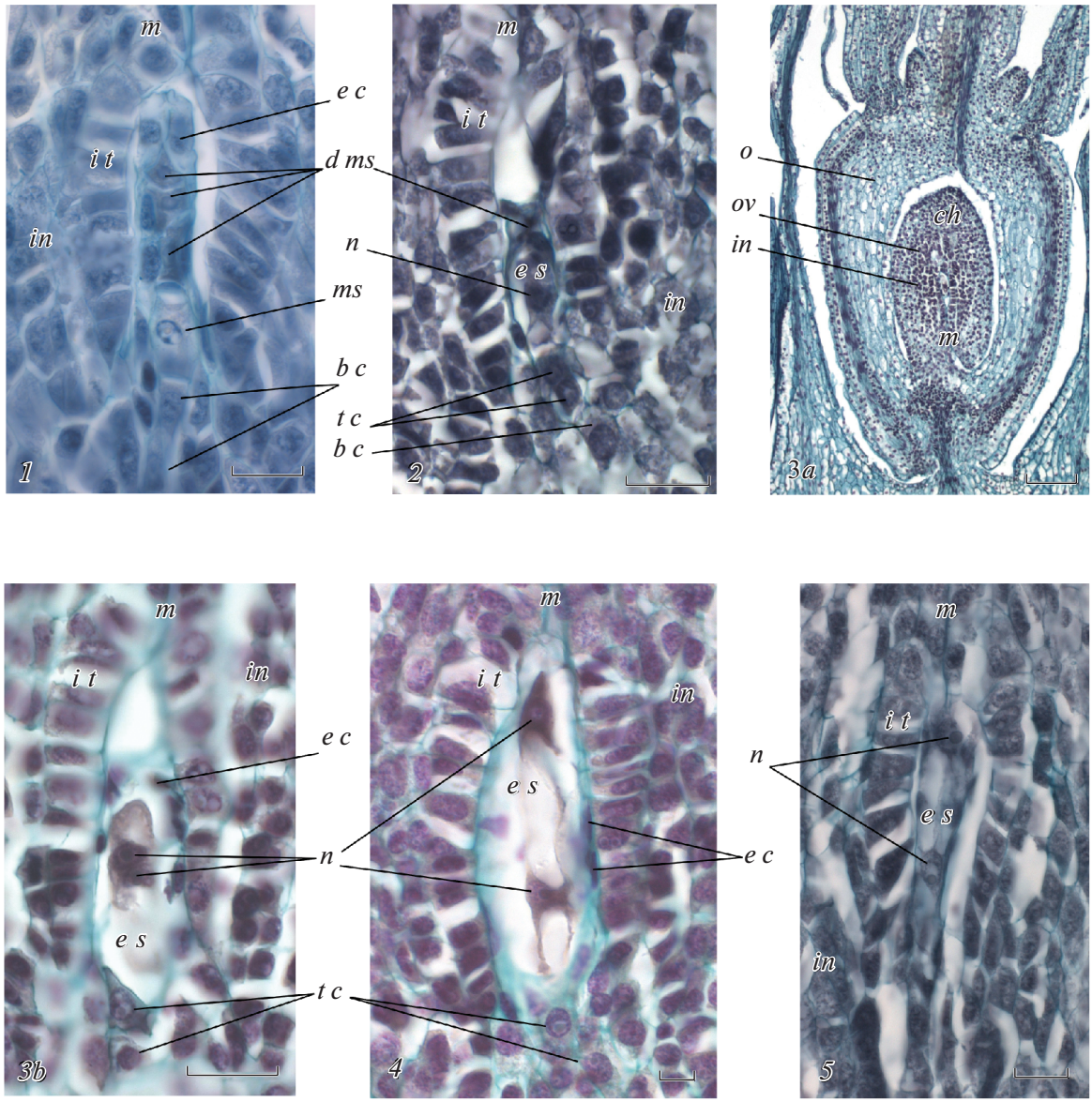

Рис. 1. Завершение мегаспорогенеза и начало развития зародышевого мешка.

1 – часть семязачатка с функционирующей мегаспорой и остатками дегенерировавших мегаспор, *2* – часть семязачатка на стадии дифференциации мегаспоры в одноядерный зародышевый мешок, *3a* – завязь с семязачатком на стадии двуядерного зародышевого мешка (срез радиальный, общий вид), *3b* – часть семязачатка с двуядерным зародышевым мешком сразу после митоза, ядра лежат рядом, *4*, *5* – часть семязачатка с двуядерным зародышевым мешком, ядра разошлись на противоположные полюса зародышевого мешка.

Helianthus ciliaris: *2*, *3a*, *3b*, *4*; *Helianthus tuberosus*: *1*, *5*.

b c – базальная клетка, *ch* – халаза, *d ms* – дегенерирующая мегаспора, *e c* – эпидермальная клетка, *e s* – зародышевый мешок, *in* – интегумент, *i t* – интегументальный тапетум, *m* – микропиле, *ms* – мегаспора, *n* – ядро зародышевого мешка, *o* – завязь, *ov* – семязачаток, *t c* – таблитчатые клетки.

Шкала: *3a* – 100 мкм; *1*, *2*, *3b*, *4*, *5* – 20 мкм.

Fig. 1. Completion of megasporogenesis and initial stages of embryo sac development.

1 – the ovule's part containing functional megaspore and residuals of degenerated ones; *2* – the ovule at the stage of megaspore differentiation into the uninuclear embryo sac (fragment), *3a* – ovary with ovule at the stage of 2-nuclear embryo sac (radial section, general view), *3b* – the part of ovule with 2-nucleate embryo sac directly after mitosis; the nuclei lie side by side, *4*, *5* – the part of ovule with 2-nuclear embryo sac; the nuclei already have moved to the opposite poles of the embryo sac.

Helianthus ciliaris: *2*, *3a*, *3b*, *4*; *Helianthus tuberosus*: *1*, *5*.

b c – basal cell, *ch* – chalaza, *d ms* – degenerating megaspore, *e c* – epidermal cell, *e s* – embryo sac, *in* – integument, *i t* – integumental tapetum, *m* – micropyle, *ms* – megaspore, *n* – embryo sac nucleus, *o* – ovary, *ov* – ovule, *t c* – table-like cells.

Scale bars: *3a* – 100 μm; *1*, *2*, *3b*, *4*, *5* – 20 μm.

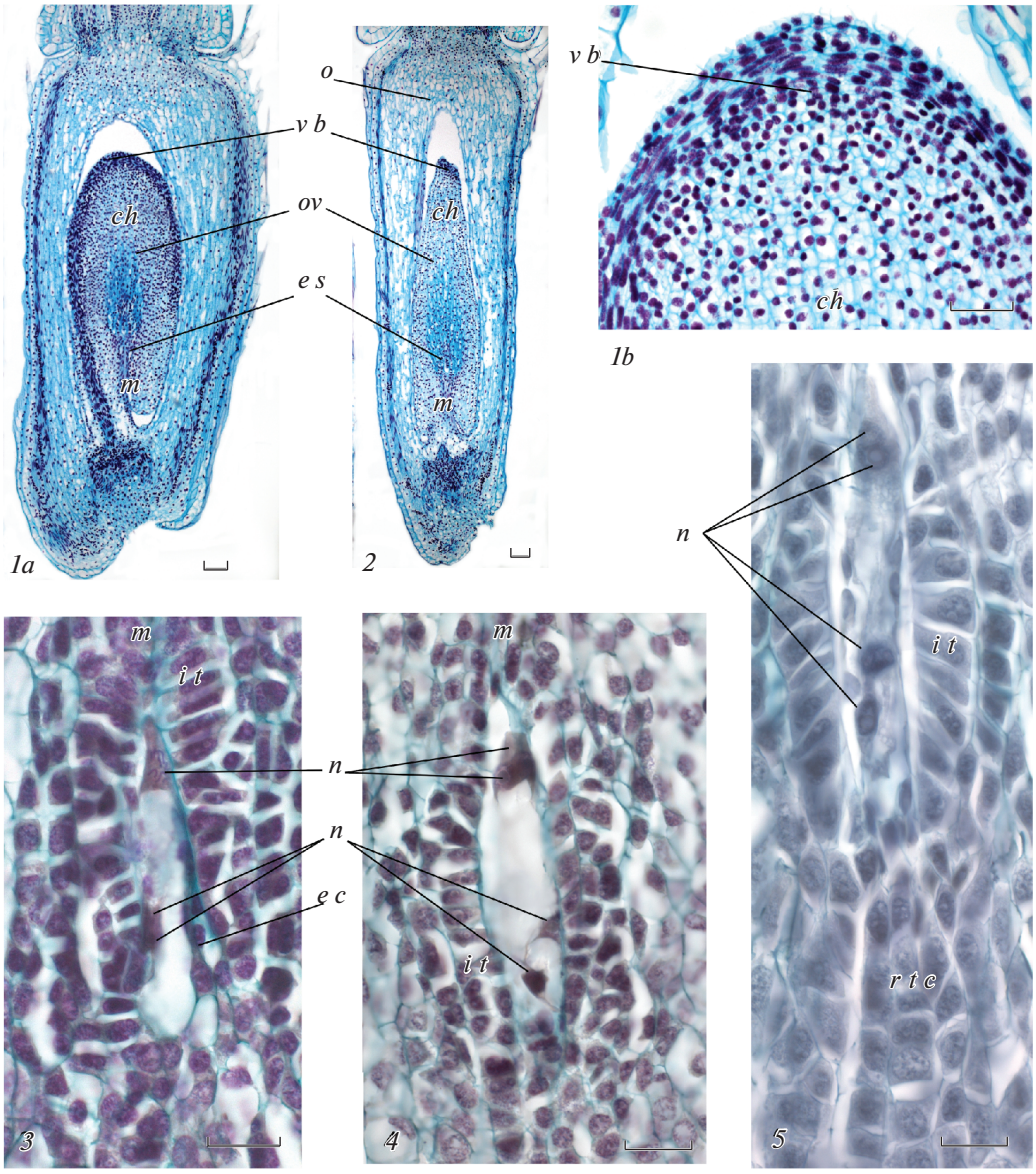

Рис. 2. Завязь и семязачаток на стадии двуядерного-четырехъядерного зародышевого мешка.

1a – завязь и семязачаток во время второго митоза в зародышевом мешке (радиальный срез), *1b* – халазальная часть семязачатка, *2* – завязь и семязачаток во время второго митотического деления в зародышевом мешке (тангентальный срез), *3* – часть семязачатка с зародышевым мешком, на халазальном полюсе которого митотическое деление ядер завершено, а на микропилярном – ядро в состоянии профазы митоза, *4*, *5* – часть семязачатка с четырехъядерным зародышевым мешком.

Helianthus ciliaris: *3*, *4*; *Helianthus tuberosus*: *1a*, *1b*, *2*, *5*.

b c – базальная клетка, *ch* – халаза, *e c* – эпидермальная клетка, *e s* – зародышевый мешок, *in* – интегумент, *i t* – интегументальный тапетум, *m* – микропиле, *n* – ядро зародышевого мешка, *o* – завязь, *ov* – семязачаток, *r t c* – ряды таблитчатых клеток, *v b* – проводящий пучок.

Шкала: *1a*, *1b*, *2*, – 100 мкм; *3*, *4*, *5* – 20 мкм.

Fig. 2. Ovary and ovule at the stage from 2- up to 4-nuclear embryo sac.

1a – ovary and ovule during the second mitosis in the embryo sac (radial section), *1b* – chalazal part of the ovule, *2* – ovary and ovule during the second mitotic division in the embryo sac (tangential section), *3* – the part of ovule containing embryo sac with completed mitotic division of nuclei on its chalazal pole and the nucleus in the prophase of mitosis state on its micropylar pole, *4*, *5* – the part of ovule containing 4-nuclear embryo sac.

Helianthus ciliaris: *3*, *4*; *Helianthus tuberosus*: *1a*, *1b*, *2*, *5*.

b c – basal cell, *ch* – chalaza, *e c* – epidermal cell, *e s* – embryo sac, *in* – integument, *i t* – integumental tapetum, *m* – micropyle, *n* – embryo sac nucleus, *o* – ovary, *ov* – ovule, *r t c* – rows of table-like cells, *v b* – vascular bundle.

Scale bars: *1a*, *1b*, *2* – 100 μm; *3*–*5* – 20 μm.

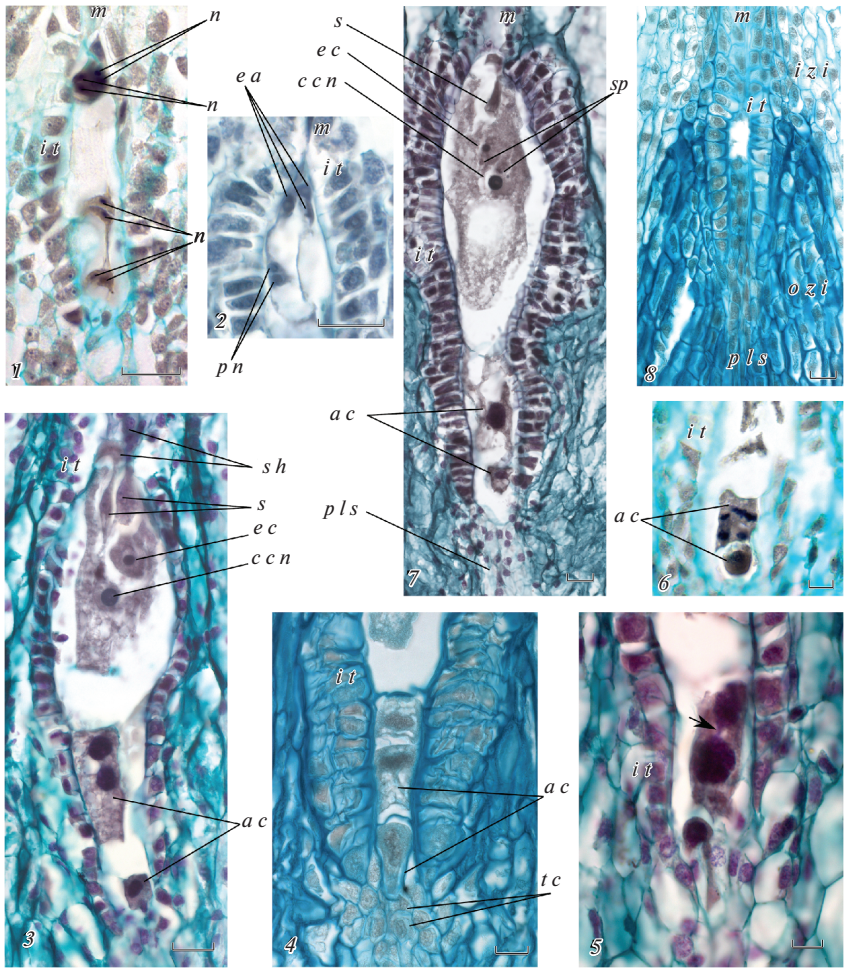

Рис. 3. Поздние стадии формирования зародышевого мешка
1 – часть семязачатка с восьмиядерным зародышевым мешком сразу после третьего митотического деления ядер, *2* – микропилярная часть зародышевого мешка с формирующимся яйцевым аппаратом и еще не слившимися полярными ядрами, *3* – зрелый зародышевый мешок, *4* – халазальная часть зрелого зародышевого мешка с двумя антиподальными клетками, в верхней видны два ядра, вокруг каждого из них обособлена цитоплазма, но нет клеточной перегородки, *5* – халазальная часть зрелого зародышевого мешка с двумя антиподальными клетками, в верхней видны два огромных ядра с перетяжкой между ними, *6* – халазальная часть зрелого зародышевого мешка с двумя антиподальными клетками, в верхней клетке видны метафазные пластинки делящихся ядер, *7* – зрелый зародышевый мешок после опыления: видны потемневшая синергида и спермии в цитоплазме центральной клетки, *8* – часть семязачатка с интегументальным тапетумом и эпидермальными клетками нуцеллуса, в котором зародышевый мешок не сформировался.
Helianthus ciliaris: *1*, *2*, *3*, *5*, *6*, *7*; *Helianthus tuberosus*: *4*, *8*.
a c – антиподальная клетка, *c c n* – ядро центральной клетки, *e a* – яйцевой аппарат, *e c* – яйцеклетка, *i t* – интегументальный тапетум, *i z i* – внутренняя зона интегумента, *m* – микропиле, *n* – ядро зародышевого мешка, *o z i* – наружная зона интегумента, *p l s* – постаменто-подобная структура, *p n* – полярное ядро, *s* – синергида, *s h* – синергидный крюк, *sp* – спермий.
Стрелка указывает на перемычку между ядрами в антиподе.
Шкала: *1*, *2*, *3*, *4*, *7*, *8* – 20 мкм; *5*, *6* – 10 мкм.
Fig. 3. The later developmental stages of the embryo sac
1 – the part of the ovule with 8-nuclear embryo sac just after the third mitotic division of the nuclei, *2* – micropylar part of the embryo sac with a forming egg apparatus and still unfused polar nuclei, *3* – mature embryo sac, *4* – the chalazal part of a mature embryo sac with two antipodal cells; two nuclei with separated cytoplasm around each of them but without cell wall between them can be seen in the upper antipodal cell, *5* – the chalazal part of a mature embryo sac with two antipodal cells; two enormous nuclei with a constriction between them can be seen in the upper antipodal cell, *6* – the chalazal part of a mature embryo sac with two antipodal cells; the metaphase plates of the dividing nuclei are seen in the upper one, *7* – the mature embryo sac after pollination: the darkened synergid and the sperms in the cytoplasm of the central cell are seen, *8* – the fragment of the ovule in which the embryo sac did not form, with integumental tapetum and epidermal cells of nucellus.
Helianthus ciliaris: *1–3*, *5–7*; *Helianthus tuberosus*: *4*, *8*.
a c – antipodal cell, *c c n* – central cell's nucleus, *e a* – egg apparatus, *e c* – egg cell, *i t* – integumental tapetum, *i z i* – inner zone of integument, *m* – micropyle, *n* – embryo sac's nucleus, *o z i* – outer zone of integument, *p l s* – postament-like structure, *p n* – polar nucleus, *s* – synergid, *s h* – synergid hook, *s p* – sperm.
The arrow points to the constriction between nuclei in the antipodal cell.
Scale bars: *1–4*, *7*, *8* – 20 μm; *5*, *6* – 10 μm.

На халазальном полюсе зародышевого мешка клеточные перегородки закладываются между только что поделившимися ядрами, но не между ядрами соседних пар. В нижней части зародышевого мешка формируется одноядерная антипода, над ней – двуядерная антипода, выше которой располагается второе полярное ядро центральной клетки, которое быстро смещается в центр. Полярные ядра сначала располагаются в середине центральной клетки зародышевого мешка, а затем перемещаются вплотную к яйцевому аппарату и сливаются друг с другом (рис. 3, *2*, *3*).

Сформированный антиподальный аппарат у исследованных видов состоит из двух клеток, которые располагаются друг над другом. Лишь в единичных случаях наблюдалось формирование трех антипод. Нам удалось обнаружить в одном из зрелых зародышевых мешков интересный случай – картину промежуточного состояния между двух- и трехклеточным антиподальным аппаратом. Два верхних ядра антипод обособлены друг от друга, четко видно и обособление цитоплазмы каждого из них, но при этом между ними нет полисахаридной (окрашивающейся алциановым синим) клеточной перегородки (рис. 3, *4*).

Ядра антипод могут делиться в дальнейшем и после заложения клеточных перегородок, что приводит к увеличению их плоидности (рис. 3, *6*). Заложения клеточных перегородок не происходит, а вновь образующиеся ядра сливаются, что приводит к образованию одного огромного бесформенного ядра с множеством ядрышек. Мы наблюдали образование своеобразных “перемычек” между ядрами в верхней (микропилярной) двуядерной клетке антипод (рис. 3, *5*), в отдельных случаях, ядро может приобретать гантелевидную или 8-образную форму. Халазальная антипода обычно некрупная, и в зрелом зародышевом мешке она треугольной или клиновидной формы. Микропилярная антипода удлиненная, может достигать значительных размеров и быть сопоставимой по длине с центральной клеткой. Обе антиподы довольно сильно вакуолизированы (рис. 3, *3*, *4*, *5*, *7;* рис. 4, *8*).

По мере дальнейшего развития зародышевого мешка идет дифференциация клеток яйцевого аппарата. Ядро яйцеклетки увеличивается в размерах, по сравнению с ядрами синергид, оно смещается в апикальную область клетки, цитоплазма клетки вакуолизируется. Основная часть цитоплазмы и ядро располагаются в апикальной части, а в базальной находится крупная вакуоль. Яйцеклетка меняет форму с округлой на удлиненно-грушевидную. Ядра синергид мелкие, располагаются в центре клетки, вакуолизация цитоплазмы не выражена. Изначально синергиды имеют форму треугольника со сглаженными углами, по мере развития они довольно сильно вытягиваются. На базальных концах синергид формируются особые выпуклые структуры, называемые обычно крючьями (рис. 3, *3*).

В средней части зародышевого мешка оказываются два полярных ядра, которые сливаются друг с другом до оплодотворения и формируют вторичное ядро центральной клетки зародышевого мешка. Ядро центральной клетки очень крупное, с хорошо различимым ядрышком, внутри которого наблюдаются более темные и более светлые структуры. Это ядро является самым крупным ядром зародышевого мешка и превосходит по своим размерам ядра соматических клеток – клеток интегумента и тканей завязи. Ядро центральной клетки располагается вблизи яйцеклетки. Центральная клетка – самая большая в зародышевом мешке. Она содержит несколько огромных вакуолей. Основная часть ее цитоплазмы сосредоточена вблизи яйцевого аппарата (рис. 3, *3*, *7*).

Таким образом, зрелый зародышевый мешок у исследованных видов состоит, как правило, из 6 клеток, 6 (редко – 7) ядер. Ядра яйцевого аппарата и нижней антиподы гаплоидные, ядро центральной клетки диплоидное, ядро верхней антиподы обычно диплоидное (рис. 3, *7*), но иногда в ней бывает два гаплоидных ядра (рис. 3, *3*).

По мере формирования и созревания зародышевого мешка претерпевают изменения и окружающие его структуры семязачатка.

Нуцеллус начинает дегенерировать уже во время мейоза в мегаспороците, к моменту формирования тетрады мегаспор он представлен только эпидермальным слоем и несколькими базальными клетками, расположенными под халазальной мегаспорой. Клетки латеральной области нуцеллуса дегенерируют в первую очередь, и даже их остатки редко наблюдаются позднее стадии мегаспорогенеза (Voronova, Babro, 2018). Клетки базальной области (таблитчатые клетки) сохраняются как минимум до стадии восьмиядерного зародышевого мешка, возможно, и дольше (рис. 3, *4*). Эпидермальный слой нуцеллуса, в виде остатков единичных клеток, можно проследить до стадии 4-ядерного зародышевого мешка (рис. 1, *4*, *5*).

К началу формирования зародышевого мешка, интегумент уже хорошо развит. Ткани интегумента, расположенные в непосредственной близости к зародышевому мешку, дифференцируются в процессе развития на две хорошо различимые зоны (рис. 2, *1a*, *2*; рис. 4, *1*, *2*, *3*, *7*).

Первая зона – это внешняя часть интегумента, которая состоит из более-менее однородных паренхимных клеток, не очень крупных по размеру, расположенных ровными слоями (рис. 4, *2*, *3*, *7*). Она сохраняется довольно долго и наблюдается до стадии зрелого семени (рис. 5, *3a*, *3b*, *4*, *5*, *6*).

Вторая зона – это внутренняя часть интегумента, в которой клетки сильно вытягиваются, а в

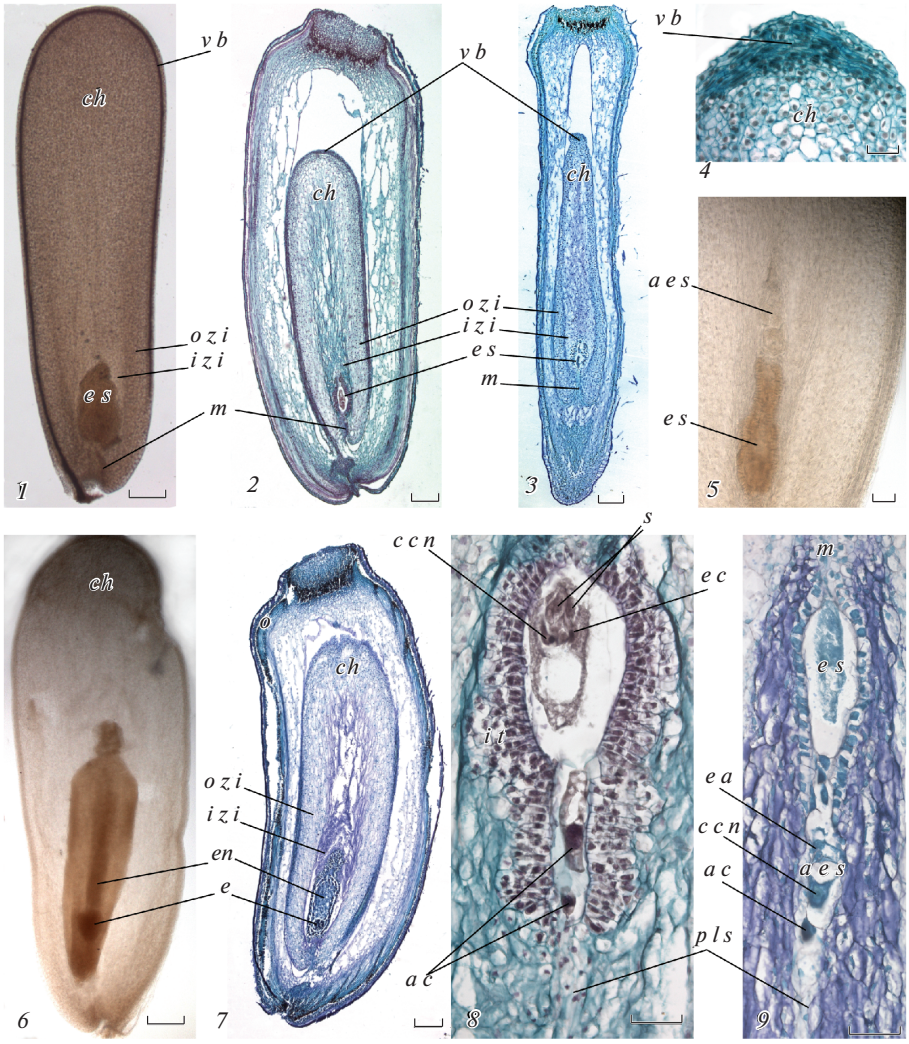

Рис. 4. Завязь и семязачаток к моменту опыления и дальнейшие изменения в их структурах.

1 – семязачаток со зрелым зародышевым мешком к моменту опыления (тотальный препарат, просветление), *2* – завязь с семязачатком и зрелым зародышевым мешком к моменту опыления (радиальный срез), *3* – завязь с семязачатком и зрелым зародышевым мешком к моменту опыления (тангентальный срез), *4* – халазальная часть семязачатка, *5* – часть семязачатка с основным и апоспорическим зародышевыми мешками (тотальный препарат, просветление), *6* – семязачаток с зародышем и эндоспермом (тотальный препарат, просветление), *7* – завязь с дегенерирующим семязачатком и развивающимся зародышем и эндоспермом (радиальный срез), *8* – часть семязачатка с многослойным интегументальным тапетумом и стареющим зародышевым мешком в отсутствии опыления, *9* – часть семязачатка с основным и апоспорическим зародышевыми мешками.

Helianthus ciliaris: *1*, *2*, *5*, *6*, *7*, *8*, *9*; *Helianthus tuberosus*: *3*, *4*.

a c – антиподальная клетка, *a e s* – апоспорический зародышевый мешок, *c c n* – ядро центральной клетки, *ch* – халаза, *e* – зародыш, *e a* – яйцевой аппарат, e *c* – яйцеклетка, *en* – эндосперм, *i t* – интегументальный тапетум, *i z i* – внутренняя зона интегумента, *m* – микропиле, *n* – ядро зародышевого мешка *o z i* – наружная зона интегумента, *p l s* – постаменто-подобная структура, *p n* – полярное ядро, *s* – синергида , *v b* – проводящий пучок.

Шкала: *1–4*, *6*, *7* – 200 мкм; *5*, *8*, *9* – 50 мкм.

Fig. 4. Ovary and ovule by the time of pollination and further changes in their structures.

1 – ovule with mature embryo sac by the time of pollination (whole mount, clearing), *2* – ovary with ovule and mature embryo sac by the time of pollination (radial section), *3* – ovary with ovule and mature embryo sac by the time of pollination (tangential section), *4* – chalazal part of the ovule, *5* – the part of the ovule with the main embryo sac and aposporic one (whole mount, clearing), *6* – ovule with embryo and endosperm (whole mount, clearing), *7* – ovary with degenerating ovule and with developing embryo and endosperm (radial section), *8* – ovule with multilayered integumental tapetum and senescent embryo sac in the absence of pollination, *9* – the part of the ovule with the main embryo sac and aposporic one.

Helianthus ciliaris: *1*, *2*, *5–9*; *Helianthus tuberosus*: *3*, *4*.

a c – antipodal cell, *a e s* – aposporic embryo sac, *c c n* – central cell's nucleus, *ch* – chalaza, *e* – embryo, *e a* – egg apparatus, *e c* – egg cell, *en* – endosperm, *i t* – integumental tapetum, *i z i* – inner zone of integument, *m* – micropyle, *n* – embryo sac's nucleus, *o z i* – outer zone of integument, *p l s* – postament-like structure, *p n* – polar nucleus, *s* – synergid, *v b* – vascular bundle.

Scale bars: *1–4*, *6*, *7* – 200 μm; *5*, *8*, *9* – 50 μm.

зоне зародышевого мешка начинают разрушаться. Оболочки клеток ослизняются, ядра становятся неразличимыми. Эта часть интегумента интенсивно окрашивается алциановым синим и некоторыми другими красителями (рис. 4, *2*, *3*, *7*). К моменту созревания зародышевого мешка внутренняя часть интегумента визуально значительно отличается от внешней его части. Эта зона интегумента практически вся разрушается ко времени формирования зародыша (рис. 5, *3a*, *3b*, *4*).

Эпидермальные клетки внутренней зоны, непосредственно примыкающие к зародышевому мешку, дифференцируются в интегументальный тапетум (эндотелий). Первые признаки формирования эндотелия появляются еще во время начала мейоза в мегаспороците, в дальнейшем они становятся заметнее (рис. 1, *1*, *2*). Клетки интегументального тапетума имеют слегка трапециевидную уплощенную форму, более узкой стороной они обращены к зародышевому мешку. Стенки клеток утолщенные, на них откладывается каллоза, особенно мощный слой формируется со стороны зародышевого мешка (рис. 2, *5*). В дальнейшем, ядра клеток интегументального тапетума увеличиваются, вероятно, полиплоидизируются, в них просматривается по несколько ядрышек. Ко времени созревания зародышевого мешка в клетках тапетума начинаются периклинальные деления, что приводит к появлению второго слоя, а продолжение делений – и к появлению многослойности (рис. 3, *3*, *7*).

Внутренняя часть интегумента, по мере развития семязачатка, подвергается полной деструкции (рис. 5, *3a*, *3b*, *4*), которая не касается лежащих рядом клеток интегументального тапетума. Интегументальный тапетум, с его сильно утолщенными каллозными оболочками клеток вдоль границы с зародышевым мешком, представляет собой своеобразный барьер между веществами из разрушающихся клеток внутренней части интегумента и клетками зародышевого мешка.

Клетки, относящиеся к базальной области нуцеллуса и располагающиеся под зародышевым мешком, также изменяются (рис. 1, *2*, *3b*, *4*). На ранних этапах они выглядели как несколько рядов таблитчатых клеток. По мере роста семязачатка эти клетки сильно вытягиваются в длину вдоль его продольной оси (рис. 2, *5*). Формируется структура, которая подобна постаменту, характерному для крассинуцеллятных семязачатков, но выявляется она только на ранних стадиях развития, до формирования зародышевого мешка (Voronova, Babro, 2018). На поздних стадиях развития, к моменту созревания зародышевого мешка, сохраняется только небольшая колонка из мелких клеток со светлой цитоплазмой, расположенных под зародышевым мешком (рис. 3, *7*, рис. 4, *8*, *9*). Проводящего пучка эта структура не достигает, замещаясь крупными паренхимными клетками (рис. 4, *2*, *3*), и на халазальном конце семязачатка не обнаруживается (рис. 4, *2*, *4*). Остатки этой структуры отмечаются до оплодотворения и окончательно разрушаются после оплодотворения вместе со всей внутренней зоной интегумента (рис. 5, *3a*, *6*).

В процессе роста семязачаток изгибается в анатропное положение и к началу микроспорогенеза микропиле оказывается обращенным к фуникулусу (рис. 1, *3a*).

Через весь интегумент проходит сосудистый пучок, который входит через халазу и почти полностью повторяет изгиб семязачатка, доходя до уровня зародышевого мешка с противоположной стороны (рис. 2, *1a*, *1b*, *2*, рис. 4, *1*, *2*, *3*, *4*).

На месте, где ранее ряды таблитчатых клеток подходили к сосудистому пучку, а также вокруг самого пучка формируется плотная мелкоклеточная ткань, которая без резкой границы переходит в довольно рыхлую паренхимную ткань внутренней части интегумента (рис. 2, *1b*, рис. 4, *4*).

Увидеть детальные картины процесса вхождения спермиев в зародышевый мешок и оплодотворения на нашем материале не удалось. Мы наблюдали прорастание пыльцы на рыльце (рис. 5, *2*); ядра генеративных клеток, окрашенных реактивом Фельгена, в цитоплазме центральной клетки вблизи яйцеклетки у *H. tuberosus*, присутствие следов пыльцевой трубки и ядра спермия в цитоплазме центральной клетки вблизи от ее ядра (рис. 3, *7*) и зиготу (рис. 5, *1*) у *H. ciliaris*.

На более поздних стадиях развития мы наблюдали как семязачатки со стареющими разрушающимися зародышевыми мешками, в которых не произошло оплодотворения (рис. 4, *8*), так и развивающиеся семена с формирующимися зародышами (рис. 5, *3a*, *3b*, *4*, *5*, *6*).

При отсутствии оплодотворения зародышевый мешок мог существовать продолжительное время. При этом его основные элементы сохранялись без заметных признаков дегенерации. В то же время, в интегументальном тапетуме отмечались интенсивные клеточные деления, которые приводили к увеличению количества его слоев до 7–8. Тапетальная ткань становилась довольно массивной, в ней формировались складки и выпячивания, которые сжимали зародышевый мешок, что придавало ему форму восьмерки (рис. 4, *8*).

Мы наблюдали формирующиеся зародыши на стадиях от глобулярной до торпедовидной. В семенах, где отмечалось присутствие зародышей, интегументальный тапетум оставался одно-двухслойным (рис. 5, *4*) и не достигал такого массивного многослойного состояния, как в тех, где зародыши не выявлялись.

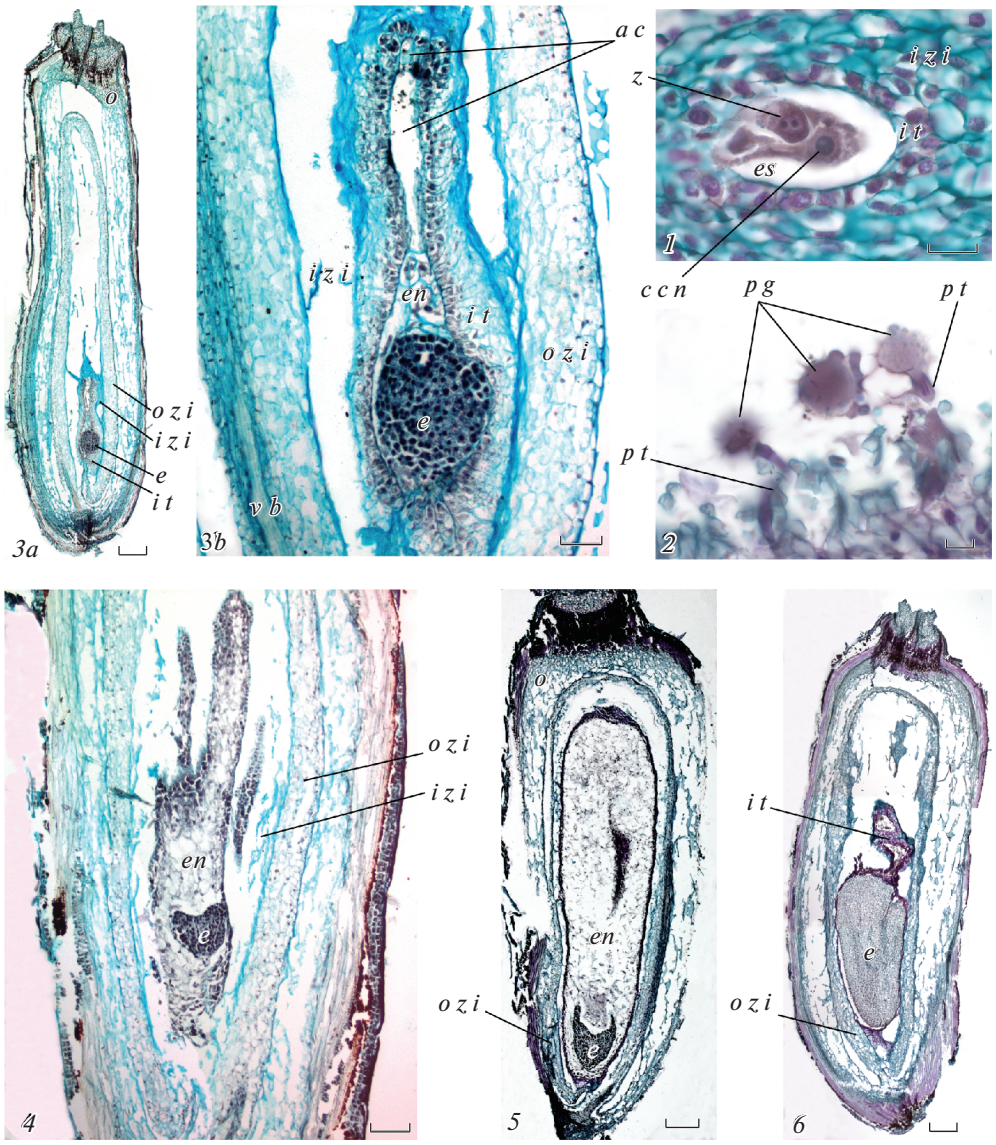

Рис. 5. Формирование зародыша и семени у *Helianthus ciliaris*.

1 – часть семязачатка с зародышевым мешком, в котором видна зигота и ядро центральной клетки с примкнувшим к ней спермием (поперечный срез), *2* – рыльце пестика с прорастающей на нем пыльцой, в одной пыльцевой трубке видны спермии, *3a* – завязь (формирующееся семя) с глобулярным зародышем, *3b* – часть семязачатка с разрушающейся внутренней зоной интегумента, многослойным интегументальным тапетумом, зародышем и четырьмя ядрами эндосперма, *4* – часть семязачатка с разрушающейся внутренней зоной интегумента, сердечковидным зародышем и клеточным эндоспермом, *5* – формирующееся семя с торпедовидным зародышем (видна часть зародыша) с разрушающимся эндоспермом, *6* – формирующееся семя с зародышем, видны остатки интегуметального тапетума.

a c – антиподальная клетка, *c c n* – ядро центральной клетки, *e* – зародыш, *en* – эндосперм, *e s* – зародышевый мешок, *i t* – интегументальный тапетум, *i z i* – внутренняя зона интегумента, *o* – завязь, *o z i* – наружная зона интегумента, *p g* – пыльцевое зерно, *p t* – пыльцевая трубка, *z* – зигота.

Шкала: *3a*, *5*, *6* – 200 мкм; *4* – 100 мкм; *3b* – 50 мкм; *1*, *2* – 20 мкм.

