

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

6

И Ю Н Ъ



НАУКА  
— 1727 —



**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE**

**BOTANICHESKII  
ZHURNAL**

**Volume 109**

**№ 6**

---

MOSCOW 2024

Founders:

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

Periodicity 12 issues a year  
Founded in December 1916

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

**Editor-in-Chief**

**L. V. Averyanov, Doctor of Sciences (Biology)**

**EDITORIAL BOARD**

**O. M. Afonina** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**I. N. Safronova** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**I. I. Shamrov** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**A. K. Sytin** (Deputy Editor-in-Chief, Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**D. S. Kessel** (Executive Secretary, St. Petersburg, Russia),  
**N. V. 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. S. Kulikovskiy** (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),  
**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),  
**R. E. Romanov** (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, 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),  
**M. J. Tikhodeeva** (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),  
**A. C. Timonin** (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),  
**V. S. Shneyer** (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

*Managing editor M. O. Nabatova-Azovskaya*  
*Executive editor of the issue O. M. Afonina*

E-mail: botzhurn@mail.ru, mari.nabatova-azovskaya@mail.ru

**Moscow 2024**

© Russian Academy of Sciences, 2024  
© Compilation Editorial board  
of “Botanicheskii Zhurnal”, 2024

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 109, номер 6, 2024

---

---

## СООБЩЕНИЯ

- Функциональные признаки и онтогенетическая структура ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae) на границе ареала в Республике Хакасия  
*И. Н. Барсукова, В. Н. Годин, В. А. Черемушкина, А. Ю. Асташенков, Г. Р. Денисова, А. А. Гусева* 537
- Морфологическая изменчивость и виталитет *Rindera tetraspis* (Boraginaceae) в Южном Предуралье и Западном Казахстане  
*А. Н. Мустафина, Л. М. Абрамова* 557
- Фитоценоотическое разнообразие болот северной части Среднерусской возвышенности  
*Д. В. Зацаринная, Е. М. Волкова* 569
- Восстановление торфогенного горизонта мезотрофного болота после пожара (Хабаровский край)  
*Т. А. Копотева, В. А. Купцова* 584
- Триэция *Ranunculus auricomus* (Ranunculaceae)  
*В. Н. Годин* 600
- 

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Novel records of Charophyta species for the south of West Siberia from Kolyvanskoe Lake  
*Р. Е. Романов, Д. В. Кузменкин* 611
- Najas tenuissima* (Hydrocharitaceae) – новый вид для флоры Тывы  
*Д. Н. Шауло, Н. И. Молокова, Е. Ю. Зыкова* 616
- Inula aucheriana* (Asteraceae) – новый вид для флоры Азербайджана  
*Т. А. Касумова, З. С. Алиева, С. Дж. Мустафаева* 619
- 

## ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- К 70-летию доктора биологических наук, профессора Сафарбия Хасанбиевича Шхагапсоева  
*В. А. Чадаева, Е. А. Крапивина* 622
- 

## ПОТЕРИ НАУКИ

- Памяти Валентины Андреевны Костиной (1948–2022)  
*Е. А. Боровичев, М. Н. Кожин, Н. А. Константинова* 628
- 
-

# CONTENTS

---

---

Vol. 109, number 6, 2024

---

---

## COMMUNICATIONS

- Functional characters and ontogenetic structure of populations of  
*Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae) at the range border (Republic of Khakasia)  
*I. N. Barsukova, V. N. Godin, V. A. Cheryomushkina, A. Yu. Astashenkov,*  
*G. R. Denisova, A. A. Guseva* 537
- Morphological variability and vitality of *Rindera tetraspis* (Boraginaceae)  
in the South Urals and Western Kazakhstan  
*A. N. Mustafina, L. M. Abramova* 557
- Phytocenotic diversity of different types of mires in northern part of the Middle-Russian Upland  
*D. V. Zatsarinnya, E. M. Volkova* 569
- Recovery of peat-forming layer after a fire on mesotrophic bog (Khabarovsk Territory)  
*T. A. Kopoteva, V. A. Kuptsova* 584
- Trioecy in *Ranunculus auricomus* (Ranunculaceae)  
*V. N. Godin* 600
- 

## FLORISTIC RECORDS

- Novel records of Charophyta species for the south of West Siberia from Kolyvanskoe Lake  
*R. E. Romanov, D. V. Kuzmenkin* 611
- Najas tenuissima* (Hydrocharitaceae), a new species to the flora of Tyva  
*D. N. Shaulo, N. I. Molokova, E. Yu. Zykova* 616
- Inula aucheriana* (Asteraceae), a new species to the flora of Azerbaijan  
*T. A. Gasimova, Z. S. Aliyeva, S. J. Mustafayeva* 619
- 

## JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- 70th anniversary of Doctor of Biological Sciences, Professor Safarbiy Khasanbiyevich Shkhagapsoev  
*V. A. Chadaeva, E. A. Krapivina* 622
- 

## OBITUARIES

- In memoriam: Valentina Andreevna Kostina (1948–2022)  
*E. A. Borovichev, M. N. Kozhin, N. A. Konstantinova* 628
- 
-

СООБЩЕНИЯ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ZIZIPHORA CLINOPODIOIDES* (LAMIACEAE) НА ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В РЕСПУБЛИКЕ ХАКАСИЯ

© 2024 г. И. Н. Барсукова<sup>1,2,\*</sup>, В. Н. Годин<sup>2,\*\*</sup>, В. А. Черемушкина<sup>2,\*\*\*</sup>, А. Ю. Асташенков<sup>2,\*\*\*\*</sup>, Г. Р. Денисова<sup>2,\*\*\*\*\*</sup>, А. А. Гусева<sup>2,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Хакасский государственный университет им. Н. Ф. Катанова  
пр. Ленина, 90, Абакан, 655017, Россия

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

\*e-mail: saphronovairina@mail.ru

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

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

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

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

\*\*\*\*\*e-mail: guseva.sc@list.ru

Поступила в редакцию 12.02.2024 г.

Получена после доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 14.05.2024 г.

Изучено варьирование функциональных признаков полукустарничка *Ziziphora clinopodioides* и онтогенетического спектра четырех ценопопуляций на восточной границе распространения (Республика Хакасия). Выявлены экологические факторы, влияющие на функциональные признаки и соотношение особей разных онтогенетических состояний. Установлено, что нарушенные степи на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением представляют собой экологический оптимум данного вида. В этих условиях показатели большинства изученных функциональных признаков (число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, число генеративных побегов с паракладиями, число паракладиев, число цветков в паракладиях, число цветков в главном соцветии) достигают наибольших значений. В ненарушенных степях на супесчаных почвах с умеренным увлажнением *Z. clinopodioides* находится в неблагоприятных условиях и формирует особи с минимальными значениями функциональных признаков. Все исследованные ценопопуляции нормальные, полно- и неполночленные. Левосторонний и бимодальный онтогенетические спектры формируются в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением; в ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением тип спектра бимодальный. Плотность особей зависит от степени задернованности сообщества и антропогенной нагрузки. При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается. Обсуждаются причины перестройки функциональных признаков и изменений в онтогенетическом спектре ценопопуляций *Z. clinopodioides* под влиянием разных экологических факторов на границе ареала.

**Ключевые слова:** функциональные признаки, экологические факторы, онтогенетический спектр, полукустарничек, краевые популяции, степи, *Ziziphora clinopodioides*

DOI: 10.31857/S0006813624060016, EDN: QAEFUI

Успешность реализации стратегии сохранения биоразнообразия во многом зависит от проведения разноплановых исследований в области популяционной экологии и биологии растений. В этой связи значительный интерес представляет изучение краевых популяций растений, поскольку любые экологические факторы, оказывающие на них негативное воздействие, могут привести к сокращению ареала вида. На сегодняшний день о растениях разных жизненных форм, исследованных

на границе своего распространения, накоплено немало сведений. Отмечено, что в сложившихся условиях обитания у видов наиболее ярко проявляются приспособительные реакции, отражающиеся в своеобразии внутренней организации и биологических особенностей (Abramova et al., 2013; Fardeeva et al., 2014; Cheryomyshkina et al., 2016; Denisova et al., 2018; Sandanov, Rosbakh, 2019; Kirillova, Kirillov, 2023 и др.). Несмотря на это изучению видов полукустарничковой биоморфы, занимающих промежуточное положение между древесными формами и травами, описанию их различных морфологических параметров и онтогенетической структуры популяций в зависимости от экологических условий мест обитания, в том числе и на границе ареала, уделено недостаточно внимания (Akhmedov et al., 2017; Talovskaya, Cheryomyshkina, 2018; Cheryomyshkina, Bobokalonov, 2020; Denisova et al., 2022; Astashenkov et al., 2023). Показано, что поливариантность онтогенеза полукустарничковой жизненной формы, способность разных типов побегов участвовать в построении многолетней основы куста, особенности ветвления, изменение длины побегов и размера листьев, степень развития придаточных корней и число рамет являются морфологическими адаптациями ряда полукустарничков к разнообразным условиям произрастания, таким как: особенности фитоценоза, характер субстрата, высотный градиент, степень антропогенного влияния и др. (Guseva, Cheryomyshkina, 2017; Talovskaya et al., 2018; Lashchinskii, Talovskaya, 2020; Yegorova, Suleimanova, 2021; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022).

Функциональные признаки – это морфологические, (эколого-) физиологические и репродуктивные признаки, которые влияют на приспособленность растений через их функции: рост, размножение и выживание. Изучение функциональных признаков у растений в разных местообитаниях позволяет оценить воздействие окружающей среды на организмы и их сообщества, а также выявить взаимосвязи между функционированием особей и компонентами среды, как биотическими, так и абиотическими. Они должны относительно просто измеряться согласно стандартизированным протоколам, а их внутривидовая изменчивость быть существенно меньше межвидовой (Cornelissen et al., 2003; Lavorel et al., 2007; Violle et al., 2007; Garnier et al., 2016; Onipchenko et al., 2022).

В настоящее время предпринимаются попытки объединить функциональный и популяционно-онтогенетический подходы (Astashenkov et al., 2022). Функциональные признаки в этом случае используются как показатели, связанные с биологическими особенностями вида определенной жизненной формы. Анализ их внутри- и межпопуляционной изменчивости позволяет определить уровень их варьирования в разных эколого-фитоценологических условиях обитания, а описание популяционных особенностей – наиболее полно отразить жизнеспособность популяций. По этой причине исследование адаптивных особенностей видов и их популяционной организации с использованием анализа функциональных признаков особей и онтогенетической структуры их ценопопуляций – актуальная и первоочередная природоохранная задача (Cornelissen et al., 2003).

*Ziziphora clinopodioides* Lam. (зизифора пахучковидная) – моноцентрический симподиально нарастающий полукустарничек из семейства Lamiaceae, ксеропетрофит. Ареал вида – евро-азиатский, простирается от юга европейской части России до Монголии и Западного Китая. Северная граница ареала проходит по Нижнему Дону, южной части Уральских гор и югу Западной Сибири, на юге охватывает Пакистан, Сирию и Ливан. По территории Республики Хакасия проходит восточная граница распространения вида (Yuzepchuk, 1954; Rastitel'nyi pokrov..., 1976; Hedge, 1990; Doron'kin, 1997). На территории Алтае-Саянской горной области вид встречается в гумидном, семигумидном, семиаридном и аридном секторах горной лесостепи (классы *Festuca–Brometea*, *Cleistogenetea squarrosae*; порядки *Stipetalia sibiricae*, *Helictotrichetalia shelliani*). Отмечается на остепненных лугах, в луговых, тырсовых и тырсово-овсецовых степях (ассоциации: *Potentillo chrysanthae–Dactyletum glomeratae*, *Sileno repentis–Caricetum pediformis*, *Violo dissectae–Achnatheretum sibiricae*, *Fragario viridis–Stipetum capillatae*, *Artemisio glaucae–Caricetum pediformis*), а также в петрофитных вариантах разнотравно-дерновиннозлаковых и мелкодерновинно-стоповидноосоковых степей (ассоциации: *Carici pediformis–Spiraetum trilobatae*, *Kitagawio baicalensis–Cleistogenetum squarrosae*) (Makunina, 2016). Массово и обильно встречается при увлажнении от среднестепного до сухолугового, на довольно богатых и богатых почвах (Tsatsenkin, 1967).

Популяционно-онтогенетические исследования *Z. clinopodioides* единичны. В. А. Черемушкиной с соавторами (Cheryomushkina et al., 2002) описан онтогенез особей на материале, собранном в Горном Алтае. В интродукционном эксперименте, проведенном на территории Хакасии, установлены сроки наступления основных фенологических фаз развития и их зависимость от экологических факторов (Kravtsova, 2019). Остальные работы посвящены изучению биологически активных веществ и лекарственных свойств, анатомических и морфологических особенностей листьев и пылевых зерен, а также генетической изменчивости *Z. clinopodioides* (Korolyuk et al., 2002; Keshavarzi et al., 2008; Vodolazova et al., 2011; Hazrati et al., 2020; Tabaripour et al., 2020).

Изучение функциональных признаков *Z. clinopodioides* и структуры ее ценопопуляций в Хакасии ранее не проводилось. В связи с этим остаются невыясненными механизмы устойчивого развития популяций вида, способствующие успешному существованию на восточной границе ареала. Исследование позволит раскрыть особенности адаптации особей в разных эколого-фитоценологических условиях и оценить состояние популяций.

Исходя из экологических и биологических особенностей вида, мы предполагаем, что на функциональные признаки *Z. clinopodioides* могут оказывать влияние такие факторы окружающей среды, как: подвижность субстрата, содержание песка и камней в почве, увлажнение, антропогенное воздействие; на тип онтогенетического спектра – моховый покров, свободный субстрат, содержание песка и камней в почве, увлажнение, антропогенное воздействие.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Места сбора материала.** Материал собран в Аскизском районе Республики Хакасия в 2022–2023 гг. в четырех ценопопуляциях (ЦП), расположенных в настоящих и луговых степях лесостепного пояса.

Погодные условия района исследования определяются фоновым эффектом, развивающимся на восточных подветренных склонах Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта. При удалении от их осевых частей на восток и снижении абсолютных высот уменьшается количество осадков и повышается температура воздуха. Средняя температура июля в Хакасской лесостепи – 17.7°C,

января – –18.3°C, годовое количество осадков – 350–500 мм в год (Rastitel'nyi pokrov..., 1976).

Описание фитоценозов выполняли по общепринятым методам (Korchagin, 1964). Нарушенность сообществ определяли по участию сорных видов (Yershova, 1995). Латинские названия растений приведены по данным World Flora Online (worldfloraonline.org).

Освещенность на уровне особей вида оценена с помощью цифрового люксметра Benetech GM1010 при устойчивых погодных условиях: ясно, малооблачно, безветренно или слабый ветер. Измерения проводили разово в промежуток с 12.00 до 13.00 по местному времени, что соответствовало наибольшей высоте солнца. В пределах фитоценоза закладывали трансекты длиной 10–15 м и разбивали их на учетные площадки размером 1 м<sup>2</sup>. Показания прибора снимали на каждой площадке с 5-ти точек (4 – по углам, 1 – в центре) и рассчитывали среднюю арифметическую.

Отбор грунта, его упаковку и хранение проводили согласно Межгосударственному стандарту ГОСТ 12071–2014 (Mezhgosudarstvennyi..., 2015). Определение гранулометрического состава и влажности образцов выполнено в лабораториях Государственной станции агрохимической службы “Минусинская” (ФГБУ ГСАС “Минусинская”) по Межгосударственным стандартам ГОСТ 12536–2014 и ГОСТ 5180–2015 (Mezhgosudarstvennyi..., 2016, 2019). Название почвы по гранулометрическому составу приведено согласно представлениям Н. А. Качинского (Kachinskii, 1958).

ЦП 1 изучена в окрестностях с. Казановка в межгорной седловине в закустаренной осоково-разнотравной луговой степи с моховым покровом. Проективное покрытие мха (*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.) достигает 25–27%, на долю кустарникового яруса, представленного *Caragana pygmaea* (L.) DC., *Spiraea hypericifolia* L., *Scutellaria supina* L. приходится 30–32%, покрытие травостоя – 25%. Среди трав доминируют и содоминируют *Fragaria viridis* Weston и *Carex pediformis* С. А. Мей соответственно. Проективное покрытие (ПП) *Z. clinopodioides* – 5–6%. На свободный субстрат, полностью лишенный растительности, приходится 3–6%, на камни – 5–7%. Освещенность – (24900 ± 1150) Лк (здесь и далее – среднее значение ± ошибка среднего значения). Суммарное содержание в почве фракции среднего и мелкого песка составляло 90.3%, физической глины – 6.1%. Влажность

почвенного субстрата – 20.9%. ЦП подвержена сильному антропогенному воздействию в виде выпаса крупного и мелкого рогатого скота.

ЦП 2 изучена в окрестностях с. Казановка по южному склону ложбины в разнотравно-стоповидноосоковой настоящей крупнодерновинной степи с *Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia* и *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm. На долю кустарников и полукустарничков приходится 13%, травостоя – 45%, ПП *Z. clinopodioides* – 3–4%. Среди травяного яруса преобладают *Carex pediformis*, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Stipa capillata* L., *Potentilla acaulis* L. Процент открытых почвенных участков – 16%, камней – 15%. Освещенность – (92100 ± 4240) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка – 78.2%, физической глины – 10.2%. Влажность почвенного субстрата – 11.2%. Антропогенное влияние сильное (выпас).

ЦП 3 исследована в окрестностях с. Бирикчуль на щебнисто-каменистом осыпном (подвижный субстрат) южном склоне холма (угол уклона 45–50°) в злаково-разнотравной луговой степи. Проективное покрытие полукустарничков и кустарничков (*Scutellaria supina*, *Thymus petraeus* Serg.) составляет 20–22%, травяного яруса (*Potentilla longifolia* D.F.K.Schltldl., *Festuca valesiaca*, *Galium verum* L.) – 30–32%. ПП мха *Rhytidium rugosum* – 4–5%, ПП *Z. clinopodioides* – 5–6%. На долю свободного субстрата приходится 2–3%, камней – 25–26%. Освещенность – (99100 ± 7120) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка – 85.1%, физической глины – 5.6%. Влажность почвенного

субстрата – 12.2%. Антропогенное воздействие слабое (вытаптывание людьми).

ЦП 4 изучена в окрестностях с. Кызлас на юго-восточном склоне холма (угол уклона 10°) в закустаренной стоповидноосоково-злаковой луговой степи. На долю кустарникового яруса (*Spiraea hypericifolia*, *Caragana pygmaea*, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt., *Artemisia gmelinii*) приходится 20%, при этом доминирует *Artemisia gmelinii* – 15%. Проективное покрытие травостоя (*Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii* Roshev., *Poa alpina* L., *Carex pediformis*) – 65–67%, ПП *Z. clinopodioides* – 2–3%. Свободный субстрат – 2–3%, камни – менее 1%. Освещенность – (86100 ± 4820) Лк. Суммарное содержание фракции среднего и мелкого песка – 59.6%, физической глины – 15.8%. Влажность почвенного субстрата – 47.7%. Антропогенное воздействие отсутствует.

Краткая характеристика экологических параметров представлена в табл. 1.

**Отбор образцов растений для анализа функциональных признаков.** Для проведения биометрических измерений в ЦП взяты по 25 взрослых особей. Отнесение их к зрелому генеративному состоянию проводили на основе ранее опубликованных данных (Cherjomushkina et al., 2002). Исходя из особенностей биологии *Z. clinopodioides* полукустарничковой жизненной формы выбрано 13 организменных признаков: число составных скелетных осей (шт.) и их длина (см), число генеративных и вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось (шт.), длина генеративного

**Таблица 1.** Экологические факторы местообитаний *Ziziphora clinopodioides*

**Table 1.** Ecological factors of *Ziziphora clinopodioides* habitats

Номер ЦП CP number	A*	B	C	D	E	F	G	H
1	1	2	2	1	1	2	2	1
2	2	2	1	1	1	1	2	1
3	1	1	2	1	1	1	2	1
4	2	2	2	2	2	1	1	2

**Примечание:** ЦП – ценопопуляции. \* **A** – моховый покров: 1 – есть, 2 – нет; **B** – подвижность субстрата: 1 – есть, 2 – нет; **C** – свободный субстрат: 1 – есть, 2 – нет; **D** – почва по гранулометрическому составу (содержание песка): 1 – песчаная, 2 – супесчаная; **E** – камни: 1 – есть, 2 – нет; **F** – освещенность: 1 – сильная, 2 – слабая; **G** – увлажнение: 1 – умеренное (25–50%), 2 – низкое (менее 25%); **H** – антропогенное воздействие: 1 – есть, 2 – нет.

**Note:** CP – coenopopulations. \* **Moss cover (A):** 1 – yes, 2 – no. **Substrate mobility (B):** 1 – yes, 2 – no. **Free substrate (C):** 1 – yes, 2 – no. **Soil according to granulometric composition (sand content) (D):** 1 – sandy, 2 – sandy loam. **Stones (E):** 1 – yes, 2 – no. **Illumination (F):** 1 – strong, 2 – weak. **Humidification (G):** 1 – moderate (25–50%), 2 – low (less than 25%). **Anthropogenic impact (H):** 1 – yes, 2 – no.

и вегетативного побегов (см), число генеративных побегов с паракладиями (шт.), число паракладиев (шт.), число цветков в паракладиях (шт.), число цветков в главном соцветии (шт.), масса главного соцветия (мг), длина ксилоподия (см), биомасса особи (г).

Для анализа биометрических значений у каждой особи исследовали все генеративные и вегетативные побеги с наиболее развитыми структурными элементами. Длину генеративного побега измеряли от его базальной части до верхнего метамера соцветия, вегетативного – до верхушечной почки. Значение числа и длины составных скелетных осей получены в результате прямого подсчета многолетних сохранившихся частей. Данные биомассы особей включали надземные и подземные органы растений.

**Отбор образцов растений для анализа онтогенетической структуры ценопопуляций.** В целях изучения онтогенетической структуры ЦП использовали общепринятые методы (Tsenopopulyatsii..., 1976, 1988; Zaugol'nova, 1994). Во всех ЦП закладывали трансекты длиной 10–15 м и разбивали их на учетные площадки размером 1 м<sup>2</sup>. За счетную единицу была принята особь семенного происхождения. На основе онтогенеза вида, описанного В. А. Черемушкиной с соавторами (Cheryomushkina et al., 2002), выделены следующие онтогенетические состояния: ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное (*g*<sub>1</sub>), зрелое генеративное (*g*<sub>2</sub>), старое генеративное (*g*<sub>3</sub>), субсенильное (*ss*), сенильное (*s*).

В работе применяли следующие демографические показатели: индекс возобновления (*I*<sub>в</sub>) – отношение числа прегенеративных особей к сумме особей всех состояний (Kovalenko, 2005); индекс старения (*I*<sub>ст</sub>) – отношение числа старых особей к сумме особей всех состояний (Glotov, 1998); индекс возрастности и эффективности ценопопуляции (Uranov, 1975; Zhivotovskii, 2001). Для определения типа популяций использовали классификацию “дельта-омега” (Zhivotovskii, 2001). При расчете экологической плотности учитывали число особей на единицу обитаемого пространства (Odum, 1975).

**Статистический анализ.** Статистическая обработка результатов выполнена с использованием программного пакета Statistica 10 (StatSoft Inc., ОК, USA). Количественные данные проверены на нормальность распределения с помощью теста Шапиро–Уилка (*W*). Значения большинства

организменных признаков значительно отличались от нормального распределения (*W* – от 0.83 до 0.95, уровень значимости *p* < 0.05). В связи с этим в целях определения статистически значимых межпопуляционных различий признаков применяли непараметрический критерий Краскела–Уоллиса (*H*) (уровень значимости *p* < 0.05). Для изучения наборов полученных данных в графическом виде строили диаграммы размаха. Зависимость между плотностью особей в ЦП и экологическими факторами определяли с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена (*r*). Для ординации ЦП по организменным характеристикам использовали метод главных компонент. Перед определением главных компонент проводили нормировку организменных признаков. Сходство ЦП по онтогенетическому спектру определяли по критерию *R* и критерию идентичности популяций (*I*), предложенных Л. А. Животовским (Zhivotovskii, 1979). Для оценки степени влияния экологических факторов на организменные признаки особей и соотношение онтогенетических групп в ЦП использовали однофакторный дисперсионный анализ. При выявлении существенного влияния экологических факторов на изучаемые параметры оценку различий между выборками проводили с помощью критерия Манна–Уитни (*U*).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Ординация ценопопуляций

Взрослые особи *Z. clinopodioides* на территории Хакасии представляют собой кусты, состоящие из симподиально нарастающих разветвленных скелетных осей, образованных дициклическими побегами формирования возрастающих порядков (*n* + 1) и их системами, отмирающими до базальной части в конце вегетационного сезона. Новые побеги формирования и скелетные оси образуются из спящих почек базальной части скелетных осей и ксилоподия. Корневая система смешанная, представлена главным и придаточными корнями.

Онтогенез полный. Продолжительность жизни *Z. clinopodioides* 18–20 лет. Сравнение значений организменных признаков зрелых генеративных особей *Z. clinopodioides* в ЦП с использованием рангового дисперсионного анализа (непараметрический критерий Краскела–Уоллиса) позволило обнаружить статистически значимые межпопуляционные различия (уровень статистической

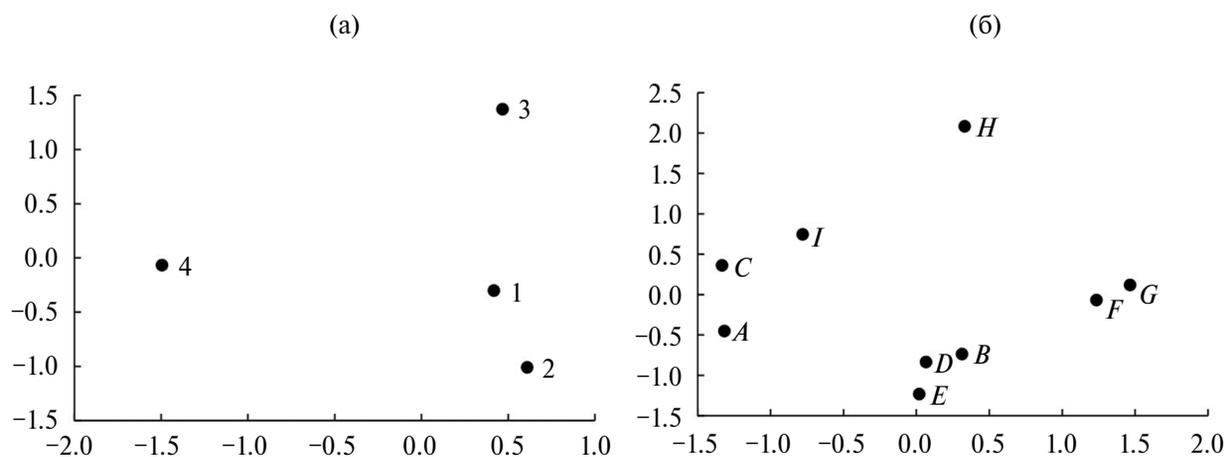
значимости  $< 0.05$ ) по следующим показателям: “длина составных скелетных осей”, “число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось”, “длина вегетативного побега”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”, “длина ксилоподия” и “биомасса особи”. Пределы варьирования  $H$  – от 14.9 до 55.8, при  $p$  – от 0.0001 до 0.0019. Эти функциональные признаки нами выбраны как наиболее информативные, далее они будут использоваться при морфологическом анализе *Z. clinopodioides* в разных эколого-ценотических условиях.

Для остальных признаков (“число составных скелетных осей”, “число генеративных побегов на 1 составную скелетную ось”, “длина генеративного побега”, “масса главного соцветия”) значимые межпопуляционные различия не выявлены ( $H$  – от 1.6 до 6.5, при  $p$  – от 0.09 до 0.66).

Первые две главные компоненты объясняют 97% изменчивости функциональных признаков по всем изученным ЦП (рис. 1а). Первая главная компонента ( $F_1 = 62\%$  дисперсии) положительно

коррелирует с числом вегетативных и генеративных побегов с паракладиями, числом паракладиев, числом цветков в паракладиях и главном соцветии, отрицательная корреляция наблюдается с длиной вегетативных побегов (рис. 1б). По первой главной компоненте ЦП четко разделились на две группы: в ЦП 1, 2, 3 отмечено наличие камней, а в ЦП 4 камни практически отсутствовали. Вторая главная компонента ( $F_2 = 35\%$  дисперсии) положительно коррелирует с длиной составных скелетных осей, длиной ксилоподия и биомассой растений. По второй главной компоненте также выделяется две группы ЦП: ЦП 1, 2 и 4 изучены на неподвижном субстрате, ЦП 3 – на подвижном.

**Однофакторный дисперсионный анализ.** Дисперсионный анализ показал, что на функциональные признаки *Z. clinopodioides*, которые тесно связаны с первой главной компонентой, оказывают положительное влияние такие экологические факторы, как: гранулометрический состав почвы (содержание песка), камни, увлажнение; отрицательное – антропогенная нагрузка (табл. 2). По характеру их воздействия изученные ЦП распределились



**Рис. 1.** Распределение ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides* в плоскости главных компонент (а) и факторная структура изменчивости признаков (б).

По оси  $X$  – первая главная компонента (фактор 1), по оси  $Y$  – вторая главная компонента (фактор 2).  $A$  – длина составной скелетной оси, см;  $B$  – число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт.;  $C$  – длина вегетативного побега, см;  $D$  – число генеративных побегов с паракладиями, шт.;  $E$  – число паракладиев, шт.;  $F$  – число цветков в паракладиях, шт.;  $G$  – число цветков в главном соцветии, шт.;  $H$  – длина ксилоподия, см;  $I$  – биомасса особи, г. ЦП 1–4 – номера ценопопуляций.

**Fig. 1.** Distribution of *Ziziphora clinopodioides* populations in the principal component plane (a) and the factor structure of characters variability (b).

$X$ -axis: first principal component (factor 1),  $Y$ -axis: second principal component (factor 2).  $A$  – composite skeletal axis length, cm;  $B$  – number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis;  $C$  – vegetative shoot length, cm;  $D$  – number of generative shoots with paracladia;  $E$  – number of paracladia;  $F$  – number of flowers in paracladia;  $G$  – number of flowers in the main inflorescence;  $H$  – xylopodium length, cm;  $I$  – individual biomass, g. 1–4 – population numbers.

на две группы: ЦП 1–3 расположены в составе нарушенных степей на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением и ЦП 4 – в ненарушенной степи на супесчаных почвах с умеренным увлажнением.

Большинство функциональных признаков (“число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном

соцветии”) достигают в степях, развивающихся на песчаных почвах (содержание песка – 78.2–90.3%; физической глины – 5.6–10.2%) с наличием камней (5–26%) и низким увлажнением (менее 25%), наибольших значений при отрицательном антропогенном влиянии. Таким образом, подобные условия относятся к экологическому оптимуму обитания данного вида.

Противоположное положение занимают особи в ЦП 4. При снижении содержания камней и песка

**Таблица 2.** Оценка степени влияния экологических факторов на функциональные признаки *Ziziphora clinopodioides*

**Table 2.** Assessment of the degree of influence of environmental factors on the functional traits of *Ziziphora clinopodioides*

Функциональный признак Functional character	Доля влияния экологических факторов и значимость Share of influence of environmental factors and significance				
	Подвижность субстрата Substrate mobility	Почва по гранулометрическому составу (содержание песка) Soil according to granulometric composition (sand content)	Камни Stones	Увлажнение Moisture	Антропогенное воздействие Anthropogenic impact
	<i>F*/p</i>	<i>F/p</i>	<i>F/p</i>	<i>F/p</i>	<i>F/p</i>
Длина составной скелетной оси, см Composite skeletal axis length, cm	66.5/0.00	—**	—	—	—
Число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт. Number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, pcs.	—	25.0/0.00	25.0/0.00	25.0/0.00	25.0/0.00
Длина вегетативного побега, см Vegetative shoot length, cm	—	40.0/0.00	40.0/0.00	40.0/0.00	40.0/0.00
Число генеративных побегов с паракладиями, шт. Number of generative shoots with paracladia, pcs.	—	20.9/0.00	20.9/0.00	20.9/0.00	20.9/0.00
Число паракладиев, шт. Number of paracladia, pcs.	—	26.6/0.00	26.6/0.00	26.6/0.00	26.6/0.00
Число цветков в паракладиях, шт. Number of flowers in paracladia, pcs.	—	29.7/0.00	29.7/0.00	29.7/0.00	29.7/0.00
Число цветков в главном соцветии, шт. Number of flowers in the main inflorescence, pcs.	—	14.9/0.00	14.9/0.00	14.9/0.00	14.9/0.00
Длина ксилоподия, см Xylopodium length, cm	18.4/0.00	—	—	—	—
Биомасса особи, г Individual biomass, g	35.5/0.00	—	—	—	—

**Примечание:** \**F* – значение критерия Фишера; *p* – уровень значимости; \*\* – значимые различия отсутствуют.

**Note:** \**F* – Fisher test value; *p* – significance level; \*\* – no significant differences.

(59.6%) в условиях умеренного увлажнения (25–50%) и отсутствия антропогенного воздействия значения признаков, тесно связанных с первой главной компонентой, минимальны. Несмотря на это, “длина вегетативного побега” у особей ЦП 4, наоборот, характеризуется максимальными значениями (до 15.7 см). Дело в том, что увлажнение, сохраняющееся в почве благодаря увеличению содержания физической глины (15.8%), а также отсутствие антропогенного влияния положительно отражаются на показателях признака (рис. 2). В трудах ряда исследователей показано, что недостаток влажности отрицательно сказывается на длине побегов, продолжительности существования скелетных осей растений разных жизненных форм (Gulis, 2008; Kishchenko, 2017; Zakharenko, Sevast’yanov, 2021; Cheryomushkina et al., 2022).

Согласно данным однофакторного дисперсионного анализа на функциональные признаки, коррелирующие со второй главной компонентой, значительное влияние оказывает только один фактор – подвижность субстрата (см. табл. 2). По данному экологическому фактору ЦП распределяются на две группы: ЦП 1, 2 и 4 изучены на неподвижном, а ЦП 3 – на подвижном субстрате. В условиях подвижного субстрата (щебнисто-каменистая осыпь) длина составной скелетной оси, длина ксилоподия увеличиваются за счет полегания скелетных осей и разрастания ксилоподия. Осыпи представляют собой не очень благоприятную среду для развития растений. Основными ограничивающими факторами здесь выступают подвижность субстрата, отсутствие почвенного покрова и глубокое расположение мелкозема, водный режим и т.д. (Dzhurayev, 1975; Kosiński, 1994). Для обитания в таких условиях растения вырабатывают такие адаптации, как: эффективные способы распространения семян, способность к быстрому отрастанию после засыпания, засухоустойчивость, различные формы роста и т.д. (Kosiński, 1994). В случае *Z. clinopodioides* на осыпи (ЦП 3) у особей развиваются длинный ксилоподий (до 4.2 см) и составные скелетные оси (до 18.1 см), состоящие из ежегодно полегающих годовичных приростов дициклических генеративных побегов и, как следствие, значительная биомасса. В местах соприкосновения осей с субстратом образуются тонкие придаточные корни, обеспечивающие закрепление особей на осыпных склонах. Базальные части скелетных осей, сохраняющиеся после отмирания их надземных структур, часто

засыпает щебнисто-каменистым субстратом, что обеспечивает защиту и сохранение большого числа спящих почек, которые активно развиваются, и число побегов увеличивается. Подобные особенности развития полукустарничков других видов в условиях склонов или на подвижных субстратах отмечены ранее (Talovskaya et al., 2017; Talovskaya, Cheryomushkina, 2022).

На неподвижном субстрате значения этих функциональных признаков средние (ЦП 1, 4) и минимальные (ЦП 2) (рис. 3). Влияние остальных экологических факторов (см. табл. 1) на морфологические признаки *Z. clinopodioides* не обнаружено.

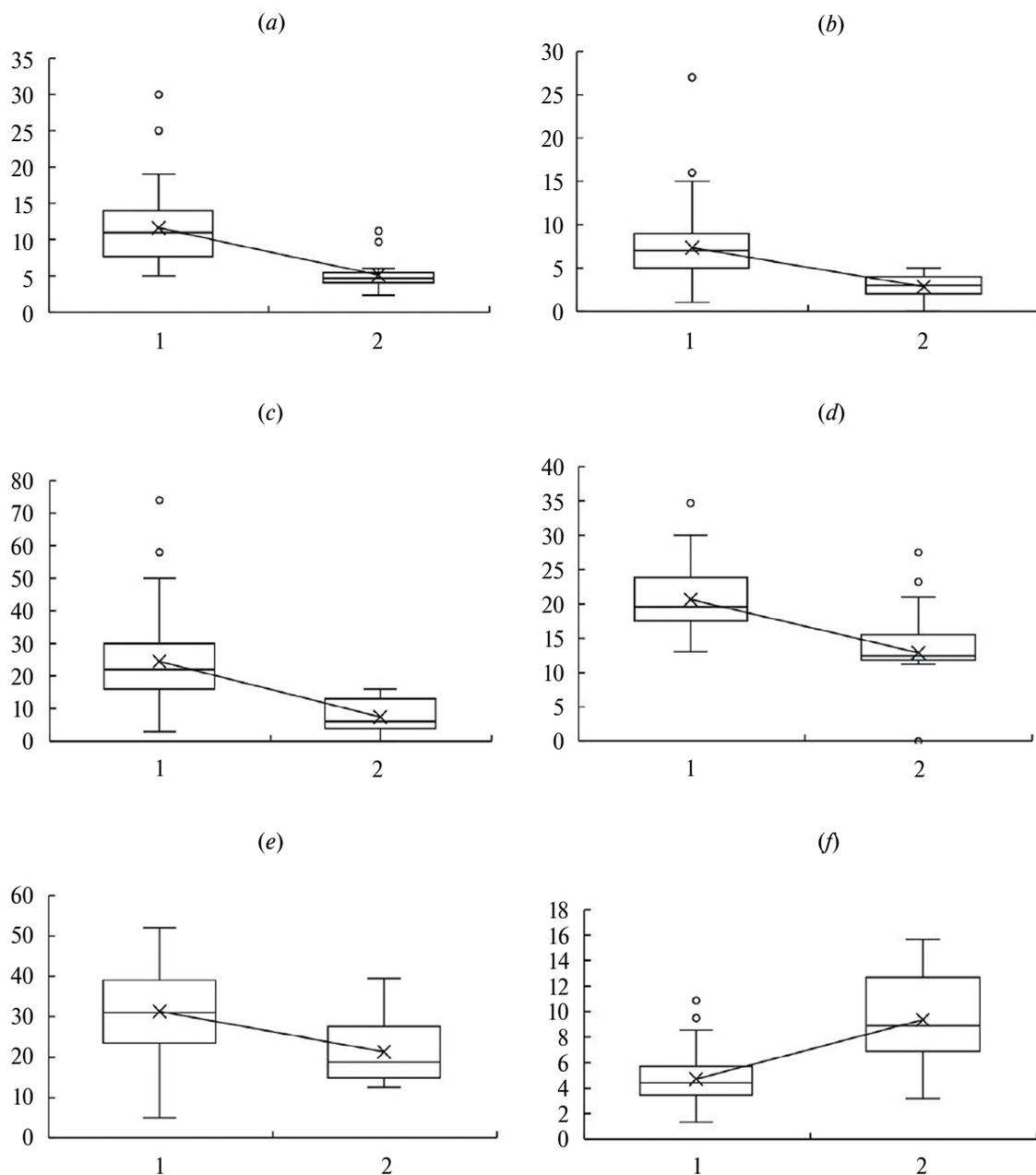
### Онтогенетическая структура ценопопуляций

Анализ онтогенетической структуры изученных ЦП показал, что все они нормальные, полные и неполночленные (в ЦП 2 отсутствуют особи ювенильного и имматурного состояний). Самоподдержание происходит семенным путем. Такие биологические особенности *Z. clinopodioides* как: высокая всхожесть семян (93–95%) (Bobokalonov, 2022), общая продолжительность начальных этапов онтогенеза ( $j-v$ ) – от 4 до 5 лет, пребывание особей в молодом генеративном состоянии – 2–3 года, в зрелом генеративном – 8–10 лет, позволяют рассматривать левосторонний онтогенетический спектр в качестве характерного для данного вида. Низкая доля субсенильных и сенильных особей во всех ЦП определяется их быстрой гибелью. Партикуляция отсутствует.

Согласно показателю сходства Л. А. Животовского (Zhivotovskii, 1979) все изученные ЦП *Z. clinopodioides* значимо отличаются друг от друга (табл. 3).

Установлено два типа спектра: левосторонний (ЦП 2) и бимодальный (ЦП 1, 3, 4).

**Однофакторный дисперсионный анализ.** Дисперсионный анализ показал, что, как и в случае с функциональными признаками, связанными с первой главной компонентой, влияние на онтогенетическую структуру оказывают те же факторы окружающей среды (табл. 4). Отсутствие камней и антропогенного воздействия, низкое содержание песка в почве и умеренное увлажнение положительно влияют на долю особей начальных ( $j, v$ ) этапов онтогенеза и отрицательно – на долю субсенильных особей. При увеличении

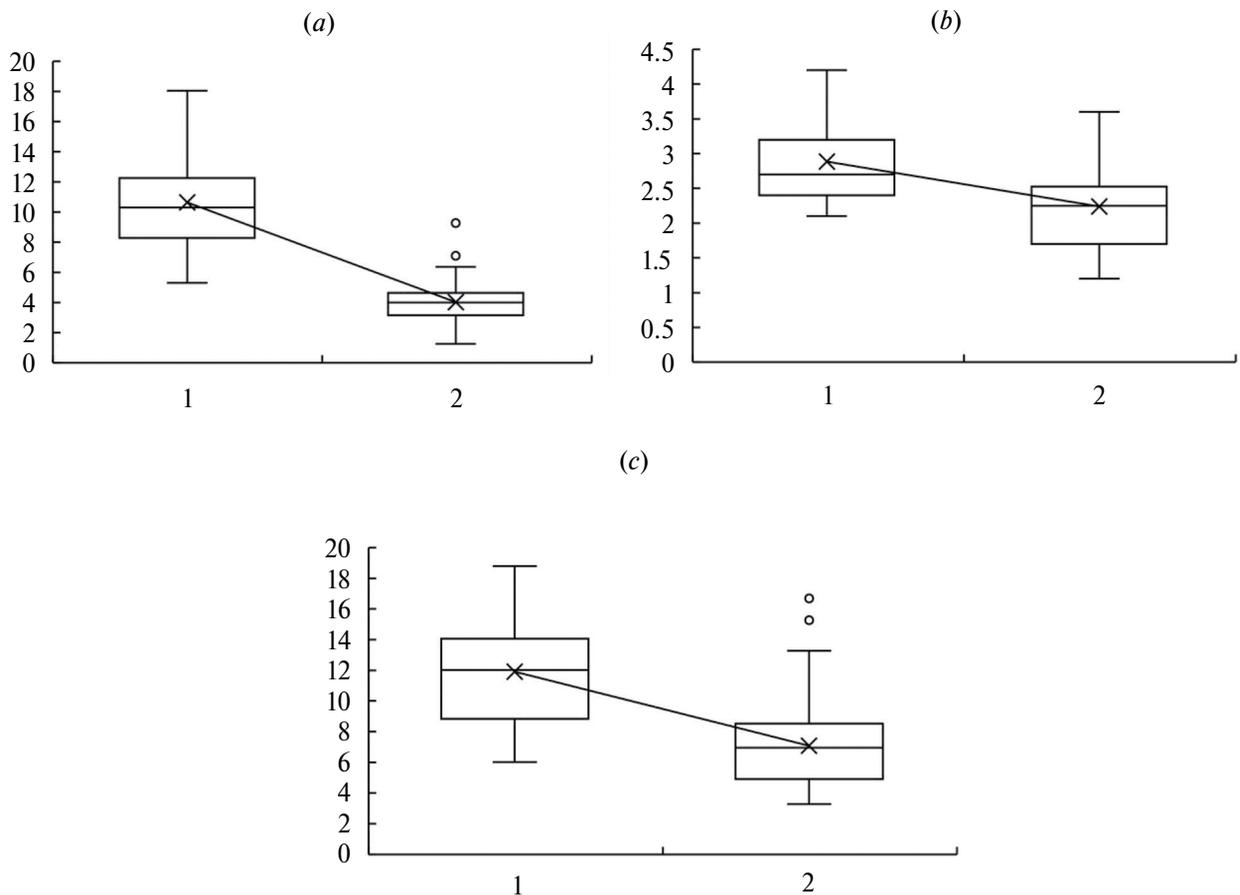


**Рис. 2.** Диаграммы размаха значений функциональных признаков, связанных с первой главной компонентой, в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*.

По оси  $X$  – 1 – нарушенные степи на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением (ЦП 1–3); 2 – ненарушенная степь на супесчаной почве с умеренным увлажнением (ЦП 4); по оси  $Y$  – размах значений функционального признака;  $a$  – число вегетативных побегов на 1 составную скелетную ось, шт.;  $b$  – число генеративных побегов с паракладиями, шт.;  $c$  – число паракладиев, шт.;  $d$  – число цветков в паракладиях, шт.;  $e$  – число цветков в главном соцветии, шт.;  $f$  – длина вегетативного побега, см. Значения критерия Манна–Уитни ( $U$ ) варьировали от 3.7 до 12.3 при  $p < 0.05$ .

**Fig. 2.** Diagrams of the range of values of functional characters associated with the first principal component in *Ziziphora clinopodioides* populations.