Fig. 5. Embryo and seed formation in *Helianthus ciliaris*.

1 – the ovule part with the embryo sac, in which the zygote and central cell's nucleus with an attached sperm are seen (transverse section), *2* – the stigma with pollen germinating on it; sperms can be seen in one of the pollen tubes, *3a* – ovary (developing seed) with globular embryo, *3b* – the ovule part with disintegrating inner zone of integument and with multilayered integumental tapetum, embryo and four nuclei of endosperm, *4* – the ovule part with disintegrating inner zone of integument and with heart-shaped embryo and cellular endosperm, *5* – developing seed with torpedo-shaped embryo (part of the embryo is seen) and disintegrating endosperm, *6* – developing seed with embryo, residuals of integumental tapetum are seen.

a c – antipodal cell, *c c n* – central cell's nucleus, *e* – embryo, *en* – endosperm, *e s* – embryo sac, *i t* – integumental tapetum, *i z i* – inner zone of integument, *o* – ovary, *o z i* – outer zone of integument, *p g* – pollen grain, *p t* – pollen tube, *z* – zygote.

Scalebars: *3a*, *5*, *6* – 200 μm; *4* – 100 μm; *3b* – 50 μm; *1*, *2* – 20 μm.

Развитие зародышей не всегда сопровождалось формированием эндосперма. Отмечались случаи, когда в семязачатке эндосперм был слабо развит или совсем не наблюдался. Интересно отметить, что при наличии зародыша в сочетании со слабым развитием или с отсутствием эндосперма формировалась довольно массивная ткань интегументального тапетума (рис. 5, *3a*, *b*).

У *H. ciliaris* было выявлено формирование дополнительных апоспорических зародышевых мешков (примерно 5% от общего количества изученных семязачатков). Апоспорические зародышевые мешки располагались за основным зародышевым мешком, вне зоны интегументального тапетума, имели нерегулярную форму и набор элементов, сходный по составу с основным зародышевым мешком (рис. 4, *5*, *9*).

У *H. tuberosus* было выявлено несколько семязачатков, где женский гаметофит не формировался. Вместо мегаспор или зародышевого мешка в середине семязачатка под слоем эпидермиса обнаруживалось несколько сжатых клеток без выраженной структуры, окруженных интегументальным тапетумом (рис. 3, *8*).

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение женских репродуктивных структур и процессы их развития на поздних стадиях (после мейоза в мегаспороците) в целом оказались сходны у обоих изученных видов – *H. ciliaris* и *H. tuberosus* – и сопоставимы с таковыми у *H. annuus* и у других ранее исследованных видов подсолнечника (Ustinova, 1964; Newcomb, 1973a,b; Toderich, 1988; Gotelli et al., 2008; Voronova, 2013, 2014). Основные эмбриологические характеристики данных видов, как и ожидалось, соотносят их с представителями трибы Heliantheae (Maheswari, 1963) и семейства Asteraceae в целом (Solntseva, 1987).

Семязачаток у подсолнечников анатропный, унитегмальный с интегументальным тапетумом. Хотя в сформированном виде семязачаток подсолнечника по строению интегумента выглядит как унитегмальный, в нем отчетливо видна дифференциация интегументальной паренхимы на внутреннюю и наружную зоны, что может быть следствием объединения инициальных зон двух интегументов на самом раннем этапе (Shamrov, 2008). В этой связи можно упомянуть одну из ранних работ Е.И. Устиновой (Ustinova, 1947: 58) где она отмечала, что у гибридов подсолнечника с топинамбуром “наиболее развит внешний интегумент, а внутренний же виден только на очень ранних стадиях развития семяпочки, на поздних стадиях он обычно сливается с нуцеллусом”. Таким образом, она выделяла, пусть и недолго существующий, внутренний интегумент. Но в дальнейших своих работах автор подробно генезис интегументов не описывала, а семязачаток культурного подсолнечника характеризовала как унитегмальный (Ustinova, 1964).

По строению нуцеллуса семязачаток может быть классифицирован как медионуцеллятный (синдермальная вариация однослойная субвариация (Shamrov, 2008) с базальной зоной, представленной осевым рядом клеток, с выраженной латеральной зоной и интегументальным тапетумом.

В семязачатке формируется массивная халаза. Проводящий пучок ответвляется от фуникулярного пучка, тянется вдоль рафе, огибает халазу, повторяя изгиб семязачатка, и, проходя за границу интегумента и нуцеллуса, доходит до уровня антипод зародышевого мешка.

Интегументальный тапетум (эндотелий) к моменту созревания зародышевого мешка у подсолнечника может быть однослойным (Newcomb, 1973a; Voronova, 2013, 2014) или становится нерегулярно двуслойным у культурного подсолнечника (Toderich, 1988), а у *H. rigidus* и *H. scaberrimus* – 2–3 слойным, иногда достигая 4 слоев (Toderich, 1988). В то же время отмечается, что у подсолнечника сорта Передовик увеличение числа слоев интегументального тапетума происходит после оплодотворения (Newcomb, 1973a). У некоторых гибридов культурного подсолнечника и линии HA89 эндотелий может достигать толщины до 6 слоев, особенно в районе антипод (Gotelli et al., 2008), что отмечалось не только для *H. annuus*, но и для других представителей трибы Heliantheae (Maheswari, 1963).

У *H. ciliaris* и *H. tuberosus* интегументальный тапетум к моменту созревания зародышевого мешка, как правило, однослойный, но вскоре число слоев увеличивается, и он может даже становиться многослойным, особенно массивным (до 5–6 и более слоев) в случае отсутствия оплодотворения. Также массивный многослойный интегумент наблюдается в случаях, когда оплодотворение произошло, и зародыш начал формироваться, а развитие эндосперма тормозится. Возможно, что в этой ситуации интегументальный тапетум берет на себя функции эндосперма, связанные с обеспечением зародыша питательными веществами. Но также может быть, что он просто утилизирует метаболиты, предназначенные эндосперму, и за их счет продолжает наращивать число слоев.

Кроме формирования интегументального тапетума, наблюдалось морфологическое разделение интегумента на внешнюю и внутреннюю зоны. Подобная гетерогенная структура интегумента характерна не только для подсолнечника *H. annuus* (Newcomb, 1973 a, b), но отмечалась и у других видов, например у *Taraxacum* (Musial et al., 2013).

Для других сложноцветных также отмечалось такое глубокое, как у подсолнечника, проникновение сосудистого пучка в семязачаток, когда он проходит сквозь халазу и проникает в интегумент, почти достигая микропиле (Musial et al., 2013).

У исследованных видов ряды таблитчатых клеток под зародышевым мешком не столь четко выделяются в семязачатке, как, например, это было обнаружено у культурного подсолнечника (Voronova, 2013, 2014) и характерно для некоторых других видов, например, для злаков (Modilevskii et al., 1958, Voronova et al., 2002, 2003). Тем не менее, некоторое подобие этой структуры присутствует непродолжительное время и в семязачатке подсолнечников. Уже к моменту формирования мегаспороцита эти ряды клеток начинают вытягиваться в продольном направлении, под зародышевым мешком формируется своеобразный клеточный тяж в виде узкой колонки, который может быть соотнесен с постаментом – структурой, наиболее характерной для крассинуцеллятных семязачатков, но встречающейся и среди медионуцеллятных (Shamrov, 2008).

Развитие зародышевого мешка, в целом, идет согласно Polygonum-типу, за исключением числа закладывающихся антиподальных клеток. В зрелом зародышевом мешке у исследованных видов мы наблюдали, в большинстве случаев, формирование только двух антипод. Антиподы располагались линейно.

Формирование только двух антипод и, соответственно, 6-клеточного зародышевого мешка отмечалось у культурного подсолнечника сорта Передовик (Newcomb, 1973a), у ряда гибридов и линий культурного подсолнечника (Teleżyńska, Teleżyński, 1973; Gotelli et al., 2008; Voronova, 2013, 2014), хотя и указывалось, что в отдельных случаях формировалось три (Ustinova, 1951, 1964; Voronova, 2013, 2014) и даже четыре антиподы (Gotelli et al., 2008). Наличие преимущественно двух антипод отмечалось не только у подсолнечника, но и для многих других представителей семейства Asteraceae (Solntseva, 1987).

Зачастую авторы не обращают пристального внимания на точное количество антипод, отмечая лишь, что зародышевый мешок формируется согласно Polygonum-типу. Однако на представленных ими фотографиях хорошо видны две антиподы, она из которых двуядерная, как, например, у *Ageratum fastigiatum* (Franca et al., 2015). Gotelli с соавторами (Gotelli et al., 2008) не объясняли механизм образования двух клеток антипод, а количество ядер в них связывали со стадией развития женского гаметофита. В то же время, на предложенных в статье рисунках можно видеть такое же расположение ядер, как мы наблюдали у *H. ciliaris* и *H. tuberosus*, когда после третьего митотического деления на халазальном конце зародышевого мешка между сестринскими ядрами закладывается клеточная перегородка, а между соседними парами ядер – нет. В итоге два средних ядра оказываются в одной антиподальной клетке, что принималось авторами за результат деления. В дальнейшем эти ядра сближаются и, вероятно, делятся еще несколько раз без клеткообразования, что приводит к многоядерному состоянию антиподальных клеток. Увеличение количества ядер или их плоидности в антиподальных клетках отмечалось не только у подсолнечника (Dziubenko, 1959, 1965; Ustinova, 1964; Gotelli et al., 2008 и др.), но и у других сложноцветных (Maheswari, 1963; Solntseva, 1987).

Мы считаем, что вышеописанная последовательность событий при формировании антипод характерна для подсолнечника в целом, но не все авторы согласны с этой точкой зрения. Л. К. Дзюбенко (Dziubenko, 1959) полагала, что у культурного подсолнечника изначально формируется всегда три антиподы, а после оплодотворения антиподы продолжают делиться, формируя многоклеточный антиподальный комплекс. Эту же точку зрения, но только в отношении диких видов, поддерживала Тодерич (Toderich, 1988), но при этом для культурного подсолнечника отмечала, что у него средняя антипода дегенерирует, и в итоге остаются две антиподальные клетки. Н.С. Беляева (Belyaeva, 1975) писала о присутствии трех антипод у топинамбура, а Дзюбенко (Dziubenko, 1965) отмечала, что у топинамбура иногда встречаются зародышевые мешки и с двумя антиподами.

Формирование яйцевого аппарата идет у обоих видов сходным образом и соответствует характерному для подсолнечника в целом. Обычно дискуссия разворачивается о наличии или отсутствии в синергидах таких элементов как нитчатый аппарат и так называемые синергидные крючья. Формирование нитчатого аппарата в синергидах мы не наблюдали. Ряд других авторов также не отмечали его наличия как у культурного и некоторых из диких видов (Teleżyńska, Teleżyński, 1973; Toderich, 1988), так и у *H. tuberosus* (Belyaeva, 1975). Это может быть связано с тем, что на светооптическом уровне исследования он не выявляется, в то время как обнаруживается при исследовании с помощью электронного микроскопа (Newcomb, 1973a; Yan et al., 1991), хотя у некоторых представителей Asteraceae, например, у *Stifftia* и *Wunderlichia*, хорошо заметный нитчатый аппарат отмечается при светомикроскопическом исследовании (Bonifácio et al., 2018). Мы четко видели присутствие выростов в форме крючьев на микропилярных концах синергид, которые также отмечались для подсолнечника большинством авторов (synergid hook или synergid hood) (Maheswari, 1963; Teleżyńska, Teleżyński, 1973;

Newcomb, 1973a; Yan et al., 1991), за исключением Тодерич (Toderich, 1988). Gotelli с соавторами (Gotelli et al., 2008) о наличии крючьев у синергид не упоминают в тексте, но они хорошо видны на представленных в работе рисунках.

Сформированный зародышевый мешок долго сохраняется без изменений при отсутствии опыления. На исследованном нами материале оплодотворение отмечалось реже, чем старение и дегенерация зародышевого мешка. Это может быть связано как с самонесовместимостью, так и с недостаточным количеством или низким качеством пыльцы. Ранее отмечалось, что многолетние подсолнечники размножаются преимущественно вегетативно и завязывают мало семян.

Интересно отметить, что были обнаружены случаи формирования зародышей и слабого развития эндосперма – формировалось лишь несколько клеток. При этом как раз интегументальный тапетум был довольно массивным и многослойным. Возможно, он каким-то образом брал на себя функцию эндосперма или же просто использовал нереализованные пластические вещества.

В целом мы не обнаружили аномалий в формировании зародышевого мешка и в тех семязачатках, где произошло опыление и оплодотворение; аномалии в процессе развития зародыша и эндосперма были редки. При исследовании другими авторами культурного подсолнечника в качестве аномалий отмечалось развитие зародыша без эндосперма и эндосперма без оплодотворения яйцеклетки (Teleżyńska, Teleżyński, 1973).

В нашем исследовании нам не удалось детально проследить весь путь формирования зародыша, но имеющиеся данные говорят о том, что у исследованных видов подсолнечника эндосперм нуклеарный, а клеткообразование начинается на ранней стадии развития зародыша (4–8-клеточной по данным Newcomb, 1973b и Toderich, 1988). Эмбриогенез идет согласно Asterad-типу (Senecio-вариация), что отмечалось и ранее как для культурных (Voronova, 2013, 2014), так и для дикорастущих (Toderich, 1988) форм.

Для культурного подсолнечника ранее было отмечено формирование апоспорических зародышевых мешков (Voronova, 2006, 2008a; Voronova, Gavrilova, 2007; Voronova, 2013, 2014). Поэтому обнаруженные у *H. ciliaris* апоспорические образования не являются уникальными. Ранее мы уже описывали их более подробно и высказали предположение, что инициальные клетки апоспорических зародышевых мешков, вероятнее всего, происходят из той же субэпидермальной клетки примордия семязачатка, что и археспориальная клетка (Voronova, 2013, 2014; Voronova, Babro, 2019) и являются сестринскими по происхождению. Тем не менее, существует диаметрально противоположная точка зрения на происхождение апоспорических зародышевых мешков: они рассматриваются не как производные одной обособившейся клетки, а как группы распавшихся клеток интегумента, преобразующихся в синцитий (Ustinova, 1955).

В отдельных семязачатках *H. tuberosus* отмечалось полное отсутствие зародышевого мешка. В литературе отсутствие зародышевого мешка отмечалось лишь для тетраплоидных форм культурного подсолнечника (Efremov, 1967; Pustovoit et al., 1976). Авторы предположили, что зародышевый мешок не развивается по причине нарушения в мейозе (Pustovoit et al., 1976). Скорее всего, это так, но мы не обнаружили картин нарушений в мейозе или семязачатков с дегенерирующими мегаспороцитами, поэтому вопрос о том, что является причиной отсутствия зародышевого мешка в нормально сформированном семязачатке, остается до конца не ясным. В нашем исследовании все структуры семязачатка были нормально сформированы, фазы их развития и взаимное расположение элементов соответствовали стадии развития цветка. Ранее подобное отсутствие зародышевого мешка мы подробно описали у некоторых линий культурного подсолнечника (Voronova, 2006, 2008a).

Настоящее исследование и полученные ранее данные (Babro, Voronova, 2018, Voronova, Babro, 2018) позволяют говорить о том, что заложение и развитие как мужских, так и женских репродуктивных структур идет у *H. ciliaris* и *H. tuberosus* сходным образом и без значимых отклонений. В то же время отсутствие оплодотворения в большинстве случаев позволяет предположить, что низкая семенная продуктивность, отмеченная ранее для исследованных образцов, определяется самонесовместимостью и нарушениями при прорастании пыльцы.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Babro, Voronova] Бабро А.А., Воронова О.Н. 2018. Развитие мужских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). – Бот. журн.

103 (9): 1093–1108.
https://doi.org/10.7868/S0006813618090028

[Belyaeva] Беляева Н.С. 1975. К вопросу стерильности топинамбура (развитие женского гаметофита). – Изв. Академии наук Туркменской ССР. Серия Биологические Науки. 4: 37–43.

Bonifácio S.K.V., Moura L.L., Marzinek J., De-Paula O.C. 2018. Comparative embryology of *Stifftia* and *Wunderlichia* and implications for its evolution in Asteraceae. – Bot. J. Linn. Soc. XX: 1–17.
https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy044

[Dziubenko] Дзюбенко Л.К. 1959. Цитоембріологічне дослідження жіночоі генеративноі зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus* L.). – Укр. бот. журн. 16 (3): 8–19.

[Dziubenko] Дзюбенко Л.К. 1965. Особливості розвитку чоловічного та жіночного гаметофітів топінамбура (*Helianthus tuberosus* L.). – Укр. Бот. журн. 22 (1): 43–53.

[Efremov] Ефремов А.Е. 1967. Морфологические и цитоэмбриологические особенности тетраплоидного подсолнечника. – Генетика. 11: 31–36.

Franca R.O., De-Paula O.C., Carmo-Oliveira R., Marzinek J. 2015. Embryology of *Ageratum conyzoides* L. and *A. fastigiatum* R.M. King et H. Rob. (Asteraceae). – Acta Botanica Brasilica. 29 (1): 8–15.
https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3609

[Gavrilova, Anisimova] Гаврилова В.А., Анисимова И.Н. 2003. Подсолнечник. СПб. 209 с.

Gotelli M.M., Galati B.G., Medan D. 2008. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). – Annales Botanici Fennici. 45 (2): 81–96.
https://doi.org/10.5735/085.045.0201

Maheswari D.H. 1963. Embryological studies in Compositae. IV. Heliantheae. – Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B. LVIII (5): 274–290.

[Modilevskii et al.] Модилевский Я.С., Оксиюк П.Ф., Худяк М.И., Дзюбенко Л.К., Бейлис-Выровая Р.А. 1958. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Киев. 335 с.

Musial K., Plachno B.J., Swiatek P., Marciniuk J. 2013. Anatomy of ovary and ovule in dandelions (*Taraxacum*, Asteraceae). – Protoplasma. 250 (3): 715–722.
https://doi.org/10.1007/s00709-012-0455-x

Newcomb W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. – Can. J. Bot. 51: 863–878.
https://doi.org/10.1139/b73-109

Newcomb W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. – Can. J. Bot. 51: 879–890.
https://doi.org/10.1139/b73-110

[Pustovoit et al.] Пустовойт Г.В., Федоренко Т.С., Прокопенко А.И. 1976. Морфологическая характеристика женских генеративных органов тетраплоидного подсолнечника. – Бюллетень научно-технической информации по масличным культурам ВНИИ масличных культур. 3: 13–16.

Schilling E.E., Heiser C.B. 1981. Infrageneric classification of *Helianthus* (Compositae). – Taxon. 30 (2): 393–403.
https://doi.org/10.2307/1220139

[Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.

[Solntseva] Солнцева М.П. 1987. Семейство Asteraceae. – В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л. С. 318–331.

Teleżyńska J., Teleżyński H. 1973. Double fertilization in Helianthus. – Acta Societatis Botanicorum Poloniae. XLII (2): 323–343.
https://doi.org/10.5586/asbp.1973.025

The families and genera of vascular plants. Vol. 8. 2007. Berlin. 636 p.

[Toderich] Тодерич К.Н. 1988. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дис. ... канд. биол. наук. Л. 256 с.

[Ustinova] Устинова Е.И. 1947. К вопросу плодовитости межвидовых гибридов подсолнечника с топинамбуром. – Природа. 4: 56–60.

[Ustinova] Устинова Е.И. 1951. Случаи апоспории у подсолнечника. – Природа. 8: 43–45.

[Ustinova] Устинова Е.И. 1955. Явление апоспории у подсолнечника. – Доклады Академии наук СССР. 100 (6): 1163–1166.

[Ustinova] Устинова Е.И. 1964. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). – Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 69 (4): 111–117.

[Ustinova] Устинова Е.И. 1970. Апомиксис у подсолнечника. – В кн: Апомиксис и селекция. М. С. 110–116.

[Voronova et al.] Воронова О.Н., Шамров И.И., Батыгина Т.Б. 2002. Морфогенез семязачатка *Zea mays* (Poaceae). – Бот. журн. 87 (9): 10–26.

Voronova O.N., Shamrov I.I., Batygina T.B. 2003. Ovule morphogenesis in normal and mutant *Zea mays*. – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45 (1): 155–160.

[Voronova] Воронова О. 2006. Аномалии в развитии генеративной сферы у некоторых ЦМС линий подсолнечника. – В кн.: Conf. ştiinţifică intern. “Învăţământul superior şi cercetarea – piloni ai societăţii bazate pe cunoaştere”. Chişinău. С. 335–336.

[Voronova] Воронова О.Н. 2008a. Особенности развития генеративной сферы у некоторых ЦМС линий подсолнечника. – Генетические ресурсы растений. 6: 76–81.

[Voronova] Воронова О.Н. 2008b. Экспресс-анализ методом просветления и его использование в эмбриологии. – Бот. журн. 93 (10): 1620–1625.

Voronova O.N. 2010. Integumentary embryony in CMS sunflower line. – Russ. Jour. Dev. Biol. 41 (6): 394–399.
https://doi.org/10.1134/S106236041006007X

Voronova O.N. 2013. Development of female reproduction structures and apomixis in some CMS lines of sunflower. – Helia. 36 (58): 47–60.
https://doi.org/10.2298/HEL1358047V

Voronova O.N. 2014. Chapter 3. Development of female reproductive structures and apomixis in sunflower. – In: Sunflowers: Growth and Development, Environmental Influences and Pests/Diseases. New York. P. 43–60.

[Voronova, Babro] Воронова О.Н., Бабро А.А. 2018. Ранние этапы формирования женских репродуктивных структур у *Helianthus ciliaris* и *H. tuberosus* (Asteraceae). – Бот. журн. 103 (4): 488–504. https://doi.org/10.1134/S0006813618040051

Voronova O.N., Babro A.A. 2019. Apospory in *Helianthus ciliaris* DC. (Asteraceae). – The International Journal of Plant Reproductive Biology. 11 (1): 66–69. https://doi.org/10.14787/ijprb.201911.1

[Voronova, Gavrilova] Воронова О.Н., Гаврилова В.А. 2007. Апоспория у подсолнечника *Helianthus annuus* (Asteraceae). – Бот. журн. 92 (10): 1535–1544.

Yan H., Yang H.-Y., Jensen W.A. 1991. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization. – Can. J. Bot. 69 (1): 191–202. https://doi.org/10.1139/b91-027

FORMATION OF EMBRYO SAC, DEVELOPMENT OF OVULE AND SEED IN *HELIANTHUS CILIARIS* AND *H. TUBEROSUS* (ASTERACEAE)

O. N. Voronova[a,#] and A. A. Babro[a,##]

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

[#]*e-mail: o_voronova@binran.ru*

[##]*e-mail: ABabro@binran.ru*

Two perennial wild species of sunflower, *Helianthus tuberosus* L. (2*n* = 102) and *H. ciliaris* DC. (2*n* = 68), from different sections (*Divaricati* and *Ciliares*) were studied. The material was collected in the park of the Komarov Botanical Institute (*H. tuberosus*) and at the Kuban Experimental Station of VIR (*H. ciliaris*).

The processes of reproductive structures formation are similar in *H. ciliaris* and *H. tuberosus* and are comparable to those in cultivated sunflower.

The young ovule of sunflower is ortotropous, but one side of the integument is curved because of more intensive growth. The mature ovule of sunflower is anatropous, unitegmic, with integumentary tapetum, or endothelium, like in other Asteraceae. The ovule shows a zonal differentiation particularly visible in the central part. The cells of the outer zone are elongated with thin cell wall, whereas the cells of the inner zone are disintegrated and have thick cell wall intensively stained with alcian blue. The vascular bundle passes through chalaza and penetrates integument almost reaching the micropyle, like in some other Asteraceae species. The megasporocyte develops directly from archesporial cell without any mitotical division. The meiotic divisions of megasporocyte produce a linear tetrad of haploid megaspores. Three of them degenerate and Polygonum-type embryo sac is formed from one chalazal megaspore. The embryo sac is completely developed by the time of pollination. The mature embryo sac consists of the three-cellular egg apparatus, the central cell with big, fused secondary nucleus, and antipodal cells. The egg apparatus consists of three pear-shaped cells: two synergids and the egg cell. The egg cell nucleus is rather large, with obvious nucleolus, and positioned in the apical part of the cell. The synergids' nuclei are barely distinguishable and positioned in the centers of the cells. A synergid hook was found in the basal part of the cell. The large central cell's nucleus is located near the apical end of the egg cell. Antipodes are linear. Usually, there are only two antipodes in the mature embryo sac. During the antipodes formation, cell walls are laid between the newly divided nuclei, but not between the nuclei of neighboring pairs. As a result, a uninuclear antipodal cell is formed at the bottom of the embryo sac, and a binuclear cell is formed above it. Antipodal cells are strongly vacuolated. The antipodal complex as a whole takes half of the general linear size of the embryo sac.

In some *H. ciliaris* ovules, aposporous embryo sacs were observed. Aposporous embryo sac included the same elements as the main one: the egg cell, the synergids, the central cell with polar nuclei or secondary nucleus, and the antipodes.

In *H. tuberosus*, a phenomenon of the total absence of embryo sac was recorded. All the ovule structures were formed normally and phases of their development and relative positioning of elements corresponded to the stages of flower development.

Though pollination took place, fertilization hardly was observed. If fertilization failed, the integumentary tapetum became multilayered and folded, and its cells were transparent with small and poorly visible nuclei.

The embryo formation with poor endosperm development was found. In this case the integumental tapetum was quite massive and multilayered.

In our study, we were unable to trace in details all the way to the embryo formation. The available data indicate that in the studied species of sunflower the endosperm is nuclear, cell formation begins at an early stage of embryo development. The embryogenesis proceeds according to the Asterad-type (Senecio-variation).

The present study and previous data (Babro, Voronova, 2018; Voronova, Babro, 2018) suggest that the initiation and development of both male and female reproductive structures in *H. ciliaris* and *H. tuberosus* pass similarly without significant deviations. At the same time, the absence of fertilization in most cases suggests that the low seed productivity noted earlier for the studied samples is determined by self-incompatibility and disturbances in pollen germination.

Keywords: ovary, ovule, seed, megagametogenesis, morphogenesis of reproductive structures, embryo sac, apospory, embryo, endosperm, *Helianthus tuberosus*, *Helianthus ciliaris*

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Doctor of Biological Sciences V.A. Gavrilova (Vavilov Institute of Plant Industry), as well as Candidate of Biological Sciences T.T. Tolstaya and other staff members of the Introduction and Quarantine Nursery of Vavilov Institute of Plant Industry for their help with obtaining the material for this research.

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

REFERENCES

Babro A.A., Voronova O.N. 2018. Development of male reproductive structures in Helianthus ciliaris and H. tuberosus (Asteraceae). – Bot. zhurn. 103 (9): 1093–1108 (In Russ.). https://doi.org/10.7868/S0006813618090028

Belyaeva N.S. 1975. K voprosu steril'nosti topinambura (razvitiye zhenskogo gametofita) [Concerning *Helianthus tuberosus* sterility (female gametophyte development)]. – Izvestiya Akademii Nauk Turkmenskoy SSR. Seriya Biologicheskikh nauk. 4: 37–43 (In Russ.).

Bonifácio S.K.V., Moura L.L., Marzinek J., De-Paula O.C. 2018. Comparative embryology of *Stifftia* and *Wunderlichia* and implications for its evolution in Asteraceae. – Bot. J. Linn. Soc. XX: 1–17. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy044

Dziubenko L.K. 1959. Cytoembryological investigation of the female generative zone in the ovule in *Helianthus* L. – Ukr. Bot. Zhurn. 16 (3): 8–19. (In Ukr.).

Dziubenko L.K. 1965. Peculiarities of male and female gametophyte development in *Helianthus tuberosus* L. – Ukr. Bot. Zhurn. 22 (1): 43–53. (In Ukr.).

Efremov A.E. 1967. Morphological and cytoembryological characteristics of the tetraploid sunflower. – Genetika. 11: 31–36 (In Russ.).

Franca R.O., De-Paula O.C., Carmo-Oliveira R., Marzinek J. 2015. Embryology of *Ageratum conyzoides* L. and *A. fastigiatum* R.M. King et H. Rob. (Asteraceae). – Acta Botanica Brasilica. 29 (1): 8–15. https://doi.org/10.1590/0102-33062014abb3609

Gavrilova V.A., Anisimova I.N. 2003. Podsolnechnik [Sunflower]. Saint-Petersburg. 209 p (In Russ.).

Gotelli M.M., Galati B.G., Medan D. 2008. Embryology of *Helianthus annuus* (Asteraceae). – Annales Botanici Fennici. 45 (2): 81–96. https://doi.org/10.5735/085.045.0201

Maheswari D.H. 1963. Embryological studies in Compositae. IV. Heliantheae. – Proc. Ind. Acad. Sci. Sect. B. LVIII (5): 274–290.

Modilevskii Y.S., Oksiiuk P.F., Khudiak M.I., Dziubenko L.K., Beilis-Vyrovaia R.A. 1958. Tsitoembriologiya osnovnykh khlebnykh zlakov [Cyto-embryology of the main cereals]. Kiev. 335 p. (In Russ.).

Musial K., Plachno B.J., Swiatek P., Marciniuk J. 2013. Anatomy of ovary and ovule in dandelions (*Taraxacum*, Asteraceae). – Protoplasma. 250 (3): 715–722. https://doi.org/10.1007/s00709-012-0455-x

Newcomb W. 1973a. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization. – Can. J. Bot. 51: 863–878.

Newcomb W. 1973b. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. – Can. J. Bot. 51: 879–890.

Pustovoit G.V., Fedorenko T.S., Prokopenko A.I. 1976. Morphologicheskaia kharakteristika zhenskikh generativnykh organov tetraploidnogo podsolnechnika [Morphological characteristics of female generative organs of tetraploid sunflower]. – Byulleten' nauchno-technicheskoi informacii po maslichnym kul'turam VNII maslichnykh kul'tur. 3: 13–16 (In Russ.).

Schilling E.E., Heiser C.B. 1981. Infrageneric classification of *Helianthus* (Compositae). – Taxon. 30 (2): 393–403. https://doi.org/10.2307/1220139

Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 350 p. (In Russ.).

Solntseva M.P. 1987. Semeistvo Asteraceae [Family Asteraceae]. – In: Comparative embryology of flowering plants. Davidiaceae – Asteraceae. Leningrad. P. 318–331 (In Russ.).

Teleżyńska J., Teleżyński H. 1973. Double fertilization in Helianthus. – Societatis Botanicorum Poloniae. XLII (2): 323–343. https://doi.org/10.5586/asbp.1973.025

The families and genera of vascular plants. Vol. 8. 2007. Berlin. 636 p.

Toderich K.N. 1988. Embryologiya podsolnechnika (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* i drugiye) [Embryology of sunflower (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* and others)]: Diss. ... Kand. Sci. Leningrad. 256 p. (In Russ.).

Ustinova E.I. 1947. On the issue of fertility of interspecific sunflower hybrids with Jerusalem artichoke. – Priroda. 4: 56–60 (In Russ.).

Ustinova E.I. 1951. Sluchai aposporii u podsolnechnika. [The cases of apospory in sunflower]. – Priroda. 8: 43–45 (In Russ.).

Ustinova E.I. 1955. Yavleniye aposporii u podsolnechnika [The phenomenon of apospory in sunflower]. – Dokl. AN SSSR. 100 (6): 1163–1166 (In Russ.).

Ustinova E.I. 1964. Izmenchivost' zhenskogo gametofita u podsolnechnika (*Helianthus annuus* L.) [The variability of the female gametophyte at sunflower (*Helianthus annuus* L.)]. – Byul. MOIP. Otd. Biol. 69 (4): 111–117 (In Russ.).

Ustinova E.I. 1970. Apomiksis u podsolnechnika [Apomixis at sunflower]. – In: Apomiksis i selektsiya. Moscow. P. 110–116 (In Russ.).

Voronova O.N., Shamrov I.I., Batygina T.B. 2002. Ovule morphogenesis in *Zea mays* (Poaceae). – Bot. zhurn. 87 (9): 10–26 (In Russ.).

Voronova O.N., Shamrov I.I., Batygina T.B. 2003. Ovule morphogenesis in normal and mutant *Zea mays*. – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45 (1): 155–160 (In Russ.).

Voronova O. 2006. Anomalii v razvitii generativnoy sfery u nekotorykh CMS liniy podsolnechnika. [Abnormalities in generative structures development in some CMS lines of sunflower]. – In: Conf. ştiinţifică intern. "Învăţământul superior şi cercetarea – piloni ai societăţii bazate pe cunoaştere". Chişinău. P. 335–336 (In Russ.).

Voronova O.N. 2008a. Osobennosti razvitiya generativnoy sfery u nekotorykh CMS linii podsolnechnika [Development features of a generative system in some CMS-lines of sunflower]. – Gen. Res. Rast. 6: 76–81 (In Russ.).

Voronova O.N. 2008b. Rapid analysis by clearing method and its use in embryology. – Bot. zhurn. 93 (10): 1620–1625 (In Russ.).

Voronova O.N. 2010. Integumentary embryony in CMS sunflower line. – Russ. Journ. Dev. Biol. 41 (6): 394–399. https://doi.org/10.1134/S106236041006007X

Voronova O.N. 2013. Development of female reproduction structures and apomixis in some CMS lines of sunflower. – Helia. 36 (58): 47–60. https://doi.org/10.2298/HEL1358047V

Voronova O.N. 2014. Chapter 3. Development of female reproductive structures and apomixis in sunflower. – In: Sunflowers: Growth and Development, Environmental Influences and Pests/Diseases. New York. P. 43–60.

Voronova O.N., Babro A.A. 2018. Early stages of formation of female reproductive structures in *Helianthus ciliaris* and *H. tuberosus* (Asteraceae). – Bot. zhurn. 103 (4): 488–504 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S0006813618040051

Voronova O.N., Babro A.A. 2019. Apospory in *Helianthus ciliaris* DC. (Asteraceae). – The International Journal of Plant Reproductive Biology. 11 (1): 66–69. https://doi.org/10.14787/ijprb.201911.1.

Voronova O.N. Gavrilova V.A. 2007. Apospory in the sunflower *Helianthus annuus* (Asteraceae). – Bot. zhurn. 92 (10): 1535–1544 (In Russ.).

Yan H., Yang H.-Y., Jensen W.A. 1991. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization. – Can. J. Bot. 69 (1): 191–202. https://doi.org/10.1139/b91-027

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 255–271

СООБЩЕНИЯ

ПОКОЙ ЖИЗНЕСПОСОБНЫХ СЕМЯН В ПОЧВЕ И ИХ ПРОРАСТАНИЕ ПОСЛЕ ПОЖАРОВ В ШИРОКОЛИСТВЕННО-КЕДРОВЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО СИХОТЭ-АЛИНЯ

© 2021 г. Т. А. Комарова[1,*], Н. В. Терехина[2,], Т. П. Орехова[1,***]**

[1] *Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН*
пр. 100-летия Владивостоку, 159, Владивосток, Приморский край, 690022, Россия
[2] *Институт наук о Земле СПбГУ*
10-я линия Васильевского острова, 33/35, Санкт-Петербург, 199178, Россия
**e-mail: mata41@mail.ru*
*** e-mail: n.terehina@spbu.ru*
**** e-mail: tp.orekhova@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.06.2020 г.
После доработки 02.11.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

Обобщены собранные ранее материалы более 20-летних исследований почвенных банков семян на ранних, средних и поздних стадиях демутационных сукцессий после устойчивых низовых пожаров в широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня. Прослежены изменения в видовом составе, численности и вертикальном распределении всхожих семян в подстилке и почве, начиная с однолетней гари до старовозрастного широколиственно-кедрового леса более 350 лет. Установлено закономерное снижение состава и численности всхожих семян от ранних к поздним стадиям послепожарных демутационных сукцессий и резкое снижение числа погребенных покоящихся семян в старовозрастном лесу. Лесные пожары рассматриваются как своеобразный сигнал для активизации покоящихся в почве семян.

Ключевые слова: почвенный банк семян, покой семян, всхожие семена, динамика численности семян, демутационные сукцессии после пожара

DOI: 10.31857/S0006813621030030

Важное место в возобновлении многих популяций растений после пожаров принадлежит покоящимся в почве семенам, выполняющим роль резерва, который активизируется в случае нарушения растительного покрова и подстилки. Свойство семян сохранять жизнеспособность в почве в течение длительного времени выработалось в процессе эволюции и служит характерным приспособлением для сохранения устойчивости популяций во времени при циклической смене условий произрастания (Rabotnov, 1981, 1986). Длительный покой семян обеспечивает растениям возможность пережить неблагоприятные условия среды на эмбриональной стадии развития как наиболее устойчивой к внешним воздействиям (Poptsov, 1968; Juan et al., 2006; Wellstein et al., 2007).

Совокупность жизнеспособных семян, содержащихся в подстилке и почве, большинством отечественных и зарубежных исследователей названа *почвенным банком семян* (для краткости ПБС). Изучение ПБС в лесных биогеоценозах европейской части СССР было начато с 60-х годов прошлого столетия (Karpov, 1960, 1969; Rysin, Rysina, 1965; Petrov, 1989). Анализировался запас семян в биогеоценозах сукцессионных рядов после рубки коренных лесов в европейской части России (Karpov, 1969; Petrova, 1999; Sidorova, 2009). Особенности экологии ПБС в лесных биогеоценозах Саратовской обл. исследовала О.Н. Торгашкова (Torgashkova, 2003, 2013).

Многочисленные исследования ПБС, особенно в последние два десятилетия, проведены за рубежом. Получены сведения о ПБС всех растительных зон от пустынь до Арктики и в растительных сообществах с широким экологическим диапазоном (Baskin, Baskin, 2001; Bossuyt, Hermy, 2001; Fenner, Thompson, 2005). Изучена динамика видового состава и численности ПБС в ходе вторичных сукцессий после лесных рубок в разных формациях (Grandin, 2001; Bossuyt et al., 2002; Plue et al., 2010). Менее изученными остались особенности динамики ПБС в процессе демутационных сукцессий после лесных пожаров. Большая

часть исследований динамики ПБС после пожаров проведена либо на начальных стадиях сукцессий (Ferrandis et al., 1996; Kwiatkowska-Falińska et al., 2014), либо в саванах, редколесьях и пустошах (Ne'eman, Izhaki, 1999; Buhk, Hensen, 2005).

Нами, начиная с 1982 г., в течение более 20 лет проводилось изучение видового состава и запасов всхожих семян, а также спор папоротников в почвенных образцах, взятых в широколиственно-кедровых и кедрово-темнохвойных лесах Южного Сихотэ-Алиня, подвергавшихся пожарам разной давности. Результаты 4-летних и 8-летних наблюдений за прорастанием семян и спор папоротников в почвенных образцах, содержатся в опубликованных работах (Komarova, 1986, 1992).

В настоящей работе проводится более детальный анализ собранных ранее материалов по изучению ПБС, взятых с 6 участков широколиственно-кедровых лесов, подвергавшихся пожарам от 1 до 220 лет назад. Кроме того, впервые дается анализ видового состава и запасов ПБС в старовозрастном перестойном (более 350 лет) широколиственно-кедровом лесу, а также в 9-летнем осиново-березовом молодняке, сформировавшемся после сплошной экспериментальной рубки в этом перестойном лесу. Проведен сравнительный анализ ПБС в 9-летних осиново-березовых молодняках, образовавшихся после сплошной рубки и в результате устойчивого низового пожара широколиственно-кедрового леса.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 1982–2010 гг. на территории Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН площадью около 4.5 тыс. га, и на прилегающих к нему территориях (43°09'–44°01'с.ш.). Район исследования находится на западном макросклоне Южного Сихотэ-Алиня в бассейнах рек Правая Соколовка и Извилинка (притоки р. Уссури), в пределах высотных отметок 450–1050 м над ур. моря.