$X$ -axis: 1 – disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture (CP 1–3); 2 – undisturbed steppe on sandy loam soil with moderate moisture (CP 4);  $Y$ -axis: the range of values of a functional character;  $a$  – number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, pcs.;  $b$  – number of generative shoots with paracladia, pcs.;  $c$  – number of paracladia, pcs.;  $d$  – number of flowers in paracladia, pcs.;  $e$  – number of flowers in the main inflorescence, pcs.;  $f$  – vegetative shoot length, cm. Mann–Whitney test ( $U$ ) values ranged from 3.7 to 12.3 with  $p < 0.05$ .



**Рис. 3.** Диаграммы размаха значений функциональных признаков, связанных со второй главной компонентой, в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*.

По оси  $X$  – 1 – подвижный субстрат (ЦП 3); 2 – неподвижный субстрат (ЦП 1, 2, 4); по оси  $Y$  – размах значений функционального признака;  $a$  – длина составной скелетной оси, см;  $b$  – длина ксилоподия, см;  $c$  – биомасса особи, г. Значения критерия Манна–Уитни ( $U$ ) варьировали от 2.1 до 11.4 при  $p < 0.05$ .

**Fig. 3.** Diagrams of the range of values of functional characters associated with the second principal component in *Ziziphora clinopodioides* populations.

$X$ -axis: 1 – mobile substrate (CP 3); 2 – stable substrate (CP 1, 2, 4);  $Y$ -axis: the range of values of a functional character;  $a$  – composite skeletal axis length, cm;  $b$  – xylodium length, cm;  $c$  – individual biomass, g. Mann–Whitney test ( $U$ ) values ranged from 2.1 to 11.4 with  $p < 0.05$ .

антропогенной нагрузки и содержания камней отмечается уменьшение доли ювенильных и виргинильных особей и увеличение доли субсенильных растений. Кроме того, на средневозрастные генеративные растения положительное влияние оказывает снижение конкуренции со стороны сопутствующих видов и, как следствие, появление свободных от растительности участков почвенного субстрата. Развитый моховый покров способствует накоплению и сохранению старых генеративных особей (табл. 4). Влияние подвижности субстрата и освещенности на тип онтогенетического спектра не установлено.

В условиях нарушенных степей на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением в ценопопуляциях *Z. clinopodioides* формируются два типа онтогенетического спектра: левосторонний (ЦП 2) – с абсолютным максимумом на молодых генеративных особях (30.8%); бимодальный (ЦП 1, 3) – с абсолютным максимумом на старых генеративных (42.6–45.5%) и локальным – на молодых генеративных (22.2–26.3%) особях (рис. 4). Несмотря на хорошо развитую в таких условиях произрастания репродуктивную сферу особей (“число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков

в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”) антропогенное воздействие и песчаные почвы с недостаточным увлажнением (11.2–20.9%) отрицательно влияют на появление всходов и сохранение особей начальных этапов онтогенеза ( $j-v$ ). Кроме того, каменистый субстрат затрудняет попадание семян в мелкозем и их прорастание. Все это приводит к низкой численности проростков и молодой фракции растений в ЦП. Индекс возобновления в этих ЦП низкий и варьирует от 0.025 до 0.11 (табл. 5). В отдельные годы, в результате регулярных осадков и снижения антропогенного влияния, напротив, особи начальных этапов онтогенеза ( $j-v$ ) хорошо сохраняются, что и объясняет абсолютный и локальный максимумы на молодом генеративном состоянии в ЦП 1–3.

В ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением также формируется бимодальный онтогенетический спектр (ЦП 4). При этом абсолютный максимум приходится на особи виргинильного (27.8%) и старого генеративного (23.6%) состояний (рис. 4). Сложившиеся

**Таблица 3.** Показатели сходства ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*

**Table 3.** Indices of similarity of *Ziziphora clinopodioides* populations

Номер ЦП CP number	2	3	4
1	$R^* = 0.94$ $I^{**} = 62.0$	$R = 0.98$ $I = 24.23$	$R = 0.94$ $I = 57.38$
2	–	$R = 0.95$ $I = 52.84$	$R = 0.88$ $I = 118.67$
3	–	–	$R = 0.87$ $I = 125.29$

**Примечание:**  $R^*$  – показатель сходства;  $I^{**}$  – критерий идентичности;  $p = 0.0001$ .

**Note:**  $R^*$  – similarity index;  $I^{**}$  – identity criterion;  $p = 0.0001$ .

условия произрастания даже при минимальных значениях функциональных признаков особей, тесно связанных с первой главной компонентой, оказывают положительное влияние на долю особей прегенеративного периода, что выражается в увеличении индекса возобновления ( $I_b = 0.33$ ).

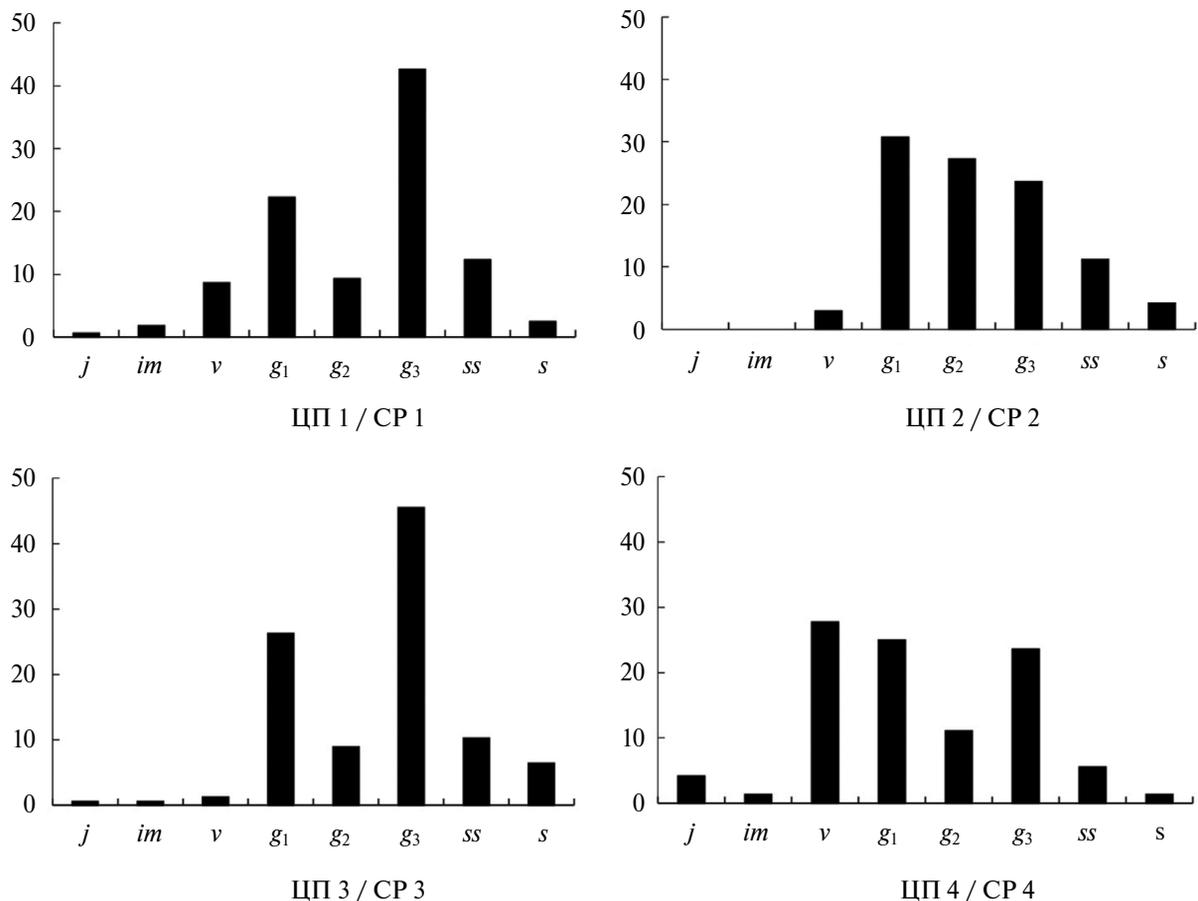
**Таблица 4.** Оценка степени влияния экологических факторов на соотношение онтогенетических групп в ценопопуляциях *Ziziphora clinopodioides*

**Table 4.** Assessment of the degree of influence of environmental factors on the ratio of ontogenetic groups of *Ziziphora clinopodioides* populations

Онтогенетическая группа Ontogenetic group	Доля влияния экологических факторов и значимость The share of influence of environmental factors and significance					
	Моховый покров Moss cover	Свободный субстрат Exposed substrate	Почва по гранулометрическому составу (содержание песка) Soil according to granulometric composition (sand content)	Камни Stones	Увлажнение Moisture	Антропогенное воздействие Anthropogenic impact
	$F^*/p$	$F/p$	$F/p$	$F/p$	$F/p$	$F/p$
$j$	–**	–	97.5/0.01	97.5/0.01	97.5/0.01	97.5/0.01
$im$	–	–	–	–	–	–
$v$	–	–	93.3/0.03	93.3/0.03	93.3/0.03	93.3/0.03
$g_1$	–	–	–	–	–	–
$g_2$	–	98.8/0.00	–	–	–	–
$g_3$	99.0/0.00	–	–	–	–	–
$ss$	–	–	91.8/0.04	91.8/0.04	91.8/0.04	91.8/0.04
$s$	–	–	–	–	–	–

**Примечание:**  $F^*$  – значение критерия Фишера;  $p$  – уровень значимости; \*\* – значимые различия отсутствуют. Онтогенетическое состояние:  $j$  – ювенильное;  $im$  – имматурное;  $v$  – виргинильное;  $g_1$  – молодое генеративное;  $g_2$  – зрелое генеративное;  $g_3$  – старое генеративное;  $ss$  – субсенильное;  $s$  – сенильное.

**Note:**  $F^*$  – Fisher test value;  $p$  – significance level; \*\* – no significant differences.  $j$  – juvenile;  $im$  – immature;  $v$  – virginal;  $g_1$  – young generative;  $g_2$  – mature generative;  $g_3$  – old generative;  $ss$  – subsenile;  $s$  – senile.



**Рис. 4.** Онтогенетические спектры ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*.

По оси *X* – онтогенетические состояния; по оси *Y* – доля особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях, %. ЦП 1–4 – номера ценопопуляций.

**Fig. 4.** Ontogenetic spectra of *Ziziphora clinopodioides* populations.

*X*-axis: ontogenetic states; *Y*-axis: share of individuals of different ontogenetic states in populations, %. CP 1–4 – population numbers.

Как отмечено выше, низкая доля зрелых и высокая – старых генеративных особей наблюдаются в ЦП 1, 3 и 4. В результате значительного общего проективного покрытия со стороны кустарникового (*Caragana pygmaea*, *Spiraea hypericifolia*, *Scutellaria supina*, *Artemisia gmelinii* и др.) и/или травяного (*Fragaria viridis*, *Potentilla longifolia*, *Festuca valesiaca*, *Stipa krylovii* и др.) ярусов и, как следствие, низкого процента открытых почвенных участков происходит ускорение темпов развития зрелых растений, а также накопление большого числа отмерших скелетных осей в кустах взрослых особей и их быстрый переход в старое генеративное состояние. Накопление особей *Z. clinopodioides* старого генеративного состояния связано с моховым покровом, хорошо развитым в ЦП 1 и 3; при его отсутствии доля этих особей не превышает 23.6% (ЦП 4). Противоположная ситуация складывается

в ЦП 2. В ней при снижении общего проективного покрытия и появлении свободного субстрата (16%) темпы развития зрелых генеративных растений замедляются и особи постепенно переходят в следующие состояния.

Особи постгенеративной фракции (*ss–s*) во всех изученных ЦП обычно быстро стареют и погибают. Однако в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением (ЦП 1–3) доля субсенильных (10.2–12.3%) и сенильных (2.5–6.4%) растений выше, чем в ненарушенных степях на супесчаных почвах с умеренным увлажнением (ЦП 4) (*ss* – 5.6%, *s* – 1.4%). Индекс старения в ЦП 1–3 изменяется в пределах от 0.39 до 0.62, в ЦП 4 составляет 0.30.

Показатели возрастности и эффективности в изученных ЦП изменяются от 0.38 до 0.59 и от 0.64

**Таблица 5.** Демографические показатели ценопопуляций *Ziziphora clinopodioides*

**Table 5.** Demographic indices of *Ziziphora clinopodioides* populations

Номер ЦП CP number	$I_b$	$I_{ct}$	Плотность, особь/м <sup>2</sup> Density, individuals/m <sup>2</sup>	$\omega$	$\Delta$	Тип ЦП CP type
1	0.11	0.57	10.8 ± 1.26**	0.68	0.54	Переходная Transitional
2	0.03	0.39	9.38 ± 1.50	0.76	0.52	Зрелая Mature
3	0.025	0.62	9.75 ± 1.88	0.70	0.59	Стареющая Aging
4	0.33	0.30	6.54 ± 1.84	0.64	0.38	Переходная Transitional

**Примечание:**  $I_b$  – индекс возобновления;  $I_{ct}$  – индекс старения;  $\omega$  – индекс эффективности;  $\Delta$  – индекс возрастности; тип ЦП по классификации Л. А. Животовского (2001); \*\* – среднее значение ± ошибка среднего значения.

**Note:**  $I_b$  – renewal index;  $I_{ct}$  – aging index;  $\omega$  – efficiency index;  $\Delta$  – age index; CP type according to L.A. Zhivotovsky’s classification (2001); \*\* – average value ± average error.

до 0.76 соответственно (см. табл. 5). По классификации “дельта-омега” ЦП разделились на три группы: ЦП 1 и 4 – переходные, ЦП 2 – зрелая, ЦП 3 – стареющая. Распределение особей по площадкам варьирует в широких пределах (ЦП 1 – от 2 до 20 особей/м<sup>2</sup>; ЦП 2 – от 4 до 22 особей/м<sup>2</sup>; ЦП 3 – от 1 до 28 особей/м<sup>2</sup>; ЦП 4 – от 1 до 15 особей/м<sup>2</sup>). Плотность особей в ЦП находится в прямой зависимости от задернованности сообщества ( $r = 0.99$ ,  $p < 0.05$ ) и в обратной – от антропогенной нагрузки ( $r = -0.77$ ,  $p < 0.05$ ). При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается. Так, например, в ЦП 1 при покрытии травостоя 25% и сильном антропогенном влиянии плотность достигает 10.8 особей/м<sup>2</sup>, тогда как в ЦП 4 при проективном покрытии травостоя 65–67% и отсутствии антропогенной нагрузки значение плотности не превышает 6.54 особи/м<sup>2</sup> (табл. 5).

Таким образом, изучение онтогенетической структуры ЦП *Z. clinopodioides* показало динамичность распределения онтогенетических групп и, как правило, несовпадение конкретных онтогенетических спектров с характерным левосторонним, что свидетельствует о неустойчивом их состоянии на границе ареала. Причина заключается в реагировании особей вида на изменение экологических условий произрастания. Моховый покров, свободный субстрат, содержание песка и камней в почве, увлажнение и антропогенное воздействие приводят к изменению онтогенетического

спектра – появлению максимума на старой генеративной группе. Однако такие варианты развития ценопопуляций можно рассматривать как их временное состояние, на что указывает значительная доля в ЦП 1 и 3 молодых генеративных, а в ЦП 4 – виргинильных растений.

Несовпадение онтогенетических спектров с характерным у растений полукустарничковой жизненной формы также отмечается в ряде работ. Исследователи указывают, что на изменение спектра оказывают влияние условия произрастания (наличие/отсутствие свободного субстрата, особенности фитоценотической обстановки, антропогенное воздействие, погодные условия (солнечная инсоляция, осадки, ветер)) и особенности онтогенеза (пропуски онтогенетических состояний, изменения темпов развития особей, соотношение семенного и вегетативного размножения в поддержании популяций) (Kolegova et al., 2013; Prokop’ev et al., 2016; Guseva, Cheryomushkina, 2017; Akhmedov et al., 2017; Mustafina et al., 2021; Talovskaya, Cheryomyshkina, 2018).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены экологические факторы, оказывающие влияние на функциональные признаки и онтогенетическую структуру ценопопуляций полукустарничка *Z. clinopodioides* на восточной границе ареала в Республике Хакасия. Гранулометрический состав почвы (содержание песка), камни

и увлажнение оказывают положительное влияние на большинство однолетних побеговых структур *Z. clinopodioides* (“число вегетативных побегов на I составную скелетную ось”, “число генеративных побегов с паракладиями”, “число паракладиев”, “число цветков в паракладиях”, “число цветков в главном соцветии”); антропогенная нагрузка, напротив, отрицательное. Вследствие этого в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением функциональные признаки достигают наибольших значений. В лишённых камней сообществах на супесчаных почвах число побегов и степень развития их репродуктивной сферы, наоборот, снижаются несмотря на условия умеренного увлажнения и отсутствие антропогенного влияния. На многолетние побеговые структуры *Z. clinopodioides* (“длина составной скелетной оси”, “длина ксилоподия”, “биомасса особи”) положительное влияние оказывает только подвижность субстрата, приводящая к увеличению значений функциональных признаков. Изменение у особей *Z. clinopodioides* параметров длины составной скелетной оси и ксилоподия, числа вегетативных и генеративных побегов с паракладиями, числа паракладиев и цветков в них, числа цветков в главном соцветии, биомассы особей выступает механизмом морфологической адаптации к эколого-ценотическим условиям произрастания на границе распространения в Республике Хакасия.

Установлено, что на соотношение особей разных онтогенетических состояний в ценопопуляциях *Z. clinopodioides* влияние также оказывают соответствующие экологические факторы. Так, в нарушенных степях на песчаных почвах с наличием камней и низким увлажнением формируются два типа онтогенетического спектра: левосторонний — с максимумом на молодых генеративных особях и бимодальный с максимумами на молодых и старых генеративных особях; в ненарушенной степи на супесчаной почве с умеренным увлажнением онтогенетический спектр бимодальный с максимумами на виргинильных и старых генеративных растениях. Доля особей начальных (*j-v*) и конечных (*ss*) этапов онтогенеза связана с действием тех же экологических факторов, от которых зависит и развитие однолетних побеговых структур. Отсутствие камней и антропогенного воздействия, низкое содержание песка в почве и умеренное увлажнение способствуют увеличению числа ювенильных и виргинильных особей и, напротив, отрицательно сказываются на доле

особей в субсенильном онтогенетическом состоянии. Увеличение доли средневозрастных генеративных растений связано с наличием свободного субстрата, приводящего к изменению темпов развития зрелых особей. Развитие мохового покрова приводит к накоплению старых генеративных растений. ЦП 1 и 4 по классификации “дельта-омега” относятся к переходным, ЦП 2 — зрелая, ЦП 3 — стареющая. Плотность особей зависит от степени задернованности сообщества и антропогенной нагрузки. При увеличении общего проективного покрытия и отсутствии антропогенного воздействия плотность особей уменьшается.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность ФГБУ ГСАС “Минусинская” (Красноярский край, г. Минусинск) за определение гранулометрического состава и влажности почвенных образцов.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abramova et al.] Абрамова Л.М., Каримова О.А., Андреева И.З. 2013. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной границе ареала (Республика Башкортостан). — Сиб. экол. журн. 4: 551–563.
- [Akhmedov et al.] Ахмедов А.К., Черемушкина В.А., Шомуродов Х.Ф. 2017. Онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Lagochilus inebrians* в Узбекистане. — Вестн. Оренб. гос. ун-в. 206(6): 63–70.
- [Astashenkov et al.] Асташенков А.Ю., Годин В.Н., Черемушкина В.А., Таловская Е.Б. 2022. Анализ функциональных признаков и структура их связей в ценопопуляциях *Panzerina lanata* (Lamiaceae). — Бот. журн. 107(6): 544–560.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813622060047>
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Boboev M.T. 2023. The population structure of *Nepeta pamirensis* at different altitudes in the Pamirs (Tajikistan). — Plant Science Today. 11(1): 281–287.  
<https://doi.org/10.14719/pst.2630>
- [Bobokalonov] Бобокалонов К.А. 2022. Биоморфология видов рода *Ziziphora* L. и структура их ценопопуляций в Таджикистане: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Новосибирск. 18 с.
- [Cheryomushkina et al.] Черемушкина В.А., Каулинь А.Г., Голубева Д.В. 2002. Онтогенез зизифоры пахучковидной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.). — В кн.: Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие. Т. 3. Йошкар-Ола. С. 51–55.

- [Cheryomyshkina et al.] Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А., Денисова Г.Р. 2016. Эколого-ценогическая характеристика, структура ценопопуляций и онтогенез *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) в Туве. — Раст. ресурсы. 52(3): 381–396.
- [Cheryomyshkina, Bobokalonov] Черемушкина В.А., Бобокалонов К.А. 2020. Жизненная форма, онтогенез и онтогенетическая структура ценопопуляций *Ziziphora suffruticosa* в Таджикистане. — Раст. мир Азиат. России. 38(2): 25–33. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2\(25-33\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2(25-33))
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A., Talovskaya E.B., Astashenkov A.Yu. 2022. Dwarf subshrub morphological structure variety in species of the genus *Scutellaria* (Lamiaceae) under different growing conditions. — *Taiwania*. 67(1): 146–154. <https://doi.org/10.6165/tai.2022.67.146>
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. — *Austral. J. Bot.* 51(4): 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2018. Онтоморфогенез и оценка состояния ценопопуляций *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) на границе ареала. — *Бот. журн.* 103(4): 427–440. <https://doi.org/10.1134/S0006813618040014>
- [Denisova et al.] Денисова Г.Р., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Таловская Е.Б. 2022. Динамика онтогенетической структуры ценопопуляций *Dracocephalum fruticulosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) в Туве. — *Поволж. экол. журн.* 3: 255–267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267>
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 1997. *Ziziphora* L. — Зизифора. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 202–203.
- [Dzhuraev] Джураев А.Д. 1975. Биолого-экологические группы и жизненные формы растительности первичных осыпей Гиссарского хребта. — В кн.: Вопросы интродукции и биологии растений. Душанбе. С. 38–50.
- [Fardeeva et al.] Фардеева М.Б., Исламова Г.Р., Чижикова Н.А. 2014. Пространственно-онтогенетическая структура ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) близ южной границы ареала (Республика Тартарстан). — *Раст. ресурсы.* 50(3): 376–397.
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. 2016. *Plant Functional Diversity*. Oxford. 231 p.
- [Glotov] Глотов Н.В. 1998. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. — В сб.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола. С. 146–149.
- [Gulis] Гулис А.Л. 2008. Влияние степени увлажнения субстрата на рост и развитие некоторых представителей рода *Rhododendron* L. — *Бюлл. Никит. бот. сада.* 97: 22–25.
- [Guseva, Cheryomyshkina] Гусева А.А., Черемушкина В.А. 2017. Морфогенез и состояние ценопопуляций эндемичного вида *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae). — *Бюлл. МОИП. Отд. Биол.* 122(2): 68–77.
- Hazrati S., Govahi M., Sedaghat M., Beyraghdar Kashkooli A. 2020. A comparative study of essential oil profile, antibacterial and antioxidant activities of two cultivated *Ziziphora* species (*Z. clinopodioides* and *Z. tenuior*). — *Industr. Crops Prod.* 157: 112942. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112942>
- Hedge I.C. 1990. *Ziziphora* L. — In: *Flora of Pakistan*. 192. P. 224.
- [Kachinskii] Качинский Н.А. 1958. Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения. М. 192 с.
- Keshavarzi M., Jahandideh R., Nazem Bokae Z. 2008. Morphological and anatomical studies on *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Labiatae). — *Pakistan J. Biol. Sci.* 11(23): 2599–2605. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.2599.2605>
- [Kirillova, Kirillov] Кириллова И.А., Кириллов Д.В. 2023. Жизнь на краю ареала: сравнительное изучение центральных и краевых популяций *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) на европейском северо-востоке России. — *Вестн. Моск. унив.* 78(2): 95–101. <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9>
- [Kishchenko] Кищенко И.Т. 2017. Сезонный рост и развитие *Juniperus communis* L. в таежной зоне. — *Лесн. журн.* 3: 31–39. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.3.31>
- [Kolegova et al.] Колегова Е.Б., Черемушкина В.А., Макунина Н.И., Быструшкин А.Г. 2013. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) на Южном Урале и на Алтае. — *Раст. ресурсы.* 3: 341–352.
- [Korchagin] Корчагин А.А. 1964. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 39–62.
- [Korolyuk et al.] Королюк Е.А., Кениг В., Качев А.В. 2002. Состав эфирного масла зизифоры паучковидной (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) из Алтайского края и Республики Алтай. — *Химия раст. сырья.* 1: 49–52.
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i zróżnicowanie. — *Wiad. Bot.* 38(3–4): 45–52.
- [Kovalenko] Коваленко И.М. 2005. Структура популяций домінантів травяно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура. — *Україн. бот. журн.* 62(5): 707–714.
- [Kravtsova] Кравцова Л.П. 2019. Изучение фенологических особенностей лекарственных растений семейства Lamiaceae Lindl. при интродукции в Хакасии. — *Вестн. Тверск. гос. унив.* 55(3): 123–129. <https://doi.org/10.26456/vtbiol04>
- [Lashchinskii, Talovskaya] Лашинский Н.Н., Таловская Е.Б. 2020. Характеристика популяции *Thymus*

- reverdattoanus* (Lamiaceae) на юге ареала (Надымский район, Ямало-Ненецкий автономный округ). — Бот. журн. 105(7): 687–696.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620070054>
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? — *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. P. 149–164.
- [Макунина] Макунина Н.И. 2016. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 183 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2015. ГОСТ 12071–2014. Грунты. Отбор, упаковка, транспортирование и хранение образцов. М. 10 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2016. ГОСТ 5180–2015. Грунты. Методы лабораторного определения физических характеристик. М. 23 с.
- [Mezhgosudarstvennyi...] Межгосударственный стандарт. 2019. ГОСТ 12536–2014. Грунты. Методы лабораторного определения гранулометрического (зернового) и микроагрегатного состава. М. 20 с.
- [Mustafina et al.] Мустафина А.Н., Абрамова Л.М., Голованов Я.М., Каримова О.А. 2021. Экология и структура ценопопуляций *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане. — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 126(4): 22–36.
- [Odum] Одум Ю. 1975. Основы экологии. М. 740 с.
- [Onipchenko et al.] Онипченко В.Г., Дудова К.В., Гулов Д.М., Ахметжанова А.А., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. 2022. Функциональные признаки листьев растений важны для формирования состава альпийских растительных сообществ. — Журн. общ. биол. 83(2): 127–137.  
<https://doi.org/10.31857/S004445962202004X>
- [Прокоп'ев et al.] Прокопьев А.С., Катаева Т.Н., Мачкинис Е.Ю. 2016. Характеристика ценопопуляций *Thymus jensiseensis* и *T. marschallianus* (Lamiaceae) на юге Томской области. — Раст. ресурсы. 52(2): 239–254.
- [Rastitel'nyi pokrov...] Растительный покров Хакасии. 1976. Новосибирск. 423 с.
- [Sandanov, Rosbakh] Санданов Д.В., Росбах С. 2019. Демографическая структура ценопопуляций *Scutellaria baicalensis* Georgi в связи с климатическими градиентами и локальными факторами. — Экология. 3: 236–239.  
<https://doi.org/10.1134/S0367059719030168>
- Tabaripour R., Sheidai M., Mehdi Talebi S., Noormohammadi Z. 2020. Population genetic and phylo-geographic analyses of *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Lamiaceae), “kakuti-e kuhi”: An attempt to delimit its subspecies. — *Caryologia*. 73(2): 99–110.  
<https://doi.org/10.13128/caryologia-573>
- [Talovskaya, Cheryomushkina] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А. 2018. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — Раст. мир Азии. России. 31(3): 61–65.  
[https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — *Botany*. 100(6): 499–508.  
<https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Асташенков А.Ю., Гусева А.А. 2017. Морфологическая адаптация *Thymus roseus* (Lamiaceae) в Восточном Казахстане. — Бот. журн. 102(9): 1232–1248.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813617090034>
- [Talovskaya et al.] Таловская Е.Б., Черемушкина В.А., Денисова Г.Р. 2018. Морфологическая адаптация видов рода *Thymus* (Lamiaceae) в Якутии. — Сиб. экол. журн. 6: 736–749.  
<https://doi.org/10.15372/SEJ20180608>
- [Tsatsenkin] Цаценкин И.А. 1967. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе. 226 с.
- [Tsenoporulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
- [Tsenoporulyatsii...] Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М. 182 с.
- [Uranov] Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! — *Oikos*. 116: 882–892.  
<https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- [Vodolazova et al.] Водолазова С.В., Мяделец М.А., Карпова М.Р., Саранчина Ю.В. 2011. Антимикробная активность эфирных масел и водных извлечений из лекарственных растений Хакасии. — Сиб. мед. журн. 26(2): 54–58.
- WFO: World Flora Online. 2024.  
<http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 09.01.2024).
- [Yegorova, Suleimanova] Егорова Н.Ю., Сулейманова В.Н. 2021. Виталитет и жизнеспособность *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) вблизи южной границы ареала в пределах Кировской области. — Вестн. Сев.-Вост. федер. ун-в. 84(4): 5–14.
- [Yershova] Ершова Э.А. 1995. Антропогенная динамика растительности юга средней Сибири. Препринт. Новосибирск. 27 с.
- [Yuzerpchuk] Юзепчук С.В. 1954. Зизифора — *Ziziphora* L. — В кн.: Флора СССР. Т. XXI. М.; Л. С. 398–399.
- [Zakharenko, Sevast'yanov] Захаренко Г.С., Севастьянов В.Е. 2021. Влияние погодноклиматических условий на развитие вегетативных побегов и генеративных органов у кедра ливанского (*Cedrus libani* A. Rich.) в Крыму. — Экосистемы. 27: 128–138.  
<https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-128-138>
- [Zaugol'nova] Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. 40(4): 587–602.
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений. — Экология. 1: 3–7.

## FUNCTIONAL CHARACTERS AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF *ZIZIPHORA CLINOPODIOIDES* (LAMIACEAE) AT THE RANGE BORDER (REPUBLIC OF KHAKASIA)

I. N. Barsukova<sup>1,2, \*</sup>, V. N. Godin<sup>2, \*\*</sup>, V. A. Cheryomushkina<sup>2, \*\*\*</sup>, A. Yu. Astashenkov<sup>2, \*\*\*\*</sup>, G. R. Denisova<sup>2, \*\*\*\*\*</sup>, A. A. Guseva<sup>2, \*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Khakassian State University named after N. F. Katanov  
Lenin Ave., 90, Abakan, 655017, Russia

<sup>2</sup>Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

\*e-mail: saphronovairina@mail.ru

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

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

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

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

\*\*\*\*\*e-mail: guseva.sc@list.ru

The object of this study is a characteristic subshrub of Khakasia, *Ziziphora clinopodioides* (Lamiaceae). The study of functional traits and the structure of the *Z. clinopodioides* populations at the eastern limit of its distribution (Republic of Khakasia) has been carried out for the first time. The materials were collected in 2022–2023 in true and meadow steppes of the forest-steppe belt. Environmental factors influencing functional traits and the ratio of individuals of different ontogenetic states have been identified. It has been established that disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture represent the ecological optimum for this species. Under these conditions, the indices of most of the studied functional traits (the number of vegetative shoots per 1 composite skeletal axis, the number of generative shoots with paracladia, the number of paracladia, the number of flowers in paracladia, the number of flowers in the main inflorescence) reach the highest values. In undisturbed steppes on sandy loam soils with moderate moisture, *Z. clinopodioides* is in unfavorable conditions, and develops individuals with minimal values of functional traits. All the studied populations are normal, complete or incomplete. Left-sided and bimodal ontogenetic spectra are formed in disturbed steppes on sandy soils with the presence of stones and low moisture; in the undisturbed steppe on sandy loam soil with moderate moisture, the spectrum type is bimodal. The density of individuals depends on the degree of sodding in the community and anthropogenic load. With an increase in the total projective cover and in the absence of anthropogenic impact, the density of individuals decreases. The causes of restructuring of functional characters and changes in the ontogenetic spectrum of populations of *Z. clinopodioides* under the influence of various environmental factors at the range border are discussed.

**Keywords:** functional characters, environmental factors, ontogenetic spectrum, subshrub, edge populations, steppes, *Ziziphora clinopodioides*

### ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to the FSBI GSAS “Minusinskaya” (Krasnoyarsk Territory, Minusinsk) for determining the granulometric composition and moisture content of soil samples.

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

### REFERENCES

- Abramova L.M., Karimova O.A., Andreeva I.Z. 2013. К экологии и биологии *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) на северной гранитной ареале (Республика Башкортостан) [On ecology and biology of *Althaea officinalis* L. (Malvaceae) at the Northern Boundary of the Range (Republic of Bashkortostan)]. — Sibirskii ekologicheskii zhurnal. 4: 551–563 (In Russ.).

- Akhmedov A.K., Cheryomushkina V.A., Shomurodov H.F. 2017. Ontogenez i ontogeneticheskaya struktura cenopopulyatsii *Lagochilus inebrians* v Uzbekistane [Ontogenesis and ontogenetic structure of *Lagochilus inebrians* coenopopulations in Uzbekistan]. — Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. 206(6): 63–70 (In Russ.).
- Astashenkov A.Yu., Godin V.N., Cheryomushkina V.A., Talovskaya E.B. 2022. Analiz funktsional'nykh priznakov i struktura ikh svyazei v cenopopulyatsiyah *Panzerina lanata* (Lamiaceae) [Analysis of functional traits and the structure of their relationships in the coenopopulations of *Panzerina lanata* (Lamiaceae)]. — Bot. Zhurn. 107(6): 544–560 (In Russ.).  
https://doi.org/10.31857/S0006813622060047
- Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Boboev M.T. 2023. The population structure of *Nepeta pamirensis* at different altitudes in the Pamirs (Tajikistan). — Plant Science Today. 11(1): 281–287.  
https://doi.org/10.14719/pst.2630
- Bobokalonov K.A. 2022. Biomorfologiya vidov roda *Ziziphora* L. i struktura ikh cenopopulyatsii v Tadjikistane [Biomorphology of species of the genus *Ziziphora* L. and the structure of their coenopopulations in Tajikistan]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Novosibirsk. 18 p. (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Kaulin' A.G., Golubeva D.V. 2002. Ontogenez zizifory pakhuchkovidnoi (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) [Ontogenesis of ziziphora odoriferous (*Ziziphora clinopodioides* Lam.)]. — In: Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Uchebnoe posobie. T. 3. Ioshkar-Ola. P. 51–55 (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A., Denisova G.R. 2016. Ekologo-tsenoticheskaya kharakteristika, struktura tsenopopulyatsii i ontogenez *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) v Tuve [Environmental and phytocoenotical characteristics, structure of coenopopulations and ontogeny of *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) in Tuva]. — Rastitel'nye resursy. 52(3): 381–396 (In Russ.).
- Cheryomushkina V.A., Bobokalonov K.A. 2020. Zhiznennaya forma, ontogenez i ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Ziziphora suffruticosa* v Tadjikistane [Life form, ontogenesis and ontogenetic structure of *Ziziphora suffruticosa* coenopopulations in Tajikistan]. — Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii. 38(2): 25–33 (In Russ.).  
https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-2(25-33)
- Cheryomushkina V.A., Guseva A.A., Talovskaya E.B., Astashenkov A.Yu. 2022. Dwarf subshrub morphological structure variety in species of the genus *Scutellaria* (Lamiaceae) under different growing conditions. — Taiwania. 67(1): 146–154.  
https://doi.org/10.6165/tai.2022.67.146
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., ..., Poorter H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. — Austral. J. Bot. 51(4): 335–380.  
https://doi.org/10.1071/BT02124
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2018. Ontomorfogenez i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) na granitse areala [Ontomorphogenesis and assessment of state of *Dracocephalum argunense* (Lamiaceae) coenopopulations on the border of its range]. — Bot. Zhurn. 103(4): 427–440 (In Russ.).  
https://doi.org/10.1134/S0006813618040014
- Denisova G.R., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Talovskaya E.B. 2022. Dinamika ontogeneticheskoi struktury tsenopopulyatsii *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) v Tuve [Ontogenetic structure dynamics of coenopopulations of *Dracocephalum fruticosum* Stephan (Lamiaceae, Magnoliopsida) in Tuva]. — Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 3: 255–267 (In Russ.).  
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-255-267
- Doron'kin V.M. 1997. *Ziziphora* L. — Zizifora. — In: Flora Sibiri. T. 11. Novosibirsk. P. 202–203 (In Russ.).
- Dzhuraev A.D. 1975. Biologo-ekologicheskie gruppy i zhiznennyye formy rastitel'nosti pervichnykh osypei Gissarskogo khrebtta [Biological-ecological groups and life forms of vegetation of primary screes of the Gissar ridge]. — In: Voprosy introduksii i biologii rastenii. Dushanbe. P. 38–50 (In Russ.).
- Fardeeva M.B., Islamova G.R., Chizhikova N.A. 2014. Prostranstvenno-ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) bliz yuzhnoy granitsy areala (Respublika Tatarstan) [Spatial and ontogenetic structure of coenopopulations of *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) on the southern border of the area (Tatarstan Republic)]. — Rastitel'nye resursy. 50(3): 376–397 (In Russ.).
- Garnier E., Navas M.-L., Grigulis K. 2016. Plant Functional Diversity. Oxford. 231 p.
- Glotov N.V. 1998. Ob otsenke parametrov vozrastnoi struktury populyatsii rastenii [On assessing the parameters of the age structure of plant populations]. — In: Zhizn' populyatsii v geterogennoy srede. Ch. 1. Ioshkar-Ola. P. 146–149 (In Russ.).
- Gulis A.L. 2008. Vliyanie stepeni uvlazhneniya substrata na rost i razvitiye nekotorykh predstavitelei roda *Rhododendron* L. [The influence of the degree of substrate moisture on the growth and development of some representatives of the genus *Rhododendron* L.]. — Byulleten' Nikitskogo botanicheskogo sada. 97: 22–25 (In Russ.).
- Guseva A.A., Cheryomushkina V.A. 2017. Morfogenez i sostoyanie tsenopopulyatsii endemichnogo vida *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae) [Morphogenesis and state of coenopopulations of the endemic species *Scutellaria tuvensis* (Lamiaceae)]. — Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologii. 122(2): 68–77 (In Russ.).
- Hazrati S., Govahi M., Sedaghat M., Beyraghdar Kashkooli A. 2020. A comparative study of essential oil profile, antibacterial and antioxidant activities of two cultivated *Ziziphora* species (*Z. clinopodioides* and *Z. tenuior*). — Industr. Crops Prod. 157: 112942. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2020.112942
- Hedge I.C. 1990. *Ziziphora* L. — In: Flora of Pakistan. 192. P. 224.
- Kachinskii N.A. 1958. Mekhanicheskii i mikroagregatnyi sostav pochvy, metody ego izucheniya [Mechanical and

- microaggregate composition of soil, methods of studying it]. Moscow. 192 p. (In Russ.).
- Keshavarzi M., Jahandideh R., Nazem Bokae Z. 2008. Morphological and anatomical studies on *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Labiatae). — Pakistan J. Biol. Sci. 11(23): 2599–2605. <https://doi.org/10.3923/pjbs.2008.2599.2605>
- Kirillova I.A., Kirillov D.V. 2023. Zhizn' na krayu areala: sravnitel'noe izuchenie tsentral'nykh i kraevykh populyatsii *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) na evropeiskom severo-vostoke Rossii [Living at the edge: a comparative study of the central and marginal populations of *Dactylorhiza traunsteineri* (Orchidaceae) in European Northeast of Russia]. — Vestnik Moskovskogo universiteta. 78(2): 95–101 (In Russ.). <https://doi.org/10.55959/MSU0137-0952-16-78-2-9>
- Kishchenko I.T. 2017. Sezonnii rost i razvitiye *Juniperus communis* L. v taezhnoi zone [Seasonal Growth and Development of *Juniperus communis* L. in the Taiga Zone]. — Lesnoi zhurnal. 3: 31–39 (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.3.31>
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A., Makunina N.I., Bystrushkin A.G. 2013. Ontogeneticheskaya struktura i otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) na Yuzhnom Urale i na Altae [Ontogenetic structure and status assessment of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) coenopopulations in South Ural and Altai]. — Rastitel'nye resursy. 3: 341–352. (In Russ.).
- Korchagin A.A. 1964. Vidovoi (floristicheskii) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody ego izucheniya [Species (floristic) composition of plant communities and methods for studying it]. — In: Poleyaya geobotanika. T. 3. Moscow; Leningrad. P. 39–62 (In Russ.).
- Korolyuk Ye.A., Kenig V., Tkachev A.V. 2002. Sostav efirnogo masla zizifory pakhuchkovidnoi (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) iz Altaiskogo kraya i Respubliki Altai [Composition of *Ziziphora* essential oil (*Ziziphora clinopodioides* Lam.) from the Altai region and the Republic of Altai]. — Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 1: 49–52 (In Russ.).
- Kosiński M. 1994. Roslinność piargów wysokogórskich: ekologia i źródnicowanie. — Wiad. Bot. 38(3–4): 45–52.
- Kovalenko I.M. 2005. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура. — Україн. бот. журн. 62(5): 707–714 (In Ukr.).
- Kravtsova L.P. 2019. Izuchenie fenologicheskikh osobenostei lekarstvennykh rastenii semeistva *Lamiaceae* Lindl. pri introduktsii v Khakassii [The study of phenological characteristics of medicinal plants of the family *Lamiaceae* Lindl. introduced in the Republic of Khakassia]. — Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. 55(3): 123–129 (In Russ.). <https://doi.org/10.26456/vtbio104>
- Lashchinskii N.N., Talovskaya E.B. 2020. Kharakteristika populyatsii *Thymus reverdattoanus* (Lamiaceae) na yuge areala (Nadymskii raion, Yamalo-Nenetskii avtonomnyi okrug) [Characteristics of *Thymus reverdattoanus* (Lamiaceae) population in the south of its range (Nadym district, Yamal-Nenets autonomous area)]. — Bot. Zhurn. 105(7): 687–696 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620070054>
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? — Terrestrial Ecosystems in a Changing World. P. 149–164.
- Makunina N.I. 2016. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoi ravniny i Altae-Sayanskoi gornoj oblasti [The forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 183 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2015. GOST 12071–2014. Grunty. Otbor, upakovka, transportirovanie i khranenie obraztsov [Interstate standard. 2015. GOST 12071–2014. Soils. Selection, packaging, transportation and storage of samples]. Moscow. 10 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2016. GOST 5180–2015. Grunty. Metody laboratornogo opredeleniya fizicheskikh kharakteristika [Interstate standard. 2016. GOST 5180–2015. Soils. Methods for laboratory determination of physical characteristics]. Moscow. 23 p. (In Russ.).
- Mezhgosudarstvennyi standart. 2019. GOST 12536–2014. Grunty. Metody laboratornogo opredeleniya granulometricheskogo (zernovogo) i mikroagregatnogo sostava [Interstate standard. 2019. GOST 12536–2014. Soils. Methods for laboratory determination of granulometric (grain) and microaggregate composition]. Moscow. 20 p. (In Russ.).
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Ya.M., Karimova O.A. 2021. Ekologiya i struktura tsenopopulyatsii *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) v Predural'e i Zapadnom Kazakhstane [Ecology and structure of coenopopulations of *Zygophyllum pinnatum* Cham. (Zygophyllaceae) in the Cis-Urals and Western Kazakhstan]. — Byulleten' MOIP. Otdelenie Biologii. 126(4): 22–36 (In Russ.).
- Odum Yu. 1975. Osnovy ehkologii [Basics of ecology]. Moscow. 740 p. (In Russ.).
- Onipchenko V.G., Dudova K.V., Gulov D.M., Akhmetzhanova A.A., Tekeev D.K., Elumeeva T.G. 2022. Funktsional'nye priznaki list'ev rastenii vazhny dlya formirovaniya sostava al'piiskikh rastitel'nykh soobshchestv [Leaf functional traits are important for the formation of alpine plant communities' composition]. — Zhurnal obshhey biologii. 83(2): 127–137 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S004445962202004X>
- Prokop'ev A.S., Kataeva T.N., Machkinis E.Yu. 2016. Kharakteristika tsenopopulyatsii *Thymus jennisensis* et *T. marschallianus* (Lamiaceae) na yuge Tomskoi oblasti [Coenopopulation characteristics of *Thymus jennisensis* and *T. marschallianus* (Lamiaceae) in the south of Tomsk region]. — Rastitel'nye resursy. 52(2): 239–254 (In Russ.).
- Rastitel'nyi pokrov Khakassii [Vegetation cover of Khakassia]. 1976. Novosibirsk. 423 p. (In Russ.).
- Sandanov D.V., Rosbakh S. 2019. Demograficheskaya struktura tsenopopulyatsii *Scutellaria baicalensis* Georgi v svyazi s