Основные растительные сообщества, где проводились работы, – широколиственно-кедровые леса, представленные различными этапами послепожарных сукцессионных смен: осиново-березовый молодняк на месте мезофитного широколиственно-кедрового лианово-разнокустарникового василистниково-папоротниково-осокового леса, осиново-березовый лес на месте ксеромезофитного лимонниково-лещинного разнотравяно-мелко-осокового кедровника с дубом, ксеромезофитный кедровник с темнохвойными породами лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый разных возрастов и перестойный ксеромезофитный кедровник с дубом лимонниково-лещинный разнотравно-мелкоосоковый.

Характеристики почв и подстилок изучаемых биогеоценозов приведены по материалам, полученным почвоведами на Верхнеуссурийском стационаре (Sapozhnikov, Gavrenkov, 1980; Sapozhnikov, Kostenkova, 1984; Soil formation, 1993).

Почвы под широколиственно-кедровыми лесами и их производными сообществами относятся к горно-лесным бурым, развивающимся на делювиальных склоновых отложениях. Гумусовый горизонт мощностью от 7 до 16 см, темно-бурого цвета, легко- или среднесуглинистый; содержание гумуса в нем колеблется от 15 до 32% (Sapozhnikov, Gavrenkov, 1980).

Для подстилок характерно сочетание трех подгоризонтов (O1-O2-O3), отличающихся друг от друга степенью разложения опада. Нижний подгоризонт (O3) представляет собой наиболее разложившийся плотный и влажный опад, постепенно переходящий в гумусовый горизонт почвы (AY). Подстилка в ходе послепожарных демутационных сукцессий меняется от фрагментарной до сплошной, мощностью до 10 см.

Бурые горно-лесные почвы значительно изменяются в зависимости от рельефа и характера растительного покрова. На выпуклых крутых инсолируемых склонах под мезоксерофитными дубово-кедровыми редкопокровными лесами и их производными сообществами (п.п. 30-1982) характерны слаборазвитые, сильноскелетные, легкосуглинистые почвы с резко выраженным переменным режимом увлажнения.

Хорошо развитые глубокие дренированные почвы с pH 5.9–6.2 развиваются под мезофитными лианово-разнокустарниковыми широколиственно-кедровыми лесами и их производными сообществами (п.п. 6-1975, секц. 2).

Под ксеромезофитным кедровником с дубом (п.п. 12-1976, секц. 2) и кедровником с темнохвойными (п.п. 3-1974; 2-1986) и их производными сообществами развиваются маломощные хорошо дренированные свежие, периодически сухие почвы с непостоянным увлажнением и pH 6.1–6.3. Мощность гумусового горизонта изменяется в ходе демутационных сукцессий от незначительной на фрагментарных пятнах между обломками горной породы на первых этапах послепожарных сукцессий (п.п. 36-1983) до 12 см в коренных лесах (п.п. 3-1974; 2-1986) (Sapozhnikov, Gavrenkov, 1980).

Для всех бурых горно-лесных почв характерно наличие большого количества копролитов, образующихся после прохождения почвы через кишечник червей и придающие почве зернистую структуру. Это указывает на наличие в этих почвах большого количества червей. Известна

огромная роль дождевых червей, участвующих в образовании почвенного плодородия в результате измельчения растительных остатков, минерализации органического материала и обогащения почвы гумусом, обеспечении дренажа и вентиляции почвы благодаря своим многочисленным ходам (Chekanovskaya, 1960; Kaydun, 2018).

Степень воздействия пожаров на подстилки и почву зависит от их интенсивности и характера лесорастительных условий. Все исследуемые нами послепожарные биогеоценозы образовались после устойчивых низовых пожаров. В наибольшей степени воздействие огня происходит в местообитаниях с явным дефицитом влаги в почве. В мезоксерофитных кедровниках и их производных лесах интенсивное горение обычно распространяется по всему напочвенному покрову и выгорает почти весь растительный покров и подстилка, сильно повреждается гумусовый горизонт с образованием "корки спекания" (Sapozhnikov, Kostenkova, 1984). В свежих и влажных экотопах характерно мозаичное выгорание. На молодых гарях можно выделить микробиотопы со слабой, умеренной, сильной и очень сильной степенью выгорания растительности и подстилки.

Для каждого типа послепожарных микробиотопов характерны определенные комплексы почвенно-гидрологических, микробиологических и фитоценотических условий. После воздействия огня слабой интенсивности обычно уничтожаются рыхлый сухой опад, ветошь и отдельные растения. При этом несколько улучшаются физические, химические и микробиологические свойства почвы. Под влиянием огня умеренной интенсивности повышается азотофиксирующая активность почвы, возрастает pH, увеличивается содержание водорастворимых минеральных соединений. При сильной интенсивности горения отмечается временная избыточность щелочности и высокая концентрация легкорастворимых минеральных соединений. При очень сильной интенсивности горения ухудшаются физические свойства почвы, уменьшается их порозность, разрушается структура и происходит спекание почв (Sapozhnikov, Kostenkova, 1984).

На однолетней гари кедровника с дубом (п.п. 36-1983) в микробиотопах со слабой степенью выгорания средний показатель pH водной вытяжки составил 5.4, а в микробиотопах с очень сильной степенью выгорания возрос до 7.4. Результаты химического анализа почвенных образцов, взятых на однолетней гари в "корковом слое спекания" и в слабо нарушенных микробиотопах, проведенный Т.М. Ильиной (Komarova, Il`ina, 2002), приведены в табл. 2.

Как следует из показателей этой таблицы, процентное содержание зольных элементов в чистой золе "коркового слоя спекания" значительно выше их содержания в слабо нарушенных микробиотопах. Наиболее резко возросло содержание кальция и алюминия. При этом известно, что алюминий является наиболее токсичным элементом для прорастания семян растений и особенно хвойных пород.

Динамику послепожарной трансформации подстилки и почвы в разных микробиотопах после устойчивого низового пожара в мезофитном широколиственно-кедровом лесу (п.п. 6-1975. секц. 2) в течение 7 лет наблюдали А.П. Сапожников и А.Ф. Костенкова (Sapozhnikov, Kostenkova, 1984). Микробиотопы с очень сильной степенью горения с образованием "коркового слоя спекания" они отнесли к органо-деструктивному типу повреждения. Гумусовый горизонт при этом не претерпевал внешних морфологических изменений, но заметно обогащался примесью углистых частиц. Через три года после пожара "корковый слой спекания" трансформировался в пиромуллевый подгоризонт подстилки. Затем этот подгоризонт сменился пирогумусным подгоризонтом, и через 7 лет после пожара подстилка утратила черты пирогенеза и восстановила свое первоначальное строение. Показатели pH вытяжки подстилок и верхнего слоя почвы в микробиотопах с разной интенсивностью выгорания выровнялись. На основании проведенных исследований был сделан вывод, что устойчивые низовые пожары в широколиственно-кедровых лесах практически не затрагивают минеральную часть почвы, а вызывают травматизм подстилок, которые в довольно короткий период (до 7–10 лет) проходят путь трансформации и восстановления (Sapozhnikov, Kostenkova, 1984; Soil formation, 1993).

В опубликованной коллективной монографии (Komarova, et al., 2017) дана детальная характеристика состава, строения и динамики растительных сообществ, а также почвы и условий произрастания всех анализируемых в данной работе сукцессионных рядов.

МАТЕРИАЛЫ

Отбор почвенных образцов проводился в биогеоценозах, находящихся на разных стадиях послепожарных демутационных сукцессий. В связи с этим в качестве основной классификационной единицы был принят тип сукцессионных рядов, включающий биогеоценозы на всех стадиях послепожарных лесовосстановительных смен, свойственных данному типу условий местопроизрастания (Komarova, 1992).

Почвенные образцы были взяты с 7 пробных площадей (п.п.) 50 × 50 м, растительные сообщества которых принадлежат 7 типам послепожарных сукцессионных рядов, относящихся к 2 эко-

Таблица 1. Общие сведения о местах сбора почвенных образцов в послепожарных биогеоценозах
Table 1. General information on the sites of soil samples collection in post-fire biogeocenoses

Лет после пожара Years after fire	№ пробной площади (п.п.) № of sample plot	Местоположение, экспозиция и крутизна склона Location, exposure and slope steepness	Типы сукцессионных рядов Succession series types
Тепло-сухие дубово-кедровые леса Warm-dry oak-Korean-pine forests			
70	30-1982	Верхняя часть крутого ЮЗ склона; 630–650 м над ур. м. Upper part of steep SW slope; 630–650 m a.s.l.	Мезоксерофитный осиново-березовый редкопокровный лес на месте дубово-кедрового редкопокровного леса/Mesoxerophytic Populeto-Betuletum sparse forest on the site of *Pinus koraiensis* + *Quercus mongolica* sparse forest
Умеренно тепло-свежие широколиственно-кедровые леса Moderately warm and mesophytic broadleaved-Korean-pine fresh forests			
1	36-1983	Верхняя часть крутого ЮЗ склона; 620–640 м над ур. м. Upper part of steep SW slope; 620–640 m a.s.l.	Однолетняя гарь на месте ксеромезофитного кедровника с дубом лимонниково-лещинного разнотравно-мелкоосокового/Annual burnt site of xeromesophytic *Pinus koraiensis* + *Quercus mongolica Schisandra chinensis* + *Corylus mandshurica* herbal-shallow sedge forest
9	6-1975 секц. 2 section 2	Средняя часть З склона средней крутизны (20–25°); 560–580 м над ур. м. Middle part of W slope, medium steepness (20–25°); 560–580 m a.s.l.	Осиново-березовый молодняк на месте мезофитного широколиственно-кедрового лианово-разнокустарникового василистниково-папоротниково-осокового леса/Young Populeto-Betuletum stands on the site of a mesophytic broadleaved-*Pinus koraiensis* forest with lianas, different shrubs and meadow-rue, ferns and sedges
45	8-1982	Средняя часть крутого ЮЗ склона; 450–470 м над ур. м., 15 км южнее стационара Middle part of steep SW slope; 450–470 m a.s.l., 15 km S of the station	Осиново-березовый лес на месте ксеромезофитного лимонниково-лещинного разнотравно-мелкоосокового кедровника с дубом/Populeto-Betuletum on the site of a xeromesophytic *Pinus koraiensis* with *Quercus mongolica* forest with *Schisandra chinensis* + *Corylus mandshurica* and herbal-shallow sedges
200	3-1974	Средняя часть крутого ЮЗ склона; 650–670 м над ур. м. Middle part of the steep SW slope; 650–670 m a.s.l.	Ксеромезофитный кедровник с темнохвойными породами лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый/Xeromesophytic *Pinus koraiensis* forest with dark coniferous species, *Schisandra chinensis* + *Corylus mandshurica* and low-grass-shallow sedge
210–220	2-1986	Верхняя часть крутого ЮЗ склона; 670–690 м над ур. м. Upper part of steep SW slope; 670–690 m a.s.l.	Ксеромезофитный кедровник с темнохвойными породами лимонниково-лещинный низкотравно-мелкоосоковый/Xeromesophytic *Pinus koraiensis* forest with dark-coniferous species, *Schisandra chinensis* + *Corylus mandshurica* and low-grass-shallow sedge
>350	12-1976 секц. 2 Section 2	Средняя часть крутого З склона; 560–580 м над ур. м. Middle part of steep W slope; 560–580 m a.s.l.	Перестойный ксеромезофитный кедровник с дубом лимонниково-лещинный разнотравно-мелкоосоковый/Overmatured xeromesophytic *Pinus koraiensis* forest with *Quercus mongolica*, *Schisandra chinensis* + *Corylus mandshurica* and herbal-shallow sedge

Таблица 2. Валовое содержание зольных элементов в образцах, взятых в микробиотопах с очень сильным и слабым выгоранием (в % на абс. сух. вещество) (Komarova, Il'ina, 2002)
Table 2. Total content of ash elements in samples taken in microbiotopes with very strong and weak burnt (% of absolute dry matter) (Komarova, Il'ina, 2002)

Характер микробиотопов Microbiotopes nature	Чистая зола, % Pure ash,%	Si	Fe	Al	Ca	Mg	P	K	Na
"Корковый слой спекания", $n = 8$ "Sintering crust", $n = 8$	16.09	1.38	0.88	1.24	4.53	0.58	0.14	0.28	0.05
Сохранившиеся подстилка и почва, $n = 8$ Preserved litter and soil, $n = 8$	4.11	0.81	0.59	0.47	1.74	0.38	0.16	0.2	0.02

логическим комплексам, выделенным на основе близости условий местопроизрастания по режимам прямодействующих факторов – увлажнению и теплу (табл. 1).

Давность пожара устанавливалась по возрасту деревьев верхнего полога древостоя, у которых были взяты керны с помощью бура Пресслера, а у модельных деревьев брали спилы. О послепожарном происхождении фитоценозов судили также по наличию скопления углей в разных слоях почвы.

Почвенные образцы были взяты также в осиново-березовом молодняке, который образовался на 9 год после экспериментальной сплошной рубки перестойного лимонниково-лещинного кедровника с дубом (п.п. 12-1976, секц. 1). ПБС на 9-летней вырубке изучался с целью сравнительного анализа с ПБС одновозрастного осиново-березового молодняка (п.п. 6-1975, секц. 2), сформировавшегося после устойчивого низового пожара лианово-разнокустарникового широколиственно-кедрового леса. Оба участка расположены в средней части западного склона около 560–580 м над ур. м. Вместе с тем, возраст допожарного древостоя на п.п. 6-1975, секц. 2 не превышал 160–180 лет, а экспериментальная рубка (п.п. 12-1976, секц. 1) была проведена в перестойном лесу, где большинство крупных деревьев *Pinus koraiensis* были с гнилой сердцевиной; возраст единичных деревьев с сохранившейся стволовой сердцевиной превышал 350 лет, одно дерево имело максимальный возраст 450 лет.

МЕТОДЫ

Существуют разные методы и способы изучения почвенных запасов семян, которые детально рассмотрены в работах Т.А. Работнова (Rabotnov, 1958; 1982). Для изучения ПБС мы использовали метод "проращивания семян в почве" (Rabotnov, 1982). Минусы и плюсы этого метода были отмечены разными авторами (Petrov, 1989; Lyanguzova, 2002; Ivanova, 2004).

На всех исследуемых участках мы выбирали по 15–20 точек, расположенных регулярно по диагоналям пробных площадей (п.п.), и вырезали там монолиты размером 20 × 20 см из подстилки и гумусового горизонта почвы. Для установления вертикальной структуры ПБС образцы брали послойно из разных подгоризонтов подстилки (O1, O2 и O3) и верхних минеральных горизонтов почвы через каждые 2 см. Исследовали семена и односемянные плоды. Для проращивания семян были использованы пластиковые кюветы, размером 20 × 20 × 6 см, дно которых покрывалось слоем прокаленного песка 2–3 см, а сверху размещались образцы из разных подгоризонтов подстилки и почвы. Почвенные образцы содержали в специально оборудованном неотапливаемом лабораторном корпусе на Верхнеуссурийском стационаре в условиях рассеянного и достаточного света. Образцы поддерживали во влажном состоянии (около 60%). В зимний период полив не производился.

Наблюдения за прорастанием семян в образцах, взятых на 9-летней гари широколиственно-кедрового леса (п.п. 6-1975, секц. 2), начали проводить 8 июля 1982 г. и продолжали в течение 5 лет. На 7 остальных участках исследования проводились в последующие годы с середины мая до конца сентября со средней продолжительностью наблюдений за образцом 3–4 года. Это позволило установить характер и длительность выхода семян разных видов растений из покоя. О численности семян судили по числу появившихся всходов.

Появляющиеся проростки регулярно подсчитывались, результаты записывали в журнал; проводились морфологическое описание и зарисовка различных фаз развития. Проростки не установленных видов нумеровались и пересаживались в деревянные ящики с почвой или в открытый грунт для дальнейшего доращивания и уточнения видовой принадлежности. Краткая морфологическая и биологическая характеристика плодов, семян, проростков и их рисунки у 91 вида растений, появившихся в почвенных об-

Таблица 3. Динамика ежегодного прорастания всхожих семян (экз./м^2) на п.п. 6-1975, секц. 2 (n = 20 для каждого года)
Table 3. Dynamics of annual germination of viable seeds/m^2 on sample plot 6-1975, section 2 (n = 20 for each year)

Вид растений/ Plant species	Годы проращивания/Years of germination					Всего Total
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	
Artemisia rubripes	85	116	15	8	15	239
Erigeron canadensis	391	592	146	210	6	1345
Epilobium davuricum	167	78	14	114	–	373
Philadelphus tenuifolius	146	423	26	49	–	644
Chelidonium asiaticum	2306	210	52	6	–	2604
Carex campylorhina	398	49	8	–	–	455

разцах, приведены в работе Т.А. Комаровой (Komarova, 1986). Кроме того, в этой книге дано морфологическое и биологическое описание гаметофитов и первых фаз развития спорофитов у 10 видов папоротников и представлены их рисунки.

Латинские названия растений в данной работе приведены по сводке “Сосудистые растения Советского Дальнего Востока” (Sosudistye, 1985–1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Начало прорастания семян в почвенных образцах тесно связано с температурой в лабораторном корпусе и характером участка, на котором были взяты образцы. Раньше и дружнее всех прорастали всхожие семена в образцах, взятых 8-го июля в 9-летнем пионерном кустарниково-осоково-разнотравном сообществе (п.п.6-1975, секц. 2). Первыми (на 5–6-й день) появились проростки *Epilobium davuricum*, *Erigeron canadensis* и *Chelidonium asiaticum* в подстилке и верхнем слое гумусового горизонта почвы. Средняя суточная температура при этом составляла 14°С. Массовое прорастание их семян началось на 10–12 день от начала полива образцов, и через 20 дней активное прорастание семян уже закончилось у *Epilobium davuricum*. Семена у *Chelidonium asiaticum* активно прорастали до конца августа, а в сентябре проростки уже не появлялись. У большинства остальных видов семена в образцах с этого участка начали активно прорастать на 12–15 дни и по всему почвенному профилю. Позже всех (на 30 день) здесь начали прорастать семена у *Artemisia rubripes* в верхнем слое гумусового горизонта почвы.

В почвенных образцах, взятых в середине мая последующих лет с других участков, прорастание семян начиналось обычно в подстилке или верхнем слое гумусового горизонта почвы на 13–15 день от начала полива при средней суточной температуре 8–10°С. При этом семена одних и тех же видов, взятых в различных биогеоценозах, начинали прорастать в разное время. Так, семена *Chelidonium asiaticum* начали прорастать в образцах, взятых в 45-летнем осиново-березовом лесу (п.п. 8-1982), на 12 день, в 70-летнем осиново-березовом лесу (п.п. 30-1982) – на 15 день, на однолетней гари кедровника с дубом (п.п. 36-1983) – на 21 день, а в коренных кедровниках с темнохвойными (п.п. 3-1974 и 2-1986) – только на 33 и 35 день.

Результаты нашего проращивания семян в течение пяти лет в почвенных образцах, взятых под 9-летним осиново-березовым молодняком, приведены в табл. 3 для видов, прораставших более двух лет. На 4-й год проводили процесс стимуляции прорастания семян путем повторного высушивания и намачивания почвенных образцов, а также полива слабым раствором KNO_3. Это вызвало у *Epilobium davuricum*, *Erigeron canadensis* и *Philadelphus tenuifolius* некоторое увеличение числа проросших семян в этот же год по сравнению с предыдущим годом, а у *Artemisia rubripes* – на следующий 5-й год наблюдений. Надо отметить, что 84–90% всех семян проросло в течение первых двух лет. Вероятно, этим обуславливается принятая другими исследователями двухлетняя продолжительность наблюдений за прорастанием семян. Вместе с тем, и более длительные наблюдения не дают полного представления обо всем составе жизнеспособных семян в подстилках и почве из-за ограниченной суммарной площади почвенных образцов (не более 1 м^2). Кроме того, жизнеспособные семена у некоторых видов растений требуют дополнительную химическую или термическую обработку.

В отечественной и зарубежной литературе были предложены различные классификационные схемы для почвенных банков семян. За рубежом первую классификационную схему для почвенных банков семян предложили D.E. Schafer и D.O. Chilcote (1969), а затем еще были разработаны 9 классификационных систем (Thompson, Grime, 1979; Grime, 1981; и др.). В эти системы

входили от 3 до 12 категорий, включая длительность жизни семян, устойчивость или постоянство в семенных банках, вес, размеры и форма семян, способы их распространения и др. Наибольшее признание в зарубежной литературе получила система классификации, предложенная K. Thompson et al. (1979, 1993). В этой системе выделены три типа почвенных банков семян: 1) временные банки семян; 2) краткосрочные постоянные (persistent) семенные банки; 3) долгосрочные постоянные банки семян. Т.А. Работнов (Rabotnov, 1982) выделил 3 типа: 1) автохтонные семена, поступившие в результате обсеменения растений, входящих в состав данного сообщества; 2) реликтовые семена, входившие в состав сообществ, существовавших в данном месте в прошлом; 3) инвазионные семена, принесенные извне. Сравнительный анализ всех предложенных классификационных схем провели ряд авторов (Csontos and Tamás, 2003; Yu et al., 2007).

Составленная нами система ПБС близка к классификационным схемам Т.А. Работнова (Rabotnov, 1982) и K. Thompson et al. (1993), но в ее основу был взят динамический аспект применительно к сукцессионным рядам. По длительности пребывания и характеру участия всхожих семян в ПБС послепожарных сукцессионных рядов все виды мы распределили на 3 группы, у которых всхожие семена: 1) всходят в ПБС в течение короткого времени после обсеменения растений и не накапливаются в почве; 2) более или менее постоянно присутствуют в ПБС сукцессионных рядов за счет периодического поступления извне и относительно длительного сохранения всхожести в почве; 3) постоянно присутствуют в ПБС сукцессионных рядов в результате массового поступления на ранних стадиях сукцессий и длительного покоя при погребении в почве (Komarova, 1986).

К первой группе относятся все лесообразующие древесные породы коренных сообществ (*Pinus koraiensis*, *Picea ajanensis*, *Quercus mongolica*, *Tilia taquetii* и др.), а также все представители семейства *Salicaceae* (*Salix caprea*, *S. taraikensis*, *Populus tremula*, *P. koreana*). Кроме того, к этой группе относятся многие травянистые анемохоры (*Chamerion angustifolium*, *Picris koreana*, *Aster ageratoides*, *Lactuca triangulata*).

Семена у представителей второй группы могут сохранять жизнеспособность в почве довольно длительное время и постоянно пополняют ПБС за счет распространения семян с помощью ветра и других агентов. К этой группе относятся семена древесно-кустарниковых пород: *Aralia elata*, *Sambucus racemosa*, *Philadelphus tenuifolius*, виды рода *Betula* (*B. costata*, *B. lanata*, *B. platyphylla*), а также многие представители семейств Cyperaceae (*Carex campylorhina*, *C. xyphium*, *C. reventa*, *C. ussuriensis* и др.), Poaceaea (*Cinna latifolia*, *Neomolinia mandshurica*, *Melica nutans* и др.), однолетние и двулетние растения (*Erigeron canadensis*, *Epilobium davuricum*, *Impatiens noli-tangere*), жизнеспособные семена которых содержатся не только в подстилке и верхнем слое почвы, но и в более глубоких слоях гумусового горизонта почвы.

Третью группу образуют растения, семена которых поступают в большом количестве в первые годы после пожара и длительное время находятся в покоящемся состоянии погребенными в почве, пока не создадутся благоприятные условия для их прорастания. В эту группу входят раннесукцессионные травянистые растения (*Chelidonium asiaticum*, *Artemisia rubripes*, *Lamium barbatum*, *Urtica angustifolia*). Семена их рассеиваются преимущественно барохорно вблизи материнского растения, что в сочетании с длительным покоем семян обеспечивает им устойчивое положение во времени на одних и тех же участках.

Видовой состав всхожих семян в ПБС биогеоценозов отдельных сукцессионных рядов изменяется от 19 до 47 видов, а общая численность всхожих семян варьирует от 0.95 до 7.3 тыс. экз./м$^{-2}$. Состав и численность всхожих семян в 6 послепожарных сукцессионных рядах приведены в опубликованных работах (Komarova, 1986, 1992).

Как показали результаты исследований, видовой состав и численность всхожих семян существенно изменяются в зависимости от положения биогеоценозов в сукцессионных рядах (рис. 1).

Наибольшие показатели численности и видового разнообразия всхожих семян отмечены в ПБС 9-летнего послепожарного осиново-березового молодняка. При этом максимальная концентрация семян была сосредоточена в нижнем слое подстилки (O3). Сформировавшаяся после пожара подстилка способствовала накоплению и консервации в приповерхностном слое почвы жизнеспособных семян растений, активно плодоносивших в первые годы после пожара. В наибольшем числе здесь были представлены семена *Chelidonium asiaticum*, *Erigeron canadensis*, *Epilobium davuricum*, *Artemisia rubripes*, *Lamium barbatum*, *Sonchus arvensis*, *Urtica angustifolia* и других раннесукцессионных видов, плодоносящие растения которых отсутствовали в растительном покрове.

В ПБС 45- и 70-летних осиново-березовых лесов, образовавшихся на месте ксеромезофитных кедровников с дубом, общая численность всхожих семян уменьшилась и особенно резко во всех слоях подстилки, увеличение численности семян отмечалось только в слое гумусового горизонта AY2-4. Всхожие семена новых видов, по сравнению с ПБС 9-летнего осиново-березового молодняка, не были обнаружены. Последовательное уменьшение численности всхожих семян и перемещение зоны их максимальной концентрации

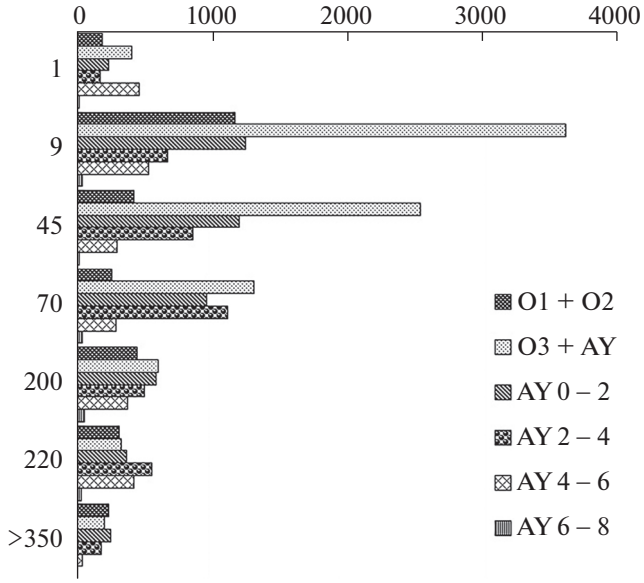

Рис. 1. Изменения запасов всхожих семян (экз./м^2) в подстилке и почве в ходе послепожарного восстановления широколиственно-кедровых лесов. Легенда: подгоризонты подстилки (O1, O2, O3) и двухсантиметровых слоев почвенного горизонта (AY). Ось X – количество семян (экз./кв.м). Ось Y – возраст сообщества после пожара (лет).
Fig. 1. Changes in viable seeds/m^2 in the litter and soil during the post-fire restoration of broadleaved-Korean-pine forests. Legend: subhorizons of litter (O1, O2, O3) and two-centimeter layers of the soil horizon (AY). X-axis – number of seeds/m^2. Y-axis – age after fire (years).

из подстилки и верхнего слоя гумусового горизонта почвы в более глубокие слои почвы характерно и в дальнейшем ходе послепожарных демутационных сукцессий. Постепенное заглубление семян связано с ежегодным накоплением на поверхности почвы огромного количества отмершего органического материала, который постепенно гумифицируется и минерализуется с помощью почвенной фауны и микрофлоры, включающихся в процесс почвообразования. Некоторые авторы (Petrov, 1989; Regnier et al., 2008; Eisenhauer et al., 2009; и др.) отмечают важную роль дождевых червей в перемещении семян с поверхности вглубь почвы и увеличении числа покоящихся семян из-за их погребения.

Для ПБС в биогеоценозах на разных стадиях послепожарных сукцессий и в различных типах сукцессионных рядов характерны свои “верные” виды (Petrov, 1989; Ivanova, 2004); в зарубежной литературе им соответствует термин “persistent” (постоянные) виды. На очень ограниченный состав в почвенных банках “верных” (постоянных) доминирующих по числу семян видов указывали разные исследователи (Petrov, 1989; Ivanova, 2004; Erenler et al., 2010). Согласно исследованиям Erenler H.E. и др. (2010), из 81 установленного вида в почвенных банках семян на четырех участках искусственных и естественных лесов центральной Англии, к постоянным доминантам относился лишь один вид – *Juncus effusus*, на долю семян которого приходилось 80% от общего числа семян.

По мнению ряда исследователей (Holzel et al., 2004; Wellstein et al., 2007) к постоянным доминантам ПБС относятся преимущественно однолетние и малолетние растения с длительностью онтогенеза не более 5 лет. Семена их преимущественно мелкие, легко проникающие вглубь почвы. По мнению S.L. Ju et al. (2007) такие виды растений с мелкими и легкими семенами относятся к группе постоянных доминантов в регионах с влажным климатом, тогда как в районах с сухим климатом к группе постоянных доминантов обычно относятся растения с крупными семенами.

Как следует из показателей табл. 4 в ПБС всех производных сообществ широколиственно-кедровых лесов максимально представлены всхожие семена раннесукцессионного вида *Chelidonium asiaticum*. Род *Chelidonium* долгое время считался монотипным, представленным одним видом *Chelidonium majus* L. На основании кариологических различий A. Krahulcova (1982) предложила различать два вида: *Chelidonium majus* с числом хромосом $2n = 12$, распространенный в Европе и Азии, и *Chelidonium asiaticum* (Hara) Krahulcova с числом хромосом $2n = 10$, встречающийся в Восточной Азии и Японии. Несмотря на сходные биологические и морфологические особенности у этих видов, произрастают они в разных условиях местообитания. Четкую экологическую дифференциацию у этих видов отметили также В.П. Селедец и Н.С. Пробатова (Seledets, Probatova, 2018). Всхожие семена *Chelidonium majus* редко встречаются в лесных почвах. Сравнительно высокое содержание всхожих семян этого вида было отмечено под искусственными белоакациевыми насаждениями (Al`bitskaya, 1965) и искусственными ясеневыми насаждениями Днепровщины (Al`bitskaya, Moroz, 1965), где растения *Chelidonium majus* господствовали в травяном покрове.

В горных кедрово-широколиственных лесах Южного и Среднего Сихотэ-Алиня растениям *Chelidonium asiaticum* принадлежит одно из ведущих мест в формировании послепожарных сообществ, благодаря большим запасам всхожих семян в лесных почвах (Комарова, 1984). После устойчивых низовых пожаров зарастание освободившихся участков в течение первых трех лет идет чаще всего через тип чистотеловых гарей. Массовое появление всходов этого вида обычно отмечается только в первые два года после пожара. В течение 1-го года его растения проходят виргинильный период и в середине июля формируют

Таблица 4. Характеристика основных “верных” доминантов в ПБС исследуемых биогеоценозов (n = 20 для каждой п.п.)
Table 4. Characterization of the main persistent dominants in the soil seed bank of the studied biogeocenoses (n = 20 for each plot)

Лет после пожара Years after fire	№ пробной площади (п.п.) № of sample plot	Общее число семян, экз./м^2 Total number of seeds/m^2	Число видов Number of species	Постоянные доминирующие виды по числу семян Permanent dominant species by number of seeds	Число семян, экз./м^2 Number of seeds/m^2	% от всех семян % of the total number of seeds
1	36-1983	1512	41	*Chelidonium asiaticum*	214	14.2
				Philadelphus tenuifolius	208	13.7
9	6-1975, секц. 2 section 2	7306	47	*Chelidonium asiaticum*	2604	35.6
45	8-1982	5361	33	*Chelidonium asiaticum*	1948	36.3
				Erigeron canadensis	1758	32.7
70	30-1982	4008	35	*Chelidonium asiaticum*	1358	33.9
200	3-1974	2593	33	*Betula platyphylla* + *B. costata*	528	20.4
				Carex campylorhina	515	19.8
220	2-1986	2057	32	*Betula platyphylla* + *B. costata*	315	15.3
				Carex campylorhina	192	9.3
				Philadelphus tenuifolius	173	8.4
Более 350 > 350	12-1976, секц. 2 section 2	946	19	*Betula platyphylla* + *B. costata*	219	23.1
				Philadelphus tenuifolius	100	11
				Carex campylorhina	90	10.5

первичные репродуктивные побеги до 50–60 см выс. В конце августа – начале сентября происходит массовое осыпание семян. Коробочки *Chelidonium asiaticum* обладают слабо выраженным разбрасывающим механизмом и семена опадают вблизи материнских растений. Автобарохорное осыпание семян сочетается с распространением муравьями, которых привлекают мягкие и сочные придатки на семенах, но разносят они семена не более, чем на 2–3 м. На 2-й год большая часть его растений представлена средневозрастными генеративными особями, достигающими максимальных размеров и продуктивности. Они обычно обильно плодоносят и обсеменяют территорию, формируя новый многочисленный почвенный банк семян. На 3-й год большинство растений *Chelidonium asiaticum* переходит в онтогенетическое состояние старых генеративных особей, а на 4-й год – сенильных растений. Второе поколение у этого вида обычно отсутствует или представлено единичными ослабленными растениями, которые чаще всего погибают на стадиях проростков или ювенильных особей. Сильное тормозящее влияние на прорастание семян и рост молодых растений *Chelidonium asiaticum* оказывает токсичность колинов из их же надземных и подземных частей (Komarova, 1986). При этом токсичное влияние ветоши и подстилки из сухих остатков растений *Chelidonium asiaticum* сохраняется в подстилке и верхних слоях почвы достаточно длительное время. Там, где росли растения *Chelidonium asiaticum*, нами не были встречены молодые растения этого вида. В то же время небольшая концентрация водных экстрактов из надземных частей *Chelidonium asiaticum* (1–2%) может даже стимулировать прорастание семян и рост молодых растений у некоторых видов (*Picea ajanensis*, *Populus koreana*, *Salix schwerinii* и др.), но увеличение концентрации водных экстрактов до 5% подавляло прорастание семян у исследуемых древесных видов (Komarova, 1986).

В ПБС 9-летнего осиново-березового молодняка всхожие семена *Chelidonium asiaticum* значительно превосходили по численности все остальные виды и их максимум находился в уплотненном переходном горизонте (O3AY). При этом горизонтальное распределение его семян в этом переходном слое отличалось четкой мозаичностью. Количество его всхожих семян варьировало в образцах переходного горизонта от 0 до 105 семян на 20 площадках (20 × 20 см), представляющих регулярную выборку через 5 м по диагоналям участка. Мозаичность в горизонтальном распределении почвенных запасов семян *Chelidonium asiaticum* отражала мозаичный характер размещения синузий с преобладанием его растений на двухлетней гари этого участка (Komarova, 1992). Наибольшее число семян этого вида отмечено в

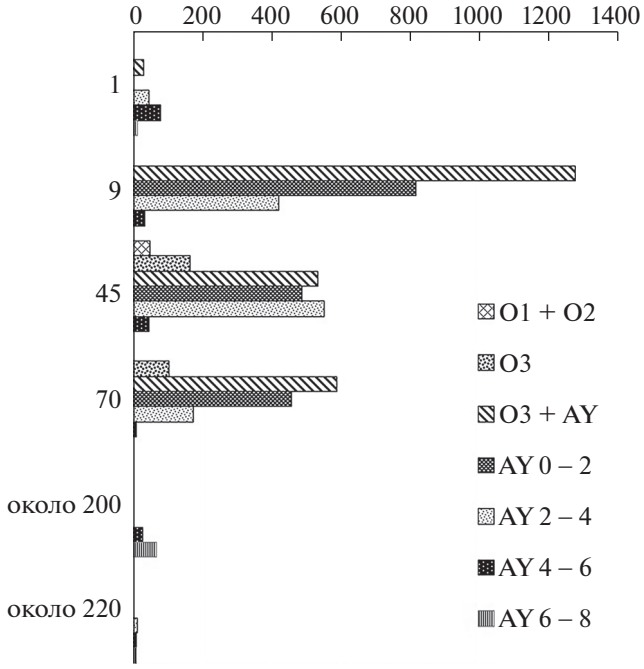

Рис. 2. Распределение всхожих семян *Chelidonium asiaticum* (экз./м^2) в подстилке и почве биогеоценозов на разных стадиях послепожарных демутационных сукцессий. Легенда: подгоризонты подстилки (O1, O2, O3) и двухсантиметровых слоев почвенного горизонта (AY). Ось X – количество семян, экз./кв.м. Ось Y – возраст сообщества после пожара (лет).

Fig. 2. Distribution of *Chelidonium asiaticum* viable seeds/m^2 in the litter and soil of biogeocenoses at different stages of post-fire demutation successions. Legend: subhorizons of litter (O1, O2, O3) and two-centimeter layers of the soil horizon (AY). X-axis – number of seeds/m^2. Y-axis – age after fire (years).

почвенных образцах, взятых в микробиотопах с сильным и очень сильным выгоранием, на которых в первые три–четыре года доминировали растения *Chelidonium asiaticum*. На 2-й год после пожара синузии с доминированием этого вида занимали около 70% от общей площади гари, образовавшейся на месте мезофитного широколиственно-кедрового леса (п.п. 6-1975, секц.2), 56% – на гари ксеромезофитного кедровника с дубом (п.п. 36-1983) и около 85% – на гари мезоксерофитного лещинно-рододендронового кедровника с дубом (п.п. 42-1984). Вероятно, распределение семян этого вида по площади может дать определенное представление о будущем размещении его растений после очередного пожара.

В распределении всхожих семян *Chelidonium asiaticum* по вертикальному почвенному профилю для ПБС каждого участка характерны свои зоны максимальной концентрации (рис. 2), причем расположение их в почвенном профиле связано с размещением сообществ в сукцессионном ряду.

В подстилке, сформировавшейся после пройденных пожаров, семена его полностью отсутствовали. На однолетней гари (п.п. 36-1983) расположение всхожих семян *Chelidonium asiaticum* обусловлено главным образом распределением их в допожарном сообществе и неоднородностью выгорания подстилки и почвы. В верхнем слое почвы (0–2 см) семена его находились преимущественно в микробиотопах с сильной степенью выгорания. Они составили активный запас семян, согласно Т.А. Работнову (Rabotnov, 1983), находящихся в слое прорастания. В более глубоких слоях почвы (4–8 см) семена *Chelidonium asiaticum* содержались преимущественно в образцах, взятых в микробиотопах со слабой степенью выгорания. Они составили потенциальный запас семян, лежащих на недоступной для прорастания глубине (Rabotnov, 1983). В ходе демутационных сукцессий от пионерных сообществ до сомкнутых коренных лесов зоны максимальной концентрации всхожих семян *Chelidonium asiaticum* постепенно перемещаются в более глубокие слои почвы, что согласуется с заключением некоторых исследователей (Petrov, 1989; Petrov, Belyaeva, 1981): чем глубже залегают семена, тем дольше они покоятся в почве.

Почвенный запас семян на однолетней гари кедровника с дубом состоял преимущественно из семян, сохранившихся в почве во время пожара и занесенных семян с соседних участков (*Betula platyphylla*, *B. costata*, *Populus tremula*, *Carex campylorhina*), поэтому в нем не выделялись преобладающие по числу семян виды. Незначительно по численности преобладали всхожие семена *Chelidonium asiaticum* и широко распространенного в лесах и на нарушенных участках кустарника *Philadelphus tenuifolius*. Растения этого кустарника обильно цветут и плодоносят только на освещенных участках. Уже в первый год после пожара его сохранившиеся растения начинают цвести и плодоносить. При созревании семян коробочки широко раскрываются, и легкие семена разносятся ветром или рассыпаются при раскачивании их пружинящих плодоножек. Всхожие семена *Philadelphus tenuifolius* присутствуют по всему почвенному профилю на всех стадиях послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых лесах. Также широко и по всему почвенному профилю представлены всхожие семена у другого крупного кустарника – *Sambucus racemosa* и деревянистой лианы – *Actinidia kolomikta*. Семена у них распространяются эндозоохорно и постоянно пополняют ПБС во всех сообществах.