- klimaticheskimi gradientami i lokal'nymi faktorami [Demographic structure of coenopopulations of *Scutellaria baicalensis* Georgi in connection with climatic gradients and local factors]. — *Ekologiya*. 3: 236–239 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0367059719030168>
- Tabaripour R., Sheidai M., Mehdi Talebi S., Noormohammadi Z. 2020. Population genetic and phylo-geographic analyses of *Ziziphora clinopodioides* Lam. (Lamiaceae), “kakuti-e kuhi”: An attempt to delimit its subspecies. — *Caryologia*. 73(2): 99–110. <https://doi.org/10.13128/caryologia-573>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Guseva A.A. 2017. Morfologicheskaya adaptatsiya *Thymus roseus* (Lamiaceae) v Vostochnom Kazakhstane [Morphological adaptation of *Thymus roseus* (Lamiaceae) in the East Kazakhstan]. — *Bot. Zhurn.* 102(9): 1232–1248 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617090034>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A., Denisova G.R. 2018. Morfologicheskaya adaptatsiya vidov roda *Thymus* (Lamiaceae) v Yakutii [Morphological adaptation of *Thymus* (Lamiaceae) species in Yakutia]. — *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 6: 736–749 (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SEJ20180608>
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2018. Ontogeneticheskaya struktura tsenopopulyatsii *Thymus roseus* (Lamiaceae) v Vostochnom Kazakhstane [Ontogenetic structure of *Thymus roseus* (Lamiaceae) coenopopulations in the East Kazakhstan]. — *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii*. 31(3): 61–65 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3\(61-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-3(61-65))
- Talovskaya E.B., Cheryomushkina V.A. 2022. Morphological variations of *Thymus* L. in the vegetation belts of the Tien Shan mountains (Central Asia). — *Botany*. 100(6): 499–508. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0101>
- Tsatsenkin I.A. 1967. Ekologicheskie shkaly dlya rastenii pastbishch i senokosov gornykh i ravninnykh raionov Srednei Azii, Altaya i Urala [Ecological scales for plants of pastures and hayfields in mountainous and lowland regions of Central Asia, Altai and the Urals]. Dushanbe. 226 p. (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rastenii (osnovnye ponyatiya i struktura) [Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Tsenopopulatsii rastenii (oчерki populyatsionnoi biologii) [Coenopopulations of plants (essays on population biology)]. 1988. Moscow. 182 p. (In Russ.).
- Uranov A.A. 1975. Vozrastnoy spektr fitosenopopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov [Age spectrum of phytocoeno-population as a function of time and energy wave processes]. — *Biologicheskie nauki*. 2: 7–34 (In Russ.).
- Violle C., Navas M.L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! — *Oikos*. 116: 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Vodolazova S.V., Myadelets M.A., Karpova M.R., Saranchina Yu.V. 2011. Antimikrobnaya aktivnost' efirnykh masel i vodnykh izvlechenii iz lekarstvennykh rastenii Khakasii [Antimicrobial activity of volatile oils and water extracts from medicinal herbs of Khakasia]. — *Sibirskii meditsinskii zhurnal*. 26(2): 54–58 (In Russ.).
- WFO: World Flora Online. 2024. <http://www.worldfloraonline.org>. (Accessed 09.01.2024)
- Yegorova N.Yu., Suleimanova V.N. 2021. Vitalitet i zhiznennost' *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) vblizi yuzhnoi granitsy areala v predelakh Kirovskoy oblasti [Vitality of *Rubus arcticus* L. (Rosaceae) near the southern border of the range within the Kirov region]. — *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta*. 84(4): 5–14 (In Russ.).
- Yershova E.A. 1995. Antropogennaya dinamika rastitel'nosti yuga sredney Sibiri [Anthropogenic dynamics of vegetation in the south of Central Siberia]. Preprint. Novosibirsk. 27 p. (In Russ.).
- Yuzepchuk S.V. 1954. Zizifora — *Ziziphora* L. — In: Flora SSSR. T. XXI. Moscow; Leningrad. P. 398–399 (In Russ.).
- Zaharenko G.S., Sevast'yanov V.E. 2021. Vliyanie pogodno-klimaticheskikh uslovii na razvitie vegetativnykh pobegov i generativnykh organov u kedra livanskogo (*Cedrus libani* A. Rich.) v Krymu [Influence of weather and climatic conditions on the development of vegetative shoots and generative organs of the Lebanese cedar (*Cedrus libani* A. Rich.) in Crimea]. — *Ekosistemy*. 27: 128–138 (In Russ.). <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-128-138>
- Zaugol'nova L.B. 1994. Struktura populyatsii semennykh rastenii i problemy ikh monitoringa [Structure of seed plant population and related monitoring problems]: Abstr. Doct. Diss. St. Petersburg. 70 p. (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 1979. Pokazatel' skhodstva populyatsii po polimorfnykh priznakam [Indicator of similarity of populations by polymorphic traits]. — *Zhurn. obshchey biologii*. 40(4): 587–602 (In Russ.).
- Zhivotovskii L.A. 2001. Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populyatsii rastenii [Ontogenetic states, effective densities and classification of plant populations]. — *Ekologiya*. 1: 3–7 (In Russ.).

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИТАЛИТЕТ *RINDERA TETRASPIS* (BORAGINACEAE) В ЮЖНОМ ПРЕДУРАЛЬЕ И ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

© 2024 г. А. Н. Мустафина<sup>1</sup>, \*, Л. М. Абрамова<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского ФИЦ РАН  
ул. Менделеева, 195/3, Уфа, 450080, Россия

\*e-mail: alfverta@mail.ru

Поступила в редакцию 28.11.2023 г.  
Получена после доработки 15.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Проведены популяционные исследования *Rindera tetraspis* Pall. — редкого вида степной и пустынной зон европейской части России и Казахстана. Изучение местообитаний 11 популяций на территории Оренбургской области и Республики Казахстан показало, что данный вид приурочен к различным вариантам кальцефитных степей на меловых субстратах или песчаниках. По большинству морфометрических показателей лидирует северная ценопопуляция “Родничный”, минимальные значения отмечены в ценопопуляции “Верхнечебендинские меловые горы, северная оконечность”. Дискриминантный анализ выявил морфоструктурное различие особей большинства ценопопуляций. По виталитету четыре ценопопуляции — процветающие, семь — депрессивные. Оптимальные условия для произрастания вида складываются в северной части ареала, в более благоприятных по температуре и влажности климатических условиях, преимущественно на почвенных породах песчаного происхождения. При продвижении на юг наблюдается снижение размерных параметров особей, связанное с недостаточным увлажнением, при этом возрастает их морфологическое разнообразие. Состояние ценопопуляций *R. tetraspis* стабильное, но вид не обеспечен должными мерами по охране, поэтому необходим дальнейший мониторинг мест его произрастания и совершенствование природоохранных мероприятий.

**Ключевые слова:** *Rindera tetraspis* Pall., Оренбургская область, Республика Казахстан, редкий вид, изменчивость, виталитетная структура

DOI: 10.31857/S0006813624060021, EDN: PZYQKS

В разных климатических условиях адаптационный потенциал вида проявляется в первую очередь в изменениях морфологических признаков, поэтому в настоящее время все большее распространение получают исследования фенотипической пластичности редких видов растений как одного из путей их адаптации к условиям среды (Yablokov, 1980; Beissinger, 2002; Brigham, Schwartz, 2003; Callaway et al., 2003; Sultan, 2003; Klingenberg et al., 2012; Abramova et al., 2017 и др.). Исследование изменчивости как общебиологического явления имеет ряд основных аспектов. Исторически наиболее традиционными являются исследования морфологического разнообразия организмов в связи с проблемами систематики и таксономии, помогая разрешать спорные моменты. Изучение

данных вопросов также важно с точки зрения понимания адаптивной способности растений к условиям места произрастания, особенно в краевых популяциях. Результаты подобных исследований для редких и исчезающих видов имеют неоспоримую диагностическую ценность — они в полной мере отражают степень устойчивости и возможность существования растений в условиях стресса, вызванного различными причинами, а также дают представление о способности ценопопуляций к самостоятельному поддержанию и восстановлению в естественных условиях (Zlobin, 2011; Karimova et al., 2016, 2017, Mustafina et al., 2023a).

Объект нашего исследования — *Rindera tetraspis* Pall. (риндера четырехщитковая) из семейства

бурачничкоцветные (Boraginaceae) – вид, произрастающий в степной и пустынной зонах Евразии. На территории Южного Урала проходит северная граница распространения вида. Название объекта приведено согласно международной номенклатуре The World Checklist of Vascular Plants (The World..., 2023). Это понтийско-заволжско-казахстанский уязвимый степной вид, сокращающий численность и места обитания. Распространен на юге Европейской России, Северном Кавказе, юго-востоке Западной Сибири и севере Средней Азии (Krasnaya..., 2019). Гелиофит, мезоксерофит, гемикриптофит. Растет в степях, на сухих каменистых склонах, осыпях. К почвам нетребователен и может произрастать на малопродуктивной почве, тяготеет к карбонатным породам, особенно мелам, встречается на солонцеватых местах (Krasnaya..., 2019). Включен в Красные книги Алтайского (Krasnaya..., 2016) и Краснодарского края (Krasnaya..., 2017a), Оренбургской (Krasnaya..., 2019), Самарской (Krasnaya..., 2017b), Саратовской (Krasnaya..., 2021) областей и др. В Краснодарском крае вид находится на грани исчезновения, в Ставропольском крае уже исчез (Krasnaya..., 2017a). В Оренбургской области имеет категорию редкости 2 – вид, сокращающийся в численности, и находится на северной границе ареала (Krasnaya..., 2019).

*R. tetraspis* – малоизученный вид в плане ценопопуляционных исследований (Ilyina, Mitroshenkova, 2020; Shatko et al., 2020). Ранее нами были изучены особенности онтогенеза и возрастной структуры ценопопуляций *R. tetraspis* (Mustafina et al., 2023b).

**Целью** настоящего исследования было выявление особенностей изменчивости морфометрических параметров и современного состояния ценопопуляций (ЦП) *R. tetraspis* в Южном Предуралье и Западном Казахстане.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Риндера четырехщитковая (*Rindera tetraspis*) – травянистое поликарпическое растение, высотой 40–60 см. Корень на верхушке многоглавый, с несколькими розетками листьев. Стебли прямостоячие, голые. Нижние листья овальные или продолговатые, суженные в длинный черешок, прицветные – ланцетные; стеблевые листья сидячие, короткие, ланцетные. Соцветие – щитковидная метелка; цветоножки тонкие,

волосистые, удлиняющиеся при плодах. Венчик трубчатый, беловатый с пурпуровыми долями, превышающими чашечку в 2 раза. Чашечка белого цвета, шерстистая, с линейными тупыми долями. Плоды – сплюснутые орешки с широким цельнокрайним крылом (Flora..., 1994; Krasnaya..., 2017a, b). Цветение приходится на апрель–май, плодоношение – май–июнь.

Исследование популяций вида осуществлялось в трех районах Южного Предуралья Оренбургской области (ОО) (Переволоцкий, Акбулакский, Соль-Илецкий) и двух районах на территории Республики Казахстан (РК) (Хобдинский, Уилский) в 2016–2020 гг., в общей сложности на протяжении примерно 400 км. В результате были выявлены и изучены 11 ценопопуляций (ЦП) *R. tetraspis*. Ценопопуляции названы по ближайшим к ним населенным пунктам или географическим объектам. Для выявления типа сообществ, в которых произрастает данный вид, выполнялись геоботанические описания, затем определялось их положение в существующей системе синтаксонов (Yamalov, 2012).

В качестве учетной единицы принимали особь среднего возраста генеративного состояния, как это принято в методических работах популяционно-онтогенетического направления (Tsenopopulyatsii..., 1976; Sharma, Pandit, 2011; Zlobin et al., 2013). Изучение морфометрии в природных условиях проводили согласно методу В. Н. Голубева (Golubev, 1962) на 25 средневозрастных генеративных особях во всех 11 популяциях *R. tetraspis*. Всего в анализе использовали 275 особей. Измерения проводили в фазе плодоношения, при этом учитывались следующие параметры: число генеративных побегов на 1 растение, шт. – Ngs; диаметр генеративного побега, см – ds; высота генеративного побега, см – hgs; число розеточных листьев на один побег, шт. – Nrl; длина розеточного листа, см – Lrl; ширина розеточного листа, см – Wrl; число стеблевых листьев на одном генеративном побеге, шт. – Nsl; длина стеблевого листа, см – Lsl; ширина стеблевого листа, см – Wsl; длина соцветия, см – Li; число плодов на одном побеге, шт. – Nfr; длина плода, см – Lfr; ширина плода, см – Wfr.

Многомерный анализ проводили по программе Statistica 6.0 для 11 выборок (Khalafyan, 2008). В процессе дискриминантного анализа вычисляли фенотипическую дистанцию, выраженную

расстоянием Махаланобиса. В кластерном анализе в качестве меры различия выборок по комплексу морфологических признаков использовали Евклидово расстояние, дендрограмму строили по методу “одионой связи” (Pesenko, 1982). Оценку влияния условий местообитания на морфометрические параметры особей провели методом однофакторного дисперсионного анализа (Zaitsev, 1990).

Исследование виталитетной структуры популяций проводилось по методике Ю. А. Злобина (Zlobin et al., 2013). Для оценки виталитета ценопопуляций из ряда параметров с применением факторного анализа выделен детерминирующий комплекс признаков растений средневозрастного генеративного состояния. Составлены виталитетные спектры, определены индекс качества ценопопуляции и виталитетные типы (Zlobin et al., 2013).

Анализ данных проведен в MS Excel 2010 с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей, оценили степень варьирования коэффициента вариации (Zaitsev, 1990).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Локализация изученных ЦП *Rindera tetraspis* представлена на рис. 1, их краткая характеристика приведена ниже по тексту.

1. Родничный (52.27409° с.ш., 54.32914° в.д.). Ценопопуляция расположена в нижней части холма юго-западной экспозиции с уклоном 5°. Почвенный покров развитый, сформированный, представленный маломощными черноземами, подстилающие породы – песчаники. Травостой сомкнутый (ОПП = 85%) при средней высоте 45 см. В травостое преобладают *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности – разнотравно-лессингоковыльные степи.

2. Суворовка (52.273575° с.ш., 54.331071° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов западной экспозиции с уклоном 1–2°, почвенный покров слабо развит и представлен маломощными черноземами, подстилающие породы – песчаники. Травостой разреженный (ОПП = 50%) со средней высотой 20 см. В травостое преобладают

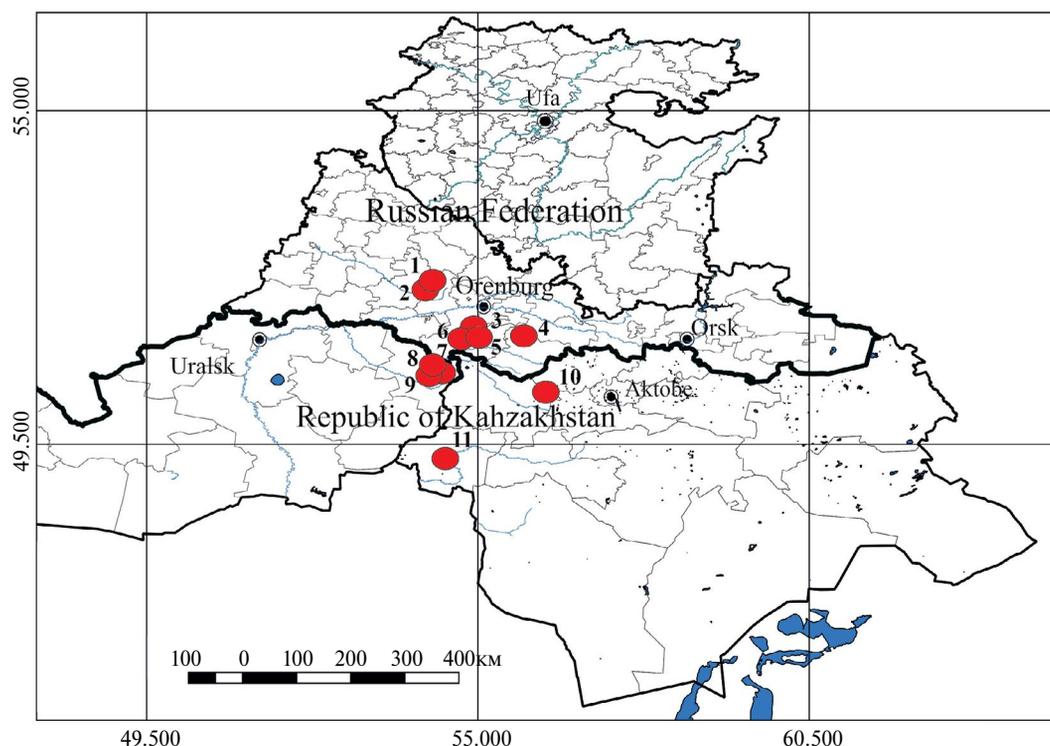


Рис. 1. Карта расположения изученных локалитетов *Rindera tetraspis*.

Fig. 1. Map of the studied localities of *Rindera tetraspis*.

*Artemisia lercheana*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности – разнотравно-ковыльные степи.

3. Землянск (51.248577° с.ш., 54.600034° в.д.). Ценопопуляция расположена по периферии выходов меловых пород западной экспозиции с небольшим уклоном 2°. Почвы представлены маломощными южными черноземами. Сообщества более сомкнутые (ОПП = 75%) со средней высотой 25 см. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Bassia prostrata*, *Poa bulbosa*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности – типчаково-ковыльные степи.

4. Итчашкан (51.227706° с.ш., 55.895828° в.д.). Ценопопуляция расположена между двух холмов с выходами меловых пород. Почвенный покров представлен маломощными южными черноземами. Склон пологий (1–5°) восточной экспозиции. Травостой сомкнутый (ОПП = 80%) средней высотой 50 см. В травостое преобладают *Poa bulbosa*, *Festuca pseudovina*, *Bassia prostrata*, *Stipa capillata*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности – типчаково-ковыльные степи.

5. Дивнополье (51.24000° с.ш., 54.47850° в.д.). Ценопопуляция расположена на небольшом выходе меловых пород юго-западной экспозиции с уклоном 20°. Почвенный покров представлен маломощными южными черноземами. Травостой разреженный ОПП = 50% со средней высотой 20 см. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum razoumovianum*, *Scabiosa isetensis*. *R. tetraspis* встречается с постоянством +. Преобладающий тип растительности – типчаково-ковыльные степи.

6. Глубокий (51.1834196° с.ш., 54.459181° в.д.). Ценопопуляция расположена на склоне холма с небольшими выходами мергелистых пород западной экспозиции с уклоном 25°. Почвы представлены маломощными южными черноземами. Травостой сомкнутый (ОПП = 80%) при средней высоте 45 см. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Hedysarum razoumovianum*, *Koeleria cristata*, *Poa bulbosa*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности – типчаково-ковыльные степи.

7. Троицкие меловые горы (50.64349° с.ш., 54.46564° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма восточной экспозиции с уклоном 3°. Травостой сомкнутый

(ОПП = 70%) со средней высотой 75 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia lercheana*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Psathyrostachys juncea*, *Stipa lessingiana*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 1. Преобладающий тип растительности – полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетне солянковые кальцефитные пустыни.

8. Верхнечибиндинские меловые горы, северная оконечность (50.685467° с.ш., 54.471733° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма западной экспозиции с уклоном 15°. Травостой разреженный (ОПП = 35%) со средней высотой 30 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia salsoloides*, *Atraphaxis frutescens*, *Ephedra distachya*, *Bassia prostrata*, *Scabiosa isetensis*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности – полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные пустыни.

9. Верхнечибиндинские меловые горы, южная оконечность (50.657459° с.ш., 54.440846° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма северо-западной экспозиции с уклоном 2°. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. Травостой разреженный (ОПП = 55%) со средней высотой 30 см. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Agropyron desertorum*, *Krascheninnikovia ceratoides*, *Astragalus tenuifolius*. *R. tetraspis* встречается с постоянством 2. Преобладающий тип растительности – полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесолянковые кальцефитные пустыни.

10. Жанталап (50.422635° с.ш., 56.043596° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма западной экспозиции с уклоном 1–2°. Травостой разреженный ОПП = 50% со средней высотой 20 см. Почвенный покров представлен темно-каштановыми солонцеватыми

почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Artemisia lerchiana*, *Nanophyton erinaceum*, *Agropyron desertorum*, *Bassia prostrata*. *R. tetraspis* встречается с постоянством I. Преобладающий тип растительности – полынно-злаковые степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесоляноквые кальцефитные пустыни.

11. Теректитау (49.43043° с.ш., 54.59928° в.д.). Ценопопуляция расположена у подножия склонов мелового холма северо-восточной экспозиции с уклоном 3°. Травостой более сомкнутый (ОПП = 60%) со средней высотой 35 см. Почвенный покров представлен светло-каштановыми солонцеватыми почвами. Субстраты несколько засоленные, рыхлые и в основном представлены смывами меловых пород со склонов. В травостое преобладают *Agropyron desertorum*, *Echinops meyeri*, *Galatella tatarica*, *Bassia prostrata*, *Krascheninnikovia ceratoides*. *R. tetraspis* встречается с постоянством I. Преобладающий тип растительности – опустыненные степи, для выходов меловых пород характерны многолетнетнесоляноквые кальцефитные

пустыни.

Для изучения межпопуляционной изменчивости были использованы дисперсионный и кластерный анализ различия выборок по средневыворочным значениям морфометрических параметров растений.

Проведенный дисперсионный анализ влияния местообитания на морфометрические признаки (табл. 1) показал статистически значимое влияние данного фактора на все изучаемые признаки. В целом, показатель доли дисперсии для исследуемого фактора достаточно высокий, что свидетельствует о значительных различиях условий местообитания вида, произрастающего на меловых холмах или на песчаных почвах, в условиях разной степени увлажнения. Изучаемый фактор в большей степени оказывает влияние на количественные признаки: число генеративных побегов, розеточных листьев на один генеративный побег и число плодов.

Результаты кластерного анализа выборок *R. tetraspis* показаны на рис. 2 и в табл. 1. Из дендрограммы видно, что на самом высоком уровне

**Таблица 1.** Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков и оценка влияния условий местообитания на морфопараметры *Rindera tetraspis*.

**Table 1.** Intrapopulation variability of morphometric characters and assessment of the influence of habitat conditions on the morphoparameters of *Rindera tetraspis*.

Номер ЦП CP number	Средние значения морфометрических параметров / Average values of morphometric parameters												
	Ngs, pcs.	hgs, cm	ds, cm	Nrl, pcs.	Lrl, cm	Wrl, cm	Nsl, pcs.	Lsl, cm	Wsl, cm	Li, cm	Nfr, pcs.	Lfr, cm	Wfr, cm
Сила влияния фактора, % Strength of factor influence, %	0.672*	0.416*	0.592*	0.766*	0.526*	0.454*	0.556*	0.408*	0.298*	0.310*	0.686*	0.494*	0.382*
Кластер I / Cluster I													
3	1.5 ± 0.14	27.6 ± 0.47	0.5 ± 0.00	20.3 ± 1.09	16.0 ± 0.31	2.5 ± 0.10	7.4 ± 0.23	4.1 ± 0.07	1.2 ± 0.04	14.7 ± 0.30	42.1 ± 1.24	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.03
C <sub>v</sub> , %	47.0	8.4	4.7	26.8	9.7	18.8	15.6	8.5	15.7	10.2	14.7	5.2	10.6
Кластер II / Cluster II													
10	1.3 ± 0.11	26.7 ± 0.86	0.3 ± 0.01	5.4 ± 0.23	14.7 ± 0.54	2.4 ± 0.10	8.1 ± 0.44	4.9 ± 0.24	1.3 ± 0.05	16.4 ± 1.05	19.8 ± 1.44	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.02
C <sub>v</sub> , %	42.2	16.1ц	21.3	21.3	18.4	21.0	27.2	24.7	18.4	31.9	36.4	9.3	9.3
11	6.2 ± 0.52	32.1 ± 0.71	0.4 ± 0.01	8.2 ± 0.31	16.7 ± 0.43	2.7 ± 0.12	12.9 ± 0.56	4.9 ± 0.20	1.2 ± 0.05	17.5 ± 0.68	26.9 ± 1.86	1.4 ± 0.03	1.2 ± 0.03
C <sub>v</sub> , %	42.6	10.7	12.9	19.3	12.9	22.8	21.8	19.8	21.7	19.5	34.5	10.3	11.9
6	1.1 ± 0.07	25.0 ± 0.49	0.4 ± 0.01	16.4 ± 1.04	15.7 ± 0.39	2.7 ± 0.11	10.8 ± 0.49	5.1 ± 0.27	1.1 ± 0.04	12.8 ± 0.47	23.8 ± 1.51	1.5 ± 0.02	1.3 ± 0.03
C <sub>v</sub> , %	29.6	9.9	14.1	31.7	12.3	21.1	22.7	27.0	18.6	18.3	31.6	7.8	10.4

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Номер ЦП CP number	Средние значения морфометрических параметров / Average values of morphometric parameters												
	Ngs, pcs.	hgs, cm	ds, cm	Nrl, pcs.	Lrl, cm	Wrl, cm	Nsl, pcs.	Lsl, cm	Wsl, cm	Li, cm	Nfr, pcs.	Lfr, cm	Wfr, cm
Сила влияния фактора, % Strength of factor influence, %	0.672*	0.416*	0.592*	0.766*	0.526*	0.454*	0.556*	0.408*	0.298*	0.310*	0.686*	0.494*	0.382*
Кластер III / Cluster III													
2	3.2 ± 0.21	29.9 ± 0.51	0.4 ± 0.01	48.2 ± 1.05	<u>21.6 ± 0.62</u>	3.6 ± 0.08	12.0 ± 0.37	3.4 ± 0.11	1.4 ± 0.03	17.1 ± 0.43	14.2 ± 0.74	1.5 ± 0.01	1.4 ± 0.02
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	33.8	8.5	10.8	10.9	14.3	11.1	15.4	16.1	12.1	12.7	26.1	3.2	6.0
9	2.7 ± 0.14	31.7 ± 0.64	0.5 ± 0.01	32.5 ± 0.93	19.2 ± 0.33	3.1 ± 0.08	9.2 ± 0.45	4.0 ± 0.19	1.4 ± 0.03	<u>19.0 ± 0.46</u>	23.1 ± 1.20	1.6 ± 0.02	1.4 ± 0.02
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	24.9	10.0	8.3	14.4	8.6	13.0	24.3	23.9	11.2	12.2	26.0	6.8	5.4
1	4.4 ± 0.42	<u>33.1 ± 0.71</u>	0.4 ± 0.01	<u>39.3 ± 2.10</u>	20.5 ± 0.55	3.6 ± 0.09	12.8 ± 0.57	3.9 ± 0.09	<u>1.6 ± 0.04</u>	17.9 ± 0.50	18.7 ± 0.88	<u>1.8 ± 0.02</u>	<u>1.5 ± 0.02</u>
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	47.7	11.0	13.0	26.7	13.3	12.2	22.3	11.9	11.7	13.9	23.4	6.1	7.6
7	1.9 ± 0.13	25.4 ± 0.69	0.4 ± 0.01	37.1 ± 2.53	16.5 ± 0.30	2.6 ± 0.10	8.5 ± 0.34	4.3 ± 0.14	1.4 ± 0.06	14.4 ± 0.64	17.3 ± 0.56	1.4 ± 0.03	1.3 ± 0.03
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	35.4	13.6	10.3	34.1	9.0	19.4	19.9	16.2	23.8	22.2	16.1	10.0	10.8
4	2.6 ± 0.18	27.3 ± 0.59	<u>0.6 ± 0.02</u>	28.4 ± 1.70	19.6 ± 0.55	2.9 ± 0.09	11.0 ± 0.29	4.3 ± 0.14	1.4 ± 0.04	14.6 ± 0.26	15.0 ± 0.62	1.6 ± 0.01	1.5 ± 0.02
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	35.1	10.9	14.4	30.0	13.9	15.1	13.0	16.8	15.5	9.0	20.8	4.3	5.6
5	2.7 ± 0.36	27.2 ± 0.66	0.5 ± 0.02	35.0 ± 1.81	20.7 ± 0.40	2.4 ± 0.04	<u>14.5 ± 0.24</u>	3.8 ± 0.11	1.2 ± 0.03	15.0 ± 0.33	14.6 ± 0.87	1.5 ± 0.02	1.4 ± 0.03
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	66.7	12.2	17.5	25.9	9.6	8.1	8.2	14.8	13.9	11.2	29.9	6.6	9.8
8	<u>7.5 ± 0.38</u>	28.0 ± 0.56	<u>0.2 ± 1.62</u>	33.0 ± 1.62	15.9 ± 0.44	2.5 ± 0.06	12.7 ± 0.34	<u>2.8 ± 0.07</u>	1.2 ± 0.04	<u>13.0 ± 0.27</u>	<u>13.0 ± 0.54</u>	<u>1.3 ± 0.02</u>	<u>1.3 ± 0.02</u>
<i>C<sub>v</sub>, %</i>	25.3	9.9	24.6	24.6	13.8	12.4	13.5	12.1	18.7	9.1	20.7	9.1	8.2

**Примечание.** Название ЦП приведено в разделе “Результаты и их обсуждение”. Расшифровка обозначений морфометрических параметров приведена в разделе “Материалы и методы”. \* – влияние фактора достоверно при уровне значимости  $p < 0.001$ . Подчеркнутым шрифтом выделены максимальные значения параметров, курсивом – минимальные.  $C_v$  – коэффициент вариации, %.

**Note.** The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section. Morphometric parameters: Ngs – number of generative shoots per plant, pcs.; ds – diameter of generative shoot, cm; hgs – height of generative shoot, cm; Nrl – number of rosette leaves per shoot, pcs.; Lrl – length of rosette leaf, cm; Wrl – width of rosette leaf, cm; Nsl – number of stem leaves per generative shoot, pcs.; Lsl – length of stem leaf, cm; Wsl – width of stem leaf, cm; Li – length of inflorescence, cm; Nfr – number of fruits per shoot, pcs.; Lfr – length of fruit, cm; Wfr – width of fruit, cm.

\* – the influence of the factor is significant at a significance level  $p < 0.001$ . Maximum parameter values are underlined, minimum values italicized.  $C_v$  – coefficient of variation, %.

(на расстоянии 19.1) отделяется ЦП 3 (Землянский), отнесенная к кластеру I. Здесь отмечены низкое фенотипическое разнообразие и средние показатели морфометрических параметров. Далее, на расстоянии 15.8, идет расхождение на две группы. Кластер II включает в себя казахские ЦП 10 и 11 и ЦП 6 из Оренбургской области. Растения в этих ЦП отличаются минимальными или средними значениями по большинству морфопараметров. Они произрастают в сухих

местообитаниях, подверженных ветровой эрозии. Кластер III, на расстоянии 10.3, объединил оставшиеся ЦП. Растения в этих популяциях более мощные по габитусу, у них высокие показатели по большинству параметров как в вегетативной, так и генеративной сферах. Занимают преимущественно склоны или подножья склонов западной или восточной экспозиции, видимо, здесь создаются более благоприятные условия для роста и возобновления особей. Максимальными параме-

трами по большинству признаков характеризуется ЦП 1. Данная ценопопуляция приурочена к сухим ковыльным степям и расположена на небольшом склоне юго-западной экспозиции. Из этой группы необходимо отметить ЦП 8, стоящую в самом конце кластера. В ней растения отличаются минимальными значениями по ряду генеративных признаков. Связано это скорее всего с тем, что данная ценопопуляция подвергается периодическим смывам субстрата в весенне-летний период, когда идет формирование основных репродуктивных органов. Основную роль в расхождении популяций по кластерам играет разделение особей по фенотипическим признакам.

По шкале степени варьирования коэффициента вариации большинство признаков обладают нормальной степенью изменчивости ( $C_v - 5.2-42.6\%$ ). Небольшое варьирование выявлено для диаметра генеративного побега ( $C_v - 4.7$ ) и для длины плода ( $C_v - 3.2$  и  $4.3\%$ ), большое и значительное – для числа генеративных побегов ( $C_v - 47.0-66.7\%$ ). Вариативность параметров определяет фенотипические различия растений и может говорить о высокой способности особей к адаптации в разных условиях местообитания.

Для оценки внутри- и межпопуляционной изменчивости *R. tetraspis* под влиянием внешних факторов проведен дискриминантный анализ, показавший, что значения  $\lambda$  Уилкса очень низкие (при  $p < 0.000$ ), что указывает на общую высокую статистическую достоверность полученных результатов. Обратившись к дискриминантному анализу, можно не только оценить достоверность межпопуляционного полиморфизма и оценить “расстояния” между популяциями, но и определить те признаки из числа учтенных, которые в первую очередь обуславливают межпопуляционные различия. Максимальный вклад в разделение групп вносит число плодов ( $F = 39.465$ ), минимальный – ширина стеблевого листа ( $F = 5.784$ ). Также оценена фенотипическая дистанция между объектами (расстояние Махаланобиса), на основании которой можно оценить компактность выделенных групп. В табл. 2 приведены средние расстояния каждой особи от центра той популяции, к которой данная особь относится. Наибольшее разнообразие по морфологической структуре наблюдается в ЦП 1, минимальное – в ЦП 2.

Дискриминантная модель представлена на рис. 3, где особи всех изучаемых ценопопуляций

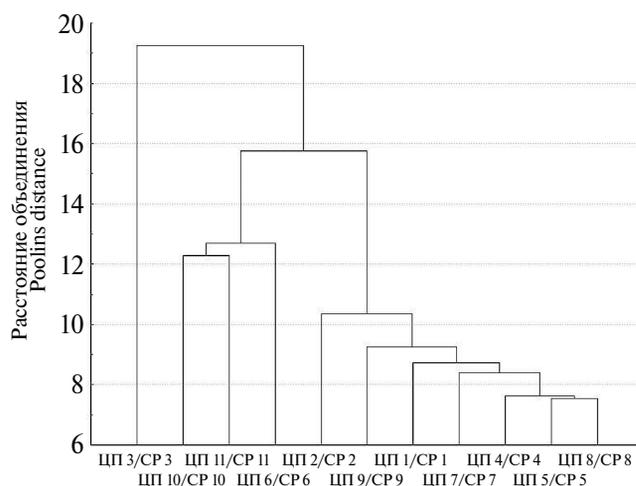


Рис. 2. Дендрограмма различий выборок *Rindera tetraspis* по средним морфометрическим параметрам растений.

Fig. 2. Dendrogram of differences between *Rindera tetraspis* samples according to the average morphometric parameters of plants.

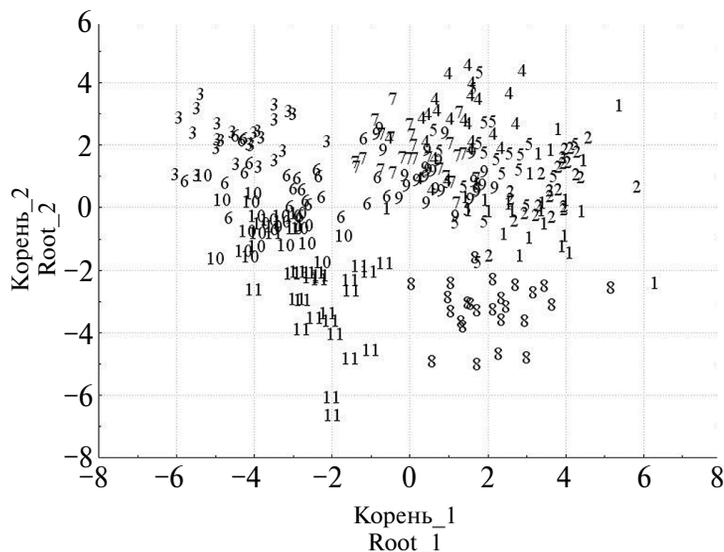
Таблица 2. Оценка фенотипического сходства особей в ценопопуляциях *Rindera tetraspis*

Table 2. Assessment of phenotypic similarity of individuals in coenopopulations *Rindera tetraspis*

Номер ЦП CP number	Средние расстояния особей от центра популяции – квадраты расстояний Махаланобиса, $M \pm m$ Average distances of individuals from the population center – squared Mahalanobis distances, $M \pm m$
1	18.93 ± 1.642
10	15.10 ± 1.325
11	13.62 ± 1.701
7	13.54 ± 1.293
6	13.26 ± 1.539
5	12.95 ± 1.521
4	11.95 ± 1.171
9	10.00 ± 1.228
8	9.99 ± 1.238
3	9.29 ± 0.870
2	8.64 ± 1.086

Примечание. Название ЦП приведено в начале раздела “Результаты и их обсуждение”.

Note. The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section.



**Рис. 3.** Результаты дискриминантного анализа ЦП *Rindera tetraspis* по совокупности морфометрических признаков (1–11 номера ЦП).

**Fig. 3.** Results of discriminant analysis of *Rindera tetraspis* coenopopulations based on a set of morphometric characters (1–11 – CP numbers).

*R. tetraspis* представлены в пространстве первого и второго канонических корней. Из рисунка видно, что в большинстве ценопопуляций особи растений имеют довольно высокое морфоструктурное разнообразие. Вид произрастает в разных по температуре и влажности экологических условиях и на разных почвах, что объясняет фенотипические различия особей между собой. Видимо, специфические почвенные условия, на которых произрастает вид (осыпи и обнажения меловых пород или песчаников, характеризующиеся сухим и бедным субстратом), усиливают влияние климатического фактора, прежде всего, недостатка влаги. Особи из южных казахстанских ЦП 10 и 11, и из южноуральских ЦП 3, 6 – с низкими и средними морфометрическими значениями, расположились в левой части канонического пространства, перекрытие между ними незначительное. В правой части расположились ценопопуляции, где особи имеют максимальные морфометрические показатели по большинству параметров. ЦП 8, где отмечен рыхлый осыпной почвенный покров, стоит обособленно, здесь особи с минимальными параметрами. Полученные данные подтверждают и дополняют результаты кластерного анализа. На основе техники дискриминантного анализа, выполненного на базе десяти морфоструктурных признаков, установлено, что

изученные ценопопуляции *R. tetraspis* достоверно отличаются между собой при  $\lambda$  Уилкса 0.56 и  $p = 0.000$ .

Соотношение в ценопопуляции особей разного уровня виталитета дает оценку уровню жизнеспособности популяции в конкретных условиях местобитания. Основные параметры, характеризующие виталитетные типы ценопопуляций *R. tetraspis*, приведены в табл. 3. Проведенный факторный и корреляционный анализы позволили выделить среди исследованных биометрических показателей детерминирующий комплекс признаков: высота генеративного побега и число плодов, которые в дальнейшем были использованы для оценки виталитетного спектра ценопопуляций. В ЦП 1, 2, 9 и 11 отмечено преобладание особей высшего класса, и они отнесены к категории процветающих. Индекс качества ценопопуляций здесь максимален ( $Q = 0.42–0.46$ ). Эти ценопопуляции приурочены к пологим склонам (уклон 1–5°) преимущественно западной экспозиции. В этих же сообществах находится экологический оптимум вида – здесь зарегистрированы максимальные значения размерных параметров растений и сохраняется высокий уровень жизнеспособности отдельных особей. Большинство исследованных ценопопуляций отнесены к депрессивным, качество популяции составляет от 0.04 до 0.30. В ЦП 6 и 8 отмечено

**Таблица 3.** Распределение особей *Rindera tetraspis* по классам виталитета

**Table 3.** Distribution of *Rindera tetraspis* individuals by vitality class

Номер ЦП CP number	Относительная частота размерных классов, % Relative frequency of dimensional classes			Индекс качества, <i>Q</i> Quality of population, <i>Q</i>	Виталитетный тип ЦП Vital type of CP
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>		
1	0.84	0.08	0.08	0.46	Процветающая Prospering
2	0.76	0.16	0.08	0.46	То же
9	0.84	0.04	0.12	0.44	»
11	0.76	0.08	0.16	0.42	»
10	0.40	0.20	0.40	0.30	Депрессивная Depressive
3	0.28	0.20	0.52	0.24	То же
8	0	0.48	0.52	0.24	»
5	0.16	0.16	0.68	0.16	»
7	0.04	0.24	0.72	0.14	»
4	0.04	0.24	0.72	0.14	»
6	0	0.08	0.92	0.04	»

**Примечание.** Название ценопопуляций (ЦП) приведено в начале раздела “Результаты и их обсуждение”; *a* – особи высшего класса виталитета; *b* – особи промежуточного класса виталитета; *c* – особи низшего класса виталитета.

**Note.** The names and locations of the coenopopulations (CP) are given at the beginning of the “Results and Discussion” section; *a* – individuals of the highest vitality class; *b* – individuals of intermediate vitality class; *c* – individuals of the lowest vitality class.

полное отсутствие особей с высоким виталитетом. ЦП 6 частично расположена на мергелистых породах, на которых, видимо, процессы роста особей значительно подавляются.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования 11 ценопопуляций *Rindera tetraspis* на территории Оренбургской области и Республики Казахстан показали, что данный вид встречается в различных вариантах кальцефитных степей на меловых субстратах или песчаниках. Преобладающими типами растительности являются типчаково-ковыльные или полынно-злаковые степи. По большинству показателей как вегетативной, так и генеративной сфер лидирует северная ЦП 1, расположенная на низком склоне, сложенном песчаниками, где основным типом растительности являются ковылковые сухие степи, также в ней отмечено наибольшее морфоструктурное разнообразие. Минимальные значения параметров отмечены в южноуральской ЦП 8, произрастающей в солянковиднополынных кальцефитных сообществах на небольшом склоне,

где меловые породы периодически подвергаются смыву субстрата. В этой ценопопуляции низкое морфоструктурное разнообразие. Дискриминантный анализ показал, что в большинстве ценопопуляций особи растений неоднотипны между собой по морфологической структуре. Виталитетный анализ выявил, что четыре ценопопуляции – процветающие, семь – депрессивные. По всем основным показателям наиболее благоприятные условия для произрастания *R. tetraspis* складываются в северном сегменте изученной части ареала вида, на почвенных породах песчаного происхождения, небольших или пологих склонах западной экспозиции, что связано, по-видимому, с лучшими условиями увлажнения. При продвижении на юг с повышением температур и уменьшением осадков наблюдается снижение размерных параметров особей, при этом возрастает их морфологическое разнообразие. Тем не менее следует заметить, что особи мелких размеров в ценопопуляциях в своей совокупности также играют свою роль в воспроизводстве популяций, поскольку они также цветут и производят жизнеспособные семена.

Общее состояние обследованных популяций *R. tetraspis* оценивается как удовлетворительное. Нужно отметить, что большинство исследованных ценопопуляций не обеспечено охраной. Из всех изученных ЦП только одна расположена на ООПТ “Троицкие меловые горы”. Необходимы детальное и глубокое изучение вида на всем ареале его распространения, получение подробной информации о существующих и поиск новых местообитаний, контроль за состоянием популяций и создание новых ООПТ по его сохранению.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме ЮУБСИ УФИЦ РАН “Биоразнообразии природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования” в рамках государственного задания УФИЦ РАН № 122033100041-9.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. 2017. Phenotypic Variation of the Rare Species *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in the Republic of Bashkortostan, the South Urals. – Russian Journal of Ecology. 48(2): 83–91. <https://doi.org/10.7868/S0367059717020032>
- Beissinger S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Population viability analysis. Chicago. P. 5–15.
- Brigham C.A., Schwartz M.W. 2003. Population viability in plants. Conservation, management and modeling of rare plants. New York. 366 p.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. – Ecology. 84(5): 1115–1128.
- [Flora...] Флора Сибири. Т. 7. Сем. Berberidaceae – Grossulariaceae. 1994. Новосибирск. С. 65.
- [Golubev] Голубев В.Н. 1962. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. – В кн.: Труды Центрально-черноземного заповедника им. В.В. Алехина. Вып. 7. Воронеж. 602 с.
- Pyina V., Mitroshenkova A. 2020. Indicator role of the ontogenetic structure of rare plant cenotic populations in the assessment of the ecological state of species under anthropogenic pressure (for example, *Rindera tetraspis* Pall). – E3S WEB OF CONFERENCES. International Scientific and Practical Conference “Development of the Agro-Industrial Complex in the Context of Robotization and Digitalization of Production in Russia and Abroad”, Vol. 222. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202022205003>
- Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M. 2017. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument of Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region). – Arid Ecosystems. 7(1): 54–62. <https://doi.org/10.1134/S2079096123040091>
- [Karimova et al.] Каримова О.А., Мустафина А.Н., Абрамова Л.М. 2016. Современное состояние природных популяций редкого вида *Medicago cancellata* Bieb. в Республике Башкортостан. – Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 3(35): 43–59. <https://doi.org/10.17223/19988591/35/3>
- [Khalafyan] Халафян А.А. 2008. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. Москва. 512 p.
- Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis on morphometric integration in the shape of compound leaves. – Journal of Evolutionary Biol. 25: 115–129.
- [Krasnaya...] Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Т. 1. 2016. Барнаул. 290 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. 2017а. 3-е изд. Краснодар. 850 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. 2019. Воронеж. 488 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов. 2017b. Самара. 384 с.
- [Krasnaya...] Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. 2021. Саратов. 496 с.
- Mustafina A., Abramova L., Golovanov Y., Karimova O. 2023a. Morphological Variability of a Rare Species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and Adjacent Territories. – International Journal of Plant Biology. 14: 755–769. <https://doi.org/10.3390/ijpb14030056>
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Karimova O.A. 2023b. The Ontogenesis and Structure of Population of *Rindera tetraspis* Pall. (Boraginaceae) in Orenburg Oblast. – Arid Ecosystems. 13(4): 412–418. <https://doi.org/10.24412/1993-3916-2023-4-48-55>
- [Pesenko] Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. 287 p.
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. Morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. – Plant Systematics and Evolution. 297(1–2): 87–98.
- [Shatko et al.] Шатко В.Г., Горбунов Ю.Н., Крючкова В.А. 2020. Характеристика экологии и состояния популяции редкого вида *Rindera tetraspis* Pall. в Юго-Восточном Крыму. – Экологические системы и приборы. 7: 17–24. <https://doi.org/10.25791/esip.07.2020.1167>
- Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development. – Evolution and Development. 5(1): 25–33.

- The World Checklist of Vascular Plants. 2023. <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения 04.08.2023).
- [Tsenopopulyatsii...] Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). 1976. М. 217 р.
- [Yablokov] Яблоков А.В. 1980. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии. — В кн.: Морфологические аспекты эволюции. К 90-летию со дня рождения Б.С. Матвеева. МОИП. Секция зоологии. М. С. 65–73.
- [Yamalov et al.] Ямалов С.М., Мартыненко В.Б., Абрамова Л.М., Голуб В.Б., Байшева Э.З., Баянов А.В. 2012. Продромус растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа. 100 с.
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1990. Математика в экспериментальной биологии. М. 296 с.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 2011. Редкие виды растений: флористический, фитоценотический и популяционный подход. — Журнал общей биологии. 72(6): 422–435.
- [Zlobin et al.] Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы. 439 с.