В ПБС 45-летнего (п.п. 8-1983) и 70-летнего (п.п. 30-1982) послепожарных осиново-березовых лесов наибольшее количество семян также принадлежало *Chelidonium asiaticum*, а зоны его максимальной концентрации находились в верхнем слое гумусового горизонта почвы.

В ПБС на всех этапах послепожарных сукцессий присутствуют семена других постоянных, но не доминирующих, а сопутствующих раннесукцессионных видов (*Erigeron canadensis*, *Artemisia rubripes*, *Impatiens noli-tangere*, *Lamium barbatum*, *Sonchus arvensis*, *Urtica angustifolia* и др.) и пионерных видов деревьев и кустарников (*Betula platyphylla*, *Aralia elata*, *Sambucus racemosa*). Всхожие семена их присутствовали в ПБС не только производных, но и коренных лесов, но численность в них была значительно меньше, чем у "верных" доминирующих видов.

Как было отмечено ранее рядом авторов (Karpov, 1969; Rabotnov, 1983), благоприятные условия для длительного сохранения всхожести семян создают развитая подстилка и высокое содержание гумуса в почве. Для проверки возможности содержания всхожих семян в более глубоких слоях почвы, не содержащих гумуса, мы взяли почвенные образцы из коренного кедровника с темнохвойными (п.п. 3-1974) с площадок размером 20 × 20 см в трехкратной повторности из иллювиального горизонта (B) на глубине 40–42 см и в желтовато-буром дресвянисто-каменистом горизонте коренной породы (C) на глубине 60–62 см от поверхности почвы. Наблюдения в течение трех летних месяцев за прорастанием семян в пластиковых кюветах показали полное отсутствие в них жизнеспособных семян.

Минимальный видовой состав (19 видов) и низкая численность всхожих семян (946 экз./м^2) в климатическом комплексе широколиственно-кедровых лесов были отмечены в достаточно мощной подстилке и развитой почве с высоким содержанием гумуса в ПБС старовозрастного кедровника с дубом (п.п. 12-1976, секц. 2), возраст которого более 350 лет. Явно доминирующие виды по численности семян здесь отсутствовали, а наибольшим числом были представлены всхожие семена *Viola selkirkii*, *Betula costata* и *B. platyphylla*, *Philadelphus tenuifolius* и разных видов *Carex* (*C. campylorhina*, *C. xyphium*, *C. reventa*), растения которых присутствовали в растительном покрове этого леса. Раннесукцессионные виды были представлены здесь только 5 видами (*Sambucus racemosa*, *Artemisia rubripes*, *Saussurea ussuriensis*, *Epilobium davuricum* и *Erigeron canadensis*), общая численность которых составляла всего 114 экз./м^2 и распределены они были преимущественно в нижнем подгоризонте подстилки и в верхних слоях гумусового горизонта почвы. Полностью здесь отсутствовали всхожие семена *Chelidonium asiaticum*. В коренных климаксовых кедровниках с темнохвойными породами (п.п. 3-1974 и 2-1986) всхожие семена *Chelidonium asiaticum* (с численностью всхожих семян 100 и 27 экз./м^2 соответственно) были отмечены только в гумусовом горизонте на глубине 4–8 см. Отсутствие всхожих семян *Chelidonium asiaticum* в перестойном лесу (п.п. 12-1976, секц. 2), вероятно, объясняется тем, что долговечность его семян в почве не достигает 350 лет.

Ограниченный видовой состав всхожих семян, их низкая численность и незначительное участие в ПБС раннесукцессионных видов, возможно, связано с действием многочисленных фитотоксических веществ – антибиотиков, выделяемых плесневыми грибами, актиномицетами, водорослями и другими микроорганизмами, а также токсичными продуктами выделения надземных и подземных частей растений, которые обильно скапливаются в перестойных насаждениях. Все это приводит к известному явлению – почвенному утомлению (Bublitz, 1953; Grodzinskiy, 1965).

Для установления различий между банками семян на вырубке перестойного леса и участке после пожара 160–180-летнего широколиственно-кедрового леса был проведен сравнительный анализ видового состава и численности всхожих семян в образцах, взятых в одновозрастных осиново-березовых молодняках, образовавшихся 9 лет назад в результате устойчивого низового пожара широколиственно-кедрового леса (п.п. 6-1975, секц. 2) и после сплошной экспериментальной рубки перестойного кедровника с дубом (п.п. 12-1976, секц. 1). Расстояние между этими участками не превышает 1 км, и находятся они в сравнительно близких условиях местопроизрастания.

В результате 3-летних наблюдений за прорастанием всхожих семян в почвенных образцах, взятых на вырубке перестойного леса (п.п. 12-1976, секц. 1), выявлены 1428 экз./м^2, относящихся к 29 видам. Все виды всхожих семян, отмеченные в ПБС перестойного леса, присутствовали и в ПБС 9-летней вырубки. Добавились преимущественно семена пионерных видов (*Plantago major*, *Geum aleppicum*, *Gnaphalium uliginosum*, *Sonchus arvensis*). Доминировали по числу семян два раннесукцессионных вида (*Epilobium davuricum* и *Artemisia rubripes*), совместная численность всхожих семян которых составляла 726 экз./м^2, или 51% от общего числа проросших семян.

Семена *Chelidonium asiaticum* отсутствовали в ПБС этой вырубки. Вероятно, это связано с отсутствием его всхожих семян в ПБС перестойного леса. Как уже было отмечено ранее, семена этого автобарохорного вида не заносятся извне никакими агентами на значительные расстояния.

Низкую численность семян раннесукцессионных анемохорных видов (*Erigeron canadensis*, *Sonchus arvensis*, *Lactuca triangulata*, *Cirsium pendulum*) в ПБС вырубки можно объяснить тем, что рубка производилась только с помощью бензопил без тяжелой техники, поэтому на значительной площади сохранилась подстилка, препятствующая

расселению и прорастанию семян анемохорных растений.

Низкие показатели видового состава и численности всхожих семян в ПБС на вырубке (29 видов и 1.4 тыс. экз./м^2) по сравнению с ПБС послепожарного осиново-березового молодняка (47 видов и 7.3 тыс. экз./м^2), очевидно, связаны с различиями возрастных состояний биогеоценозов, бывших до пожара и рубки леса, а также стимулирующей ролью огня, о которой будет сказано ниже.

Роль отдельных факторов, вызывающих сокращение численности покоящихся в почве семян, анализировали многие исследователи (Taulorson, 1970; Fenner, Thompson, 2005). По их мнению, к основному фактору, приводящему к истощению численности семян, относится прерывание покоя и прорастание семян *in situ*, что сопровождается появлением всходов или чаще их гибелью. Снижение количества всхожих семян может быть связано с повреждением их патогенными грибами и почвенными беспозвоночными, а также с естественным процессом их старения. Причинами уменьшения численности ПБС в верхних частях крутых горных склонов служит скатывание семян по склону и смыв их водными потоками (Torgashkova, 2003; Morimoto et al., 2009), а мелкие гладкие семена сползают по многочисленным ходам дождевых червей вглубь почвы (Regnier et al., 2008; Eisenhauer et al., 2009).

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОКОЙ И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН ПОСЛЕ ПОЖАРА

С первых этапов послепожарных сукцессий вступают в действие особые механизмы, ограничивающие прорастание семян и обусловливающие накопление их в почве. Покой семян может наступать из-за недостатка влаги, света, кислорода, избытка углекислого газа и других причин. Прорастанию семян, содержащихся в почве, могут препятствовать густой травяной покров и мощный слой подстилки (Karpov, 1969; Rysin, Rysina, 1965; Torgashkova, 2003). Механическое препятствие, созданное почвой или лесной подстилкой, не дает прорастать семенам даже в случае их выхода из состояния вынужденного покоя (Torgashkova, 2003; Ivanova, 2004).

Благоприятные условия для массового прорастания покоящихся в почве семян создаются после пожаров и особенно велика роль устойчивых низовых пожаров. В результате их выгорает напочвенный покров, уничтожается подстилка, грубый гумус и обнажается поверхность почвы. При этом погребенные на глубине семена оказываются ближе к поверхности почвы, что благоприятствует их прорастанию.

Как известно, ход прорастания семян включает три необходимые фазы: набухания, стимуляции и роста (Lyr et al., 1974). Первая и необходимая фаза прорастания покоящихся в почве семян связана с поглощением определенного количества воды и зависит от количества почвенной влаги. После пожаров улучшаются условия почвенного увлажнения благодаря образованию открытых участков и свободному проникновению атмосферных осадков на поверхность почвы. Наши исследования на свежих гарях показали, что наиболее высоким содержанием влаги отличается верхний слой почвы, который представляет ложе для прорастающих семян (Komarova, 1986). Это обусловлено высокой влагоемкостью верхнего слоя гумусового горизонта бурых горно-лесных почв (Kostenkova, 1978).

Для второй фазы прорастания семян – стимуляции – важным условием служит выдерживание набухших семян при пониженных и переменных температурах. Это способствует более глубоким биохимическим превращениям, подготавливающим более быстрое прорастание семян (Nikolaeva, 1967). Наибольшие перепады температур характерны для оголенной поверхности почвы, лишенной подстилки и развитого напочвенного покрова. Согласно нашим наблюдениям, амплитуда суточных колебаний температуры воздуха на открытой поверхности двухлетней гари мезофитного широколиственно-кедрового леса (п.п. 6-1975, секц. 2), в середине июля достигала 20°С в то время, как под пологом сомкнутого древостоя (пр. пл. 6-1975, секц. 4) она не превышала 10°С.

Семена у раннесукцессионных видов обычно чувствительны к освещению и для их прорастания необходим свет. Уничтожение пожаром травяного покрова, подлеска, подроста и изреживание древесного полога способствуют проникновению прямого солнечного света к поверхности почвы и повышению ее освещенности.

Покоящиеся в почве семена обычно мелкие с небольшим запасом питательных веществ, поэтому их прорастание лучше происходит на плодородных почвах. Приток нитратов может действовать как “сигнал” для прорастания семян, а также как источник питания для молодых растений (Bazzaz, 1979). Вследствие уменьшения кислотности, повышения степени насыщенности основаниями, обогащения почвы элементами минерального питания, освободившихся от сгорания растений и подстилки происходит улучшение условий для прорастания семян и роста молодых растений.

Интенсивность роста семян зависит также от концентрации кислорода. Уничтожение огнем напочвенного покрова и мощного слоя подстилки уменьшает концентрацию углекислого газа и

увеличивает доступ кислорода к поверхностным слоям почвы и содержащимся в них семенам.

Важную роль для прорастания семян, покоящихся в подстилке и почве, играет также устранение огнем фитотоксических веществ. Семена некоторых видов растений нуждаются в скарификации, поэтому обогрев во время пожара может стимулировать их прорастание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате многолетних исследований почвенных банков семян (ПБС) в ходе демутационных сукцессий после пожаров в широколиственно-кедровых лесах Южного Сихотэ-Алиня были установлены основные изменения в видовом составе, численности и вертикальном распределении всхожих семян в подстилке и почве, начиная с однолетних гарей до перестойного широколиственно-кедрового леса. Численность ПБС варьирует в пределах 0.95–7.3 тыс. семян на 1 м^2, а видовой состав изменяется от 19 до 47 видов на разных этапах послепожарных сукцессий в широколиственно-кедровых лесах. В ходе сукцессии общая численность всхожих семян уменьшается с возрастом сообществ, а зона максимальной концентрация семян смещается из подстилки в более глубокие слои гумусового горизонта почвы.

Весь сложный комплекс прямых и косвенных воздействий огня – уничтожение напочвенного покрова и мощного слоя подстилки, в результате чего покоящиеся семена оказываются ближе к поверхности почвы, повышение на обнаженной поверхности почвы освещенности, влажности, амплитуды температурных колебаний, доступа кислорода, обогащение почвы элементами минерального питания, устранение действия фитотоксикантов, ослабление корневой конкуренции и т.д. – служит своеобразным “сигналом” для массового прорастания семян и активной вспышки семенного возобновления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Al`bitskaya] Альбицкая М.А. 1965. Засоренность почвы белоакациевых и дубовых искусственных насаждений зоны обыкновенного чернозема УССР (Комиссаровский лес). – Бот. журн. 50 (8): 1092–1104.

[Al`bitskaya, Moroz] Альбицкая М А., Мороз О.Б. 1965. О видовом составе и количестве семян в почве искусственных ясеневых насаждений на Днепровщине. – Бот. журн. 50 (6): 856–861.

Baskin C.C., Baskin J.M. 2001. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego. 680 p.

Bazzaz F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. – Annu. Rev. Ecol. Syst.. 10: 351–371.

Bossuyt B., Hermy M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. – Ecography. 24: 225–238/

Bossuyt B., Heyn M., Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. – Plant Ecol.162: 33–48.

Bublitz W. 1953. Über den Einfluss von AuBenfaktoren auf die keimung und ihre Bedeutung fur die Naturverjungung. – Allg. Forstzeitschrift. 8 (53): 594–596.

Buhk C., Hensen I. 2005. Lack of hard-seeded species in pre-fire and post-fire seed banks in the region of Murcia (south-eastern Spain). – Anales de Biología. 27: 29–37.

[Chekanovskaya] Чекановская С.В. 1960. Дождевые черви и почвообразование. М. 212 с.

Csapody V. 1968. Keimlingsbestimmungsbuch der Dicotyledonen. Bp. Akad. Kiado. 286 p.

Csontos P., Tamás J. 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. – Seed Sci. Res. 13: 101–111.

Eisenhauer N., Straube D., Johnson E., Parkinson D., Scheu S. 2009. Exotic Ecosystem Engineers Change the Emergence of Plants from the Seed Bank of a Deciduous Forest. – Ecosystems. 12: 1008–1016.

Erenler H.E., Ashton P.A., Gillman M.P., Ollerton J. 2010. Factors determining species richness of soil seed banks in lowland ancient woodlands. – Biodivers. Conserv. 19: 1631–1648.

Fenner M., Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. 260 p.

Ferrandis P., Herranz J.M., Martínez Sanchez J.J. 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a Pinus pinaster forest in SE Spain. – Int. J. Wildland Fire. 6 (1): 31–35.

Grandin U. 2001 Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. – Ecography. 24: 731–741.

Grime J.P. 1981. The role of seed dormancy in vegetation dynamics. – Ann. Appl. Biol. 98: 555–558.

[Grodzinskiy] Гродзинский А.М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Основы химического взаимодействия растений. Киев. 200 с.

Hölzel N., Otte A. 2004. Interannual variations in the soil seed bank of flood meadows over two years with different flooding patterns. – Plant Ecol. 174: 279–291.

[Ivanova] Иванова Т.В. 2004. Методические аспекты изучения видового разнообразия почвенного банка семян. – Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всероссийского популяционного семинара. Ч. 1. Сыктывкар. С. 90–92.

Juan T., Azcárate F.M., Peco B. 2006. The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. – J. Veg. Sci. 17: 5–10.

[Kaydun] Кайдун П.И. 2018. Влияние дождевых червей на доступность растениям элементов минерального питания: азота, железа, цинка, марганца и кремния: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 23 с.

[Karpov] Карпов В.Г. 1960. О видовом составе живых семян и запасе их в почве ельника-черничника. – Тр. МОИП. Т. 3. С. 131–140.

[Karpov] Карпов В.Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. 335 с.

[Komarova] Комарова Т.А. 1984. Развитие *Chelidonium asiaticum* (Papaveraceae) при восстановлении кедрово-широколиственных лесов Южного Сихотэ-Алиня после пожара. – Бот. журн. 69 (8): 1052–1062.

[Komarova] Комарова Т.А. 1986. Семенное возобновление растений на свежих гарях (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток. 224 с.

[Komarova] Комарова Т.А. 1992. Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток. 224 с.

[Komarova, Il`ina] Комарова Т.А., Ильина Т.М. 2002. Изменение всхожести семян ели аянской в зависимости от характера послепожарного субстрата. – В кн.: Динамика и состояние лесных ресурсов Дальнего Востока. Хабаровск. С. 115–121.

[Komarova] Комарова Т.А., Прохоренко Н.Б., Глушко С.Г., Терехина Н.В. 2017. Послепожарные сукцессии в лесах Сихотэ-Алиня с участием *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. СПб. 402 с.

[Kostenkova] Костенкова А.Ф. 1978. Роль опада хвойно-широколиственных лесов Приморья в биологическом круговороте веществ. – В кн.: Вопросы генезиса, плодородия и охраны почв Дальнего Востока. Владивосток. С. 100–124.

Krahulcova A. 1982. *Chelidonium majus* L.s.1. Cytotaxnomic study of *Chelidonium majus* L.s.1. – Folia Geobot. Et Phytotaxon. (17) 3: 237–268.

Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jaroszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of Pine forest. – Polish J. Ecol. 62 (3): 455–466.

[Lyr et al.] Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г. 1974. Физиология древесных растений. М. 421 с.

[Lyanguzova] Лянгузова И.В. 2002. Методика изучения банка семян в почве. – В кн.: Методы изучения лесных сообществ. СПб. С. 114–118.

Morimoto J., Kominami R., Koike T. 2009. Distribution and characteristics of the soil seed bank of the black locust (*Robinia pseudoacacia*) in a headwater basin in northern Japan. – Landscape Ecol. Eng. (6) 2: 193–199.

Ne'eman G., Izhaki I. 1999. The effect of stand age and microhabitat on soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests after fire. – Plant Ecology. 144: 115–125.

[Nikolaeva] Николаева М.Г. 1967. Физиология глубокого покоя семян. Л. 206 с.

[Petrov] Петров В.В. 1989. Банк семян в почвах лесных фитоценозов Европейской части СССР. М. 197 с.

[Petrov, Belyaeva] Петров В.В., Беляева Ю.Е. 1981. Запас семян растений в почве под пологом леса. – Лесоведение. 5: 44–49.

[Petrova] Петрова А.Н. 1999. Банк семян в почвах лесных фитоценозов подзоны смешанных (елово-широколиственных) лесов. – Вестн. Нижегород. ун-та им. Н.И. Лобачевского. 1: 26–28.

Plue J., Verheyen K., Van Calster H., Marage D., Thompson K., Kalamees R., Jankowska-Blaszczuk M., Bossuyt B., Hermy M. 2010. Seed banks of temperate deciduous forests during secondary succession. – J. Veg. Sci. (21) 5: 965–978.

[Poptsov] Попцов А.В. 1968. К вопросу о роли и значении покоя семян в семенном размножении растений. – Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. ин-та. Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. 23 (3): 134–142.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1958. К методике изучения содержания всхожих семян в почвах лугов. – Бот. журн. 43 (11): 86–92.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1981. Жизнеспособные семена в составе ценотических популяций как показатель стратегии жизни видов растений. – Бюл. МОИП. Отд. Биол. 86 (3): 68–78.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1982. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР. – В кн: Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М. С. 35–39.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1983. Фитоценология. 2-е изд. М. 292 с.

[Rabotnov] Работнов Т.А. 1986. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 91 (3): 3–17.

[Rysin, Rysina] Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1965. Почвенный запас семян травянистых растений в лесу и факторы, влияющие на их прорастание. – В кн.: Леса Подмосковья. М. С. 5–27.

[Sapozhnikov] Сапожников А.П., Гавренков Г.И. 1980. О достоверности различий между почвами кедровников и ельников на Верхнеуссурийском стационаре. – В кн.: Комплексные исследования лесных биогеоценозов. Владивосток. С. 74–89.

[Sapozhnikov] Сапожников А.П., Костенкова А.Ф. 1984. Воздействие пожаров на подстилку в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня и особенности их восстановления. – В кн.: Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток. С. 139–147.

Schafer D.E., Chilcote D.O. 1969. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations. I. A model for analysis of parameters of buried seed persistence and depletion. – Crop Sci. 9: 417–419.

[Seledets, Probatova] Селедец В.П., Пробатова Н.С. 2018. Экологическая дифференциация видов чистотела *Chelidonium* (Papaveraceae). – Ученые записки ЗапГУ. 13 (1): 41– 49.

[Sidorova] Сидорова О.В. 2009. Запас семян в почвах сосновых лесов и их вырубок. – В кн.: Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. науч. тр. Архангельск. 12: 58–60.

[Soil formation...] Почвообразование и особенности круговорота веществ в горных лесах Южного Сихотэ-Алиня (на примере Верхнеуссурийского стационара). 1993. Хабаровск. 269 с.

[Sosudistye...] Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. 1985–1996. Т. 1–8. СПб.

Taylorson R.B. 1970. Changes in dormancy and viability of weed seeds in soils. –Weed Sci. (18) 2: 265–269.

Thompson K., Grime J. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. – J. Ecol. 67: 893–921.

Thompson K., Band S.R., Hodgson J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. – Funct. Ecol. 7: 236–241.

[Torgashkova] Торгашкова О.Н. 2003. Основные закономерности формирования и реализации банка семян в лесах Саратовского Правобережья. – Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2: 60–67.

[Torgashkova] Торгашкова О.Н. 2013. Процессы функционирования банков семян лесных сообществ Саратовского Правобережья. – Изв. Саратовского ун-та. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 13 (4): 89–95.

Wellstein C., Otte A., Waldhardt R. 2007. Seed bank diversity in mesic grasslands in relation to vegetation type, management and site conditions. – J. Veg. Sci. 18: 153–162.

Yu S.L., Chen H.W., Lang N.J. 2007. The classification systems of soil seed banks and seed persistence in soil. – Acta Ecol. Sin. 5 (27): 2099–2108.

DORMANCY OF VIABLE SEEDS IN SOIL AND THEIR GERMINATION AFTER FIRES IN BROADLEAVED-KOREAN-PINE FORESTS OF SOUTHERN SIKHOTE-ALIN

T. A. Komarova[a,#], N. V. Terekhina[b,##], and T. P. Orekhova[a,###]

[a] *Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Far Eastern Branch of RAS*
100th anniversary of Vladivostok Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia
[b] *Institute of Earth Sciences SPbSU*
10 line of Vasilevskiy Island, 33/35, St. Petersburg, 199178, Russia
[#]*e-mail: mata41@mail.ru*
[##] *e-mail: n.terehina@spbu.ru*
[###] *e-mail: tp.orekhova@mail.ru*

The materials of long-term research of soil seed banks at the early, middle, and late stages of reforestation successions after fires in broadleaved-Korean-pine forests of the Southern Sikhote-Alin mountains were summarized. Changes in the species composition, abundance, and vertical distribution of germinating seeds in the litter and soil, from an annual burnt site to an overmature broadleaved-Korean-pine forest more than 350 years old, were traced. A regular decrease in the composition and number of germinating seeds from early to late stages of post-fire reforestation successions and a sharp decrease in buried dormant seeds in the overmature forest have been established. Forest fires are considered as a kind of "signal" for activating dormant seeds in the soil.

Keywords: soil seed banks, seed dormancy, germinating seeds, dynamics of seed abundance, post-fire reforestation successions

REFERENCES

Al'bitskaya M.A. 1965. Soil infestation of white acacia and oak artificial plantations in the zone of ordinary chernozem of the Ukrainian SSR (Komissarovsky forest). – Botanicheskii zhurnal. 50 (8): 1092–1104 (In Russ.).

Al'bitskaya M.A., Moroz O.B. 1965. On the species composition and quantity of seeds in the soil of artificial ash plantations in the Dnieper. – Botanicheskii zhurnal. 50 (6): 856–861 (In Russ.).

Baskin C.C., Baskin J.M. 2001. Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, San Diego. 680 p.

Bazzaz F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 10: 351–371.

Bossuyt B., Hermy M. 2001. Influence of land use history on seed banks in European temperate forest ecosystems: a review. – Ecography. 24: 225–238.

Bossuyt B., Heyn M., Hermy M. 2002. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. – Plant Ecol. 162: 33–48.

Bublitz W.1953. Über den Einfluss von AuBenfaktoren auf die keimung und ihre Bedeutung fur die Naturverjungung. – Allg. Forstzeitschrift. (53) 8: 594–596.

Buhk C., Hensen I. 2005. Lack of hard-seeded species in pre-fire and post-fire seed banks in the region of Murcia (south-eastern Spain). – Anales de Biología. 27: 29–37.

Chekanovskaya S.V. 1960. Earthworms and Soil Formation. Moscow. 212 p. (In Russ.).

Csontos P., Tamás, J. 2003. Comparisons of soil seed bank classification systems. – Seed Sci. Res. 13: 101–111.

Eisenhauer N., Straube D., Johnson E., Parkinson D., Scheu S. 2009. Exotic Ecosystem Engineers Change the Emergence of Plants from the Seed Bank of a Deciduous Forest. – Ecosystems. 12: 1008–1016.

Erenler H.E., Ashton P.A., Gillman M.P., Ollerton J. 2010. Factors determining species richness of soil seed banks in lowland ancient woodlands. – Biodivers. Conserv. 19: 1631–1648.

Fenner M., Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. 260 p.

Ferrandis P., Herranz J.M., Martínez Sanchez J.J. 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a *Pinus pinaster* forest in SE Spain. – Int. J. Wildland Fire. 6 (1): 31–35.

Grandin U. 2001. Short-term and long-term variation in seed bank/vegetation relations along an environmental and successional gradient. – Ecography. 24: 731–741.

Grime J.P. 1981. The role of seed dormancy in vegetation dynamics. – Ann. Appl. Biol. 98: 555–558.

Grodzinskiy A.M. 1965. Allelopathy in the life of plants and their communities. Fundamentals of the chemical interaction of plants. Kiev. 200 p. (In Russ.).

Hölzel N., Otte A. 2004. Interannual variations in the soil seed bank of flood meadows over two years with different flooding patterns. – Plant Ecol. 174: 279–291.

Ivanova T.V. 2004. Methodological aspects of studying the species diversity of the soil seed bank. – Methods of population biology. Proceedings of the VII All-Russian Population Seminar. Part. 1. Syktyvkar. P. 90–92 (In Russ.).

Juan T., Azcárate F.M., Peco B. 2006. The fate of seeds in Mediterranean soil seed banks in relation to their traits. – J. Veg. Sci. 17: 5–10.

Kaydun P.I. 2018. The influence of earthworms on the availability of mineral nutrition elements to plants: nitrogen, iron, zinc, manganese and silicon: Diss. abstract ... PhD in biology. St. Petersburg. 23 p. (In Russ.).

Karpov V.G. 1960. On the species composition of live seeds and their stock in the soil of bilberry spruce. – Trudy MOIP. 3: 131–140 (In Russ.).

Karpov V.G. 1969. Experimental phytocenology of dark-conifer taiga. Leningrad. 335 p. (In Russ.).

Komarova T.A. 1984. Development of *Chelidonium asiaticum* (Papaveraceae) in the restoration of koreanpine-broadlived forests of the South Sikhote-Alin after a fire. – Botanicheskii zhurnal. 69 (8): 1052–1062 (In Russ.).

Komarova T.A. 1986. Seed renewal of plants in fresh burns (forests of the South Sikhote-Alin). Vladivostok: 224 p. (In Russ.).

Komarova T.A. 1992. Post-fire successions in the forests of Southern Sikhote-Alin. Vladivostok. 224 p. (In Russ.).

Komarova T.A., Il'ina T.M. 2002. Changes in seed germination of Ayansky spruce depending on the nature of the post-fire substrate. – In: Dinamika i sostoyanie lesnyh resursov Dal'nego Vostoka. Khabarovsk. P. 115–121 (In Russ.).

Komarova T.A., Prokhorenko N.B., Glushko S.G., Terekhina N.V. 2017. Post-fire successions in the Sikhote-Alin forests with *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc. Participation. St. Petersburg. 402 p. (In Russ.).

Kostenkova A.F. 1978. The role of litter of coniferous-wide-leaved forests of Primorye in the biological cycle of substances. – In: Voprosy genezisa, plodorodiya I okhrany pochv Dal'nego Vostoka. Vladivostok. P. 100–124 (In Russ.).

Krahulcova A. 1982. *Chelidonium majus* L. s.1. Cytotaxnomic study of *Chelidonium majus* L. s.1. – Folia Geobot. Et Phytotaxon. (17) 3: 237–268.

Kwiatkowska-Falińska A., Jankowska-Błaszczuk M., Jaroszewicz B. 2014. Post-Fire changes of soil seed banks in the early successional stage of *Pine* forest. – Polish Journal of Ecol. 62 (3): 455–466.

Lyr H., Polster H., Fiedler H.-J. (eds). Gehölzphysiologie. Moscow. 421 p. (In Russ.).

Lyanguzova I.V. 2002. The method of studying a seed bank in the soil. – In: Forest community research methods. St. Petersburg. P. 114–118 (In Russ.).

Morimoto J., Kominami R., Koike T. 2009. Distribution and characteristics of the soil seed bank of the black locust (*Robinia pseudoacacia*) in a headwater basin in northern Japan. – Landscape Ecol. Eng. (6) 2: 193–199 (In Russ.).

Ne'eman G., Izhaki I. 1999. The effect of stand age and microhabitat on soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests after fire. – Plant Ecol. 144: 115–125 (In Russ.).

Nikolaeva M.G. 1967. Physiology of deep dormancy of seeds. Leningrad. 206 p. (In Russ.).

Petrov V.V. 1983. On the methodology for studying the soil reserve of seeds in forest phytocenoses. – Vestnik of Moscow state university. Ser. 16. Biology. 2: 68–72 (In Russ.).

Petrov V.V. 1989. Seed Bank in the soils of forest phytocenoses of the European part of the USSR. Moscow. 197 p. (In Russ.).

Petrov V.V., Belyaeva Yu.E. 1981. Stock of plant seeds in the soil under a forest canopy. – Lesovedeniye. 5: 44–49 (In Russ.).

Petrova A.N. 1999. Seed bank in the soils of forest phytocenoses of the subzone of mixed (spruce-broad-leaved) forests. – Vestnik Nizhegorodskogo universiteta named by N.I. Lobachevskiy. 1: 26–28 (In Russ.).

Plue J., Verheyen K., Van Calster H., Marage D., Thompson K., Kalamees R., Jankowska-Blaszczuk M., Bossuyt B., Hermy M. 2010. Seed banks of temperate deciduous forests during secondary succession. – J. Veg. Sci. (21) 5: 965–978.

Poptsov A.V. 1968. On the role and importance of dormancy of seeds in seed propagation of plants. – Uchenye zapiski Ul'yanovskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. Voprosy biologii semennogo razmnozheniya. 23 (3): 134–142 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1958. To the methodology for studying the content of germinating seeds in the soils of meadows. – Botanicheskii zhurnal. 43 (11): 86–92 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1981. Viable seeds as part of coenotic populations as an indicator of plant species living strategies. – Bulleten' MOIP. Otdel Biologii. 86 (3): 68–78 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1982. Viable seeds in the soils of natural biogeocenoses of the USSR. – In: Teoreticheskie I prikladnye aspekty biogeografii. Moscow. P. 35–39 (In Russ.).

Rabotnov T.A. 1983. Phytocenology. 2-nd ed. Moscow. 292 p.

Rabotnov T.A. 1986. Viable seeds in the soils of natural biogeocenoses. – Bulleten' MOIP. Otdel Biologii. 91 (3): 3–17 (In Russ.).

Rysin L.P., Rysina G.P. 1965. Soil reserve of seeds of herbaceous plants in the forest and factors affecting their germination. – In: Lesa Podmoskov'ya. Moscow. P. 5–27 (In Russ.).

Sapozhnikov A.P., Gavrenkov G.I. 1980. On the significance of differences between the soils of Korean-pine forests and spruce forests at the Verkhneussursky field-station. – In: Kompleksnye issledovaniya lesnyh biogeotsenozov. Vladivostok. P. 74–89 (In Russ.).

Sapozhnikov A.V., Kostenkova A.F. 1984. The impact of fires on the litter in the Korean-pine-wide-leaved forests of South Sikhote Alin and the features of their restoration. – In: Dinamicheskie protsessy v lesah Dal'nego Vostoka. Vladivostok. P. 139–147 (In Russ.).

Schafer D.E., Chilcote D.O. 1969. Factors influencing persistence and depletion in buried seed populations. I. A model for analysis of parameters of buried seed persistence and depletion. – Crop Sci. 9: 417–419.

Seledets V.P., Probatova N.S. 2018. Ecological Differentiation in *Chelidonium* (Papaveraceae). – Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biological sciences. 13 (1): 41–49 (In Russ.).

Sidorova O.V. 2009. Stock of seeds in the soils of pine forests and their felling. – In: Ecologicheskie problem Severa. Arkhangelsk. 12: 58–60 (In Russ.).

Soil formation and peculiarities of the cycle of substances in the mountain forests of the Southern Sikhote-Alin (on the example of the Verkhneussuriyskiy station. 1993. Habarovsk. 269 p. (In Russ.).

Sosudistye rasteniya Dal'nego Vostoka. 1985–1996. Vol. 1–8. St. Petersburg (In Russ.).

Taylorson R.B. 1970. Changes in dormancy and viability of weed seeds in soils. –Weed Sci. (18) 2: 265–269.

Thompson K., Grime J. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. – J. Ecol. 67: 893–921.

Thompson K., Band S.R., Hodgson J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. – Funct. Ecol. 7: 236–241.

Torgashkova O.N. 2003. The main laws of the formation and implementation of the seed bank in the forests of the Saratov Right Bank. – Bulleten' Bot. sada Saratovskogo gos. universiteta. 2: 60–67 (In Russ.).

Torgashkova O.N. 2013. Processes of functioning of seed banks of forest communities Saratov Volga Region. – Izvestiya Saratovskogo universiteta. Seria: Khimiya. Biologiya. Ekologiya. 13 (4): 89–95 (In Russ.).

Wellstein C., Otte A., Waldhardt R. 2007. Seed bank diversity in mesic grasslands in relation to vegetation type, management and site conditions. – J. Veg. Sci. 18: 153–162.

Yu S.L., Chen H.W., Lang N.J. 2007. The classification systems of soil seed banks and seed persistence in soil. – Acta Ecol. Sin. (27) 5: 2099–2108.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 272–291

СООБЩЕНИЯ

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ТРИБЫ *ANDROSACEAE* (PRIMULACEAE)

© 2021 г. Д. А. Брицкий[1,*], В. В. Григорьева[1,]**

[1] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
**e-mail: dmibri@mail.ru*
***e-mail: mikhailov_val@mail.ru*

Поступила в редакцию 25.08.2020 г.
После доработки 22.09.2020 г.
Принята к публикации 29.09.2020 г.

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцевых зерен 26 видов рода *Androsace*, 7 видов *Douglasia*, 1 вида *Vitaliana*, 1 вида *Pomatosace* и 6 видов *Primula*. Пыльцевые зерна всех изученных видов 3-бороздно-оровые, эллипсоидальные или вытянутые. Выявлено 3 типа эндоапертур: округлые, эллиптические и экваториально вытянутые, образующие экваториальный поясок. Скульптура перфорированная, микросетчатая, складчато-перфорированная, мелкобугорчатая. Границы между секциями рода *Androsace* по морфологическим признакам пыльцы в большинстве случаев установить не удается. Исключение составляет секция *Megista*, пыльцевые зерна видов из этой секции обладают уникальной для пыльцы *Androsace* мелкобугорчатой скульптурой. Форма и очертания пыльцевых зерен, особенности строения эндоапертур, скульптура экзины позволяют различать отдельные виды внутри секций.

Ключевые слова: Androsace, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*, Primulaceae, морфология пыльцы

DOI: 10.31857/S0006813621010038

Триба *Androsaceae* Rchb. ex Pax. (сем. Primulaceae Vent.) объединяет роды *Androsace* L., *Douglasia* Lindl., *Pomatosace* Maxim. и *Vitaliana* Sesl. Наиболее многочисленным в трибе является род *Androsace* (проломник), в пределах которого насчитывается около 120 видов, распространенных преимущественно в горных областях Евразии, с наибольшим обилием в горах Малой Азии и Китая (Wendelbo, 1961; Hu, 1994; Hu, Kelso, 1996; Mabberley, 2009). Виды *Androsace* – однолетние, двулетние или многолетние травы с восходящими или стелющимися побегами, образующими рыхлые или плотные подушкообразные дерновины. По числу входящих в него видов этот род занимает третье место в семействе Primulaceae. Род *Androsace* разделен на несколько секций, критериями для выделения которых стали такие признаки, как жизненная форма, строение цветка, способ раскрывания коробочек и хромосомные числа (Wendelbo,1961; Hu, Yang, 1986). Во Флоре СССР описано 33 вида *Androsace* из 5 секций (*Chamaejasme*, *Pseudodouglasia*, *Samuelia*, *Andraspis*, *Megista*) (Shishkin, Bobrov, 1952).

Род *Douglasia* объединяет 9–11 видов, которые встречаются в Северной Америке, на Аляске и Дальнем Востоке России, чаще всего на прибрежных скалах и в высокогорьях. Основное отличие представителей рода от *Androsace*: большее число хромосом и неравномерно утолщенные клеточные стенки эндосперма (Kelso, 1992; Anderberg and Kelso, 1996).

Монотипный род *Vitaliana* встречается в горах Италии, Франции, Швейцарии, Австрии, с конца XIX века широко культивируется при создании альпийских садов. *V. primuliflora* Bertol. отличается от всех других представителей трибы *Androsaceae* наличием гетеростилии, что и стало основанием для выделения этого вида в самостоятельный род (Ferguson, 1972; Smith, Lowe, 1997). Некоторые авторы включают *V. primuliflora* в род *Androsace* в ранге секции (Wendelbo, 1961; Kress, 1965, 1967). Современные молекулярно-генетические исследования также свидетельствуют о том, что этот вид должен располагаться среди *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; Dixon et al., 2016).

Pomatosace filicula Maxim. – единственный представитель рода *Pomatosace*, встречается только в северо-восточной части Цинхай-Тибетского плато, в китайских провинциях Сычуань, Сицзан (Тибет) и Цинхай, растет в различных местах обитания, включая альпийские луга и песчаные рав-

нины вдоль рек, на высотах 2800–4500 м. Отличается от представителей *Androsace* морфологическими особенностями семян (Hu, Kelso, 1996).

Проломники обычно тесно связывают с такими родами, как *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, статус которых до сих пор остается предметом дискуссии (Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014 и др.).

Молекулярно-филогенетические данные показали, что роды *Androsace* и *Primula* L. рассматриваются как две основные клады семейства Primulaceae, от которых, вероятно, произошли еще несколько небольших родственных родов (Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014 и др.).

Род *Primula* – самый большой и полиморфный род в семействе Primulaceae, объединяет около 500 видов травянистых растений, произрастающих в холодном, умеренном и субтропическом поясах Северного полушария. Центрами видового разнообразия считаются Гималаи, горы Юго-Западного Китая, Кавказ и Альпы (Mast et al., 2001). Еще в первой монографии, посвященной роду *Primula* (Pax, 1889) впервые было высказано предположение о близком родстве между родами *Androsace* и *Primula* и отсутствии между ними четких границ. Основанием для такого предположения послужил тот факт, что ряд видов *Primula* (*P. forbesii* Franch., *P. malacoides* Franch., *P. malvaceae* Franch. и др.), произрастающих в первичных центрах разнообразия этих родов (Гималаях и горах Юго-Западного Китая) обладают признаками, свойственными как *Primula*, так и *Androsace* и, по мнению F. Pax (1889), могут быть отнесены как к тому, так и к другому роду.

P. Wendelbo (1961), используя световую микроскопию (СМ), описал пыльцевые зерна 48 видов *Androsace* из 7 секций. На основании полученных данных этот автор сделал вывод об уникальности пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana* и *Pomatosace* и выделил в семействе Primulaceae отдельный палиноморфологический *"Androsace*-тип". Кроме того, Wendelbo предположил, что размер пыльцы может быть использован для разграничения секций в пределах рода *Androsace*. Y.J. Nasir (1986), изучив морфологию пыльцы 22 видов *Androsace*, произрастающих в Пакистане, отметил, что ширину пыльцевого зерна и длину борозд можно считать таксономически значимыми признаками секционного уровня в этом роде. Масштабное палинологическое исследование 78 видов из рода *Androsace*, произрастающих главным образом в Китае, а также связанных с ним родов *Douglasia*, *Vitaliana* и *Pomatosace* значительно расширило представления о палиноморфологии этих родов (Xu et al., 2016) и подтвердило вывод о монофилетичности группы *Androsace*, сделанный рядом авторов в ходе молекулярно-филогенетических исследованиий (Mast et al., 2001; Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; de Vos et al., 2014).

Сведения о пыльце отдельных видов имеются также в работах, посвященных систематике рода *Androsace* (Kim, Kim, 1988) и палиноморфологии семейства Primulaceae (Spanowsky, 1962; Punt et al., 1974; Kupriyanova, Aleshina, 1978 и др.).

Несмотря на довольно большой объем информации о морфологии пыльцы *Androsace*, остаются неясными некоторые вопросы их палиноморфологии. В частности нет сведений о строении эндоапертур, при том что этот признак часто играет важную роль для уточнения вопросов систематики и филогении. Кроме того, до сих пор остается открытым вопрос о границах между родами *Androsace* и *Primula*, в связи с чем дополнительно была изучена пыльца некоторых видов рода *Primula*, обладающих значительным морфологическим (и прежде всего палиноморфологическим) сходством с представителями *Androsace*.

Цель данной работы – оценка таксономической значимости особенностей морфологии пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace* и видов *Primula* с 3-бороздно-оровым типом пыльцы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula* (Primulaceae), взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE).

Для светооптического исследования применяли классический ацетолизный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии получены на микроскопе Carl Zeiss Jenaval, с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 20D.

Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования необработанную пыльцу извлекали из пыльников и закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплав золота и палладия в вакуумной установке. Из-за мелких размеров пыльцы исследованных видов при изучении поверхности пыльцевых зерен с помощью СЭМ использовали большее увеличение по сравнению со стандартным, общепринятым в палинологии.

При изучении морфологии пыльцевых зерен учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и

экваториального диаметра, особенности строения борозд и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (Kupriyanova, Aleshina, 1967, 1972). Измерения проводили с помощью окулярмикрометра, в каждом образце измеряли не менее 15 пыльцевых зерен.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные морфологические характеристики пыльцы изученных видов представлены в табл. 1 "Основные характеристики пыльцы исследованных видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*".

Род *Androsace*

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, мелкие (табл. I). Длина полярной оси не превышают 25 мкм. Самые мелкие зерна выявлены у *A. filiformis* (полярная ось 10.3–11.3 мкм, экваториальный диаметр 10.1–11.3 мкм). Следует отметить, что у пыльцы некоторых видов, при несколько больших значениях длины полярной оси, экваториальный диаметр не достигает 10 мкм. Например, у пыльцевых зерен *A. rotundifolia* полярная ось 11.7–12.4 мкм, тогда как экваториальный диаметр всего 7.2–7.6 мкм. Самые крупные зерна обнаружены у *A. fedtschenkoi* (полярная ось 21.7–23.1 мкм, экваториальный диаметр 18.0–19.1 мкм). У пыльцы большинства исследованных видов длина полярной оси колеблется от 0.7 до 1.3 мкм. Только у пыльцы *A. fedtschenkoi* эта разница достигает 2 мкм. Значения длины экваториального диаметра изменяются от 0.3 мкм у пыльцы *A. coccinea* до 1.4 мкм у пыльцы *A. gmelini*.

Как известно, форму пыльцевого зерна определяют по соотношению размеров полярной оси и экваториального диаметра (P/E) (Erdtman, 1952). Исходя из полученных значений P/E, пыльцевые зерна почти всех изученных видов имеют эллипсоидальную форму (P/E > 1). Исключение составляет *A. filiformis*, у этого вида пыльца почти сфероидальная (табл. III, 1, 2). В препаратах пыльцы *A. gmelini* (табл. I, 1, 2) наряду с эллипсоидальными пыльцевыми зернами встречается довольно много пыльцы почти сферической формы. В зависимости от значения P/E можно выделить несколько вариантов формы пыльцевого зерна у изученных видов *Androsace*.

P/E = 1, пыльца почти сфероидальная (*A. filiformis*).

P/E = 1.2, пыльца широкоэллипсоидальная (*A. fedtschenkoi*, *A. maxima*, *A. turczaninowii*).

P/E = 1.3–1.5, пыльца эллипсоидальная (*A. acbaitalensis*, *A. albana*, *A. bungeana*, *A. capitata*, *A. elongata*, *A. erecta*, *A. henryi*, *A. incana*, *A. septentrionalis*, *A. umbellata*).

P/E > 1.5, пыльца вытянуто-эллипсоидальная (*A. aizoon*, *A. alascana*, *A. alaschanica*, *A. coccinea*, *A. chamaejasme*, *A. rotundifolia*, *A. spinulifera*, *A. strigillosa*).

Выделенные группы не имеют четких границ, так как встречаются виды, форма пыльцы которых может считаться промежуточной между описанными выше группами. Примером может служить пыльца видов *A. chamaejasme*, *A. triflora*, *A. villosa* со значением P/E = 1.5–1.6. Кроме того, в препаратах *A. gmelini* встречаются почти сфероидальные (P/E = 1) и эллипсоидальные пыльцевые зерна (P/E = 1.3).

Важными палиноморфологическими признаками являются очертания пыльцевого зерна, прежде всего очертание пыльцы в экваториальном положении. По этому признаку можно выделить 4 группы: почти округлые (табл. I, 1, 2; табл. III, 1, 2), эллиптические (табл. I, 29, 30, 34, 35), сжато-округло-прямоугольные (табл. I, 13) и округло-прямоугольные (табл. I, 7, 11). Так же как в случае с формой, деление на группы по очертаниям – условно из-за наличия переходных форм.

В очертании с полюса пыльцевые зерна могут быть 3-лопастными (табл. I, 25, 26), от слабо-3-лопастных до почти округлых (табл. I, 31, 32) и округло-треугольными (табл. I, 8). Для зерен, имеющих эллиптические очертания с экватора, чаще характерно 3-лопастное или слабо-3-лопастное очертание с полюса. Тогда как округло-4-угольные в очертании с экватора пыльцевые зерна обычно имеют округло-треугольные очертания с полюса. Следует отметить, что в препаратах с сильно вытянутыми по полярной оси пыльцевыми зернами положение зерен с полюса встречается крайне редко.

Апертуры у пыльцы изученных видов сложные. Наружная апертура представлена длинной, очень узкой, практически щелевидной, бороздой с ровными краями и острыми концами. СЭМ позволяет рассмотреть скульптуру мембраны борозды. В большинстве случаев поверхность мембраны шероховатая. И только у пыльцевых зерен *A. maxima* и *A. turczaninowii* из секции *Megista* мембрана борозд крупно-зернистая. Число борозд у большинства видов стабильно, однако в образце *A. spinulifera* кроме типичных для рода 3-бороздно-оровых зерен встречаются одиночные 2-бороздно-оровые. Вариация числа борозд явление довольно частое, как в целом среди цветковых, так и в семействе Primulaceae. Вариабельность числа апертур подробно описана у пыльцы многих видов рода *Primula* (Grigoryeva et al., 2018; Britskii et al., 2019).

Таблица 1. Основные характеристики пыльцы исследованных видов *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*
Table 1. Main characteristics of pollen of the studied species of *Androsace*, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
Genus *Androsace* L./Sect. *Samuelia* Schlechtd.								
A. gmelini Guert. 08.08.1970. В. Грубов/V. Grubov	Эллиптическое или почти округлое/Elliptic to almost circular	3-лопастное 3-lobate	12.4–15.6	12.0–13.0	1.0–1.3	Нечеткая, вытянута по п.о. Fuzzy outline, extended along the P axis 2.2–2.4 × 2.4–2.6 μm	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
A. henryi Oliver China. 22.08.1904. № 4033. E.H. Wilson	Округло-прямоугольное Slightly rectangular	3-лопастное 3-lobate	12.4–13.2	9.2–9.6	1.3–1.4	Нечеткая, округлая или вытянута по п.о. Fuzzy outline, circular or extended along the P axis 1.6–1.9 × 2.0–2.3 μm	0.8–0.9	Перфорированная Perforate
A. rotundifolia Sm. Китай, Сычуань/China, Sichuan. 26.03.1893. G.N. Potanin	Вытянутое, слегка сжатое с боков Lalongate	3-лопастное 3-lobate	11.7–12.4	7.2–7.6	1.6	Округлые или вытянуты по п.о./Fuzzy outline, circular or extended along the P axis 2.0–2.2 × 1.9–2.2 μm	0.4–0.6	Перфорированная Perforate
A. umbellata Merril Rynkyn. Pref. Okinawa. 06.03.1975. M. Togashi	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	11.3–12.1	7.9–8.5	1.4	Неясная в очертании Fuzzy outline	0.8–0.9	Перфорированная Perforate
Sect. *Aizoidium* Hand.-Mazz.								
A. aizoon Duby Yunnan. 1887. Delavay	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	17.3–18.6	9.9–10.7	1.7	Экваториальный пояс, 2.0–2.2 мкм шириной Endocingula, 2.0–2.2 μm wide	1.4–1.5	Перфорированная Perforate
A. coccinea Franch. Yunnan. 1886. Delavay	Округло-прямоугольное слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло-треугольное Triangular	19.5–20.7	10.5–11.8	1.8–1.9	Экваториальный пояс Endocingula	0.8–0.9	Микросетчатая Microreticulate
Sect. *Chamaejasme* C. Koch								
A. acbaitalensis Derg. Памир. Чечекты/Pamir. Chechekty. 05.08.1960. Э.О. Белянская, С.С. Иконников/E.O. Belyanskaya, S.S. Ikonnikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	12.7–13.5	9.2–10.4	1.3–1.4	Эллиптические/Elliptic 2.2–2.6 × 3.7–4.5 μm	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
A. alaschanica Maxim. Ю. Монголия. Алашан/S. Mongolia. Alashan. 27.04.1908. С.С. Четырин/S.S. Chetyrin	Вытянутое Lalongate	Округло-треугольное Triangular	17.5–18.6	9.9–11.1	1.7–1.8	Экваториально вытянуты, иногда образуют пояс Lalongate 1.8–2.1 × 3.0–3.7 μm	0.8–0.9	Микросетчатая Microreticulate
A. alascana Coville et Standley ex Hulten Alaska, 4.07.1951. J.A. Calder. № 5626	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.7–21.9	11.8–12.6	1.7–1.75	Эллиптические, вытянуты по э.д./Lalongate 2.3–2.8 × 4.2–4.7 μm	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate
A. bungeana Schischk. et Bobrov Анадырский р-н/Anadyr Distr. 11.06.1951. Б. Юрцев\B. Yurtsev	Округло-прямоугольное Rectangular	Треугольное Triangular	19.8–21.1	14.1–14.9	1.4	Экваториальный пояс с нечеткими краями, 1.7–2. 2 мкм шириной Endocingula with fuzzy margins, 1.7–2.2 μm wide	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
A. capitata Willd. ex Roem. et Schult. Чукотский нац. округ/ Chukotka National District. 08.07.1950. М.Н. Аврамчик/ M.N. Avramchik	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное Triangular	13.1–14.1	9.1–9.9	1.4	Эллиптические по э.д. Elliptic 1.5–1.8 × 2.9–3.3 μm	0.8–0.9	Микросетчатая Microreticulate
A. incana Lam. MHP/Mongolian People's Republic. 05.06.1975. Чепурнов/Chepurnov	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	13.0–13.9	8.8–9.9	1.4–1.5	Эллиптические по э.д. или пояс Lalongate or endocingula	0.8–0.9	Микросетчатая Microreticulate
A. chamaejasme Wulfen ex Host Чукотский п-ов, бассейн реки Адзьвы/Chukchi Peninsula. Adzva River basin. 12.07.1959. В.М. Герасимова/V.M. Gerasimova	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	16.9–17.9	10.3–11.5	1.5–1.6	Эллиптические вытянуты по э.д. Lalongate 2.4–2.6 × 2.4–2.8 μm	0.7–0.8	Складчато-перфорированная Rugulate-perforate
A. spinulifera Knuth Tibet oriental. Tongolo. 07.1894. № 2929. J.-A. Soulie	Округло-прямоугольное, слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло-треугольное Triangular	16.6–17.8	9.2–10.4	1.7–1.8	Экватор пояс 2.0–2.3 мкм шириной или экваториально вытянутые Lalongate or endocingula 2.0–2.3 μm wide	0.9–1.0	Микросетчатая Microreticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
A.strigillosa Franch. Сычуань/ Sichuan. 1938. № Ac225. McLaren	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	18.6–19.8	8.9–9.5	2.1	Экваториальный пояс 2.4–2.9 мкм шириной Endocingula 2.4–2.9 μm wide	0.6–0.7	Микросетчатая Microreticulate
A. triflora Adams. Таймырский п-ов/ Taimyr Peninsula. 03.08.1949. И. Серебряков, П. Кузнецов/I. Serebryakov, P. Kyznetsov	Округло-прямоугольное, слегка сжатое по экватору Rectangular	Округло-треугольное Triangular	13.6–14.4	8.5–9.7	1.5–1.6	Экваториальный пояс 2.2–2.6 мкм шириной Endocingula 2.2–2.6 μm wide	0.7–0.8	Складчато-перфорированная Rugulate-perforate
A. villosa L. Кирг. ССР. Джеты-Огузовский р-н/Kirghiz SSR. Jeti-Ögüz Distr. 20.07.1935. Савич, Сабардина/Savich, Sabardina	Округло-прямоугольное, реже почти эллиптическое Rectangular or elliptic	Округло-треугольное Triangular	13.4–14.6	8.7–9.3	1.5–1.6	Нечеткий экваториальный пояс 2.2–2.6 мкм шириной Endocingula 2.2–2.6 μm wide	0.9–1.0	Перфорированная или складчато-перфорированная Perforat or rugate-perforate
Sect. *Orthocaulon* Hand.-Mazz.								
A. erecta Maxim. 14–26.07.1880	Округло-прямоугольное Rectangular	слабо-3-лопастное или почти округлое Slightly 3-lobate or almost circular	14.1–15.3	9.5–10.3	1.5	Эллиптические по э.д. Elliptic 2.8–3.3 × 4.1–4.6 μm	0.7–0.8	микросетчатая Microreticulate
Sect. *Andraspis* (Duby) C. Koch								
A. albana Stev. Кавказ, верховья Кубани/Caucasus, upper reaches of the Kuban. 20.05.1900. Десулави/Desoulavi	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	15.8–16.9	11.4–12.6	1.3–1.5	Округлые Circular 2.3–2.5 μm	0.9	Микросетчатая Microreticulate
A. elongata L. Самарская губ. Новоуездный у./Samara Govern. Novouyezdnyi Uyezd/01.05.1900. В. Богдан/V. Bogdan	Эллиптическое Elliptic	Почти округлое Almost circular	14.9–16.2	10.9–12.1	1.3–1.4	Округлые Circular 4.1–4.6 μm	0.9	Микросетчатая Microreticulate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
A. fedtschenkoi Ovcz. Киргизская ССР. Кочкорский р-н. Верховья р. Кара-Кобта/Kirghiz SSR. Kochkor Distr. Upper reaches of the Kara-Kobta River. 28.06. 1936. Блументаль, Овчинников/Blumental, Ovchinnikov	Эллиптическое или почти округлое Elliptic or almost circular	3-лопастное 3-lobate	21.7–23.1	18.0–19.1	1.1–1.2	Эллиптические Elliptic 1.9–2.2 × 2.9–3.5 μm	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate
A. filiformis Retz. Приморский край. Ханкайский р-н/Primorye Territory. Khanka Distr. 05.06.1955. Г.Ф. Патреевская/G.F. Patreyevskaya	Округлое или эллиптическое Circular or elliptic	Округлое Circular	10.3–11.3	10.1–11.3	1–1.2	Эллиптические Elliptic 1.7–2.1 × 2.6–3.1 μm		Перфорированная Perforate
A. lactiflora Franch.ex Willd. 18.06.1971. № 98. В.И. Грубов/ V.I. Grubov	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	14.7–15.9	8.1–9.3	1.7–1.8	Округлые Circular 2.3–2.7 × 2.7–3.2 μm	0.7–0.8	Перфорированная Perforate
A. septentrionalis L. Омск/Omsk. 15.05.1920. Г.И. Городков/ G.I. Gorodkov	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округлое или округло-треугольное Circular or triangular	13.3–14.5	8.7–9.4	1.5	Вытянуты по э.д., часто образуют пояс Endocingula 1.5–2.1 × 3.1–3.4 μm	0.6–0.7	Морщинисто-перфорированная Rugate-perforate
Sect. *Megista* Schlechtd.								
A. maxima L. Центральный Саян. Бадаиха/Central Sayan. Badaikha. 24.05.1948. А. Федоров и др./ A. Fedorov et al.	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное или почти округлое Triangular or almost circular	18.4–19.6	14.9–15.9	1.2	Эллиптические Elliptic 3.2–3.6 × 5.9–6.7 μm	0.8–0.9	На полюсе перфорированная, на экваторе мелкобугорчатая/Perforate at apocolpium and microverrucate at mesocolpium

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
A. turczaninowii Freyn. Тувинская АССР/Tuva ASSR. 29.05.1972. В. Ханминчун/V. Khanminchun	Эллиптическое Elliptic	Слабо 3-лопастное или почти округлое Slightly 3-lobate or almost circular	14.9–16.0	12.1–12.8	1.2–1.25	Эллиптические Elliptic 2.6–2.9×3.2–3.7 μm	0.8–0.9	Мелкобугорчатая Microverrucate
Genus *Douglasia* Lindl.								
D. arctica Hook. Alaska. 28.07.1964. Fran Chauvin	Эллиптическое или прямоугольное Elliptic or rectangular	3-лопастное 3-lobate	18.3–20.1	9.8–10.3	1.9–1.95	Округлые или вытянутые по э.д. Circular or lalongate 3.3–3.9×2.8–3.9 μm	1.0	Складчато-перфорированная Rugate-perforate
D. biflora A. Nelson Yellowstone National park. 29.07.1899. № 6203. Aven Nelson, Elias Nelson	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.1–21.3	10.5–11.2	1.9	Экваториально вытянутые Lalongate 2.8–3.1 × 4.2–4.8 μm	0.8	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
D. gormanii Constance Canada, Yukon. 15.07.1971. № 11123. S.L. Welsh, J.K. Rigby	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округло-треугольное или 3-лопастное Triangular or 3-lobate	19.7–20.9	10.5–11.6	1.8–1.9	Эллиптические по э.д. Lalongate 2.4–3.2 × 3.6–4.0 μm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
D. laevigata A. Gray Washington. 31.05.1936. W.J. Egerdan	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	24.1–25.6	12.9–13.5	1.8–1.9	Вытянуты по э.д. Lalongate 2.8–3.3 × 3.3–4.0 μm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
D. montana A. Gray Idaho. № 13766. Dr. Lincoln Constance	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	20.5–21.7	11.4–12.2	1.8	Округлые или слегка вытянуты по э.д. Circular or lalongate 3.5–3.9 × 3.8–4.1 μm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate

Таблица 1. Продолжение

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
D. nivalis Lindl. Washington. 4.07.1933. W.J. Egerdam	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	19.7–20.9	11.1–11.7	1.7–1.8	Округлые или слегка вытянутые по э.д. Circular or lalongate 3.3–3.6 × 3.7–4.1 μm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
D. ochotensis (Willd. ex Roem. et Schult.) Hult. Якутская АССР/Yakut ASSR. 02.07.1974. А.А. Коробков, В.В. Культина, М.А. Михайлова/A.A. Korobkov, V.V. Kultina, M.A. Mikhailova	Эллиптическое или округло-прямоугольное Elliptic or rectangular	Округло-треугольное Triangular	18.4–19.5	11.3–11.8	1.6	Эллиптические Elliptic 2.3–2.6 × 3.4–3.7 μm	0.9–1.0	Сладчато-перфорированная Rugate-perforate
Genus *Vitaliana* Sesl.								
V. primuliflora Bertol. СПб. Ботанический сад БИН РАН/St. Petersburg. Botanical Garden of the Komarov Boranical Institute. 13.05.1998. Д.А. Брицкий/D.A. Britskii	Округло-прямоугольное Rectangular	Округло-треугольное Triangular	26.3–27.8	14.4–15.5	1.8	Округлые или слегка вытянуты по э.д. Circular or lalongate 4.5–4.9 × 4.8–5.1 μm	1.1–1.2	Перфорированная Perforate
Genus *Pomatosace* Maxim.								
P. filicula Maxim. Тибет. Озеро Русское/Tibet. Russkoye Lake. 20.06.1900. В.Ф. Ладыгин/ V.F. Ladygin	Округло-прямоугольное Rectangular	3-лопастное 3-lobate	17.9–18.9	10.7–11.1	1.7	Эллиптические, по э.д. Elliptic 4.1–4.4 × 5.6–5.9 μm	0.9–1.1	Микросетчатая Microreticulate
Genus *Primula* L./Sect. *Aleurita* Daby								
P. darialica Rupr., короткостолбиковая форма/short-styled form/Гербарий Срединского/ Sredinsky's herbarium	Эллиптическое Elliptic	Округло-треугольное Triangular	12.8–14.2	12.1–12.8	1–1.1	Элиптические по э.д. Elliptic 3.8–4.2 × 4.0–4.6 μm	1.1–1.3	Микросетчата Microreticulate
P. farinifolia Rupr., короткостолбиковая форма/short-styled form./Грузинская ССР/Georgian SSR. 08.04.1966. Е.В. Мордак/E.V. Mordak	Широкоэллиптическое Broadly elliptic	Округло-треугольное Triangular	11.4–12.3	11.1–11.9	1	Неясные Fuzzy outline	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate

Таблица 1. Окончание

Исследованный образец Studied sample	Очертание с экватора Equatorial view	Очертание с полюса Polar view	Длина полярной оси (п.о.) (мкм) Polar axis length (P) (μm)	Длина экваториального диаметра (э.д.) (мкм) Equatorial axis length (E) (μm)	Соотношение P/E P/E ratio	Эндоапертура Endoaperture	Толщина экзины (мкм) Exine thickness (μm)	Скульптура Exine ornamentation
P. longiscapa Ledeb., длинностолбиковая форма/long-styled form Тургайская обл./Turgay Region 08.07.1908. М. Крашенинников/ M. Krasheninnikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	16.1–17.1	8.5–9.2	1.8–1.9	Округлые или слегка вытянутые в полярном направлении Circular 1.9–2.2 × 1.5–1.8 μm	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate
P. longiscapa Ledeb., короткостолбиковая форма/short-styled form/Тургайская обл./Turgay Region 08.07.1908. М. Крашенинников/ M. Krasheninnikov	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	10.9–12.1	10.1–11.5	1	Fuzzy outline	1.1–1.2	Микросетчатая Microreticulate
P. zeylamica Charadze et Kapell. Бассейн реки Ассы/Assa River basin. H 2300 m. 24.07.1948. А. Харадзе, Д. Очиаури, Л. Хинтибидзе/A. Kharadze, D. Ochiauri, L. Khintibidze	Эллиптическое Elliptic	Округлотреугольное Triangular	12.4–13.5	12.5–13.7	0.9	Эллиптическая Elliptic 3.6–4.2 × 4.4–4.7 μm	1.2–1.3	Микросетчатая Microreticulate
Sect. *Malacoides* Balf.								
P. forbesii Franch., длинностолбиковая форма/long-styled form Yunnan. № 9853. A. Henry	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	11.7–12.5	8.5–9.3	1.3–1.4	Округлые или слегка вытянуты по п.о. Circular 2.2–2.6 × 2.1–2.4 μm	1.1–1.3	Микросетчатая Microreticulate
P. forbesii Franch., короткостолбиковая форма/short-styled form/Yunnan. 02.1887. № 311. Delavay	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	13.4–14.8	9.1–9.7	1.5	Округлые или слегка вытянуты по п.о. Circular 2.1–2.4 × 2.0–2.3 μm	1.1–1.3	Микросетчатая Microreticulate
P. malacoides Franch., короткостолбиковая форма/short-styled form/Yunnan. 20.02.1891. № 6770. Delavay	Эллиптическое Elliptic	3-лопастное 3-lobate	28.4–30.2	23.5–25.5	1.2	Слегка вытянуты по э.д. Elliptic 1.1–1.3 × 1.6–2.0 μm	1.0	Микросетчатая Microreticulate

Таблица I

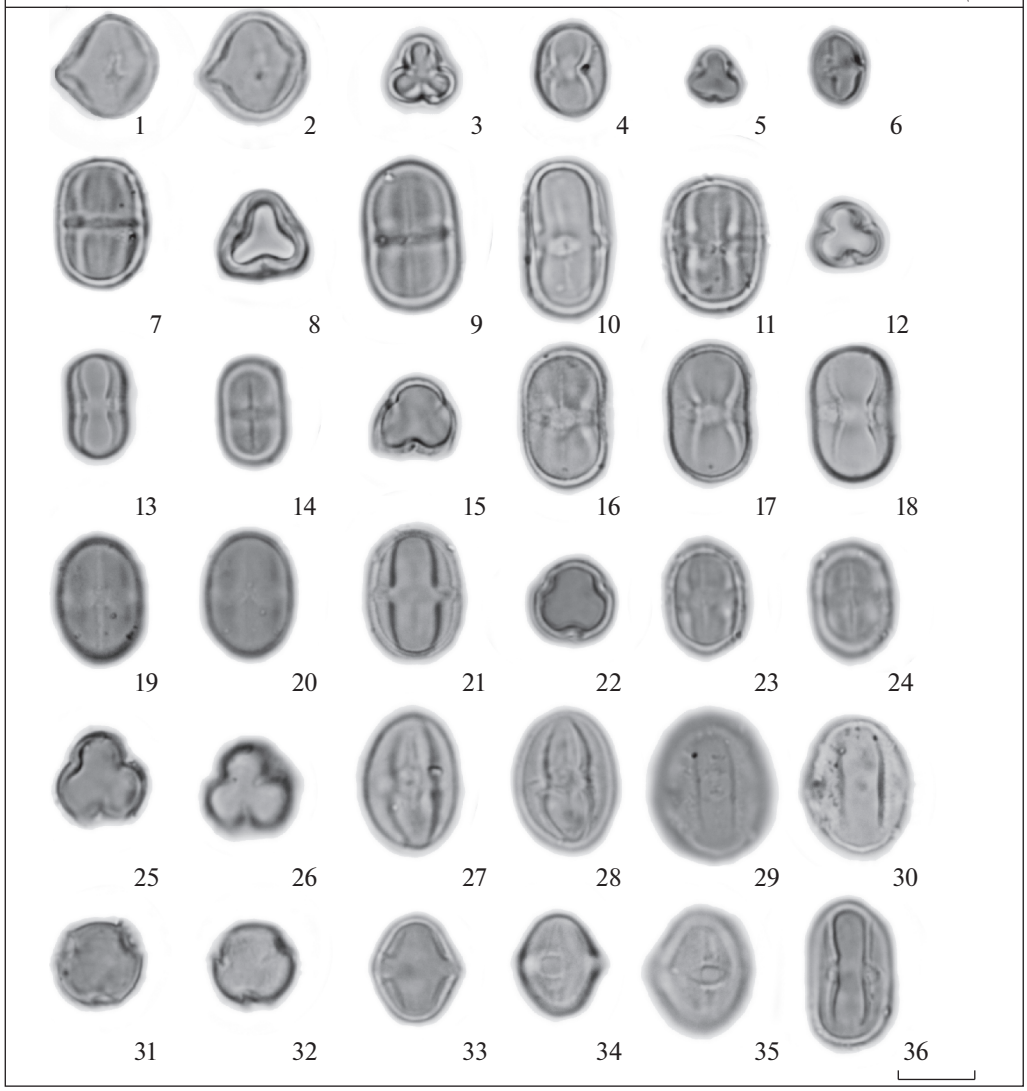

Таблица I. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (СМ)

1–6 – секция *Samuelia*; 1–2 – *A. gmelini*; 3–4 – *A. henryi*; 5–6 – *A. umbellata*; 7–9 – секция *Aizoidium*; 7–8 – *A. aizoon*; 9 – *A. coccinea*; 10–21 – секция *Chamaejasme*; 10 – *A. alascana*; 11 – *A. bungeana*; 12–14 – *A. incana*; 15–18 – *A. strigillosa*; 19–21 – *A. villosa*; 22–24 – секция *Orthocaulon*, *A. erecta*; 25–30 – секция *Andraspis*; 25–28 – *A. albana*; 29–30 – *A. elongata*; 31–35 – секция *Megista*, *A. turczaninowii*; 36 – *Douglasia ochotensis*. 1, 2, 4, 6, 7, 9–11, 13, 14, 16–21, 23, 24, 28–30, 33–36 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 5, 8, 12, 15, 22, 25, 26, 31, 32 – общий вид пыльцевого зерна с полюса.

Масштабные линейки, мкм: 1–36 – 10.

Plate I. Pollen morphology of the *Androsace* (LM)

1–6 – section *Samuelia*; 1–2 – *A. gmelini*; 3–4 – *A. henryi*; 5–6 – *A. umbellata*; 7–9 section *Aizoidium*; 7–8 – *A. aizoon*; 9 – *A. coccinea*; 10–21 – section *Chamaejasme*; 10 – *A. alascana*; 11 – *A. bungeana*; 12–14 – *A. incana*; 15–18 – *A. strigillosa*; 19–21 – *A. villosa*; 22–24 – section *Orthocaulon*, *A. erecta*; 25–30 – section *Andraspis*; 25–28 – *A. albana*; 29–30 – *A. elongata*; 31–35 – section *Megista*, *A. turczaninowii*; 36 – *Douglasia ochotensis*. 1, 2, 4, 6, 7, 9–11, 13, 14, 16–21, 23, 24, 28–30, 33–36 – equatorial view of pollen grain. 3, 5, 8, 12, 15, 22, 25, 26, 31, 32 – polar view of pollen grain.

Scale bars, μm: 1–36 – 10.

Эндоапертуры (оры) у пыльцы разных видов *Androsace* различаются размерами и очертаниями, от едва заметных до хорошо очерченных. По форме можно выделить 3 основных морфологических типа ор: округлые или слегка вытянутые по полярной оси или по экваториальному диаметру (табл. I, 4, 27, 29), эллиптические, вытянутые по экваториальному диаметру (табл. I, 10) и экваториальный поясок (endocingula), образованный за счет слияния концов длинных экваториально вытянутых ор (табл. I, 7, 9).

Таблица II

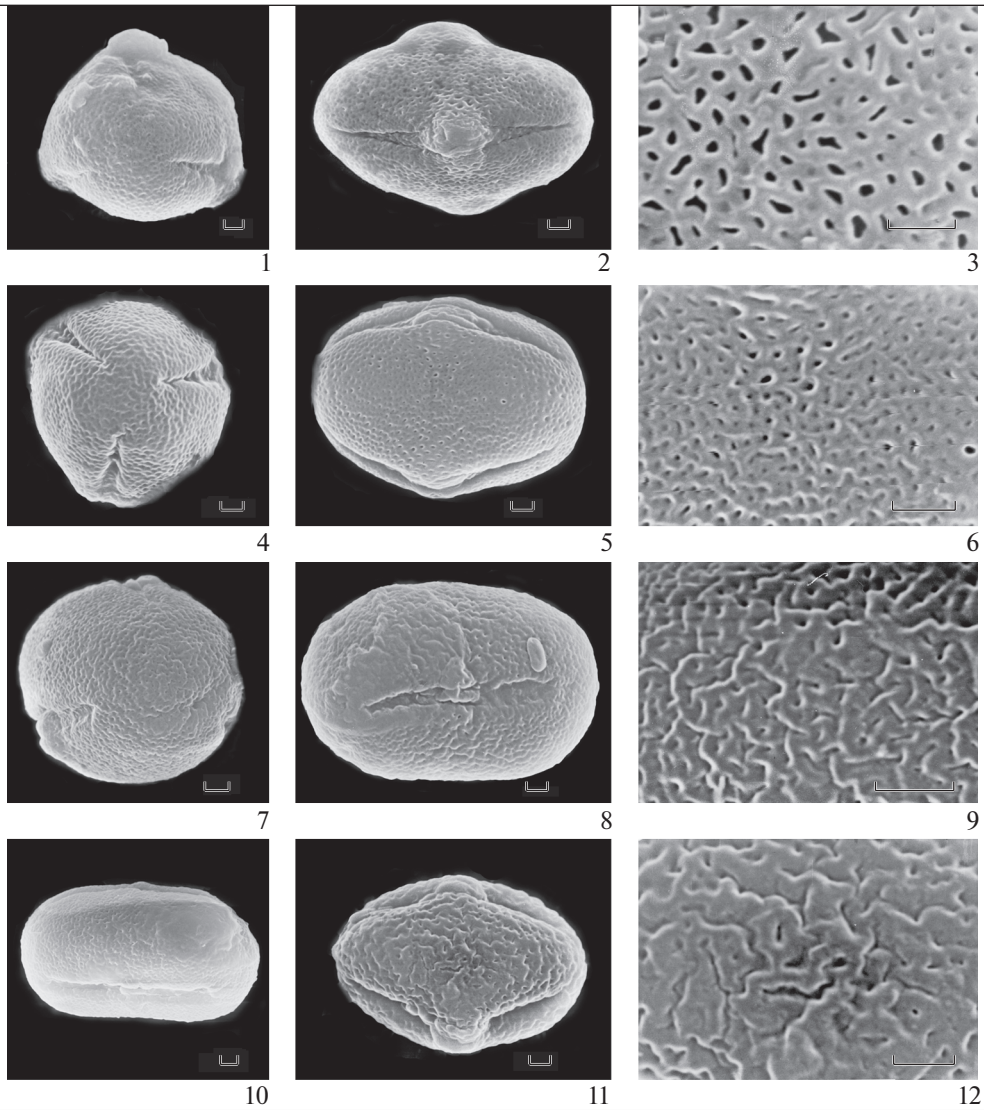

Таблица II. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (секция *Chamaejasme*) (СЭМ)

1–3 – *A. capitata*; *4–6* – *A. villosa*; 7–10 – *A. triflora*; 11–12 – *A. chamaejasme*. 1, 4, 7 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 5, 8, 10, 11 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 6, 9, 12 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–12 – 1.

Plate II. Pollen morphology of the *Androsace* section *Chamaejasme* (SEM)

1–3 – *A. capitata*; *4–6* – *A. villosa*; 7–10 – *A. triflora*; 11–12 – *A. chamaejasme*.

1, 4, 7 – polar view of pollen grain. 2, 5, 8, 10, 11 – equatorial view of pollen grain. 3, 6, 9, 12 – detail of ornamentation.

Scale bars, μm: 1–12 – 1.

Светооптический микроскоп не позволяет рассмотреть скульптуру экзины. На фотографиях, полученных с помощью СМ пыльцевые зерна проломников выглядят бесцветными, прозрачными, гладкими (табл. I). Использование же сканирующего электронного микроскопа позволяет не только рассмотреть детали рельефа поверхности, но и выделить 4 основных варианта скульптуры.

1. Перфорированная. Просветы очень мелкие, не более 0.1 мкм в диаметре, округлые или вытянутые, расстояние между ними, как правило, превышает размеры самих перфораций (табл. II, 3).

2. Складчато-перфорированная. Складки короткие извитые, между ними довольно редкие перфорации. Ширина складок у пыльцы разных видов различается. Так, широкие складки, до 0.5 мкм шириной характерны для экзины пыль-

Таблица III

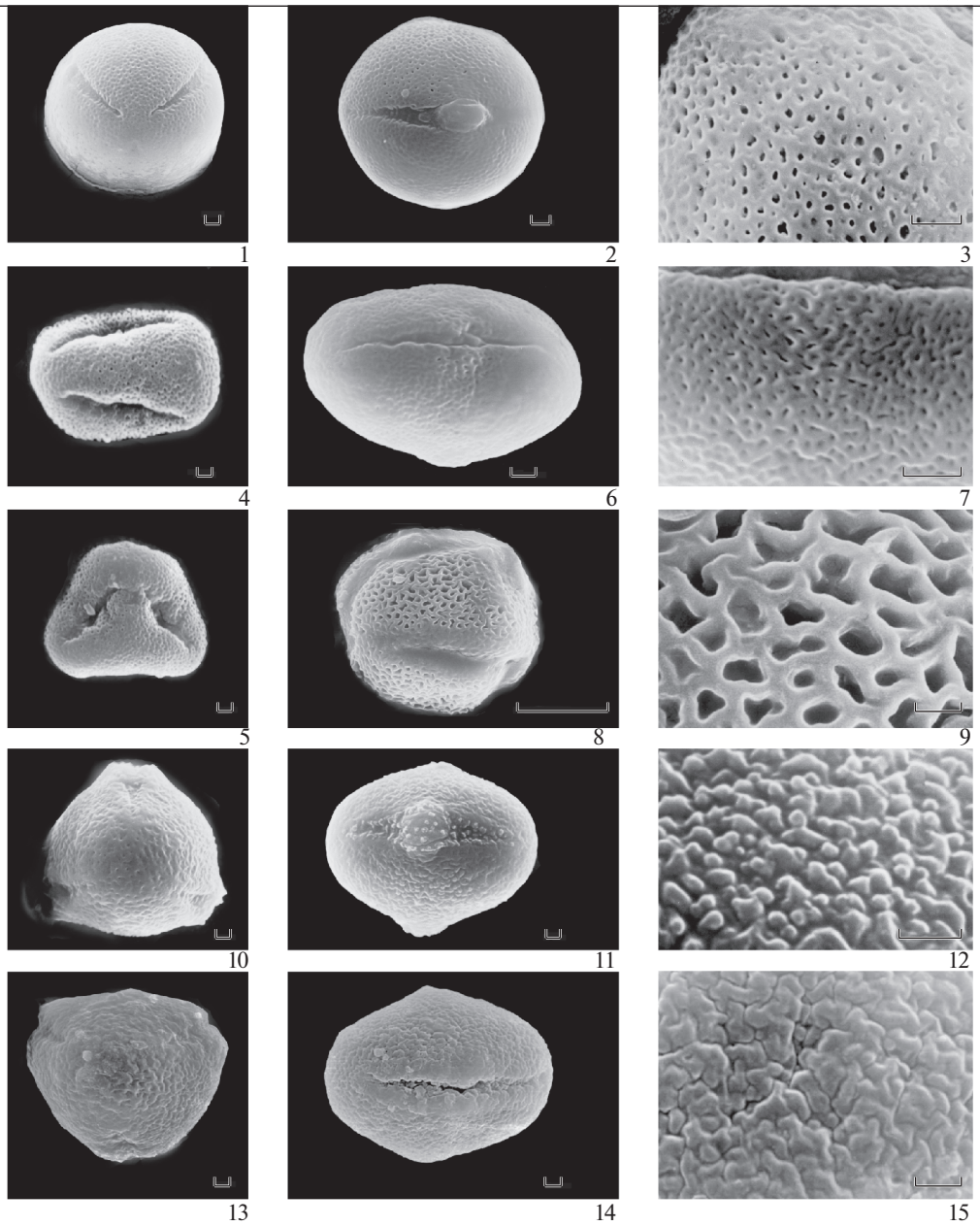

Таблица III. Морфология пыльцы представителей рода *Androsace* (секции *Andraspis* и *Megista*) (СЭМ)

1–3 – *A. filiformis*; 4–5 – *A. elongata*; 6–7 – *A. septentrionalis*; 8–9 – *A. fedtschenkoi*; 10–12 – *A. turczaninowii*; 13–15 – *A. maxima*. 1, 5, 10, 13 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6, 8, 11, 14 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 3, 7, 9, 12, 15 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 1.

Plate III. Pollen morphology of the *Androsace* sections *Andraspis* and *Megista* (SEM)

1–3 – *A. filiformis*; 4–5 – *A. elongata*; 6–7 – *A. septentrionalis*; 8–9 – *A. fedtschenkoi*; 10–12 – *A. turczaninowii*; 13–15 – *A. maxima*. 1, 5, 10, 13 – polar view of pollen grain. 4, 6, 8, 11, 14 – equatorial view of pollen grain. 3, 7, 9, 12, 15 – detail of ornamentation.