## MORPHOLOGICAL VARIABILITY AND VITALITY OF *RINDERA TETRASPIS* (BORAGINACEAE) IN THE SOUTH URALS AND WESTERN KAZAKHSTAN

A. N. Mustafina<sup>1</sup>, \*, L. M. Abramova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of RAS  
Mendeleeva Str., 195/3, Ufa, 450080, Russia

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

Population studies of *Rindera tetraspis* Pall., a rare endemic species of the steppe zone of the European part of Russia and Kazakhstan, were carried out. The study of the habitats of 11 populations in the Orenburg Region and the Republic of Kazakhstan has shown that the species is confined to various variants of calciphyte steppes on chalk substrates or sandstones. In terms of most morphometric indicators, the northern coenopopulation “Rodnichny” is the leader; the minimum values are noted in the coenopopulation “Verkhnechekendinskies Chalk Mountains, northern extremity”. The discriminant analysis has revealed morphostructural differences between individuals from the majority of coenopopulations. In terms of vitality, four coenopopulations are prosperous, seven ones are depressed. The optimal conditions for the species growth are in the northern part of its range, in more favorable climatic conditions in terms of temperature and humidity, mainly on soils of sand origin. When moving southward, a decrease in size parameters of individuals is observed, associated with insufficient moisture, while their morphological diversity increases. The state of *R. tetraspis* coenopopulations is stable, but the species is not provided with proper protection measures, so further monitoring of its habitats and improvement of conservation measures are necessary.

**Keywords:** *Rindera tetraspis* Pall., Orenburg Region, Republic of Kazakhstan, rare species, endemic, variability, vitality structure

### ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out on the topic of the South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Scientific Centre of RAS “Biodiversity of natural systems and plant resources of Russia: assessment of the state and monitoring of dynamics, problems of conservation, reproduction, increase and rational use” within the framework of the state assignment of the Ufa Federal Scientific Centre of RAS No. 122033100041-9.

### REFERENCES

- (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. in the Republic of Bashkortostan, the South Urals. — Russian Journal of Ecology. 48(2): 83–91 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0367059717020032>
- Beissinger S.R. 2002. Population viability analysis: past, present, future. Population viability analysis. Chicago. P. 5–15.
- Brigham C.A., Schwartz M.W. 2003. Population viability in plants. Conservation, management and modeling of rare plants. New York. 366 p.
- Callaway R.M., Pennings S.C., Richards C.L. 2003. Phenotypic plasticity and interactions among plants. — Ecology. 84(5): 1115–1128.
- Abramova L.M., Karimova O.A., Mustafina A.N. 2017. Phenotypic Variation of the Rare Species *Cepalaria uralensis*

- Flora Sibiri. T. 7. Sem. Berberidaceae – Grossulariaceae. 1994. [Flora of Siberia. Vol. 7. Berberidaceae – Grossulariaceae]. Novosibirsk. P. 65 (In Russ.).
- Golubev V.N. 1962. Fundamentals of the biomorphology of herbaceous plants of the central forest-steppe. – In: Proceedings of the Central Chernozem Reserve named after V.V. Alekhina. Vol. 7. Voronezh. 602 p. (In Russ.).
- Khalafyan A.A. 2008. STATISTICA 6. Statisticheskij analiz dannyxh [STATISTICA 6. Statistical data analysis]. Moscow. 512 p. (In Russ.).
- Ilyina V., Mitroshenkova A. 2020. Indicator role of the ontogenetic structure of rare plant cenotic populations in the assessment of the ecological state of species under anthropogenic pressure (for example, *Rindera tetraspis* Pall). – In: International Scientific and Practical Conference “Development of the Agro-Industrial Complex in the Context of Robotization and Digitalization of Production in Russia and Abroad”, Vol. 222 (In Russ.). <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202022205003>
- Karimova O.A., Abramova L.M., Golovanov Ya.M. 2017. Analysis of the Current Status of Populations of Rare Plant Species of Nature Monument of Troicki Chalk Mountains (Orenburg Region). – *Arid Ecosystems*. 7(1): 54–62 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S2079096123040091>.
- Karimova O.A., Mustafina A.N., Abramova L.M. 2016. Current state of natural populations of the rare species *Medicago cancellata* Bieb. in the Republic of Bashkortostan. – *Bulletin of Tomsk State. un-ta. Biology*. 3(35): 43–59 (In Russ.). <https://doi.org/10.17223/19988591/35/3>
- Klingenberg C.P., Duttke S., Whelan S., Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis on morphometric integration in the shape of compound leaves. – *Journal of Evolutionary Biol.* 25: 115–129.
- Krasnaya kniga Altayskogo kraja. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov. 2016 [Red Book of the Altai Territory. Rare and endangered species of plants and fungi]. Barnaul. Vol. 1. 290 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Krasnodarskogo kraja. Rasteniya i griby. 2017 [Red Book of the Krasnodar Territory. Plants and mushrooms]. 3rd ed. Krasnodar. 850 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Orenburgskoy oblasti: redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy zhivotnykh, rasteniy i gribov. 2019 [Red Book of the Orenburg Region: rare and endangered species of animals, plants and mushrooms]. Voronezh. 488 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Samarskoy oblasti. T. 1. Redkie vidy rasteniy i gribov. 2017 [Red Book of the Samara Region. Vol. 1. Rare species of plants and mushrooms]. Samara. 384 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Saratovskoy oblasti: Griby. Lishayniki. Rasteniya. Zhivotnye. 2021 [Red Book of the Saratov Region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals]. Saratov. 496 p. (In Russ.).
- Mustafina A., Abramova L., Golovanov Y., Karimova O. 2023a. Morphological Variability of a Rare Species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and Adjacent Territories. – *International Journal of Plant Biology*. 14: 755–769 (In Russ.). <https://doi.org/10.3390/ijpb14030056>
- Mustafina A.N., Abramova L.M., Karimova O.A. 2023b. The Ontogenesis and Structure of Population of *Rindera tetraspis* Pall. (Boraginaceae) in Orenburg Region. – *Arid Ecosystems*. 13(4): 412–418 (In Russ.). <https://doi.org/10.24412/1993-3916-2023-4-48-55>
- Pesenko Yu.A. 1982. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and methods of quantitative analysis in faunal research]. Moscow. 287 p. (In Russ.).
- Sharma S.K., Pandit M.K. 2011. Morphometric analysis and taxonomic study of *Panax bipinnatifidus* Seem. (Araliaceae) species complex from Sikkim Himalaya, India. – *Plant Systematics and Evolution*. 297(1–2): 87–98.
- Shatko V.G., Gorbunov Yu.N., Kryuchkova V.A. 2020. Characteristics of the ecology and population status of the rare species *Rindera tetraspis* Pall. in South-Eastern Crimea. – *Ekologich. sistemy i pribory*. 7: 17–24 (In Russ.). <https://doi.org/10.25791/esip.07.2020.1167>
- Sultan S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case in ecological development. – *Evolution and Development*. 5(1): 25–33.
- The World Checklist of Vascular Plants. 2023. <https://powo.science.kew.org/> (accessed: 04.08.2023).
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura). 1976. [Plant coenopopulations (basic concepts and structure)]. Moscow. 217 p. (In Russ.).
- Yablokov A.V. 1980. Populyatsionnaya morfologiya kak novaya vetv' evolyutsionnoy morfologii [Population morphology as a new branch of evolutionary morphology]. – In: *Morfologicheskie aspekty evolyutsii. K 90-letiyu so dnya rozhdeniya B.S. Matveeva. MOIP. Sektsiya zoologii*. Moscow. P. 65–73 (In Russ.).
- Yamalov S.M., Martynenko V.B., Abramova L.M., Golub V.B., Baisheva E.Z., Bayanov A.V. 2012. *Prodromus rastitel'nykh soobshchestv Respubliki Bashkortostan* [Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan]. Ufa. 100 p. (In Russ.).
- Zaitsev G.N. 1990. *Matematika v eksperimental'noy biologii* [Mathematics in Experimental Biology]. Moscow. 296 p. (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2011. Redkie vidy rasteniy: floristicheskii, fitotsenoticheskii i populyatsionnyy podkhod [Rare plant species: floristic, phytocenotic and population approach]. – *Zhurnal obshchey biologii*. 72(6): 422–435 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A., Sklyar V.G., Klimenko A.A. 2013. Populyatsii redkikh vidov rasteniy: teoreticheskie osnovy i metodika izucheniya [Populations of rare plant species: theoretical foundations and study methods]. Sumy. 439 p. (In Russ.).

## ФИТОЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БОЛОТ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 2024 г. Д. В. Зацаринная<sup>1, 2, \*</sup>, Е. М. Волкова<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО «Тульский государственный университет»  
пр. Ленина, 92, Тула, 300012, Россия

<sup>2</sup>ГУК ТО «Тульское музейное объединение» (Тульский областной краеведческий музей)  
ул. Советская, 68, Тула 300000, Россия

\*e-mail: visloguzova@mail.ru

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

Поступила в редакцию 29.12.2023 г.  
Получена после доработки 24.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

На Среднерусской возвышенности, несмотря на низкую заболоченность, болота формируются на разных элементах рельефа, имеют различия в водно-минеральном питании и структуре растительности. Горизонтальная структура растительного покрова болотных экосистем, а также их ценоотическое разнообразие остаются малоизученными. Однако эти признаки имеют значение для типологии болот, а также могут быть использованы при организации мониторинга болотных экосистем. Основной целью данного исследования стало выявление особенностей горизонтальной структуры растительности и визуализация фитоценоотического разнообразия разных типов болот с использованием картографического метода. Объектами явились 14 модельных болот, расположенных на разных элементах рельефа в северной части Среднерусской возвышенности.

Проведенные исследования позволили выявить ценоотическое разнообразие наиболее распространенных и специфичных типов болот на изучаемой территории. Для каждого модельного болота были составлены геоботанические карты. На картах выделена 31 картируемая единица, 29 из них в ранге ассоциаций, 1 – в ранге формации и 1 – безранговое сообщество. Выявленные синтаксоны относятся к древесному, древесно-моховому, кустарниковому, гидрофильно-травяному и гидрофильно-моховому типам растительности, что составляет 63% ценоотического разнообразия болот Среднерусской возвышенности. Структура растительности болотных массивов часто является гетерогенной гетеротрофной, сочетая как эвтрофные, так и мезо- и олиготрофные сообщества, реже является гомогенной.

Наибольшим количеством выделенных таксонов и сложной горизонтальной структурой растительности отличаются водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях. Менее разнообразна растительность болот, сформированных в суффозионных депрессиях на террасах и склонах водоразделов, перекрытых зандровыми и моренными отложениями. В этой группе представлены уникальные для региона сосново-сфагновые болота, находящиеся на южной границе распространения. Такие болота характеризуются гомогенной олиготрофной или гетерогенной гомотрофной олиготрофной структурой растительности.

Пойменные и балочные болота характеризуются гомогенной эвтрофной структурой растительности, гетерогенность обеспечивается за счет изменения режима увлажнения либо является следствием антропогенного воздействия.

**Ключевые слова:** растительность болот, типы болот, крупномасштабное картографирование, Среднерусская возвышенность

DOI: 10.31857/S0006813624060038, EDN: PZXSNO

Изучение растительности болот всегда было одним из приоритетных направлений болотоведения. Результаты таких исследований известны для разных регионов России (Yurkovskaia, 1992; Napreenko, 2002; Lapshina, 2004; Kuznetsov, 2006; Goncharova, 2007; Ivchenko, 2019), включая территории лесостепной зоны (P'avchenko, 1953, 1958; Khmelev, 1973, 1978, 2000; Bakin, 2009; Volkova, 2018; Zatsarinnaya, 2015). Для Среднерусской возвышенности, расположенной на границе широколиственно-лесной и лесостепной природных зон, проведено обобщение имеющихся сведений, что, наряду с материалами полевых исследований авторов, позволило выявить разнообразие растительности болот этого региона (Volkova, 2022, 2023a, b; Zatsarinnaya et al., 2012). Наличие синтаксонов, сформированных в разных условиях водно-минерального питания, и особенности их расположения на болотах послужили основой при разработке классификационной схемы типов болот для Среднерусской возвышенности (Volkova, 2018; Volkova, Zatsarinnaya, 2023). Тем не менее синтаксономическое разнообразие в пределах болотных массивов, сформированных в разных геолого-гидрологических условиях, остается малоизученным. Выявление специфики горизонтальной структуры растительности разных типов болот позволит отразить ценотическое разнообразие болот одного из слабозаболоченных регионов (заболоченность Среднерусской возвышенности – 0.5%), а также послужит основой для организации мониторинговых исследований на болотных экосистемах региона.

**Цель** данного исследования – выявление особенностей горизонтальной структуры растительности, отражающей фитоценотическое разнообразие 12 типов болот, характерных для северной части Среднерусской возвышенности.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Согласно разработанной геоморфолого-фитоценотической классификации болот в пределах северной части Среднерусской возвышенности выделено 35 типов (Volkova, 2018; Volkova, Zatsarinnaya, 2023). В данной работе в качестве модельных выбраны болота 12 типов и 3-х вариантов, что в достаточной степени отражает разнообразие и подчеркивает специфику болотных экосистем данного региона.

Для модельных болот (рис. 1), сформированных на разных элементах рельефа, составлены

геоботанические карты. В качестве топографической основы использовали карты масштаба 1 : 100000, а также снимки сверхвысокого разрешения с геопортала Google Планета Земля (англ. Google Earth), благодаря которым были уточнены размеры и конфигурация болотных массивов. Следует отметить, что малые размеры исследуемых болот не позволили детально выявить структуру их растительного покрова по таким снимкам. В связи с этим картирование растительного покрова всех объектов проводили с помощью площадной глазомерной съемки в полевых условиях (Polevaia..., 1972). Основой легенды стала классификация растительности болот Среднерусской возвышенности, проведенная с применением эколого-фитоценотического подхода (Volkova, 2018).

Необходимо отметить, что основной картируемой единицей являлись сообщества в ранге ассоциаций. Однако если выделение ассоциации было проблематичным, то картируемыми единицами являлись формации. Редко встречающееся в исследуемом регионе сообщество с *Andromeda polifolia*<sup>1</sup> имеет статус безрангового (б/с). На исследованных болотах практически не представлены хорошо развитые комплексы сообществ, все зарекартированные выделы являются простыми.

При выделении типов горизонтальной структуры болотных массивов руководствовались подходами, изложенными в работе Е. М. Волковой (Volkova, 2018). Если растительность болота представлена сообществом одной ассоциации, то структура является гомогенной и в зависимости от минерализации питающих вод может быть эвтрофной, мезотрофной и олиготрофной. Если растительность картируемого болота образована разными растительными сообществами, то формируется гетерогенная структура. При этом разные ценозы могут развиваться как при сходном режиме водно-минерального питания (т.е. растительность образована сообществами одного типа трофности), так и при разной минерализации питающих вод. В последнем случае комбинация растительных сообществ, сформированных при разной трофности биотопов, может отличаться, что позволяет выделять следующие типы горизонтальной структуры: эвтрофно-мезотрофную, мезо-олиготрофную, эвтрофно-мезо-олиготрофную и эвтрофно-олиготрофную.

<sup>1</sup>Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (Czerapanov, 1995), мхов – по М. С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006).



**Таблица 1.** Легенда для крупномасштабных карт растительности модельных болот северной части Среднерусской возвышенности**Table 1.** Legend for large-scale vegetation maps of model mires in the northern part of the Middle-Russian Upland

Экологическая группа Ecological group	Формация и ассоциации, номер контура на карте растительности Formation and associations, contour number in vegetation map
Эвтрофная растительность Eutrophic vegetation	Формация / Formation <i>Alnetum glutinosae</i> асс. / ass. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Athyrium filix-femina</i> + <i>Thelypteris palustris</i> – <b>1</b> асс. / ass. <i>Alnus glutinosa</i> – <i>Urtica dioica</i> – <b>2</b>
	Формация / Formation <i>Betuleta pubescentis</i> – <b>3</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Scirpus sylvaticus</i> – <b>4</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Carex vesicaria</i> – <b>5</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> – <b>6</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Calla palustris</i> – <b>7</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Phragmites australis</i> – <b>8</b>
	Формация / Formation <i>Betuleto-Sphagneta</i> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> – <i>Sphagnum riparium</i> – <b>9</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Sphagnum centrale</i> – <b>10</b>
	Формация / Formation <i>Saliceta</i> асс. <i>Salix cinerea</i> – <i>Calla palustris</i> – <b>11</b>
	Формация / Formation <i>Phragmiteta australis</i> асс. / ass. <i>Phragmites australis</i> – <b>12</b>
	Формация / Formation <i>Scirpeta sylvatici</i> асс. / ass. <i>Scirpus sylvaticus</i> – <b>13</b>
	Формация / Formation <i>Filipenduleta ulmariae</i> асс. / ass. <i>Filipendula ulmaria</i> – <b>14</b>
	Формация / Formation <i>Calleta palustris</i> асс. / ass. <i>Calla palustris</i> – <b>15</b>
	Формация / Formation <i>Comareta palustris</i> асс. / ass. <i>Comarum palustre</i> – <b>16</b>
	Формация / Formation <i>Calamagrostideta canescentis</i> асс. / ass. <i>Calamagrostis canescens</i> – <b>17</b>
Формация / Formation <i>Equiseteta fluviatilis</i> асс. / ass. <i>Equisetum fluviatile</i> – <b>18</b>	
Формация / Formation <i>Cariceta cespitosae</i> асс. / ass. <i>Carex cespitosa</i> – <b>19</b>	
Формация / Formation <i>Cariceta acutae</i> асс. / ass. <i>Carex acuta</i> – <b>20</b>	
Мезотрофная растительность Mesotrophic vegetation	Формация / Formation <i>Betuleto-Sphagneta</i> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Menyanthes trifoliata</i> + <i>Calla palustris</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> – <b>21</b> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Carex lasiocarpa</i> – <i>S. fallax</i> – <b>22</b>
	Формация / Formation <i>Sphagneta teretis</i> асс. / ass. <i>Comarum palustre</i> – <i>Sphagnum teres</i> – <b>23</b>
	Формация / Formation <i>Sphagneta angustifolii</i> асс. / ass. <i>Comarum palustre</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> – <b>24</b> асс. / ass. <i>Molinia caerulea</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> – <b>25</b> асс. / ass. <i>Phragmites australis</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> – <b>26</b>
Олиготрофная растительность Oligotrophic vegetation	Формация / Formation <i>Betuleto-Sphagneta</i> асс. / ass. <i>Betula pubescens</i> – <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>S. angustifolium</i> – <b>27</b>
	Формация / Formation <i>Pineto-Sphagneta</i> асс. / ass. <i>Pinus sylvestris</i> f. <i>uliginosa</i> – <i>Ledum palustre</i> + <i>Eriophorum vaginatum</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> – <b>28</b>
	Формация / Formation <i>Sphagneta angustifolii</i> асс. / ass. <i>Carex rostrata</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> – <b>29</b> асс. / ass. <i>Rhynchospora alba</i> – <i>Sphagnum angustifolium</i> + <i>S. fallax</i> – <b>30</b> б/с / unranked <i>Andromeda polifolia</i> – <i>Sphagnum magellanicum</i> + <i>Sphagnum angustifolium</i> – <b>31</b>
Участки открытой воды / Areas of open water – <b>32</b>	

экологических условий территории и существенно обогащает фитоценотическое разнообразие болот северной части Среднерусской возвышенности.

Типичными примерами болот, относящихся к классу типов “Пойменные и балочные”, являются три типа, два из которых (березовые и таволговые) относятся к подтипу пойменных болот (см. рис. 1, № 12–14). Черноольховый тип является наиболее часто встречающимся среди балочных болот.

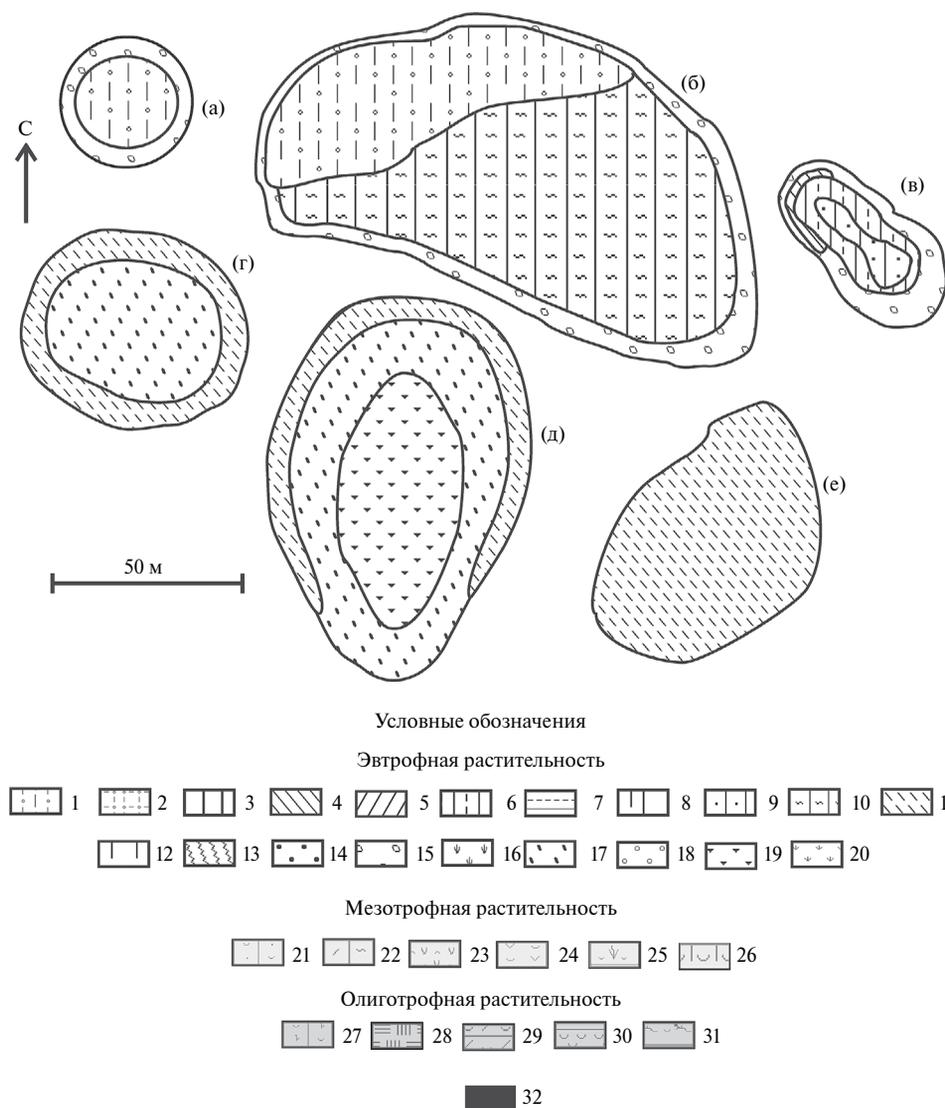
Для каждого типа болот составлены карты растительности, что позволило выявить специфические особенности горизонтальной структуры растительности разных классов типов болот. Ниже

приведены характеристика и карты растительности модельных болот.