Scale bars, μm: 1–15 – 1.

цевых зерен *A. chamaejasme*. Тогда как у пыльцы большинства видов они более узкие и не превышают 0.2 мкм, как например, у пыльцы *A. triflora* (табл. II, 6, 9, 12).

3. Микросетчатая. Просветы округлые, слегка вытянутые или неправильной формы, до 0.8 мкм длиной. Стенки ячей узкие, 0.4–0.5 мкм шириной, слегка извитые, гладкие. Самая крупная сет-

чатость поверхности экзины характерна для пыльцы *A. fedtschenkoi* (табл. III, 9).

4. Мелкобугорчатая. Характерна для пыльцы *A. maxima* и *A. turczaninowii*. Бугорки мелкие, невысокие, 0.4–0.5 мкм в диаметре, округлые, вытянутые или разветвленные, довольно плотно прилегают друг к другу или расположены рыхло, на расстоянии друг от друга (табл. III, 12, 15).

Как и в случае с другими палиноморфологическими признаками выделенные группы условны, поскольку существуют переходные варианты скульптуры, которые сложно отнести к какому-то одному из перечисленных выше типов. В группе сладчато-перфорированой скульптуры экзины можно построить размерный ряд с постепенными переходами от широких складок к узким. Переходные формы существуют между мелкоскладчатой и перфорированной скульптурой, а также между перфорированной и сетчатой скульптурой.

Палиноморфологический анализ секций рода *Androsace*.

Секция *Samuelia* (*A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*, *A. umbellata*) (табл. I, 1–6, табл. 1).

Палиноморфологически секция неоднородна.

Пыльца мелкая, длина полярной оси составляет 15 мкм. Очертания с экватора у разных видов либо эллиптические, либо округло-прямоугольные. P/E колеблется от 1.0 до 1.6. Оры нечетко очерченные, б. м. округлые или вытянутые по экватору. Нечеткие оры – признак, характерный для пыльцы всех изученных видов проломников из этой секции. Скульптура перфорированная или микросетчатая.

Секция *Aizoidium* (*A. aizoon*, *A. coccinea*) (табл. I, 7–9).

Пыльцевые зерна крупнее чем у видов из предыдущей секции. Полярная ось 17.3–20.7 мкм. В очертании с экватора округло-прямоугольные, слегка сжатые по экватору. P/E от 1.7 до 1.9. Эндоапертуры экваториально вытянутые, сливаются или почти сливаются, образуя экваториальный поясок. Скульптура складчато-перфорированная.

Пыльца изученных видов различается незначительно. У пыльцы *A. aizoon* по сравнению с пыльцой *A. coccinea* меньше значение P/E и в меньшей степени выражено сжатие в экваториальной области.

Секция *Chamaejasme* (*A. acbaitalensis*, *A. alaschanica*, *A. alascana*, *A. bungeana*, *A. capitata*, *A. incana*, *A. chamaejasme*, *A. spinulifera*, *A. strigillosa*, *A. triflora*, *A. villosa*) (табл. I, 10–21, табл. II).

Палиноморфологически секция неоднородна. Длина полярной оси пыльцевых зерен варьирует в диапазоне от 12.7 до 21.9 мкм. Соотношение P/E колеблется от 1.3 до 2.1. В очертании с экватора эллиптические или округло-прямоугольные. Эндоапертуры большей частью эллиптические, вытянутые по экватору или сливаются концами, образуя экваториальный поясок. Скульптура от микросетчатой до складчато-перфорированной. Пыльца *A. chamaejasme* отличается от пыльцы других видов секции широкими складками на поверхности экзины.

Секция *Orthocaulon*. Из этой секции изучена пыльца только 1 вида *A. erecta* (табл. I, 22–24). Полярная ось 14.1–15.3 мкм, очертания пыльцевых зерен с экватора округло-прямоугольные, P/E = = 1.5. Оры эллиптические вытянуты по экватору. Скульптура микросетчатая.

Секция *Andraspis* (*A. albana*, *A. elongata*, *A. fedtschenkoi*, *A. filiformis*, *A. lactiflora*, *A. septentrionalis*) (табл. I, 25–30, табл. III), палиноморфологически полиморфная. Длина полярной оси варьирует в диапазоне от 10.3 мкм до 23.1 мкм. В очертании с экватора пыльцевые зерна почти округлые, эллиптические, реже округло-прямоугольные. Значение P/E от 1 до 1.8. Оры разнообразны: округлые или слегка вытянутые по полярной оси, слегка вытянутые по экватору, экваториально вытянутые, образующие экваториальный поясок. Скульптура микросетчатая или складчато-перфорированная. У пыльцевых зерен разных видов с микросетчатой скульптурой экзины варьируют размеры скульптурных элементов.

Секция *Megista* (*A. maxima*, *A. turczaninowii*) (табл. I, 31–35, табл. III, 10–15). Длина полярной оси 14.9–19.6 мкм, в очертании с экватора пыльцевые зерна эллиптические. Значения P/E от 1.2 до 1.25. Оры четко очерченные, эллиптические, вытянутые по экватору, с острыми концами. Скульптура мелко бугорчатая. Экзина пыльцы *A. maxima* и *A. turczaninowii* различается элементами скульптуры. Так у пыльцы *A. turczaninowii* бугорки в очертании почти округлые и располагаются на расстоянии друг от друга, тогда как у пыльцевых зерен *A. maxima* бугорки большей частью вытянутые и плотно прилегают друг к другу. Кроме того, пыльца *A. maxima* немного крупнее пыльцы *A. turczaninowii*.

Основные палиноморфологические характеристики видов из большинства секций сходны, что не позволяет использовать полученные данные для разграничения секций. Исключение составляет секция *Megista*. Пыльца видов этой секции отличается от пыльцы всех остальных изученных видов *Androsace*, прежде всего, мелко бугорчатой скульптурой. Некоторые авторы помещают *A. maxima* в секцию *Andraspis* (Wang et al., 2004), однако морфологические признаки пыльцы поддерживают выделение этого вида в самостоятельную секцию. Особенности строения пыльцы подтверждают самостоятельность

A. turczaninowii (Shishkin, Bobrov, 1952), который по данным IPNI считается синонимом *A. maxima*.

Таким образом, сравнительное палиноморфологическое исследование показало, что важными диагностическими признаками пыльцы разных видов рода *Androsace* являются: форма и очертания пыльцевых зерен, особенности скульптуры экзины, строение апертур и прежде всего морфологические особенности эндоапертур (их очертания, размеры, расположение).

Следует отметить, что при изучении пыльцы проломников важнейшее значение имеют данные светооптической микроскопии, из всех важных палиноморфологических признаков только для изучения скульптуры нужен СЭМ.

Род *Douglasia* (табл. I, 36, табл. IV, 1–2). Изучена пыльца 7 видов, описания приведены в табл. 1.

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые. Самые крупные пыльцевые зерна у *D. laevigata* (полярная ось 24.1–25.6, экваториальный диаметр 12.9–13.5), у остальных зерен полярная ось не превышает 22 мкм, самые мелкие зерна выявлены у *D. arctica* (полярная ось 18.3 мкм) и у *D. ochotensis* (полярная ось 18.4 мкм). Пыльцевые зерна вытянуто-эллипсоидальные. P/E у разных видов колеблется от 1.6 у *D. ochotensis* до 1.95 у *D. arctica*. Очертания с полюса 3-лопастные или округло-треугольные. С экватора эллиптические (*D. arctica*, *D. ochotensis*) или округло-4-угольные.

Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры от почти округлых или слегка вытянутых по экватору у пыльцы *D. arctica*, *D. montana*, *D. nivalis* до эллиптических у остальных исследованных видов. Экзина слегка разрастается над бороздой в месте расположения эндоапертуры, образуя небольшой двузубчатый замок. Замок возможно рассмотреть только при использовании СЭМ. Скульптура не просматривается при использовании светооптического микроскопа. СЭМ позволяет выявить 2 типа скульптуры: перфорированную у пыльцевых зерен *D. montana* и складчато-перфорированную у пыльцы остальных изученных видов.

Род *Vitaliana*, *V. primuliflora* (табл. IV, 3–4).

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые. Средних размеров. Полярная ось 26.3–27.8 мкм, экваториальный диаметр 14.4–15.5 мкм. P/E = 1.8. В очертании с экватора округлопрямоугольные, с полюса округлотреугольные. Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры крупные (табл. 1), округлые, четко очерченные. Скульптура перфорированная с мелкими неглубокими складками. Перфорации разноразмерные, не более 0.2 мкм в диаметре, округлые, погруженные.

Род *Pomatosace*, *P. filicula*.

Пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, мелкие (полярная ось не более 19 мкм), P/E = 1.7, в очертании с экватора округлопрямоугольные, с полюса слабо трехлопастные. Борозды длинные, узкие с четкими краями и острыми концами. Оры часто нечеткие, вытянуты по экваториальной оси. Скульптура перфорированная.

Род *Primula* (табл. IV, 5–15).

Для палиноморфологического сравнения родов *Androsace* и *Primula* была изучена пыльца 6 видов *Primula* с 3-бороздно-оровой пыльцой (*P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica*).

Изученные пыльцевые зерна радиально-симметричные, изополярные, 3-бороздно-оровые, у большинства видов мелкие (длина полярной оси не более 17 мкм). Только у *P. malacoides* пыльцевые зерна средних размеров (полярная ось 28.4–30.2 мкм, экваториальный диаметр 23.5–25.5 мкм). Большей частью эллипсоидальные (P/E > 1), реже почти сфероидальные (P/E = 1) или широкоэллипсоидальные (P/E < 1). В очертании с экватора эллиптические, почти округлые или широкоэллиптические, с полюса слабо 3-лопастные. Борозды длинные, узкие. Оры большей частью нечеткие. Скульптура микросетчатая.

Сравнительный палиноморфологический анализ родов *Androsace*, *Douglasia*, *Pomatosace*, *Vitaliana*, *Primula*.

По мнению многих систематиков, род *Androsace* считается не менее полиморфным чем близкородственный ему род *Primula*. Сравнительный палинологический анализ показал, что пыльца *Androsace* менее разнообразна, чем пыльца разных видов *Primula*, для которой описано 3 основных палинотипа и 20 дополнительных подтипов (Punt et al., 1974). Изученный материал и литературные данные позволяют утверждать, что для рода *Androsace* характерен один 3-борозно-оровый палинотип. Хотя в пределах этого палинотипа пыльца разных видов довольно разнообразна. Палиноморфологический анализ полученных данных и имеющихся в литературе сведений показал, что и в роде *Androsace* есть виды, пыльца которых сходна с пыльцой некоторых видов *Primula*. Большинство видов *Primula* характеризуется сплющенными 3-слитнобороздными пыльцевыми зернами, однако есть небольшое число видов примул (например, *P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica* и др.) с эллипсоидальной 3-бороздно-оровой пыльцой, нечеткими орами и перфорированной или мелкосет-

Таблица IV

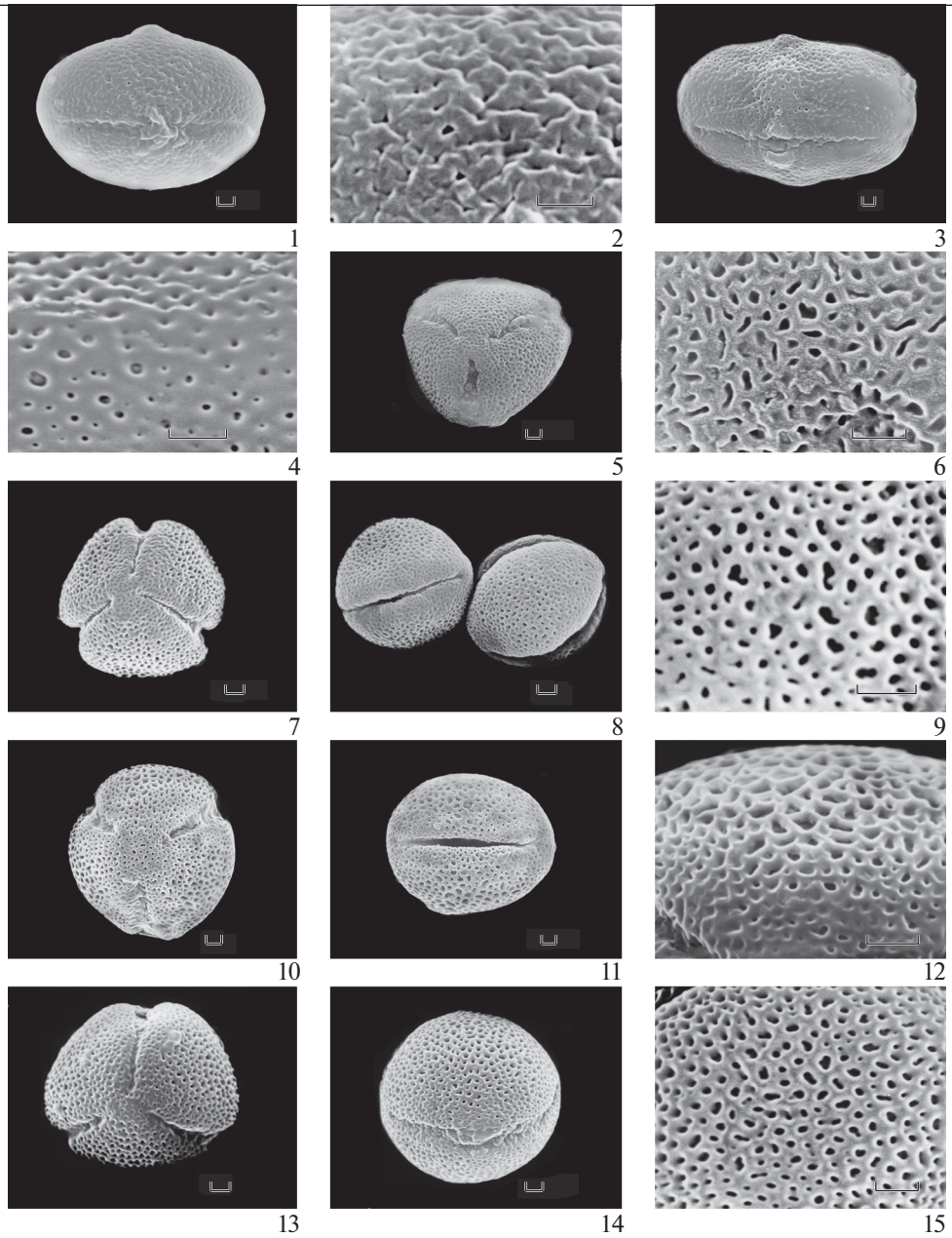

Таблица IV. Морфология пыльцы представителей родов *Douglasia*, *Vitaliana*, *Primula* (СЭМ)

1–2 – *D. ochotensis*; 3–4 – *V. primuliflora*; 5–6 – *P. darialica*; 7–9 – *P. forbesii*; 10–12 – *P. longiscapa*; 13–15 – *P. malacoides*. 1, 3, 8, 11, 14 – общий вид пыльцевого зерна с экватора. 5, 7, 10, 13 – общий вид пыльцевого зерна с полюса. 2, 4, 6, 9, 12, 15 – скульптура поверхности.

Масштабные линейки, мкм: 1–15 – 1.

Plate IV. Pollen morphology of the *Douglasia*, *Vitaliana*, *Primula* (SEM)

1–2 – *D. ochotensis*; 3–4 – *V. primuliflora*; 5–6 – *P. darialica*; 7–9 – *P. forbesii*; 10–12 – *P. longiscapa*; 13–15 – *P. malacoides*. 1, 3, 8, 11, 14 – equatorial view of pollen grain. 5, 7, 10, 13 – polar view of pollen grain. 2, 4, 6, 9, 12, 15 – detail of ornamentation.

Scale bar, μm: 1–15 – 1.

чатой скульптурой экзины. Сходными палиноморфологическими чертами обладают и некоторые виды *Androsace*, такие как, например, *A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*. В дисперсном состоянии определить принадлежат такие пыльцевые зерна видам *Androsace* или *Primula* не представляется возможным. Существование видов с такой пыльцой (3-бороздно-оровые, с нечеткими орами и

перфорированной скульптурой) не позволяет провести четкую границу между родами, несмотря на то что пыльца большинства видов *Primula* хорошо отличается от пыльцы большинства видов *Androsace*. Таким образом, полученные нами данные не согласуются с утверждением Wendelbo (1961) об отсутствии какого-либо палинологического сходства между родами *Primula* и *Androsace*.

Также определенный интерес представляет палиноморфологическое сравнение родов *Androsace* и *Douglasia*. Большинство авторов, особенно североамериканских, считают *Douglasia* самостоятельным родом (Constance, 1938; Robbins, 1944; Kelso, 1992; Kelso et al., 1994), тогда как многие европейские исследователи рассматривают *Douglasia* лишь в ранге секции в пределах рода *Androsace* (Shishkin, Bobrov, 1952; Wendelbo, 1961; Kress, 1965; Smith, Lowe, 1997). Сравнительный палиноморфологический анализ *Androsace* и *Douglasia* показал, что по основным признакам пыльцы (форма, очертания с экватора, апертуры, скульптура) эти два рода не различаются. В литературе отмечают, что пыльцевые зерна видов *Douglasia* крупнее пыльцы *Androsace* (Xu et al., 2016). Однако, наше исследование показало, что ряд видов *Androsace* (например, *A. alaschanica*, *A. bungeana*, *A. coccinea*, *A. fedtschenkoi* и некоторые другие) имеют пыльцу, близкую по размерам пыльце *Douglasia* (табл. 1). Молекулярные исследования также указывают на положение *Douglasia* среди *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003). Таким образом, палинологические сведения полностью согласуются с современными молекулярно-генетическими данными.

До сих пор продолжается обсуждение статуса рода *Vitaliana*. Благодаря наличию гетеростилии этот род считается уникальным в трибе *Androsaceae* и на основании этого некоторые авторы трактуют его как самостоятельный род (Ferguson, 1972; Smith, Lowe, 1997 и др.), другие как секцию в роде *Androsace* (Wendelbo, 1961; Kress, 1965, 1967). Современные молекулярно-генетические исследования свидетельствуют о том, что виды рода *Vitaliana* должны быть включены в состав *Androsace* (Trift et al., 2002; Martins et al., 2003; Dixon et al., 2016). Полученные нами палиноморфологические данные показывают, что по форме, очертаниям пыльцевых зерен и по перфорированной скульптуре экзины пыльца *Vitaliana* сходна с пыльцой многих видов *Androsace*. Главным отличительным признаком пыльцевых зерен *Vitaliana* являются крупные (около 5 мкм в диаметре), четко очерченные округлые оры. Таких эндоапертур у пыльцы исследованных видов *Androsace* не было обнаружено. Кроме того, от пыльцы большинства *Androsace* пыльца *Vitaliana* отличается значительно большими размерами (табл. 1).

Пыльцевые зерна рода *Pomatosace* не отличаются от пыльцевых зерен исследованных видов рода *Androsace*, что согласуются с ранее полученными палиноморфологическими данными (Wendelbo, 1961; Spanowsky, 1962). Нами не обнаружено никаких палиноморфологических черт (форма зерна, апертуры, скульптура экзины), которые, по мнению некоторых авторов (Xu et al., 2016) позволяют отличить морфотип пыльцы *Pomatosace* от других подгрупп *Androsace*. Последние молекулярно-филогенетические исследования поддерживают слияние *Pomatosace* и *Androsace* (Schneeweiss et al., 2004; Wang et al., 2004; Boucher et al., 2012; de Vos et al., 2014) и палинологические данные, на наш взгляд, не противоречат такому объединению родов в один таксон.

Таким образом, сравнительное исследование пыльцы видов *Androsace* показало, что род характеризуется одним (3-бороздно-оровым типом пыльцы). В пределах этого типа пыльцевые зерна разных видов хорошо различаются размерами, формой, очертанием, особенностями эндоапертур и скульптурой экзины. Во всех секциях рода, кроме секции *Megista*, встречаются виды с похожей пыльцой, что затрудняет использование признаков пыльцы для разграничения секций, установленных по макроморфологическим признакам.

Обнаруженное большое сходство пыльцы родов *Androsace*, *Douglasia*, *Pomatosace* и *Vitaliana*, вероятно, свидетельствует о их близком родстве и не противоречит объединению этих родов в один таксон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) по теме “Пыльца и споры современных и ископаемых растений: морфология и развитие”, № государственной регистрации АААА-А19-119080790048-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace and Vitaliana* (Primulaceae). – Nord. J. Bot. 16 (5): 481–486. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00262.x

Boucher F.C., Thuiller W., Roquet C., Douzet R., Aubert S., Alvarez N., Lavergne S. 2012. Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s. l. (Primulaceae). – Evolution. 66 (4): 1255–1268. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01483.x

[Britskii et al.] Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Григорьева В.В. 2019. Морфология многобороздных

пыльцевых зерен некоторых видов *Primula* (Primulaceae). – Бот. журн. 104 (10): 1610–1621. https://doi.org/10.1134/S000681361910003X

Constance L. 1938. A revision of the genus *Douglasia* Lindl. – Am. Midl. Nat. 19 (1): 249–259.

Dixon C.J., Gutermann W., Schönswetter P., Schneeweiss G.M. 2016. Taxonomy and nomenclature of the polymorphic European high mountain species *Androsace vitaliana* (L.) Lapeyr. (Primulaceae). – PhytoKeys 75: 93–106. https://doi.org/10.3897/phytokeys.75.10731

Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.

Ferguson I.K. 1972. *Vitaliana* Sesler, *Androsace* L. – In: Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge. P. 20–23.

[Grigoryeva et al.] Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Иванова А.Н., Коробков А.А. 2018. Морфология пыльцевых зерен некоторых видов секции *Farinosae* рода *Primula* (Primulaceae). – Бот. журн. 103 (5): 645–654.

Hu C.M. 1994. On the geographical distribution of the Primulaceae. – J. Trop. Subtrop. Bot. 2 (4): 1–14.

Hu C.M., Yang Y.C. 1986. A revision of the genus *Androsace* L. in China. – Acta Phytotaxon. Sin. 24 (3): 215–232.

Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. – In: Flora of China. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.

Kelso S.1992. Conspectus of the genus *Douglasia* (Primulaceae) with comments on *Douglasia alaskana*, an Alaska-Yukon alpine endemic. Can. J. Bot. 70 (3): 593–596. https://doi.org/10.1139/b92-076

Kelso S., Yurtsev B.A., Murray D.F. 1994. *Douglasia beringensis* (Primulaceae): A new species from northwestern Alaska. – Novon. 4 (4):381–385. https://doi.org/10.2307/3391448

Kim Y.S., Kim H.K. 1988. A taxonomic study on genus *Androsace* in Korea. – Kor. J. Plant Tax. 18 (3): 233–262.

Kress A. 1965. Zur Zytotaxonomie der *Androsace-Vitaliana-Douglasia*-Verwandtschaft. – Mitt. Bot. Staatssamml. München. 5: 653–674.

Kress A. 1967. 104. Familie Primulaceae. Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen. – In: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Vol. 5. München. P. 2246b–2250b.

[Kupriyanova, Aleshina]. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л. 84 с.

[Kupriyanova, Aleshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. 184 с.

[Kupriyanova, Aleshina]. Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1978. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л. С. 84.

Mabberley D.J. 2009. Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses. Cambridge. 920 p.

Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. – Plant Syst. Evol. 237 (3): 75–85. https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1

Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. – Int. J. Plant Sci. 162 (6): 1381–1400.

Nasir Y.J. 1986. Pollen morphological studies in the *Androsace* (Primulaceae) species found in Pakistan. – Pak. J. Bot. 18 (2): 301–307.

Pax F. 1889. Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Botanische Jahrbücher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 10: 75–241.

Punt W., Weenen D.L.V., Van Dostrum W.A.P. 1974. The Northwest European Polen Flora 3. Primulaceae. – Rev. Paleobot. Palynol. 17 (3/4): 31–70.

Robbins G.T. 1944. North American species of *Androsace*. – Am. Midl. Nat. 32 (1): 137–163. https://doi.org/10.2307/2421367

[Shishkin, Bobrov] Шишкин Б.К., Бобров Е.Г. 1952. Род 1118. *Androsace* L. – В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.–Л. С. 221–243.

Smith G., Lowe D.B. 1997. The genus *Androsace*: a monograph for gardeners and botanists. Pershore, Worcestershire. 208 p.

Schneeweiss G.M., Schönswetter P., Kelso S., Niklfeld H. 2004. Complex Biogeographic Patterns in *Androsace* (Primulaceae) and Related Genera: Evidence from Phylogenetic Analyses of Nuclear Internal Transcribed Spacer and Plastid trnL-F Sequences. – Syst. Biol. 53 (6): 856–876. https://doi.org/10.1080/10635150490522566

Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. – Feddes Rep. 65 (3): 149–214.

Trift I., Källersjö M., Anderberg A.A. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene rbcL. – Systematic Botany. 27 (2): 396–407. https://www.jstor.org/stable/3093879

de Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. – Proc. Biol. Sci. 281 (1784): 20140075. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075

Wang Y.J., Li X.J., Hao G., Liu J.Q. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of *Androsace* (Primulaceae) and the convergent evolution of cushion morphology. – J. Syst. Evol. 42 (6): 481–499. http://www.jse.ac.cn/EN/Y2004/V42/I6/481

Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. – Arb. Univ. Bergen Mat. Nat. 19: 1–31.

Xu Y., Hu C.-M., Hao G. 2016. Pollen morphology of *Androsace* (Primulaceae) and its systematic implications. – J. Syst. Evol. 54 (1): 48–64. https://doi.org/10.1111/jse.12149

POLLEN MORPHOLOGY OF TRIBE ANDROSACEAE (PRIMULACEAE)

D. A. Britskii[a,#] and V. V. Grigoryeva[a,##]

[a] *Komarov Botanical Institute RAS*
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
[#]*e-mail: dmibri@mail.ru*
[##]*e-mail: mikhailov_val@mail.ru*

The pollen morphology of 26 species of *Androsace*, 7 of *Douglasia*, 6 of *Primula*, 1 of *Vitaliana* and 1 of *Pomatosace* was examined using the light and scanning electron microscope with respect to the taxonomy of the tribe Androsaceae. The pollen grains of Androsaceae are radially symmetrical, isopolar, 3-colporate, subspheroidal, elliptic or prolate, small or medium-sized (ranging in size from 10.3 μm in *Androsace* to 28.8 μm in *Vitaliana*), with perforate, microreticulate, rugulate-perforate, microverrucate exine. The shape in polar view is trilobate, almost circular or triangular, the shape in equator view is almost circular, elliptic or rectangular. The colpi are long and narrow, the endoapertures are circular or lalongate. The palynological data do not agree with the systems of *Androsace*. It seems to be difficult to differentiate sections of *Androsace*, except for the section *Megista*.

The palynological data supports the inclusion of *Douglasia*, *Pomatosace* and *Vitaliana* in *Androsace*. The pollen morphology of most *Androsace* is unique within Primulaceae. However, pollen of some species of *Androsace* (*A. gmelini*, *A. henryi*, *A. rotundifolia*) is similar to that of some *Primula* (for example, *P. darialica*, *P. farinifolia*, *P. forbesii*, *P. longiscapa*, *P. malacoides*, *P. zeylamica*).

Keywords: Androsace, *Douglasia*, *Vitaliana*, *Pomatosace*, *Primula*, Primulaceae, pollen morphology

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out using the equipment of the Core Facility Center “Cellular and molecular technologies for plants and fungi” of the Komarov Botanical Institute RAS (St. Petersburg) in the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences “Pollen et spores of modern and fossil plants: morphology and development”, № AAAA-A19-119080790048-7.

REFERENCES

Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (Primulaceae). – Nord. J. Bot. 16 (5):481–486. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00262.x

Boucher F.C., Thuiller W., Roquet C., Douzet R., Aubert S., Alvarez N., Lavergne S. 2012. Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s.l. (Primulaceae). – Evolution. 66 (4): 1255–1268. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01483.x

Britskii D.A., Ivanova A.N., Grigoryeva V.V. 2019. Morphology of polycolpate pollen grains in some species of *Primula* (Primulaceae). – Botanicheskii zhurnal. 104 (10): 1610–1621 (In Russ.). https://doi.org/10.1134/S000681361910003X

Constance L. 1938. A revision of the genus *Douglasia* Lindl. – Am. Midl. Nat. 19 (1): 249–259.

de Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. – Proc. Biol. Sci. 281 (1784): 20140075. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075

Dixon C.J., Gutermann W., Schönswetter P., Schneeweiss G.M. 2016. Taxonomy and nomenclature of the polymorphic European high mountain species *Androsace vitaliana* (L.) Lapeyr. (Primulaceae). – PhytoKeys. 75: 93–106. https://doi.org/10.3897/phytokeys.75.10731

Erdtman G. 1952. Pollen morphology and taxonomy. Angiosperms. Stockholm. 539 p.

Ferguson I.K. 1972. *Vitaliana* Sesler, *Androsace* L. – In: Flora Europaea. Vol. 3. Cambridge. P. 20–23.

Grigoryeva V.V., Britskii D.A., Ivanova A.N., Korobkov A.A. 2018. Pollen morphology of some species in the genus *Primula* section *Farinosae* (Primulaceae). – Botanicheskii zhurnal. 103 (5). 645–654 (In Russ.).

Hu C.M. 1994. On the geographical distribution of the Primulaceae. – J. Trop. Subtrop. Bot. 2 (4): 1–14.

Hu C.M., Yang Y.C. 1986. A revision of the genus *Androsace* L. in China. – Acta Phytotaxon. Sin. 24 (3): 215–232.

Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. – In: Flora of China. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.

Kelso S. 1992. Conspectus of the genus *Douglasia* (Primulaceae) with comments on *Douglasia alaskana*, an Alaska-Yukon alpine endemic. – Can. J. Bot. 70 (3): 593–596. https://doi.org/10.1139/b92-076

Kelso S., Yurtsev B.A., Murray D.F. 1994. *Douglasia beringensis* (Primulaceae): A new species from northwestern Alaska. – Novon. 4 (4): 381–385. https://doi.org/10.2307/3391448

Kim Y.S., Kim H.K. 1988. A taxonomic study on genus *Androsace* in Korea. – Kor. J. Plant Tax. 18 (3): 233–262.

Kress A. 1965. Zur Zytotaxonomie der *Androsace-Vitaliana-Douglasia-Verwandtschaft*. – Mitt. Bot. Staatssamml. München. 5: 653–674.

Kress A. 1967. 104. Familie Primulaceae. Nachträge, Berichtigungen und Ergänzungen. – In: Illustrierte

Flora von Mitteleuropa. Vol. 5. München. P. 2246b–2250b.

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1967. Palinologicheskaya terminologia pokrytosemennykh rastenii [A palynological terminology of angiosperms]. Leningrad. 84 p. (In Russ.).

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1972. Pyltsa i spory rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR [Pollen and spores of plants from European part of URSS]. T. 1. Leningrad. 184 p. (In Russ.).

Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. 1978. Pyltsa dvudolnikh rastenii flory evropeiskoi chasti SSSR (Lamiaceae-Zygophyllaceae) [Pollen of dicotyledonous plants of flora of the European part of the USSR (Lamiaceae-Zygophyllaceae)]. Leningrad. P. 71–73 (In Russ.).

Mabberley D.J. 2009. Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses. Cambridge. 920 p.

Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. – Plant Syst. Evol. 237 (3): 75–85. https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1

Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. – Int. J. Plant Sci. 162 (6): 1381–1400.

Nasir Y.J. 1986. Pollen morphological studies in the *Androsace* (Primulaceae) species found in Pakistan. – Pak. J. Bot. 18 (2): 301–307.

Pax F. 1889. Monographische Übersicht über die Arten der Gattung *Primula*. Botanische Jahrbücher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 10: 75–241.

Punt W., Weenen D.L.V., Van Dostrum W.A.P. 1974. The Northwest European Polen Flora 3 Primulaceae. – Rev. Paleobot. Palynol. 17 (3/4): 31–70.

Robbins G.T. 1944. North American species of *Androsace*. – Am. Midl. Nat. 32 (1): 137–163. https://doi.org/10.2307/2421367

Smith G., Lowe D.B. 1997. The genus *Androsace*: a monograph for gardeners and botanists. Pershore, Worcestershire. 208 p.

Shishkin B.K., Bobrov E.G. 1952. Rod 1118. *Androsace* L. – In: Flora SSSR. V. 18. Moscow, Leningrad. P. 221–243 (In Russ.).

Schneeweiss G.M., Schönswetter P., Kelso S., Niklfeld H. 2004. Complex Biogeographic Patterns in *Androsace* (Primulaceae) and Related Genera: Evidence from Phylogenetic Analyses of Nuclear Internal Transcribed Spacer and Plastid trnL-F Sequences. – Syst. Biol. 53 (6): 856–876. https://doi.org/10.1080/10635150490522566

Spanowsky W. 1962. Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. – Feddes. Rep. 65 (3): 149–214.

Trift I., Källersjö M., Anderberg A.A. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene rbcL. – Syst. Bot. 27 (2): 396–407. https://www.jstor.org/stable/3093879

Xu Y., Hu C.-M., Hao G. 2016. Pollen morphology of Androsace (Primulaceae) and its systematic implications. – J. Syst. Evol. 54 (1): 48–64. https://doi.org/10.1111/jse.12149

Wang Y.J., Li X.J., Hao G., Liu J.Q. 2004. Molecular phylogeny and biogeography of *Androsace* (Primulaceae) and the convergent evolution of cushion morphology. – J. Syst. Evol. 42 (6): 481–499. http://www.jse.ac.cn/EN/Y2004/V42/I6/481

Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. – Arb. Univ. Bergen Mat. Nat. 19: 1–31.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 292–302

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

КОНСПЕКТ АЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *MERTENSIA* (BORAGINACEAE)

© 2021 г. О. Д. Никифорова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия
e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.01.2020 г.
После доработки 02.11.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

В статье приводится конспект азиатских таксонов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae), который включает 14 видов и одну разновидность, относящихся к двум подродам и трем секциям авторской системы. Для каждого таксона приводится номенклатурная цитата, сведения о типовых образцах, принятое название и основные синонимы, а также уточненные данные по распространению и экологии. Установлено, что большая часть видов сконцентрирована в горах Южной Сибири, при этом 4 вида являются эндемиками Алтайской горной страны. В пределах российского Дальнего Востока произрастают виды особой секции *Pterocarpeae* Popov ex O.D. Nikif. Для определения азиатских видов приведен оригинальный ключ. Обнародована новая комбинация в новом ранге *M. sibirica* var. *jenisseensis* (Popov) O.D. Nikif.

Ключевые слова: Boraginaceae, *Mertensia*, таксономия, конспект, Азия, география

DOI: 10.31857/S0006813621030066

Данная статья в значительной степени дополняет сведения по роду *Mertensia* Roth (Boraginaceae), опубликованные ранее в “Конспекте флоры Азиатской России” (Nikiforova, 2012), формат которого не предусматривал ключей для определения видов, сведений о типовых образцах, а также новых данных о географии, экологии и морфологии видов, распространенных на Азиатском материке. Кроме того, в “Конспекте” отсутствовали материалы об эндемичных видах, встречающихся за пределами России, в горах Казахстана и Китая.

Материалом для написания “Конспекта азиатских видов рода *Mertensia*” послужили гербарные коллекции крупнейших отечественных Гербариев (LE, MW, TK, NSK, NS), а также некоторых региональных (IRK, UUDE). Кроме того, изучены виртуальные коллекции Гербариев PE, HAL, M, GH.

Род *Mertensia* понимается в более узком объеме по сравнению с системой М.Г. Попова (Popov, 1953a), принятой во “Флоре СССР”: без секций *Mertensianthe* Popov и *Oreocharis* (Decne) Popov (Nikiforova, 2014). Из 45 видов рода в Азии произрастают 14, которые большей частью являются горными, лесными, лугово-степными и литоральными видами.

Азиатские виды рода *Mertensia* встречаются в пределах внетропической Азии. Западная граница ограничена бассейном р. Енисей, к югу она проходит по горным хребтам Саур и Тарбагатай Алтайской горной страны (АГС). На северо-западе (низовья р. Енисей), и далее на восток до р. Алдан (Якутия) граница определяется ареалом *M. sibirica*. На Дальнем Востоке ареал расширяется и заходит за полярный круг, где по литорали побережий Чукотского п-ова, включая Медвежьи острова, распространена раса *M. maritima* subsp. *czukotica*. Восточная граница проходит по побережью Тихого океана, островам Курильской гряды, Хоккайдо и севера Хонсю, где распространен литоральный вид *M. simplicissima*. В южном направлении ареал расширяется за счет изолированных местонахождений в Северном Китае (провинции Шаньси и Хэбэй) двух субэндемичных видов *M. sibirica* и *M. davurica* и далее почти по параллели замыкается на территории юго-западного Китая на хребте Саур (рис. 1).

Азиатские виды относятся к двум подродам – *Mertensia* Roth и *Steenhammera* (Reichenb.) O.D. Nikif., из которых типовой подрод включает континентальные виды, а подрод *Steenhammera* – литоральные, обитающие по берегам морей Северного Ледовитого и Тихого океанов.

Наибольшее число видов (8) сосредоточено в горах Южной Сибири, включая Алтайскую горную страну, хребты которой простираются на сопредельные территории Казахстана, Китая и Монголии. Ареал видов восточноазиатского генезиса находится в пределах российского Дальнего Востока: здесь произрастают три вида обособ-

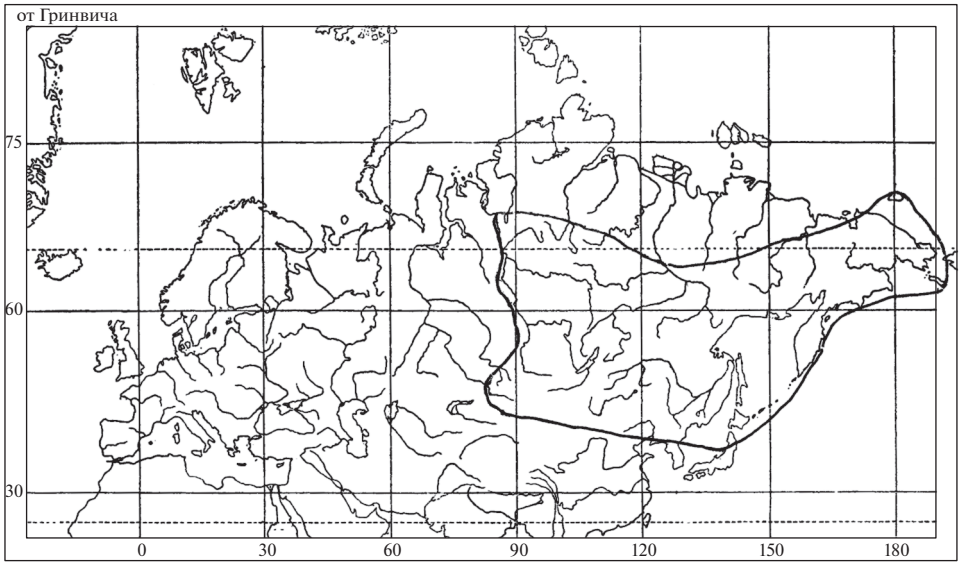

Рис. 1. Ареал азиатских видов рода *Mertensia*.
Fig. 1. Range of Asian species of the genus *Mertensia*.

ленной секции *Pterocarpeae*: *M. pubescens* обитает в притихоокеанской части Чукотского п-ова и на Камчатке, *M. pterocarpa* на островах Курильской гряды и узколокально на о-ве Хоккайдо, а *M. rivularis* имеет охотский тип ареала. Два вида, *M. sinica* и *M. pilosa*, пока известны из одного местонахождения.

Общие с Северной Америкой виды на территории Азии отсутствуют, но ряд азиатских видов проявляет родственные связи с североамериканскими видами (Nikiforova, 2019). Например, эндемик северного Прибайкалья (Восточная Сибирь) *M. serrulata* родствен североамериканскому виду *M. ciliata* (James) G. Don fil. (Nikiforova, 2011a).

Объем секций и подсекций принят нами в соответствии с ранее опубликованной системой (Nikiforova, 2014), поэтому для надвидовых таксонов (подродов и секций) не приводятся расширенные номенклатурные цитаты и диагнозы.

Распространение видов в пределах Азиатской России указано в соответствии с районированием Л.И. Малышева и др. (Malyshev et al., 2000) с детализацией для Алтайской горной страны, согласно районированию Р.В. Камелина (Kamelin, 2005). Распространение видов на территориях Китая и Японии дано с учетом флористических сводок “Flora of China” (Ge-Ling et al., 2005) и “Flora of Japan” (Ohwi, 1965).

Gen. *Mertensia* Roth, 1797, Cat. Bot. 1: 24, nom. cons.; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 238. – *Steenhammera* Reichenb. 1830, Fl. Germ. excurs. 1: 337; Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 14: 245. – Typus: *M. virginica* (L.) G. Don fil. (= *M. pulmonarioides* Roth).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ АЗИАТСКИХ ВИДОВ РОДА *MERTENSIA*

1. Эремы темно-коричневые, их поверхность гладкая, нескульптурированная, без шипиков. Трубка венчика короче отгиба. Растения морских литоралей. ..... 2 (subgen. *Steenhammera*)

+ Эремы беловато- или коричневато-зеленые, их поверхность в разной степени скульптурированная, ячеисто-шиповатая или шиповатая. Трубка венчика равна или длиннее отгиба. Континентальные растения. ..... 3 (subgen. *Mertensia*)

2. Венчик 3.5–5.0 мм дл., пыльники 0.5–1.5 мм дл., сводики едва заметные, в форме складки ткани венчика, столбик короткий, не выставляется из трубки венчика. ..... *M. maritima* subsp. *czukotica*

+ Венчик 9–11 мм дл., пыльники 1.8–3.0 мм дл., сводики выраженные, двулопастные, столбик длинный и выставляется из трубки венчика. ..... *M. simplicissima*

3. Растения голые, неопушенные, иногда на листьях, плодоножках и чашечке имеются склереидные (стекловидные) бугорки или по краям чашечки и листьев имеется реснитчатое опушение. 4

+ Растения опушенные. Листья, стебли, плодоножки и чашечки густо опушенные. 9

4. Доли чашечки сросшиеся на 1/3–3/4 ее длины. 5

+ Доли чашечки почти до основания свободные, реже (*M. sibirica*) незначительно сросшиеся. 7

5. Доли чашечки сросшиеся на 3/4 ее длины, верхняя часть широкотреугольная, по краю рес-

нитчато опушенная. Листья по краю прижато-щетинистые. ..... *M. serrulata*

+ Доли чашечки сросшиеся на 1/3 ее длины, верхняя часть долей узкотреугольная или ланцетная, по краю без опушения. 6

6. Стебли 10–15 см выс. Соцветие – тирс в форме сжатого полузонтика, на коротком цветоносе, с 2–5 развитыми цветками. Цветоножки короткие, 1–3 мм дл. Доли чашечки ланцетные и заостренные, по краю голые. ..... *M. tarbagataica*

+ Стебли 30–40 см выс. Соцветие – кистевидный тирс, на длинном цветоносе, с 10–13 цветками. Цветоножки 5–7 мм дл. Доли чашечки треугольные или треугольно-яйцевидные, по краю едва хрящевато-щетинистые. .....*M. sinica*

7. Растения сизовато-зеленые, стебли крепкие, прямостоячие, ветвистые, 40–50 (60) см выс. Соцветия крупные, многоцветковые, разветвленные в верхней части цветоноса, плодоножки толстоватые. Листья вегетативных розеточных побегов яйцевидно-продолговатые, толстые, крупные, до 12 см дл. и 6–7 см шир., с хорошо выраженными боковыми дуговидными жилками, черешок широкий, до 20 см дл. .....*M. sibirica*

+ Растения зеленые, стебли одиночные и слабые, не ветвистые, 20–30 (40) см выс. Соцветия малоцветковые, неразветвленные, плодоножки тонкие, почти волосовидные. Листья вегетативных розеточных побегов сердцевидно-округлые или сердцевидно-яйцевидные, тонкие, 4–6 см дл., и 4–7 см шир., без заметных жилок, черешок тонкий, до 10 см дл. 8

8. Чашечки и цветоножки голые, иногда у основания со склереидными бугорками. Венчик 16–18 мм дл., его трубка значительно превышает широкий отгиб. ..... *M. bracteata*

+ Чашечки у основания и цветоножки опушены короткими прижатыми щетинками. Венчик 12–14 мм дл., его трубка почти равна отгибу. ..... *M. meyeriana*

9(3). Листья овальные или широколанцетные, с сетчатым жилкованием. Эремы по краю спинки без заметного окрыления. 12

+ Листья широкояйцевидные, с дуговидным или паралельно-дуговидным жилкованием. Эремы по краю спинки с широким окрылением до 1–1.2 мм шир. или неравнозубчатые. 10

10. Листья с почти параллельным жилкованием. Доли чашечки остротреугольные, эремы плоско-тетраэдрические, с широким окрылением в форме волнистой каймы. 11

+ Листья с дугонервным жилкованием. Доли чашечки тупо закругленные, эремы с выпуклой и килеватой спинкой, по краю с разнозубчатыми шипами. .....*M. rivularis*

11. Верхняя часть чашечки голая, редко по краю щетинистая, основание чашечки покрыто короткими прижатыми щетинками. Листья снизу голые, сверху редко коротко-щетинистые, жилкование почти параллельное. ..... *M. pterocarpa*

+ Вся чашечка опушена длинными серомохнатыми волосками. Листья снизу обильно опушенные длинными щетинистыми волосками, сверху голые, лишь на верхушке слабо волосистые, жилкование паралельно-дуговидное. ..... *M. pubescens*

12. Эремы 2.2–3.0 мм дл., тетраэдрические с тупой верхушкой, брюшной киль выражен, переходящий в ножку, бока высокие. Поверхность извилисто-складчатая, острошиповатая на складках. 13

+ Эремы крупные, 4.0–4.5 мм дл., дорсивентрально сжатые с коротко вытянутой верхушкой с килеватой спинкой, брюшной киль выражен, бока низкие, ножка отсутствует. Поверхность крупно гребенчато-складчатая, короткошиповатая. .....*M. pilosa*

13. Трубка венчика узкая, длинная, в 2–2.5 раза превышает отгиб. Листья узкие, ланцетные или линейно-ланцетные, на верхушке туповатые. .....*M. davurica*

+ Трубка венчика широкая, примерно равна отгибу. Листья широколанцетные, при основании округлые, на верхушке оттянуто заостренные. ..... *M. stylosa*.

Subgen 1. *Mertensia*.

Sect. 1. *Mertensia*.

Subsect. 1. *Mertensia*. – Typus: тип рода.

Листья голые. Чашечка голая, реже у основания покрыта короткими склереидными щетинками, доли чашечки несросшиеся. Эремы тетраэдрические, без окрыления, бока б. м. высокие.

1. ***M. bracteata*** (Willd. ex Roem. et Schult.) Kamelin, 2009, Бот. журн., 94, 10: 1565. ≡ *Pulmonaria bracteata* Willd. ex Roem. et Schult. 1819, in Syst. veg., ed. 15 bis, 4: 747. ≡ *Lithospermum pallasii* Ledeb. 1829, Icon. Pl. Fl. Ross. cent. 1: 7, tab. 23, nom. illeg. superfl.; id. XI 1829, Fl. Alt. 1: 176. ≡ *Mertensia pallasii* (Ledeb.) G. Don fil. 1838, Syst. 4: 319; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 244; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 256; Оразова, 1964, во Фл. Казахст. 7: 182; Zhu Ge-ling et al., 1995, in Fl. China, 16: 377; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 109; Усик, 2003, в Опред. раст. Алтайск. кр.: 337. ≡ *Steenhammera pallasii* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 13: 243. – Описан с Алтая (“In Monte Sinaja Sopha Sibiriae. ϒ. Pallas”). Lectotypus (Nikiforova, Schekhovtsova, 2019: 118): [Зап. Сиб., Алтайский кр.] “In monte Sinaja Soph[k]a. P.S. Pallas. Herb. Willdenow” (HAL0108230).

– *Mertensia sibirica* auct. non (L.) G. Don fil.: Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 133; Крылов, 1937, во Фл. Зап. Сиб. 9: 2276.

Обитает в субальпийском поясе на высоте 950–1250 м над ур. м. под высокими скалистыми

выступами, ориентированными на север или северо-восток (Usik, 2000).

Азиат. Росс.: Зап.-Сиб.; Алтайская горная страна: А, КАД 1. Китай: Сев.-Вост. Синьцзян (NW Xinjiang).

Редкий эндемичный вид Алтайской горной страны. Известен с горы Синюха, самой высокой точки Колыванского хребта, являющейся locus classicus данного вида. Имеется несколько местонахождений в горах Тарбагатая и одно на Нарымском хребте ([Республика Казахстан] Нарымский хребет, между истоками рр. Джаксыкельды и Канайки, субальпийские луга, 12 VI 1931, Б. Шишкин и Г. Сумневич, LE). Приводится для территории Китая (Синьцзян).

Исследования выявили (Nikiforova, 2008, 2019), что по морфологии цветка и эремов *M. bracteata* (≡ *M. pallasii*) более близкородствен североамериканскому приатлантическому виду *M. virginica* (L.) G. Don fil., а не *M. meyeriana* (= *M. popovii*), как предполагал Попов (Popov, 1953a, b).

2. ***M. sibirica*** (L.) G. Don fil. 1838, Syst. 4: 319; A. DC. 1846, in Prodr. 10: 89; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 243; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 254; Скворцов, 1974, в Опред. высш. раст. Якутии: 414; Zhu Ge-ling et al., 1995, in Fl. China, 16: 376; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 111; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Pulmonaria sibirica* L. Sp. pl. 1753: 135. ≡ *Lithospermum sibiricum* (L.) Lehm. 1816, Asperif. 2: 293. ≡ *Steenhammera sibirica* (L.) Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 13, 2: 247. – Описан из Якутии (р. Лена) ("Habitat in Sibiria. ч."). Lectotypus (Cafferty, Jarvis, 2004: 804): Herb. Linn. No 184.6 (LINN).

– *Mertensia denticulata* auct. non G. Don fil.: Ledeb. 1847–1849, Fl. Ross. 3: 133.

Обитает в таежных лесах по берегам рек, ручьев на хорошо дренированных почвах.

Азиат. Росс.: Тунг.-Лен., Байк. Китай: Шаньси (Shanxi).

Основной ареал вида находится в Восточной Сибири, где он распространен спорадически, образуя несколько анклавов вдоль побережий рек Енисея, Курейки, Подкаменной Тунгуски, Ангары, а на востоке – Лены, Олекмы и низовий Алдана. Также произрастает вдоль южного побережья оз. Байкал на хр. Хамар-Дабан и в Тункинской долине (Nikiforova, 2008). Юго-восточная граница вида проходит по р. Чикой, откуда известны два местонахождения – сел. Жиндо (р. Чикой) и сел. Конкино (р. Катанцы) (Popova, 2017). Южнее, по меридиану, имеются изолированные местонахождения *M. sibirica* на севере Китая (провинция Шаньси), где преобладает умеренно-континентальный муссонный климат.

a. ***M. sibirica*** var. ***jenisseensis*** (Popov) O.D. Nikif., **comb. et stat. nov.**

≡ *Mertensia jenisseensis* Popov, [14 II] 1953, Бот. матер. Герб. Бот. инст. Комарова Акад. наук СССР, 15: 254, 256, in clave; Попов, [14 IV] 1953, в Список раст. Герб. фл. СССР, 12: 40, № 3566, descr. ampl.; он же, [5 II] 1953, во Фл. СССР, 19: 244, nom. inval., descr. ross. ('*jenissejensis*'); Андрулайтис, Водопьянова, 1976, Фл. Путорана: 83; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 109; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 375. – Описан из Восточной Сибири ("Ad fl. Jenissej"). Lectotypus (Nikiforova et al., 2018: 120): "Иркутской губ., Балаганского уезда, окрестности д. Щербаковой. В ельнике, у подошвы горы, близ просачивающихся родников. 14 VI 1907 цв. [fl.], Н. Мальцев" (LE 01035378).

Обитает в лесах по берегам горных ручьев.

Азиат. Росс.: Аркт.-Гип. (Путорана).

Как ранее отмечено (Nikiforova et al., 2018), название вида фигурирует в трех публикациях, вышедших из печати в 1953 году; датой действительного обнародования мы считаем 14.02.1953 (Popov, 1953b).

М.Г. Попов (Popov, 1953a) считал *M. jenisseensis* очень близкой к *M. sibirica* морфологической западной расой, растущей вдоль Енисея. Авторы региональных "Флор" обычно признавали самостоятельность *M. jenisseensis*, но морфологические отличия от *M. sibirica* и границы его распространения оставались неясными и расплывчатыми, поэтому в своих комментариях они отмечали слабую обособленнось *M. jenisseensis* от *M. sibirica*, а скорее, тождественность этих видов (Andrulaytis, Vodopjanova, 1976; Ivanova, 1979).

Изучение материала из Гербариев (NSK, NS, LE) позволило сделать заключение, что на протяжении всего ареала форма венчика, опушение чашечки и листьев у обоих видов сходные. Виды отличаются лишь размерами растений и формой листовой пластинки розеточных побегов, на эти отличительные признаки указывал Попов (Popov, 1953a, b). Так, растения из Иркутской области и Якутии имеют мощный габитус, крупные, до 10 см дл., сердцевидно-яйцевидные листья. Напротив, растения с побережий р. Енисей более низкорослые, с листьями розеточных побегов продолговатыми и более мелкими, до 5–8 см дл. Однако высота растений и размеры листьев варьируют в зависимости от экологии и стадии сбора образцов. Единственным критерием для разграничения *M. sibirica* и *M. jenisseensis* является форма листовой пластинки и ее размеры. Поэтому мы считаем, что *M. jenisseensis* не имеет видовой самостоятельности и является только экологической разновидностью *M. sibirica*. Данный вывод подтверждает ранее проведенное специ-

альное изучение макро- и микроморфологических признаков обоих видов (Nikiforova, 2008).

3. ***M. meyeriana*** Macbride, 1916, Contr. Gray Herb., nov. ser. 48: 52; Zhu Ge-ling et al., 1995 in Fl. China, 16: 376; Камелин, 2009, Бот. журн. 94, 10: 1566. – Описан из Казахстана ("China: [Zaisan] Zairansk, western Mongolia, May 20. 1911, F.N. Meyer, no. 727 (Type, Gray Herb.)"). Holotypus: "Plants of Siberia. *Mertensia*. On Chinese Territory near Saisansk So. Siberia. No 727. F.N. Meyer. May 20 1911. From the United States Department of Agriculture" (GH 00097558).

= *M. popovii* Rubtz. ex Popov, [5 II] 1953, во Фл. СССР, 19: 706, 247 (ross.); Попов, [14 II] 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 256; Оразова, 1964, во Фл. Казахст. 7: 183; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 109; Усик, 2003, в Опред. раст. Алтайск. края: 337. – Описан с хр. Тарбагатай ("In montibus Tarbagatai et Saur, satis frequens, in laricetis superioribus subalpinus v. in pratis subalpinus, interdum ad rupes in angustiis"). Holotypus: "montes Tarbagatai, in angustiis Ak-Tschora, in pratis subalpinus, 2000 m, 20 VI 1948, Stepanova" (LE).

Обитает на хребтах Саур и Тарбагатай [Казахстан] в лесном поясе, на луговых склонах у верхней границы леса.

Алтайская горная страна: КАД (КАД 4, КАД 5).

Редкий эндемичный вид Алтайской горной страны. Как ранее отмечалось (Nikiforova, 2008), *M. meyeriana* (=*M. popovii*) и *M. bracteata* (=*M. pallasii*) имеют сходный мезофитный облик (голые листья и стебли), но хорошо различаются формой венчика, опушением чашечки и плодоножек. У *M. meyeriana* трубка венчика едва превышает колокольчатый отгиб, чашечки у основания и плодоножки опушены короткими щетинистыми волосками. У *M. bracteata* трубка венчика длинная, в 1.5–2 раза превышает широкий отгиб; чашечки и плодононожки голые.

Р.В. Камелин в примечании к виду *M. popovii* описал непростую ситуацию его действительного обнародования и роли Попова в опубликовании вида (Kamelin, 2009).

J.F. Macbride (1916: 52) в протологе неверно процитировал место сбора образца – "Zairansk" вместо "Saisansk", что в дальнейшем вызвало затруднение в понимании данного вида (Popov, 1953a: 249).

Subsect. 2. *Ciliatae* Macbr. ex O.D. Nikif. 2014, Бот. журн. 99, 7: 804. – Typus: *M. ciliata* (James) G. Don fil.

Листья голые, по краю короткореснитчатые. Чашечка голая, доли чашечки в разной степени сросшиеся, по краю короткореснитчатые или голые. Эремы плоскотетраэдрические, с едва заметным окрылением, без ножки.

4. ***M. serrulata*** (Turcz.) DC. 1846, in Prodr. 10: 89; Ledeb., 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 133; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 255; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15 : 258; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 110; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376; Красная кн. респ. Бурятия, 2002: 51. ≡ *Lithospermum serrulatum* Turcz. 1838, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 11, 1: 97, nom. nud. ≡ *Steenhammera serrulata* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 13, 2: 246. – Описан из северного Прибайкалья ("In lapidosis subalpinis inter fluvia Barguzin et Angaram superiorem, ad torrentes inter alpes Kawokta et Ukalkit"). Lectotypus (Nikiforova et al., 2018: 123): "*Lithospermum serrulatum* m. Ad torrentes inter alpes Kawokta et Ukalkit. 1834. Turcz." (LE 01035399).

Обитает на щебнистых склонах субальпийского пояса.

Азиат. Росс.: Байк.

Эндемичный вид Байкальской Сибири, встречается только в пределах Станового нагорья на хребтах Баргузинский, Икатский, Северо-Байкальский, Северо- и Южно-Муйский.

М.Г. Попов (Popov, 1953 a, b) считал, что по наличию чашечки со сросшимися долями *M. serrulata* и *M. tarbagataica* являются близкородственными видами ряда *Utriculosae* Popov. Сравнительно-морфологический анализ североамериканских и азиатских видов выявил, что прибайкальский эндемик *M. serrulata* более близок к североамериканскому виду *M. ciliata*, а не к *M. tarbagataica* (Nikiforova, 2014).

5. ***M. tarbagataica*** B. Fedtsch. 1915, Изв. Петерб. Бот. сада, 15: 402; Переч. раст. Туркест. 1916, 6: 348; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 256; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 258; Оразова, 1964, во Фл. Казахст. 7: 184; Zhu Ge-ling et al., 1995, Fl. China, 16: 376. – Описан с хребта Тарбагатай ("Хребет Тарбагатай, у перевала Су-ассу, 26 VII 1909, № 907, Р. Рожевиц"). Holotypus: "хребет Тарбагатай, у перевала Су-ассу, 26 VII 1909, № 907, Р. Рожевиц" (LE).

Обитает по щебнистым склонам и осыпям субальпийского пояса.

Алтайская горная страна: КАД (КАД 3, КАД 4).

Эндемичный вид Алтайской горной страны, характерный для горных хребтов Саур и Тарбагатай.

От других видов типовой подсекции отличается коротким полузонтиковидным соцветием и голой чашечкой с узкими и сросшимися почти до половины долями.

6. ***M. sinica*** Kamelin, 2009, Бот. журн. 94, 10: 1560. – Описан из Китая. Holotypus: "Китай, Синьцзян-Уйгурский автономный регион, уезд (сомон) Хобоксар (Кобукты), горы Саур, южный

макросклон, в верховьях р. Каракия, подъем на перевал Карагайтынинг-озень("нинкезень"), 2100–2300 м, 11VII 2007, С. Смирнов, Д. Герман, М. Куцев, Венли Чен, Бинь Лю, SRAE № 2007-293" (LE).

Обитает на южных макросклонах, в верховьях рек, на высоте 2100–2300 м над ур. м.

Китай: Синьцзян (Xinjiang).

Узколокальный эндемик, известен из единственного местонахождения на территории северо-западного Китая в Синьцзян-Уйгурском автономном районе на хр. Саур.

Описан сравнительно недавно выдающимся российским ботаником Р.В. Камелиным по материалам совместной экспедиции Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского госуниверситета и Института ботаники АН КНР. По морфологии венчика и сросшимся долям чашечки родствен *M. tarbagataica*, заметно отличаясь от него рослым габитусом и длинными необлиственными цветоносами.

Subsect. 3. *Paniculatae* Macbr. ex O.D. Nikif. 2014, Бот. журн. 99, 7: 804. – Typus: *M. paniculata* (Ait.) G. Don fil.

Листья опушенные. Чашечка густо опушенная, доли чашечки несросшиеся. Эремы высокотетраэдрические, с высокими боками.

9. ***M. pilosa*** (Cham.) DC. 1846, in Prodr. 10: 90; Ledeb. 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 134; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 251; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 257; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Pulmonaria pilosa* Cham. 1829, Linnaea, 4: 449. ≡ *Steenhammera pilosa* (Cham.) Turcz. 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 2: 249. – Описан из Сев. Америки ("E sinu Eschscholzii Americae transbeeringianae retulimus"). Lectotypus (Nikiforova et al., 2018: 122): "[рука Шамиссо:] *Pulmonaria pilosa* N[obis]. Sin. Eschscholzii. Ad[elbert] v[on] Ch[amisso]. Hb. Cham." (LE 01035394).

Обитает вдоль ручьев, по каменистым россыпям.

Азиат. Росс.: Камч.

Узколокальный эндемик. По нашим данным (Nikiforova, 2012) известно единственное местонахождение вида на п-ове Камчатка (хр. Ганальский).

Этот вид наиболее близок к эндемику Аляски *M. alascana* (Britt.) G. Don fil., который в свою очередь проявляет родственные связи с широко распространенным полиморфным североамериканским видом *M. paniculata* (Ait.) G. Don fil. s.l. Для данной группы видов характерны крупные широколанцетные с заостренной верхушкой опушенные листья, густо опушенная чашечка с несросшимися долями, а также высокотетраэдрические эремы с крупногребенчатой и шиповатой поверхностью.

7. ***M. davurica*** (Sims) G. Don fil. 1838, Syst. 4: 318; A. DC. 1846, in Prodr. 10: 91; Ledeb. 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 136; Крылов, 1937, во Фл. Зап. Сиб. 9: 2277 ("*dahurica*"); Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 249; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 256; Грубов, 1982, Опред. сосуд. раст. Монгол.: 208; Zhu Ge-ling et al., 1995, in Fl. China, 16: 376; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 109; Красноборов, 2007, в Опред. раст. респ. Тывы: 395; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 375. ≡ *Pulmonaria davurica* Sims, 1743, Curt. Bot. Mag. № 1743; Lodd. Bot. Cab. 4, tab. 528. ≡ *Steenhammera dahurica* Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 13: 250. – Описан из Даурии ("Raised from seeds sent from the Gorenki garden to Mr. Lambert, by Dr. Fischer. Specimens of the same species are preserved in Pallas's Herbarium..."). Lectotypus (Nikiforova, Schekhovtsova, 2019: 120): [Россия, Вост. Сибирь] "Dauria. Pallas. Herbarium Schreberianum" (M 0174234).

Обитает в степном горном поясе, чаще в луговых степях, предпочитая увлажненные заросли кустарников, по ручьям заходит в лесостепной пояс.

Азиат. Росс.: Алт.-Енис., Байк.; Сев. Монголия; Китай: Сев. Хэбэй (N Hebei).

Сибирско-монгольский вид, основная часть ареала которого находится в пределах 49° и 55° с.ш., но имеется изолированное местонахождение южнее, на территории Китая, в северной части провинции Хэбэй (N Hebei). Наиболее часто вид встречается на юге Забайкальского края, где восточной границей служит р. Аргунь; севернее встречается по р. Амга (Амгинский р-н Якутии). На юго-западе ареал ограничен горами Нарымского хребта (Казахстан: Коргонский белок и горы по реке Берема).

Следует отметить сходное распространение *M. sibirica* и *M. davurica* на юго-восточной границе ареала. Выше отмечалось, что для *M. sibirica* юго-восточным пределом служит р. Чикой (Забайкальский край), затем южнее, в строго меридиональном направлении, после значительного разрыва ареала вид изолированно произрастает на территории Китая. Подобный ареал характерен для *M. davurica*, только по сравнению с *M. sibirica* восточная граница вида проходит по р. Аргунь (Забайкальский край); далее южнее он произрастает в провинции Хэбэй, расположенной восточнее провинции Шаньси.

M. davurica – самый ксерофилизированный вид рода *Mertensia* не только по условиям местообитания, но и по ксероморфному облику.

8. ***M. stylosa*** (Fisch.) DC. 1846, in Prodr. 10: 91; Ledeb. 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 135; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 248; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 256; Грубов, 1982, Опред. сосуд.

раст. Монгол.: 208; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 111; Красноборов, 2007, в Опред. раст. респ. Тывы: 394; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Pulmonaria stylosa* Fisch. 1812, Mém. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 3: 62. ≡ *Steenhammera stylosa* (Fisch.) Turcz. 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 2: 248. – Описан из высокогорий Восточного Саяна ("...Mr. de Treskine, Gouverneur d'Irkoutzk..."). Lectotypus (Nikiforova et al., 2018: 122): "*stylosa* m. Treskin, Sibir. Herb. Fischer" (LE 01035396).

Произрастает на увлажненных лугах субальпийского пояса, иногда заходит в лесной пояс.

Азиат. Росс.: Алт.-Енис., Тунг.-Лен., Байк.; Сев. Монголия.

Сибирско-монгольский вид. Его ареал по всем направлениям, кроме северного, значительно у́же по сравнению с близкородственным видом *M. davurica*. Его юго-восточным пределом служит голец Сохондо (Забайкальский край), а юго-западным – хр. Танну-Ола (р. Каргы).

От *M. davurica* хорошо отличается формой листа и венчика. У *M. davurica* листья узкие, ланцетные или линейно-ланцетные; трубка венчика узкая, длинная, в 2–2.5 раза превышает отгиб. У *M. stylosa* листья широколанцетные, при основании округлые, на верхушке оттянуто заостренные; трубка венчика широкая, примерно равна отгибу (Nikiforova, 2008).

Sect. 2. *Pterocarpeae* Popov ex O.D. Nikif. 2014, Бот. журн. 99, 7: 805. – Typus: *M. pterocarpa* (Turcz.) Tatew. et Ohwi.

Виды секции *Pterocarpeae* отличаются от других видов рода формой эрема и типом жилкования листа. Для них характерны плоско-тетраэдрические эремы с широким, слегка волнистым окрылением и широкояйцевидные листья с дуговидным или паралельно-дуговидным жилкованием.

10. ***M. pterocarpa*** (Turcz.) Tatew. et Ohwi, 1933, Acta Phytotax. Geobot. 2: 25; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 254; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 258; Старченко, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 259; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Steenhammera pterocarpa* Turcz. 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 2: 245. – Описан с Курильских островов ("*Pulmonaria denticulata* Cham. in Linnaea IV. p. 448? sed vix *Lithospermum denticulatum* Lehm.? ...Specimen meum ex insulis Kurilensibus provenit"). Holotypus: "[рука Турчанинова:] *Steenhammera pterocarpa* m. *Pulmonaria denticulata* Cham.? Species propria *Mertensia pterocarpa* dicenda. Insulae Kurilenses"; "Herbarium proprium Turczaninovii" (LE 01035397).

= *M. rivularis* (Turcz.) DC. var. *japonica* Takeda, 1911, Journ. Bot. (London), 49: 222. – Описан из Японии. Typus – ?

= *M. pterocarpa* var. *yezoensis* Tatew. et Ohwi, Acta Phytotax. Geobot. 2, 2: 106; Ohwi, 1965, Fl. Japan: 761. – Описан с о-ва Хокайдо, более ранее название которого Езо (Yezo). По протологу: "Hab. Yezo: mt. Ashibetsu (H. Koidzumi in 1915 – Typus), ejusd.l oc. (S. Nishida et H. Yanagisawa in 1913), mt. Yubari (H. Takeda et Tatewaki in 1921)".

= *M. pterocarpa* f. *yoshimurae* T. Fukuda et Hideki Takah. 2002, Journ. Jap. Bot. 77(3): 168. – Описан с о-ва Итуруп (Курильские о-ва). По протологу: "Typus: the Kuril Islands, Isl. Iturup, Porosu-Sokiya, Jul. 30, 1938. B. Yoshimura & H. Yokoyama s.n." (SAPS).

Обитает на лужайках по склонам гор.

Азиат. Росс.: Камч., Сах.; Япония (о. Хоккайдо).

Узколокальный эндемик южных островов Курильской гряды – Итурупа, Шикотана, Урупа и Компаляйского. Во "Flora of Japan" (Ohwi, 1965) приводится для о. Хоккайдо как особая разновидность – *M. pterocarpa* var. *yezoensis* Tatew. et Ohwi.

11. ***M. pubescens*** (Roem. et Schult.) DC. 1846, in Prodr. 10: 90; Старченко, 1979, Бот. журн. 64, 11: 1669; Старченко, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 260; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Pulmonaria pubescens* Roem. et Schult. 1819, Syst. Veg. 4: 744. Описан с Курильских островов ("In insulis Curilibus invenit Steller, misit Pallas"). Lectotypus (Nikiforova, Schekhovtsova, 2019: 123): [Сахалинская обл.] "In insulis Curilibus. Legit Steller, ex Herb. Pallas, dedit Willdenow" (HAL01082132).

= *Lithospermum kamczaticum* Turcz. I 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 1: 75. ≡ *M. kamczatica* (Turcz.) DC. 1846, in Prodr. 10: 100; Ledeb. 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 136; Комаров, 1930, Фл. полуострова Камчатки, 3: 53; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 253; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 258; Hulten, 1974, Fl. Alaska & Neighb. Territ.: 783. – Описан с Камчатки ("Prope Tigil in Kamczatka"). Holotypus: ("Lectotypus", R. Kam[elin], in sched.): "[рука Турчанинова:] *Steenhammera kamczatica* m. *Lithospermum kamczaticum* m. Tigil" (LE 01035376).

= *Mertensia elliptica* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1: 135; Комаров, 1930, Фл. полуострова Камчатки, 3: 55. – Описан с Камчатки ("Hab. in Kamtschatka! (Eschscholtz pl. exs.)". Holotypus ("Lectotypus", R. Kam[elin], in sched.): "*Mertensia elliptica* Ledeb. fl. ross. Kamtschatka. Eschscholtz. Herb. Ledebour" (LE 01035377).

= *Mertensia longistyla* Ledeb. 1847, Fl. Ross. 3, 1: 135; Комаров, 1930, Фл. полуострова Камчатки, 3: 55. – Описан с Камчатки (о. Корагинский) ("Hab.

in insula Koräginsk! (Mertens)"). Lectotypus (Kamelin, in Nikiforova et al., 2018: 121): "[рука Ледебура:] *Mertensia longistyla* Ledeb. fl. ross. Ins. Koraginsk. Mertens. Herb. Ledebour" (LE 01035384).

= *M. nivalis* Kom. 1930, Фл. полуострова Камчатки, 3: 54 ('*nivalie*'). – Описан с Камчатки ("1909 г. 1. 7 VII, луговины по склонам трога р. Кашхан, выше Пущинских гор. ключей, вблизи тающего снега, небольшими группами"). Lectotypus (Nikiforova et al., 2018: 121): "№ 2823. *Mertensia nivalis* Kom. = *Mertensia kamtschatica* DC. f. *nivalis*. Камчатская экспедиция Ф.П. Рябушинского. Верховье р. Кашкан. Близ селения Пущиной. 24 VI [7 VII] 1909. Собрал В. Комаров. V. Komarov. Iter Kamczaticum II"; "[рука Комарова:] Камчатка [№] 2823. Пущинские горячие ключи. 24 VI 1909" (LE 01035391).

Азиат. Росс.: Чук., Охот., Камч., Сах.

Распространен в южной части Чукотского п-ова, Магаданской области, в Охотии, на Камчатке и Сахалине. Произрастает на склонах гор, по берегам рек, ручьев и на лужайках.

От близкородственного вида *M. pterocarpa* хорошо отличается опушением чашечки и листьев, а также жилкованием листа. У *M. pubescens* чашечка густо опушенная длинными серомохнатыми волосками, изнутри почти голая, листья с обеих сторон опушенные, жилкование листа дугонервно-параллельное. У *M. pterocarpa* доли чашечки голые, лишь по краю и изнутри коротковолосистые, жилкование листа почти параллельное.

12. ***M. rivularis*** (Turcz.) DC. 1846, in Prodr. 10: 90; Ledeb. 1847-1849, in Fl. Ross. 3: 135; Попов, 1953, во Фл. СССР, 19: 251; Попов, 1953, Бот. мат. (Ленинград), 15: 257; Скворцов, 1974, в Опред. высш. раст. Якутии: 415; Старченко, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 260; Никифорова, 1997, во Фл. Сиб. 11: 110; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. ≡ *Lithospermum rivulare* Turcz. I 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 1: 74. ≡ *Steenhammera rivularis* (Turcz.) Turcz. III–IV 1840, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 13, 2: 248. – Описан между Якутском и Охотском ("Inter Jacutiam et Ochotiam ad rivulos"). Lectotypus (Kamelin in Nikiforova et al., 2018: 119): "[рука Турчанинова:] *Lithospermum rivulare* m. Ab affini *L. styloso* differt calycibus minus stylosis floribus minoribus... Ad viam Ochotensem ad rivulos invenit Kuznetsoff 1835. Turcz." (LE 01035387).

Обитает по берегам горных рек и ручьев.

Азиат. Росс.: Охот., Тунг.-Лен., Амур., Маньч., Сах.

Охотский материковый вид, встречается в юго-восточной части Якутии на хребтах Алдано-Учурский и Токинский Становик (Kuznetsova, Zakharova, 2012), далее южнее он распространен в пределах российского Дальнего Востока, обычен в Уссурийском крае, а также в Верхне-Зейском, Нижне-Зейском и Буреинском районах Амурской области.

Subgen. 2. *Steenhammera* (Reichenb.) O.D. Nikif. 2014, Бот. журн. 99, 7: 808. ≡ Gen. *Steenhammera* Reichenb. 1830, Fl. Germ. excurs. 1: 337; Turcz. 1840, Bull. Soc. Nat. Moscow, 13, 5: 245. – Typus: *M. maritima* (L.) S. F. Gray.

К настоящему времени подрод *Steenhammera* насчитывает два вида и один подвид (Nikiforova, 2011). *M. maritima* (L.) S.F. Gray s. str. является циркумполярной расой, распространенной по полярным побережьям Северной Америки, Гренландии, северной Британии и Ирландии, Скандинавии и Кольского п-ова, далее вдоль Онежской губы, где восточной границей вида служит дельта Северной Двины. По арктическому побережью Западной и Восточной Сибири он отсутствует, а к востоку от устья р. Колымы по северному побережью Чукотского п-ова произрастает особая морфолого-географическая раса, которая была описана как *M. maritima* subsp. *czukotica*.

13. ***M. maritima*** (L.) S.F. Gray subsp. ***czukotica*** O.D. Nikif. 2011, Новости сист. высш. раст. 42: 195; Никифорова, 2012, в Консп. фл. Азиат. России: 376. – *M. maritima* auct. non: Старченко, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 259, p.p. – Описан с Чукотского п-ова ("Typus: Respublica nat. Czukczorum, pagus Uzulen, sinus terrarum glareosus. 21 VII 1958, № 356. T. Derviz-Sokolova (LE)"). Holotypus: "Чукотский национальный округ, пос. Узулен, галечниковая коса. 21 VII 1958, № 356, Т. Дервиз-Соколова" (LE 01035390).

Азиат. Росс.: Чук.

Обитает на галечниковых побережьях.

Распространен на Чукотском п-ове по побережьям Восточно-Сибирского и Чукотского морей к востоку от устья р. Колымы, на о. Врангеля и близлежащей территории Аляски.

14. ***M. simplicissima*** (Ledeb.) G. Don fil. 1838, Syst. 4: 319; A. DC. 1846, in Prodr. 10: 89; Ledeb. 1847–1849, in Fl. Ross. 3: 132. ≡ *Pulmonaria simplicissima* Ledeb. 1815, Mem. Acad. Petersb. 5: 518. – Описан с побережья Тихого океана ("Hab. in Sibiria orientali"). Typus – ? Specimen originale ("Typus", anon., in sched.): "*Pulmonaria simplicissima* mihi. Hb. Sib. [далее неразб.:] Gryph. og. [09?]. Herb. Ledebour" (LE 01035395).

= *M. maritima* subsp. *asiatica* Takeda, 1915, Journ. Bot. 49: 222; Комаров, 1930, Фл. полуострова Камчатки, 3: 52; Hulten, 1974, Fl. Alaska et Neighb. Territ.: 781; Ворошилов, 1982, Опред. раст. сов. Дальн. Вост.: 484. ≡ *M. asiatica* (Takeda) Macbr. 1916, Contrib. Gray Herb. n. s. 48: 53; Ohwi, 1965, Fl. of Japan: 761. – Описан с Камчатки ("Hab. Kamtshatka (Beechey; Littledale...)". Typus – ?

– *M. maritima* auct. non (L.) S.F. Gray: Старченко, 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 259, p. p.

Обитает по морским побережьям.

Азиат. Росс.: Маньч. (Уссурийский р-н), Камч., Сах.; Япония.

Распространен вдоль побережий Камчатского п-ова, на литоралях Охотского и Японского морей, островах Курильской гряды, Сахалина, Хоккайдо и северной части Хонсю.

Литоральная тихоокеанская раса под названием *M. simplicissima* долгое время не признавалась за самостоятельный вид. Более подробно номенклатурная история данного таксона была описана ранее (Nikiforova, 2011). Пацифический вид *M. simplicissima* существенно отличается от *M. maritima* s. l. размерами венчика, наличием выраженных двулопастных сводиков, а также крупными пыльниками и пыльцевыми зернами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту АААА-А17-117012610055-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Andrulaytis et al.] Андрулайтис С.Ю., Водопьянова Н.С., Иванова М.М., Киселева А.А., Малышев Л.И., Петроченко Ю.Н. 1976. Состав флоры Путорана. – В кн.: Флора Путорана. Новосибирск. С. 82–83.

Cafferty S., Jarvis C.E. 2004. Typification of Linnaean plant names in Boraginaceae. – Taxon. 53 (3): 799–805.

[Ivanova] Иванова М.М. 1979. *Mertensia* Roth. – В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 2. Новосибирск. С. 726–741.

Ge-Ling Z., Riedl H., Kamelin R. 1995. *Mertensia* Roth. – In: Flora of China. Vol. 16. Beijng. P. 329–427.

[Kamelin] Камелин Р.В. 2005. Краткий очерк природных условий и растительного покрова Алтайской горной страны. – В кн.: Флора Алтая. Т. 1. Барнаул. С. 22–98.

[Kamelin] Камелин Р.В. 2009. Новый вид рода *Mertensia* (Boraginaceae) из Западного Китая и номенклатурные заметки о некоторых сибирских видах рода. – Бот. журн. 94 (10): 1560–1567.

[Kuznetsova, Zakharova] Кузнецова Л.В., Захарова В.И. 2012. Конспект флоры Якутии: Сосудистые растения. Новосибирск. 272 с.

Macbride J.F. 1916. Notes on certain Borraginaceae. III. – Contrib. Gray Herb. n. s. 48: 39–58.

[Malyshev et al.] Малышев Л.И., Байков К.С., Доронькин В.М. 2000. Флористическое деление Азиатской России на основе количественных признаков. – Krylovia. 2 (1): 3–16.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2006. Особенности изменчивости морфологической структуры у близкородственных видов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae Juss.). – В сб.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Материалы V Международной научно-практической конференции. Барнаул. С. 169–172.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2011a. Байкальский эндемик *Mertensia serrulata* (Boraginaceae) и его родственные связи. – Растительный мир Азиатской России. 1: 36–40.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2011b. О видах секции *Steenhammera* (Reichenb.) A. Gray рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). – Новости сист. высш. раст. 42: 192–197.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2012. Род *Mertensia*. – В кн.: Конспект флоры Азиатской России. Сосудистые растения. Новосибирск. С. 375–376.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2014. Система рода *Mertensia* (Boraginaceae). – Бот. журн. 99 (7): 794–810.

[Nikiforova] Никифорова О.Д. 2019. Родственные связи азиатских и североамериканских видов рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). – В сб.: Ботанико-географические исследования. Камелинские чтения. Пермь. С. 128–131.

[Nikiforova et al.] Никифорова О.Д., Раенко Л.М., Соколова И.В. 2018. Типовые образцы названий таксонов рода *Mertensia* (Boraginaceae) в коллекции сектора Сибири и Дальнего Востока Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). – Turczaninowia. 21 (2): 117–132. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.13

[Nikiforova, Schekhovtsova] Никифорова О.Д., Шеховцова И.Н. 2019. Лектотипификация некоторых названий видов рода *Mertensia* (Boraginaceae), описанных по материалам П.С. Палласа. – Бот. журн. 104 (11): 117–127. https://doi.org/10.31857/S0006813619110140

Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington, D.C. 1067 p.

[Popov] Попов М.Г. 1953a. Сем. Бурачниковые – Boraginaceae. – В кн.: Флора СССР. Т. 19. М.; Л. С. 97–691.

[Popov] Попов М.Г. 1953b. О системе и филогенетическом развитии рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae) на основании сравнения американских и азиатских видов. – Бот. матер. Герб. Бот. инст. Комарова Акад. наук СССР. Т. 15. С. 248–266.

[Popov] Попов М.Г. 1953c. Бурачниковые. – В кн.: Список раст. герб. Фл. СССР. Т. 12 (72). С. 29–68 (3551–3600).

[Popova] Попова О.А. 2017. Мертенсия сибирская – *M. sibirica* (L.) G. Don fil. – В кн.: Красная книга Забайкальского края. Растения. Новосибирск. С. 180–181.

[Usik] Усик Н.А. 2000. Бурачниковые Алтая (экология, биология, хорология, охрана и рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул. 23 с.

SYNOPSIS OF ASIAN SPECIES OF THE GENUS *MERTENSIA* (BORAGINACEAE)

O. D. Nikiforova

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

e-mail: Nikiforovansk@yandex.ru

The article presents the synopsis (check-list) of Asian species of the genus *Mertensia* Roth (Boraginaceae), which includes 14 species and one variety of two subgenera and three sections of the original system. For each species, a nomenclature quotation, information about its type, the accepted name and main synonyms, as well as updated data on the distribution and ecology of the species are given. It has been established that most of the species are concentrated in the mountains of Southern Siberia, 4 species being endemic to the Altai mountain area. Within the Russian Far East, species of the distinct section *Pterocarpeae* Popov ex O.D. Nikif grow. Original keys are given for identification of Asian species. The name in the new rank is published: *M. sibirica* var. *jenisseensis* (Popov) O.D. Nikif.

Keywords: Boraginaceae, *Mertensia*, taxonomy, synopsis, Asia, geography

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the the project of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, No. AAAA-A17-117012610055-3.

REFERENCES

Andrulajtis S.J., Vodopjanova N.S., Ivanova M.M., Kiseleva A.A., Malyschev L.I., Petrochenko J.N. 1976. Sostav flory Putorana [Composition of the flora of Putorana]. – In: Flora Putorana. Novosibirsk. P. 82–83 (In Russ.).

Cafferty S., Jarvis C.E. 2004. Typification of Linnaean plant names in Boraginaceae. – Taxon. 53 (3): 799–805.

Ivanova M.M. 1979. *Mertensia* Roth. Flora Sibiriae Centralis. Vol. 2. Novosibirsk. P. 726–741 (In Russ.).

Ge-Ling Z., Riedl H., Kamelin R. 1995. *Mertensia* Roth. Flora of China. Vol. 16. Beijng. P. 329–427.

Kamelin R.V. 2005. Brief characteristics of natural conditions and vegetation of Altai mountain country. Flora Altaica. Vol. 1. Barnaul. P. 22–98.

Kamelin R.V. 2009. A new species of *Mertensia* (Boraginaceae) from West China and taxonomical notes on some species of the genus in Siberia. – Botanicheskiy zhurnal. 94(10): 1560–1567 (In Russ.).

Kuznetzova L.V., Zakharova V.I. 2012. Konspekt flory Yakutii: Sosudistyye rasteniya [Conspectus of the flora of Yakutia: Vascular plants]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).

Macbride J.F. 1916. Notes on certain Borraginaceae. III. – Contrib. Gray Herb. n. s. 48: 39–58.

Malyshev L.I., Baikov K.S., Doronkin V.M. 2000. Floristik division of Asiatik Russia on the basis of quantitative data. – Krylovia. 2 (1): 3–16 (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2006. Some peculiarities of the variability of the morphological structure at related species in the genus *Mertensia* Roth (Boraginaceae Juss.). – In: Problems of botany of South Siberia and Mongolia. – Proceedings of 5th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, 21–23 November 2006). Barnaul. P. 169–172 (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2011a. Baical endemic *Mertensia serrulata* (Boraginaceae) and its relationships. – Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 1: 36–40 (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2011b. On species of the *Mertensia* Roth section *Steenhammera* (Reichenb.) A. Gray рода *Mertensia* Roth (Boraginaceae). – Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 42: 192–197 (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2012. Gen. *Mertensia*. – In: Conspectus florae Rossiae Asiaticae: Plantae Vasculares. Novosibirsk. P. 375–376.

Nikiforova O.D. 2014. System of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). – Botanicheskiy zhurnal. 99 (7): 794–810 (In Russ.).

Nikiforova O.D. 2019. Family ties in Asian and North American species of the genus *Mertensia* (Boraginaceae). – Botaniko-geographicheskie issledovaniya. Kamelinskie chteniya: sb. nauch. tr. Permskogo gos. Nauchno-issledovatel'skogo universiteta; in-t im. V.L. Komarova. Perm'. P. 128–131 (In Russ.).

Nikiforova O.D., Raenko L.M., Sokolova I.V. 2018. Type specimens of the names of the genus *Mertensia* (Boraginaceae) taxa in collections of the sector of Siberia and Far East in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). – Turczaninowia. 21 (2): 117–132 (In Russ.).
https://doi.org/10.14258/turczaninowia.23.1.7

Nikiforova O.D., Schekhovtsova I.N. 2019. Lectotypification of names of species of the genus *Mertensia* (Boraginaceae) described on materials of P.S. Pallas. – Botanicheskiy zhurnal. 104 (11): 117–127 (In Russ.). https://doi.org/10.31857/S0006813619110140

Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington, D.C. 1067 p.

Popov M.G. 1953a. Boraginaceae. – In: Flora SSSR [Flora of the USSR]. Vol. 19. Moscow, Leningrad. P. 97–691 (In Russ.).

Popov M.G. 1953b. De generis Mertensiae Roth (Boraginaceae) systemate et evolutione comparatis speciebus americanis et asiaticis adnotationes). – Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 15: 248–266 (In Russ.).

Popov M.G. 1953c. Boraginaceae. – Spisok Rast. Gerb. Fl. S.S.S.R. [List of the plants of the USSR flora]. 12, 72: 29–68 (№№ 3551–3600) (In Russ.).

Popova O.A. 2017. *Mertensia sibirica* (L.) G. Don fil. – Krasnaya kniga Zabaykal'skogo kraya. Rasteniya. Novosibirsk. P. 180–181 (In Russ.).

Usik N.A. 2000. Burachnikovye Altaya (ekologiya, biologiya, chorologiya, okhrana i ratsional'noe ispol'zovanie). [Boraginaceae of Altai (ecology, biology, chorology, protection and rational use]: Avtoreferat diss. ... kand. biol. nauk. Barnaul. 23 p. (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 303–305

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

EVERSMANNIA SUBSPINOSA (FABACEAE) – НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ КАЛМЫКИИ

© 2021 г. А. П. Лактионов[1,*], А. Ю. Королюк[2,], О. В. Волобоева[1]**

[1] *Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Астраханский государственный университет" пл. Шаумяна, 1, Астрахань, 414000, Россия*

[2] *Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия*

**e-mail: alaktionov@list.ru*

***e-mail: akorolyuk@rambler.ru*

Поступила в редакцию 16.06.2020 г.
После доработки 06.11.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

При проведении флористических и геоботанических исследований в Кетченеровском районе Республики Калмыкия, нами впервые найден новый для Республики вид *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC) B. Fedtsch. (Fabaceae).

Ключевые слова: Республика Калмыкия, *Eversmannia subspinosa*, новая находка

DOI: 10.31857/S0006813621030042

Во время поездки, совершенной весной 2020 года по Республике Калмыкия, авторами данной работы был обнаружен вид *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC) B. Fedtsch. (рис. 1), в Кетченеровском районе.

Кетченеровский р-н, окр. с. Годжур, возвышенность Ергени. На супесчаной почве, по верхней части южного склона балки, в сообществах степных гемиксерофитов, 46°57'25.5" с.ш., 44°28'16.7" в.д., 140 м над ур. моря, 29.05.2020.

В данной местности вид сопровождают – *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult., *Alyssum desertorum* (Stapf) Botsch, *Artemisia lerchiana* Weber ex Stechm., *Astragalus psiloglottis* Stev. in DC., *Atraphaxis replicata* Lam., *Bassia prostrata* (L.) A.J. Scott, *Bromus squarrosus* L., *Ephedra distachya* L., *Galatella villosa* (L.) Reich. fil., *Hippochaete ramosissima* (Desf.) Boern., *Iris pumila* L., *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Lagoseris macrantha* (Bunge) Iljin, *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort., *Linum austriacum* L., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC., *Poa bulbosa* L., *Rindera tetraspis* Pall., *Scorzonera laciniate* L., *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Tanacetum achilleifolium* (M. Bieb.) Sch. Bip., *Veronica multifida* L.

Особенности распространения и биологии *E. subspinosa* на Северо-Восточном Прикаспии были рассмотрены нами ранее (Laktionov et al., 2018). Ареал вида включает Арало-Каспийский, Прибалхашский, Джунгаро-Тарбагатайский, Сыр-Дарьинский и Тянь-Шанский районы Средней Азии (Komarov et al., 1948).

Нужно отметить, что на северо-западной границе своего ареала *E. subspinosa* изредка цветет, но в большинстве случаев плоды не образуются. За более чем 25-летний период фенологических наблюдений за популяцией *E. subspinosa* на горе Большое Богдо, мы отмечали образование плодов только один раз. Распространение растений происходит почти исключительно за счет длинного корневища, которое хорошо укрепляет склоны горы и балки, препятствуя образованию оползней.

В связи с тем, что *E. subspinosa* на северо-западной границе ареала часто не образует плодов, мы приводим краткое морфологическое описание растения, позволяющее идентифицировать его в полевых условиях. *Eversmannia subspinosa* представляет собой колючий, сильно ветвистый кустарник 15–130 см выс., стебли покрыты желтовато-серой растрескивающейся корой. Годичные побеги, черешки листьев и цветоносы беловатые от мелких прижатых волосков. На стеблях равномерно расположены острые шипы 5–18 мм дл. Листья непарноперистые, на черешках 2–5 мм дл., с 4–8 парами эллиптических или обратнояйцевидных, на верхушке коротко шиповидно заостренных, снизу прижато-волосистых листочков 4–10 мм дл. и 2–4 мм шир. Венчик пурпур-

Рис. 1. Гербарный образец *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch.

Fig. 1. Herbarium specimen of *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch.

ный, 1.2–1.5 см дл. Чашечка прижато-волосистая, 4–5 мм дл.

В России *Eversmannia subspinosa* ранее была достоверно известна только с горы Большое Богдо (Laktionov, 2018). В связи с находкой вида в центральной части восточного макросклона возвышенности Ергени встает вопрос о высокой степени вероятности нахождения *E. subspinosa* Александром Беккером в середине XIX века в северной части возвышенности Ергени (г. Красноармейск, Волгоградская область) (Fedtschenko, 1931: 615).

Вид занесен в Красную книгу Российской Федерации (Sagalayev, 2008) и Астраханской области (Laktionov, 2014). Гербарные образцы новой находки хранятся в Гербарных фондах Астраханского государственного университета (AGU) и Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (NS).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Fedtschenko] Федченко Б.А. 1931. Флора Юго-востока. Вып. V. Berberidaceae – Cornaceae. Л. С. 365–837.

[Komarov et al.] Комаров В.А., Шишкин Б.Л., Бобров Е.Г. 1948. Флора СССР. Т. 13. М., Л. С. 258–259.

[Laktionov] Лактионов А.П. 2014. Эверсмания почти-колючая – *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. – В кн.: Красная книга Астраханской области. Астрахань. С. 99–100.

[Laktionov] Лактионов А.П. 2018. Род 28 (3777) *Eversmannia* Bunge – Эверсмания. – В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Т. 2. М. С. 744.

[Laktionov et al.] Лактионов А.П., Волобоева О.В. 2018. Эверсмания слегка-колючая (*Eversmannia subspinosa*, Fabaceae) и ее “флористическая свита” как представители реликтовой флоры соляно-купольных возвышенностей Северного Прикаспия. – Растительный мир Азиатской России. 3 (35): 53–56.

[Sagalayev] Сагалаев В.А. 2008. Эверсмания почти-колючая – *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. – В кн.: Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. С. 229–230.

EVERSMANNIA SUBSPINOSA (FABACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF KALMYKIA

A. P. Laktionov,[a,#], A. Yu. Korolyuk,[b,##], and O. V. Voloboeva[a]

[a] *Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Astrakhan State University” Shaumyana Sq., 1, Astrakhan, 414000, Russian Federation*

[b] *Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russian Federation*

[#] *e-mail: alaktionov@list.ru*

[##] *e-mail: akorolyuk@rambler.ru*

Eversmannia subspinosa (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch., a new species to the flora the Republic of Kalmykia, was found for the first time during floristic and geobotanical research in Ketchenerovsky district.

Keywords: Republic of Kalmykia, *Eversmannia subspinosa*, new find

REFERENCES

Fedtschenko B.A. 1931. Flora of the South-East. Issue V. Berberidaceae – Cornaceae. Leningrad. P. 365–837 (In Russ.).

Komarov V.A., Shishkin B.L., Bobrov Ye.G. 1948. Flora SSSR [Flora of the USSR]. Vol. 13. Moscow, Leningrad. P. 258–259 (In Russ.).

Laktionov A.P. 2014. *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. – In: Krasnaya kniga Astrakhanskoy oblasti [Red Book of the Astrakhan region]. Astrakhan'. P. 99–100 (In Russ.).

Laktionov A.P. 2018. Genus 28 (3777) *Eversmannia* Bunge – Eversmannia. – In: Flora of the Lower Volga. Vol. 2. Moscow. P. 744 (In Russ.).

Laktionov A.P., Voloboeva O.V. 2018. Eversmaniya slegka-kolyuchaya (*Eversmannia subspinosa*, Fabaceae) i yeye "floristicheskaya svita" kak predstaviteli reliktovoy flory solyano-kupol'nykh vozvyshennostey Severnogo Prikaspiya [*Eversmannia subspinosa* (Fabaceae) and its "floristic suite" as representatives of relict flora of salt-dome hills of the Northern Caspian]. – Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 3 (35): 53–56 (In Russ.).

Sagalayev V.A. 2008. *Eversmannia subspinosa* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch. – In: Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) [Red Book of the Russian Federation (Plants and Fungi)]. Moscow. P. 229–230 (In Russ.).

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 106, № 3, с. 306–311

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ЕВГЕНИЙ ЛЕОНИДОВИЧ ЛЮБАРСКИЙ (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

© 2021 г. Г. В. Демина[1,*], О. А. Тимофеева[1,]**

[1] *Казанский федеральный университет*
ул. Кремлевская, 18, Казань, 420008, Россия

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

***e-mail: otimofeeva2008@mail.ru*

Поступила в редакцию 09.10.2020 г.
После доработки 26.10.2020 г.
Принята к публикации 10.11.2020 г.

DOI: 10.31857/S0006813621030029

Евгений Леонидович Любарский, известный геоботаник, возглавляющий Казанскую геоботаническую школу, родился 3 октября 1930 г. в Шкотовском районе Приморского края, в лесном урочище Соловейцев Ключ Майхинского опытного лесхоза. Там он провел свои юные годы. Затем семья переехала в г. Хабаровск. Отец Евгения Леонидовича Леонид Вадимович возглавлял сектор защиты леса Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства и с детства прививал сыну любовь к лесу, растениям, родной природе. В 1948 г. Е.Л. Любарский закончил с золотой медалью среднюю школу № 19 г. Хабаровска. Он твердо решил стать биологом. Было решено поступать в Казанский государственный университет на биолого-почвенный факультет, т. к. в Казани проживали родственники семьи. В дальнейшем вся жизнь Е.Л. Любарского была связана с Казанью и Казанским государственным университетом.

Успешно сдав экзамены, он был зачислен студентом. Учился Евгений Леонидович с большим прилежанием и интересом, участвовал в научных экспедициях. Так, после окончания 3 курса в 1951 г. (в рамках производственной практики) он принимал участие в совместной экспедиции Ботанического института АН СССР (Ленинград) и Дальневосточного филиала АН СССР (Владивосток). Целью экспедиции было изучение запасов растений, содержащих дубильные вещества, в Приморском крае. Е.Л. Любарскому было поручено изучение растений рода *Cacalia* L., имеющих своеобразные способы вегетативного размножения. Именно это способствовало возникновению многолетнего интереса к вегетативно-подвижным растениям и послужило приоритетным направлением его научных исследований.

В 1952 г. Е.Л. Любарский в составе группы студентов кафедры ботаники КГУ принял участие в научной экспедиции, проводимой для обследования кормовых угодий Бурятской АССР. Результатом экспедиции явилось составление геоботанических карт кормовых угодий с подробными геоботаническими описаниями и рекомендациями по мерам сохранения и улучшения кормовой базы республики.

В 1953 г. Е.Л. Любарский с отличием окончил биолого-почвенный факультет КГУ и был приглашен на работу на кафедру геоботаники КГУ в должности ассистента. На кафедре, кроме учебной работы, он сразу же активно начал заниматься научной деятельностью. Под руководством известного ботаника, своего учителя и научного руководителя профессора Маркова М.В., Е.Л. Любарский занялся исследованиями лугов поймы в долине реки Меши в Татарской АССР. Им проводились различные стационарные и маршрутные исследования. В результате этой работы были выделены, описаны и охарактеризованы луговые ассоциации, составлена и обоснована их двумерная экологическая ординация, сделана геоботаническая карта поймы р. Меши, показано влияние отдельных экологических факторов на соотношение различных низовых длиннокорневищных и верховых злаков в пойменных фитоценозах. В 1959 г. Е.Л. Любарский успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему “Луга в пойме р. Меши” по специальности “ботаника” в Ботаническом институте АН СССР в г. Ленинграде (Sabirov et al., 2011).

В последующем приоритетным направлением научных исследований Е.Л. Любарского явилось изучение морфологии, экологии и роли в фитоценозах вегетативно-подвижных, особенно длиннокорневищных и наземно-ползучих расте-

ний. Им разработаны оригинальные методы построения биоморфологических рядов травянистых многолетников, классификация органов вегетативного возобновления и размножения растений, классификация жизненных форм растений, сформулированы понятия “вегетативный однолетник”, “экотропизм” и “фитотропизм”. Проведены экспериментальные работы по изучению этих явлений на плагиотропных корневищах и подземных столонах. Это позволило выявить обоснованный методами математической статистики, выраженный экотропизм и фитотропизм на уровне “золотого сечения”, что позволило понять биологический смысл данного явления (Sitnikov et al., 2010).

В 1962 г. Е.Л. Любарский был избран на должность доцента кафедры геоботаники, а с 1964 г. стал доцентом кафедры ботаники после объединения кафедр систематики растений и геоботаники в одну кафедру. Кроме того, в 1962 г. он был заместителем декана, а в 1963–1965 гг. – деканом биолого-почвенного факультета КГУ.

Начиная с середины 1960-х годов, Е.Л. Любарский развернул большой цикл популяционных исследований. Им были разработаны принципы и методы морфоструктурного и пространственно-структурного анализов ценотических популяций вегетативно-подвижных растений. Он предложил оригинальный метод “популяционного поля” для исследований популяционной структуры ценопопуляций. С помощью этого метода им изучены особенности размещения в фитоценозах ценопопуляций некоторых видов длиннокорневищных растений, особенности размещения *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Elytrigia repens* (L.) Nevski при их совместном произрастании в растительных сообществах. На примере ряда видов показано, что максимизация плотности ценопопуляций ведет к минимизации площади проявления такой плотности. На примере ценопопуляции *Ranunculus repens* L. в эксперименте изучен механизм эквифинального приведения к оптимальной плотности при исходной различной плотности ценопопуляций и дальнейшего саморегулируемого поддержания закономерно пульсирующей оптимальной плотности ценопопуляции вегетативно-подвижных растений. Е.Л. Любарский также уделяет большое внимание разработке теории устойчивости ценопопуляций и растительных сообществ.

В 1969 г. Е.Л. Любарский защитил диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности “ботаника” на тему “Длиннокорневищные растения в биогеоценозе” в Воронежском государственном университете. В 1970 г. он был избран на должность профессора кафедры ботаники Казанского государственного университета. В течение 25 лет с 1974 по 1999 г. Е.Л. Любарский возглавлял кафедру ботаники КГУ. В этот период на кафедре была развернута научная работа в области геоботаники, флористики, популяционной ботаники, экологии растений, агрофитоценологии, эмбриологии растений и палеоботаники. Свидетельством этой работы являются многочисленные публикации Е.Л. Любарского и сотрудников кафедры. Круг научных интересов Евгения Леонидовича заметно расширился. Он является автором множества работ по теоретической экологии, геоботанике, фитоценологии, истории Казанской геоботанической школы, луговедению, лесоведению, промышленной ботанике. Им разработано большое количество оригинальных методик геоботанических исследований и экспериментальной фитоценологии (Ibragimova et al., 2002).

С 1999 по 2018 г. Е.Л. Любарский работал в должности профессора кафедры ботаники Казанского университета. Он принимал активное участие в разработке проекта создания электронного гербария Казанского университета. По его инициативе в КГУ проведено пять Гордягинских чтений (1977, 1980, 1983, 1988, 1990) в честь выдающего ученого, одного из основателей Казанской геоботанической школы члена-корреспондента АН СССР А.Я. Гордягина.

В 1984–1985 гг. Е.Л. Любарский руководил работой по созданию Ботанического сада при Казанском государственном университете. Он принимал активное участие в охране растительного мира, являлся членом Всероссийского общества охраны природы, неоднократно избирался в Республиканский Совет общества Татарской АССР. В 1989 г. по инициативе М.П. Шилова и Е.Л. Любарского была создана Ассоциация ботаников Поволжья для защиты растительного мира в бассейне р. Волга. Председателем Координационного комитета этой Ассоциации был избран Е.Л. Любарский. Он многократно выступал с обоснованными предложениями о важности и необходимости создания на территории Татарстана дизъюнктивного степного заповедника. В настоящее время в Лениногорском районе Республики Татарстан основан степной заказник – центр будущего заповедника.

В 1992–2004 гг. исследования Е.Л. Любарского неоднократно поддерживались грантами РФФИ, Госкомвуза РФ, Министерства образования РФ, Фонда Сороса, АН Татарстана. Ему дважды присуждалась трехлетняя Президентская стипендия “Для выдающихся ученых РФ”.

Е.Л. Любарский – член Международного общества биологов-популяционистов, член Нью-Йоркской Академии наук, член Национального географического общества США, в различные годы был членом Головного совета по биологии

Министерства образования РФ, членом Научного совета по проблемам ботаники РАН.

В 1979 г. Е.Л. Любарский награжден нагрудным знаком Министерства высшего и среднего образования СССР “За отличные успехи в работе”. В 1992 г. ему было присвоено Почетное звание “Заслуженный деятель науки Республики Татарстан”, в 1996 г. – Почетное звание “Заслуженный деятель науки Российской Федерации”. В 2007 г. Ученый совет Казанского университета присвоил Е.Л. Любарскому Почетное звание “Заслуженный профессор Казанского университета”. В 2005 г. Международный Биографический Центр в Кембридже включил Е.Л. Любарского в число 2000 выдающихся ученых XXI века.

В 1958 г. Е.Л. Любарский вступил во Всесоюзное ботаническое общество. В 1959 г. по его инициативе было организовано Казанское отделение ВБО (ныне Татарстанское отделение Русского ботанического общества), которым он бессменно руководил на протяжении почти 60 лет. Е.Л. Любарский избирался членом Центрального Совета ВБО (РБО) с 1973 по 2013 г., членом Президиума Центрального Совета РБО с 1993 по 2003 г. В 2003 г. на XI съезде Русского ботанического общества он был избран Почетным членом РБО. Имеет награды: Памятную медаль XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде, Почетную грамоту Президиума ВБО.

Е.Л. Любарский много времени и сил уделяет учебной, методической и воспитательной работе со студентами и аспирантами. На протяжении долгой педагогической деятельности читал курсы по общей ботанике, фитоценологии, ботанической географии, лесоведению, растительности Татарстана, философским проблемам биологии. Руководил многочисленными курсовыми и дипломными проектами студентов, научными изысканиями аспирантов. Его учениками защищено 14 кандидатских диссертаций. Среди учеников Евгения Леонидовича были иностранные студенты, аспиранты, занимающие в настоящее время ответственные посты в структуре различных органов на их родине. В качестве консультанта Е.Л. Любарский принимал участие в подготовке трех докторских диссертаций. Долгое время являлся членом диссертационного совета по специальности ботаника, зоология, экология при Казанском университете, был заместителем председателя диссертационного совета по специальности экология. Много времени он уделяет оппонированию диссертаций и редакторской деятельности. Под его редакцией выходят многочисленные монографии и сборники научных статей ботаников, издаваемые в Казанском университете. Самим Е.Л. Любарским опубликовано более 340 научных работ, среди которых 3 монографии и учебник по экологическому праву, переиздававшийся 3 раза. Список опубликованных работ Е.Л. Любарского был приведен в Ботаническом журнале № 11, том 96 за 2011 г. Дополнение к этому списку приводится в конце данной статьи.

Е.Л. Любарский пользуется большим уважением студентов и сотрудников Казанского университета.

Желаем Евгению Леонидовичу большого здоровья, творческого долголетия, новых свершений на благо развития ботанической науки!

Дополнение к списку опубликованных работ Е.Л. Любарского

Любарский Е.Л. 2011. Казанская геоботаническая школа: основные вехи развития, принципы, перспективы. – В сб.: Материалы Всерос. конф. с международ. участ. “Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы”. СПб. Т. 1. С. 447–449.

Батцэрэн Ц., Любарский Е.Л. 2011. Распространение *Ephedra sinica* Stapf. в Восточной Монголии. – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 153 (2): 202–213.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2011. Экологическая безопасность и эколого-правовые проблемы в области загрязнения окружающей среды. Казань. 288 с.

Любарский Е.Л. 2011. На пути к классификационно-ординационной системе типов леса. – В сб.: “Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики”. Материалы Международ. конф., посв. 110-летию А.А. Уранова. Кострома. Т. 2. С. 49–52.

Казанцев С.Я., Кофман Б.И., Любарский Е.Л., Саркисов О.Р. 2011. Экологическое право. М. 176 с.

Любарский Е.Л., Ситников А.П. 2011. К 150-летию Сергея Ивановича Коржинского. – В сб.: “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Материалы II Международ. интернет-конференции, посвященной 175-летию кафедры ботаники КПФУ (Казань, 8–11 ноября 2011) Казань. С. 9–11.

Батцэрэн Ц., Тувшинтогтох И., Любарский Е.Л. 2011. Популяции *Ephedra sinica* Stapf. в настоящих степях Восточной Монголии. – В сб.: “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Материалы II Международ. интернет-конференции, посвященной 175-летию кафедры ботаники КПФУ (Казань, 8–11 ноября 2011) Казань. С. 16–18.

Любарский Е.Л., Шийрэв-Адьяа С. 2011. Composition and Structure different grazing pasture in dry steppe zone. – В сб.: “Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы”. Материалы II Международ. Интернет-конференции, посвященной

175-летию кафедры ботаники КПФУ (Казань, 8–11 ноября 2011) Казань. С. 172–174.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л., Казанцев С.Я. 2012. Экологическая безопасность и эколого-правовые проблемы в области загрязнения окружающей среды. М. 232 с.

Любарский Е.Л. 2012. Экспериментально-фитоценологические исследования вегетативно-подвижных растений в Казанском университете. – В сб.: "Структурно-функциональная организация и динамика растительного покрова". Мат-лы научно-практич. конф. с межд. участием, посвященной 100-летию со дня рождения д.б.н., проф. В.Е. Тимофеева. Самара. С. 131–133.

Любарский Е.Л. 2012. Антропогенная трансформация лесных экосистем и проблемы рационального лесопользования и охраны лесов в Республике Татарстан. – В сб.: "Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий". Мат-лы Всерос. конф. с межд. участием. Екатеринбург. С. 24–25.

Уртнасан М., Шийрэв-Адьяа С., Любарский Е.Л. 2012. Влияние социально-экономических и антропогенных факторов на процесс деградации пастбищ (на примере провинции Архангай). – В сб.: "Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий". Мат-лы Всерос. конф. с межд. участием. Екатеринбург. С. 41–42.

Батцэрэн Ц., Любарский Е.Л. 2012. Распространение *Ephedra sinica* Stapf. в степях Восточной Монголии. – В сб.: "Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий". Мат-лы Всерос. конф. с межд. участием. Екатеринбург. С. 51–52.

Батцэрэн Ц., Тувшинтогтох И., Любарский Е.Л. 2012. Популяции *Ephedra sinica* Stapf. в настоящих степях Восточной Монголии. – В сб.: "Биотехнология. Взгляд в будущее". Мат-лы межд. интернет-конф. (Казань, 17–19 апреля 2012 г.). Казань. Т. 1. С. 44–45.

Любарский Е.Л., Шийрэв-Адьяа С., Уртнасан М. 2012. Composition and structure different grazing pasture in dry steppe zone. – В сб.: "Биотехнология. Взгляд в будущее". Мат-лы Межд. интернет-конф. (Казань, 17–19 апреля 2012 г.). Казань. Т. II. С. 172–174.

Любарский Е.Л. 2012. Динамика лесных экосистем на территории Республики Татарстан под влиянием антропогенных факторов. – В сб.: "Леса Российского Дальнего Востока": "Мониторинг динамики лесов Российского Дальнего Востока". Мат-лы V Всерос. конф. Владивосток. С. 11–12.

Любарский Е.Л. 2012. Экспериментальная фитоценология в Казанской геоботанической школе. – В сб.: "Актуальные проблемы геоботаники". Мат-лы IV Всерос. школы-конф. (1–7 октября 2012 г.). Уфа. С. 417–421.

Любарский Е.Л. 2012. Ода Казанскому университету. – В кн.: Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). Казань. С. 16.

Любарский Е.Л. 2012. Гимн биологов. – В кн.: Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). Казань. С. 17.

Любарский Е.Л. 2012. Дальневосточная экспедиция. – В кн.: Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). Казань. С. 18–24.

Любарский Е.Л. 2012. Бурятская экспедиция. – В кн.: Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). Казань. С. 25–32.

Любарский Е.Л. Список опубликованных работ. – В кн.: Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). Казань. С. 33–62.

Казанцев С.Я., Кофман Б.И., Любарский Е.Л., Саркисов О.Р. 2012. Экологическое право. М. 176 с.

Любарский Е.Л., Ситников А.П. 2013. Сергей Иванович Коржинский. К 150-летию со дня рождения (26.08 (07.09) 1861 – 18.11 (01.12) 1900). – Бот. журн. 98 (1): 107–113.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л., Казанцев С.Я. 2013. Экологическая безопасность и эколого-правовые проблемы в области загрязнения окружающей среды. М. 231 с.

Уртнасан М., Любарский Е.Л. 2013. Пастбищная дигрессия в степях Центральной Монголии (на примере сомона Батсумбэр Центрального аймака Монголии). – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 155 (1): 158–170.

Уртнасан М., Любарский Е.Л., Шийрэв-Адьяа С. 2013. Изменения растительности деградированных пастбищ (на примере сомона Алтанбулаг Центрального аймака Монголии). – Вестник Бурятского гос. ун-та. Вып. Биология, география. 4: 123–127.

Уртнасан М., Любарский Е.Л., Шийрэв-Адьяа С. Смена растительных сообществ в сухих степях на территории сомона Алтанбулаг Центрального аймака Монголии под влиянием выпаса. – В сб.: "Окружающая среда и устойчивое развитие Монгольского плато и сопредельных территорий". Мат-лы IX межд. конф. (Улан-Удэ, 20–22 августа 2013 г.). Улан-Удэ. Т. 1. С. 253–256.

Любарский Е.Л. 2013. Вегетативно-подвижные растения в растительных сообществах. – В сб.: "Современная ботаника в России. Труды XIII съезда Русского ботанического об-ва и конф. "Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна". (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.). Тольятти. Т. II. С. 261–263.

Любарский Е.Л. 2013. Казанская геоботаническая школа. Казань. 88 с.

Любарский Е.Л. 2014. Казанская геоботаническая школа. Казань. 70 с.

Любарский Е.Л., Ситников А.П., Хохлова Л.П. 2014. Николай Федорович Леваковский: к 180-летию со дня рождения (1833–1898). – Бот. журн. 99 (7): 828–832.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2014. Экологическое право. Казань. 335 с.

Любарский Е.Л., Николаева К.В., Ситников А.П. 2014. Владимир Исаакович Баранов: к 125-летию со дня рождения (1889–1967). – Бот. журн. 99 (12): 1401–1405.

Любарский Е.Л. 2014. Флора. Татарская энциклопедия. Казань. Т. 6. С. 127.

Любарский Е.Л. 2014. Весна любви. Стихи. Казань. 20 с.

Любарский Е.Л. 2014. Мои предки. Казань. 112 с.

Любарский Е.Л. 2014. Марков Михаил Васильевич. Татарская энциклопедия. Казань. Т. 4. С. 57.

Казанцев С.Я., Любарский Е.Л., Саркисов О.Р. 2014. Экологическое право. М. 192 с.

Уртнасан М., Любарский Е.Л. 2015. Пастбищная дигрессия в сухих степях северной части Центральной Монголии. – В сб.: "Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии". Мат-лы XIV межд. научно-практической конф. (Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). Барнаул. С. 115–117.

Любарский Е.Л. 2015. Вклад А.Я. Гордягина (1865–1932) в развитие геоботанических исследований (к 150-летию со дня его рождения). – В сб.: V Всероссийская геоботаническая школа-конф. с межд. участием. (Санкт-Петербург. 4–9 октября 2015). СПб. С. 107.

Любарский Е.Л., Ситников А.П. 2015. Ботаника в Казанском университете. – В сб.: "История ботаники в России. К 100-летнему юбилею РБО". Мат-лы межд. науч. конф. (Тольятти, 14–17 сентября 2015 г.) Тольятти. Т .2. С. 250–255.

Любарский Е.Л., Ситников А.П. 2015. Андрей Яковлевич Гордягин: к 150-летию со дня рождения (1865–1932). – Бот. журн. 100 (11): 1218–1227.

Urtnasan M., Shiyrev-Adjyaa S., Lyubarsky E.L., Saynbuyan B. 2015. Ten-years' dynamics of the normalized relative vegetation index of biomass (NDVI) In the Plant cover in steppes of the northern part of Central Mongolia. – Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences (RJPBCS). 6 (6): 1744–1750.

Любарский Е.Л. 2015. Становление Казанской геоботанической школы. – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 157 (4): 109–123.

Любарский Д.С., Любарский Е.Л. 2016. Луга в пойме реки Ашит (Республика Татарстан). – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 158 (1): 117–134.

Любарский Е.Л. 2016. История Татарстанского (Казанского) отделения РБО. – В сб.: "Ботаническая наука в России: история и современность", Материалы Всерос. конф. посвященной 100-летию Русского ботанического общества 1915–2015 (Петербург, 26–29 апреля 2016 г.). СПб. С. 92–94.

Любарский Е.Л. 2016. Развитие Казанской геоботанической школы. – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 158 (4): 593–613.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2016. Экологические проблемы Республики Татарстан в области водопользования: организационно-правовые и практические меры их решения. – Вестник экологии, права и социологии. 4: 184–188.

Казанцева Л.А., Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2017. Основы экологического права. Москва–Берлин. 353 с.

Казанцева Л.А., Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2017. Экологическое право. Москва–Берлин. 485 с.

Бакин О.В., Гаранин В.И., Любарская О.Д., Любарский Е.Л., Сабиров Р.М.. 2017. Природа и природные ресурсы Республики Татарстан. – В кн.: Иллюстрированная энциклопедия. Казань. 584 с.

Любарский Е.Л., Полуянова В.И. 2018. Саморегулирование плотности в популяции *Ranunculus repens* L. – В сб.: "Ботаника в современном мире". Тр. XIV съезда Русского ботанического общества. Махачкала. Т. 2. С. 96–98.

Любарский Е.Л. 2018. Владимир Исаакович Баранов – основатель Казанской палеоботанической школы. – В сб.: "Экология и география растений и растительных сообществ". Мат-лы IV Межд. конф. Екатеринбург. С. 529–532.

Саркисов О.Р., Любарский Е.Л. 2019. Правовые условия и предпосылки создания новой отрасли по переработке мусора в масштабах страны. – Вестник экономики, права и социологии. 2: 140–144.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Ibragimova et al.] Ибрагимова К.К., Полуянова В.И. 2002. Евгений Леонидович Любарский (к 70-летию со дня рождения). – Бот. журн. 87 (2): 146–150.

[Sabirov et al.] Сабиров Р.М., Ситников А.П., Полуянова В.И. 2011. Любарский Евгений Леонидович (к 80-летию со дня рождения). – Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 153 (2): 299–301.

[Sitnikov et al.] Ситников А.П., Ибрагимова К.К., Полуянова В.И. 2011. Евгений Леонидович Любарский (к 80-летию со дня рождения). – Бот. журн. 96 (11): 1493–1500.

EVGENY LEONIDOVICH LYUBARSKY (TO THE 90th ANNIVERSARY)

G. V. Demina[a,#] and O. A. Timofeeva[a,##]

[a] *Kazan Federal University*
Kremlyovskaya Str., 18, Kazan, 420008, Russia
[#]*e-mail: deminagv@mail.ru*
[##]*e-mail: otimofeeva2008@mail.ru*

REFERENCES

[Ibragimova et al.] Ibragimova K.K., Poluyanova V.I. 2002. Evgeniy Leonidovich Lyubarskiy (к 70-letiyu so dnya rozhdeniya). – Bot. zhurn. 87 (2): 146–150 (In Russ.).

[Sabirov et al.] Sabirov R.M., Sitnikov A.P., Poluyanova V.I. 2011. Evgeniy Leonidovich Lyubarskiy (к 80-letiyu so dnya rozhdeniya). – Uchen. zap. Kazan. un-та. Ser. Estestv. nauki. 153 (2): 299– 301 (In Russ.).

[Sitnikov et al.] Sitnikov A.P., Ibragimova K.K., Poluyanova V.I. 2011. Evgeniy Leonidovich Lyubarskiy (к 80-letiyu so dnya rozhdeniya). – Bot. zhurn. 96 (11): 1493–1500 (In Russ.).

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

Сосудистые растения
Plantae vasculares

Mertensia sibirica var. *jenisseensis* (Popov) O.D. Nikif., comb. et stat. nov. 295