**Класс типов – Водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях**

*Группа типов – Эвтрофные болота*

*Тип – черноольховые болота.* Растительность болот этого типа изучена на примере болота Черноольховое (0.03 га) из комплекса у пос. Озерный (рис. 2а). Растительный покров сформирован на сплавине мощностью до 1.5 м, сложенной травяным и травяно-сфагновым низинными торфами



**Рис. 2.** Картограммы растительности водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях, эвтрофная группа типов.

**Fig. 2.** Vegetation maps of watershed mires in karst-suffusion depressions, eutrophic group of types.

с участием листового опада (Volkova, Moiseeva, 2006). В центре болота сформировано сообщество асс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina* + *Thelypteris palustris* (1)<sup>2</sup>. Древостой образован *Alnus glutinosa* высотой 15 м с примесью *Betula pubescens*. Сомкнутость древостоя составляет 0.5–0.6, его состав 6Ол4Б. Общее проективное покрытие травяного яруса варьирует от 40 до 65%. В нем доминируют *Athyrium filix-femina* и *Thelypteris palustris*, часто встречаются *Menyanthes trifoliata*, *Solanum dulcamara*, *Galium uliginosum*, *Lysimachia thyrsoflora*, *Lycopus europaeus*. Среди мхов изредка отмечены *Sphagnum squarrosum*, *S. riparium*, а также *Calliergon cordifolium* и *Plagiomnium ellipticum*. Микрорельеф характеризуется выровненностью с редкими невысокими приствольными повышениями. Узкая окраинная часть болота занята сообществом асс. *Calla palustris* (15). Как видно, растительность болота представлена сообществами двух ассоциаций, что позволяет охарактеризовать ее структуру как гетерогенную гомотрофную эвтрофную.

*Тип – березово-сфагновые болота.* Растительный покров болота Источек (0.2 га) (рис. 2б), расположенного у дер. Ясная Поляна, сформирован на сплошной торфяной залежи, образованной низинными торфами (Volkova et al., 2019). Питание болота происходит за счет грунтового стока и делювиального смыва со склонов, что обеспечивает отличия условий по увлажнению и минеральному питанию между центральной и окраинной частями. Так, растительный покров в центральной части представлен асс. *Betula pubescens*–*Sphagnum centrale* (субасс. *tyricum*) (10). Сомкнутость древостоя (10Б) составляет 0.6. Проективное покрытие травяного яруса не превышает 30%. На приствольных кочках березы доминируют *Sphagnum centrale*, отмечены *S. wulfianum*, а также *S. girgensohnii* и *S. subsecundum*, в межкочечных понижениях – *S. squarrosum*. По западной и северо-западной окрайкам в условиях повышенного увлажнения, связанного с уклоном поверхности, сформированы сообщества асс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina*+*Thelypteris palustris* (субасс. *Alnus glutinosa*–*Athyrium filix-femina*) (1). В узкой лагговой части вдоль южного края болота представлена асс. *Calla palustris* (15). Таким образом, структура растительности является гетерогенной и образована разными эвтрофными

сообществами, что сходно с описанной выше (гетерогенная гомотрофная эвтрофная).

Наиболее часто встречающимся вариантом этого типа являются *березово-вахтово-сфагновые болота* (рис. 2в). Примером является болото, входящее в комплекс карстовых болот у пос. Озерный. Болото сформировано в небольшой по площади (около 0.12 га), но глубокой (7–8 м) карстовой котловине. Торфяная залежь сплавинная, ее мощность варьирует от 30–40 см на окрайках до 2 м в центральной части болота, где она образована травяным и травяно-сфагновым низинными видами торфа (Volkova, Moiseeva, 2006). Растительный покров болота неоднороден. К обводненным окрайкам, характеризующимся богатым водно-минеральным питанием за счет смыва с минеральных склонов, приурочены травяные сообщества асс. *Calla palustris* (15). С продвижением к центру сплавины сообщества сменяются березово-травяными фитоценозами асс. *Betula pubescens*–*Scirpus sylvaticus* (4) и асс. *Betula pubescens*–*Calla palustris* (7), а в центре сплавины образованы березово-травяно-сфагновые сообщества асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* (9). Таким образом, в структуре растительного покрова болота можно выделить три пояса: травяная окрайка, березово-травяная промежуточная часть и березово-травяно-сфагновый центр. Такое распределение растительных сообществ отражает неоднородность экологических условий, изменяющихся от окраинных частей болота к центру. Структура растительности болота, несмотря на обеднение питающих вод в центральной части, сохраняется гетерогенной гомотрофной эвтрофной.

Болота следующих трех типов, как правило, образуются в небольших пологих суффозионных понижениях. Торфяные отложения маломощные (не более 50 см) и образованы низинными торфами. Модельные объекты расположены на юго-востоке Тульской области, в понижениях на водоразделе среди агроценозов.

*Тип – вейниковые болота.* Модельное болото Вейниковое расположено в 3.5 км к СВ от дер. Березовка на водоразделе между реками Непрядва и Дон. Растительность гетерогенна и представлена сообществами эвтрофных ассоциаций *Calamagrostis canescens* (17) в основной части болота и *Salix cinerea*–*Calla palustris* (11), занимающей узкую окрайку на границе с минеральным берегом (рис. 2г). Проективное покрытие вейника

<sup>2</sup> Здесь и далее указан номер картируемой единицы, которая отражена в легенде в табл. 1 и соответствует условным обозначениям на рис. 2.

в центральной части болота составляет 65–70%. В этой части болота уровень болотных вод (УБВ) снижается до –25 см в летний период.

*Тип – дернистоосоковые болота.* Болото Осоковое расположено рядом с предыдущим модельным объектом. Структура растительности также является гетерогенной гомотрофной (рис. 2д), поскольку по крайкам сформированы сообщества асс. *Salix cinerea* – *Calla palustris* (11), которые сменяются сообществами асс. *Calamagrostis canescens* (17). В центральной части болота сформировано сообщество асс. *Carex cespitosa* (19). Травяной ярус характеризуется высоким проективным покрытием (85–90%) с преобладанием осоки дернистой (70%). В составе сообществ отмечены *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*, *Epilobium palustre*, *Scutellaria galericulata*, *Lemna minor*, *Caltha palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Lythrum salicaria*, *Scirpus sylvaticus*. Среди кустарников встречается *Salix cinerea*. Микро-рельеф центральной части болота кочковатый. Осоковые кочки высотой до 50–60 см занимают около 70–80% площади болота. Межкочечные понижения обводнены, УБВ = +30 см. К концу вегетационного сезона УБВ может понижаться до +10–(+15) см.

*Тип – ивовые болота.* Примером является болото у дер. Кашеевка, характеризующееся гомогенной эвтрофной растительностью (рис. 2е), представленной сообществами лишь одной асс. *Salix cinerea* – *Calla palustris* (11). Питание таких болот происходит за счет делювиальных вод и верховодки, поэтому гидрологический режим характеризуется сезонным снижением УБВ: в весеннее время происходит значительное подтопление и УБВ повышается до +40 см, в августе происходит снижение до –15 см.

Таким образом, из рассмотренных пяти типов водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях, относящихся к эвтрофной группе, наибольшим разнообразием растительности отличается болото, относящееся к березово-вахтovo-сфагновому варианту (березово-сфагновый тип), что обусловлено изменением водно-минерального питания в разных частях сплавины. В целом, болота рассматриваемой группы характеризуются гетерогенной структурой растительности, представленной несколькими эвтрофными синтаксонами. Гомогенная структура, когда весь массив занят одним сообществом, встречается редко и представлена только на мелкозалежных болотах в суффозионных понижениях.

### **Группа типов – Олиготрофные болота**

*Тип – березово-сфагновые болота.* Данный тип рассмотрен на примере болота Большое из комплекса болот у дер. Кочаки (рис. 3а). Данное болото состоит из нескольких участков с различным генезисом. В растительном покрове большую часть занимают фитоценозы, требовательные к богатому питанию. На крайках, характеризующихся сплошной торфяной залежью, сложенной низинными торфами, сформированы ивовые асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* (11), сабельниковое асс. *Comarum palustre* (16), тростниковое асс. *Phragmites australis* (12) сообщества. С продвижением к центру они сменяются березово-тростниковыми ценозами асс. *Betula pubescens*–*Phragmites australis* (8), по приствольным кочкам которых произрастают *Sphagnum angustifolium*, *S. squarrosum*, редко *Sphagnum russowii*, общее проективное покрытие которых не превышает 10%. Формула древостоя – 10Б, сомкнутость – 0.4–0.5. Среди кустарников доминирует *Salix cinerea*, которая иногда может формировать заросли.

В “генетическом” центре болота на сплави-не (мощность – не более 1.5 м) сформировано сообщество асс. *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* (27). Рельеф этой части болота кочковатый. Кочки занимают 40–50% и образованы приствольными повышениями березы и пушицей. Древостой представлен березой пушистой (сомкнутость – 0.6–0.7, высота – 18–20 м). Покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 55–65%. Доминирует *Eriophorum vaginatum*, а в межкочьях – *Menyanthes trifoliata*. Редко встречается *Oxycoccus palustris*. Моховой покров (ОПП – 75–85%) формируют *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, встречаются *S. divinum* (Hassel et al., 2018), *S. balticum* и *S. centrale*. Как видно, растительный покров болота представлен олиготрофным сообществом в центре сплавины и разнообразными эвтрофными ценозами, которые окружают центр и занимают основную часть болота до минеральных берегов. Это означает, что только в центральной части сплавины корнеобитаемый горизонт не подпитывается делювиальным и грунтовым стоком, а переходит на атмосферное питание. Такая структура растительности является гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-олиготрофной (см. рис. 3а).

*Тип – очеретниково-сфагновые болота.* К данному типу относится болото Главное из комплекса

у пос. Озерный (рис. 3б), которое характеризуется более разнообразной растительностью по сравнению с предыдущими модельными объектами. На окрайках болота сформированы различные эвтрофные ценозы асс. *Calla palustris* (15) и асс. *Filipendula ulmaria* (14), а также ивово-травяные сообщества асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* (11). По мере продвижения к центру сплавины они сменяются березово-вахтовыми асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata* (6), а затем березово-вахтово-сфагновыми асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata*–*Sphagnum riparium* (9) ценозами (см. рис. 3б) (Zatsarinna et al., 2012).

При движении от окрайки болота к центру сплавины происходит смена эвтрофных сообществ мезотрофным (см. рис. 3б), которое представлено асс. *Betula pubescens*–*Carex lasiocarpa*–*Sphagnum fallax* (22). В центральной части сплавины оно сменяется олиготрофным ценозом асс. *Rhynchospora*

*alba*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (30), которое характеризуется выраженным микрорельефом, представленным чередованием редких кочек и ковров. Высота кочек составляет 20–30 см, диаметр – 1.5–2 м. Для кочек характерно разрастание кустарничков *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*. В моховом ярусе на вершинах кочек произрастает *Sphagnum divinum*, на склонах – *S. angustifolium* и *S. fallax*. Большая часть кочек облесена молодой березой (высота – до 2 м). Необходимо отметить, что с начала наблюдений в 2003 г. зарастание центральной части березой заметно увеличилось. На коврах произрастают *Rhynchospora alba*, *Carex rostrata*, *Oxycoccus palustris*, *Scheuchzeria palustris*, *Drosera anglica*, *D. rotundifolia*. В моховом ярусе преобладают *Sphagnum fallax* и *S. angustifolium* (Zatsarinna et al., 2012). Как видно, в растительном покрове болота Главное представлены как эвтрофные, так и мезо- и олиготрофные

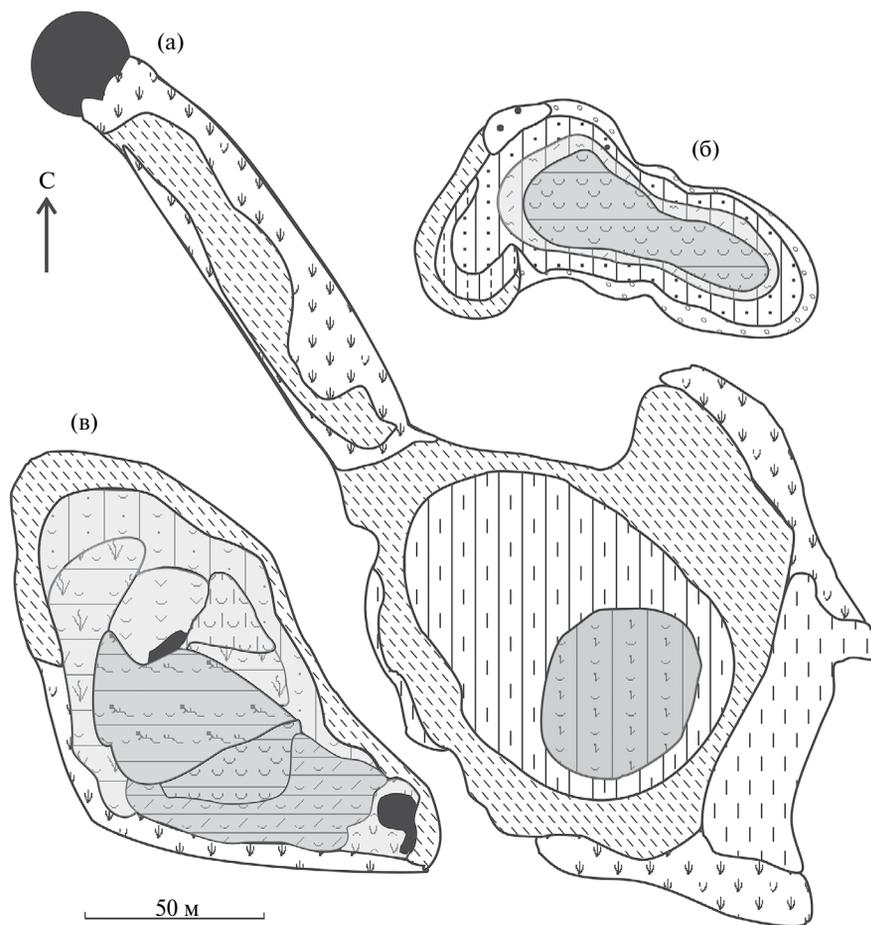


Рис. 3. Картограммы растительности водораздельных болот в карстово-суффозионных депрессиях, олиготрофная группа типов.

Fig. 3. Vegetation maps of watershed mires in karst-suffusion depressions, oligotrophic group of types.

сообщества, что позволяет рассматривать структуру растительности как гетерогенную гетеротрофную эвтрофно-мезо-олиготрофную.

*Тип – кустарничково-сфагновые болота.* Наиболее сложная горизонтальная структура растительности характерна для болота Кочаки-2 (расположено у дер. Кочаки), образованного в провале глубиной более 7 м и занимающего площадь 1.2 га (см. рис. 3в). Растительность по северо-западной окрайке болота представлена эвтрофным ивово-травяным сообществом асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* (11), а в южной части окрайки образованы травяные сообщества асс. *Comagum palustre* (16).

Основная часть болота, располагающаяся на сплаvine мощностью 1.5–2 м, представлена несколькими мезотрофными и олиготрофными сообществами. К мезотрофным относятся асс. *Betula pubescens*–*Menyanthes trifoliata* + *Calla palustris*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (21) и асс. *Phragmites australis*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (26). Кроме того, на этом болоте отмечен редкий фитоценоз асс. *Molinia caerulea*–*Sphagnum angustifolium* (25), где покрытие молинии составляет 30–45%. Для небольших микроповышений характерны кустарнички *Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, в моховом покрове – *Sphagnum divinum*, *S. fallax* и *S. angustifolium*. На обширных межкочьях (коврах) помимо доминанта произрастают *Rhynchospora alba*, *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium*, *Drosera rotundifolia*, а также *Sphagnum fallax*.

Олиготрофные ценозы расположены в центре сплавины и представлены асс. *Carex rostrata*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (субасс. *typicum*) (29), асс. *Rhynchospora alba*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (30), а также безранговым сообществом *Andromeda polifolia*–*Sphagnum magellanicum*+*S. angustifolium*, которое формируется на плоских кочках (31) (*S. magellanicum* в данном сообществе и прочих синтаксонах с его участием понимается авторами в объеме *S. divinum*).

Небольшие озерки в центре болота подвержены зарастанию сплавиной, которую формируют травяно-сфагновые фитоценозы асс. *Comagum palustre*–*Sphagnum angustifolium* (24) и асс. *Comagum palustre*–*Sphagnum teres* (23). Зарастание озер происходит достаточно быстро. Так, в 2004 г. на болоте было отмечено 4 озерка (Volkova, Burdukina, 2006). В настоящее время осталось 2, причем за последние годы на одном из них зеркало

открытой воды сократилось в 3 раза в результате зарастания сообществом асс. *Comagum palustre*–*Sphagnum angustifolium* (24). Таким образом, растительный покров данного болота является наиболее разнообразным, что отражено на картосхеме (см. рис. 3в). Структура растительности данного болота является гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-мезо-олиготрофной.

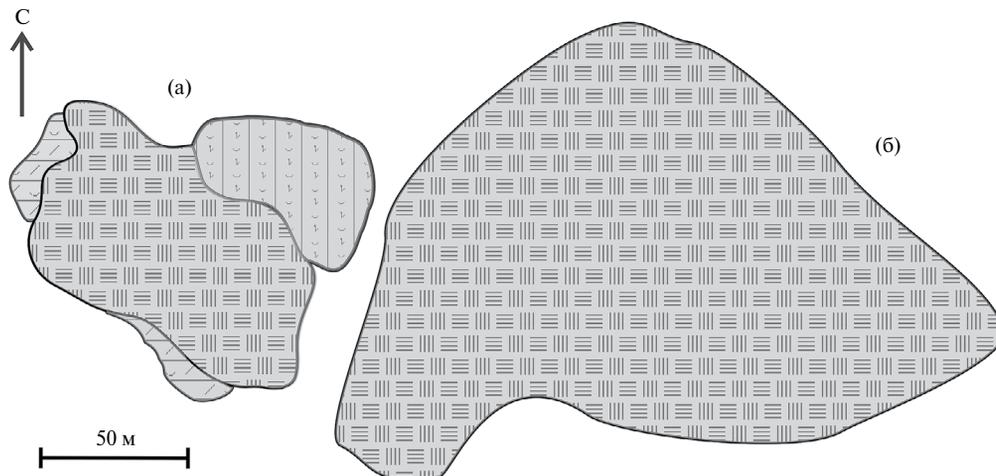
Анализ картосхем растительности олиготрофной группы водораздельных болот в карстово-суффузионных депрессиях свидетельствует об их высоком фитоценотическом разнообразии (от 6 до 10 картируемых единиц), что объясняется различиями в экологических условиях (структура торфяной залежи, особенности водно-минерального питания). В растительности таких болот наблюдается чередование сообществ, образованных в разных условиях водно-минерального питания, что обеспечивает формирование гетерогенной гетеротрофной эвтрофно-олиготрофной или эвтрофно-мезо-олиготрофной структуры.

**Класс типов – Террасные и склоновые водораздельные болота на зандровых и моренных отложениях в суффузионных депрессиях**

**Группа типов – Олиготрофные болота**

Болота данной группы типов являются уникальными элементами ландшафтов Среднерусской возвышенности, рефугиумами редких видов и сообществ, поскольку слабоминерализованное питание и подстилающие породы в виде зандровых песков способствуют быстрому переходу болот к мезо- и олиготрофному этапам развития.

*Тип – сосново-сфагновые болота.* Наиболее ярким примером типа является болото Клюква площадью около 1 га, относящееся к сосново-кустарничково-пушицево-сфагновому варианту (рис. 4а). Оно сформировано в понижении глубиной 260 см на склоне водораздела долины р. Ока близ дер. Кураково. Центральную часть болота занимает асс. *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*–*Ledum palustre* + *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* (28) с участием *Oxycoccus palustris*, *Sphagnum divinum* на грядах. С северо-восточной части к данному комплексу фитоценозов примыкает сообщество асс. *Betula pubescens*–*Eriophorum vaginatum*–*S. angustifolium* (27), граничащее с минеральным берегом болота.



**Рис. 4.** Картограммы растительности террасных и склоновых водораздельных болот на зандровых и моренных отложениях в суффозионных депрессиях.

**Fig. 4.** Vegetation maps of mires formed in suffusion depressions on terraces and slopes of watersheds overlain by sandstone and moraine deposits.

В западной и южной частях болота сформирована осоково-сфагновая топь асс. *Carex rostrata*–*Sphagnum angustifolium* + *S. fallax* (29). Как видно, растительность болота представлена олиготрофными сообществами. Это позволяет рассматривать горизонтальную структуру растительности как гетерогенную гомотрофную олиготрофную, что является следствием бедного водно-минерального питания.

Другим примером болот этого типа является болото у дер. Варушицы, относящееся к сосново-пушицево-сфагновому варианту (рис. 4б). Оно сформировано в пологом понижении глубиной 55 см на террасе р. Ока. Растительность гомогенная олиготрофная и представлена только сообществами асс. *Pinus sylvestris* f. *uliginosa*–*Ledum palustre* + *Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium* (28) – субасс. *Pinus sylvestris*–*Eriophorum vaginatum*–*Sphagnum angustifolium*.

Рассмотренные варианты сосново-сфагновых террасных болот характеризуются растительностью, которая представлена одним или несколькими олиготрофными ценозами, что обусловлено бедностью питающих вод в области распространения зандровых отложений. Важно отметить, что олиготрофные сообщества являются редкими в регионе, а следовательно, сосново-сфагновые типы болот представляют собой уникальные элементы ландшафта Среднерусской возвышенности.

#### **Класс типов – Пойменные и балочные болота**

##### **Подкласс – Пойменные болота**

##### **Группа типов – Эвтрофные болота**

*Тип – березовые болота.* Большеберезовское болото расположено в пойме р. Непрядва (правый приток р. Дон) у дер. Большая Березовка и занимает площадь около 5 га. Оно образовалось в старичном понижении (Zatsarinnaia et al., 2022). Низинная торфяная залежь образована тростниковым торфом и имеет максимальную мощность 2 м (Volkova et al., 2019). Современный растительный покров этого болота является вторичным (производным) после мелиоративных мероприятий и торфоразработок, проводимых в 70-е гг. XX в. (рис. 5а).

В центральной (выработанной после торфоразработок) части сформированы разнообразные фитоценозы, относящиеся к формации *Betuleta pubescentis* (3). Травяной ярус здесь чрезвычайно разнороден, что обусловлено бессистемным расположением участков, возникших при зарастании выработок разной глубины, поэтому выделить доминирующую ассоциацию не представляется возможным и единственной картируемой единицей может быть формация. Такой березняк окружен ивово-травяными фитоценозами асс. *Salix cinerea*–*Calla palustris* (11), которые формируются на мелкозалежных участках в условиях повышенной трофности и переменного увлажнения (УБВ может

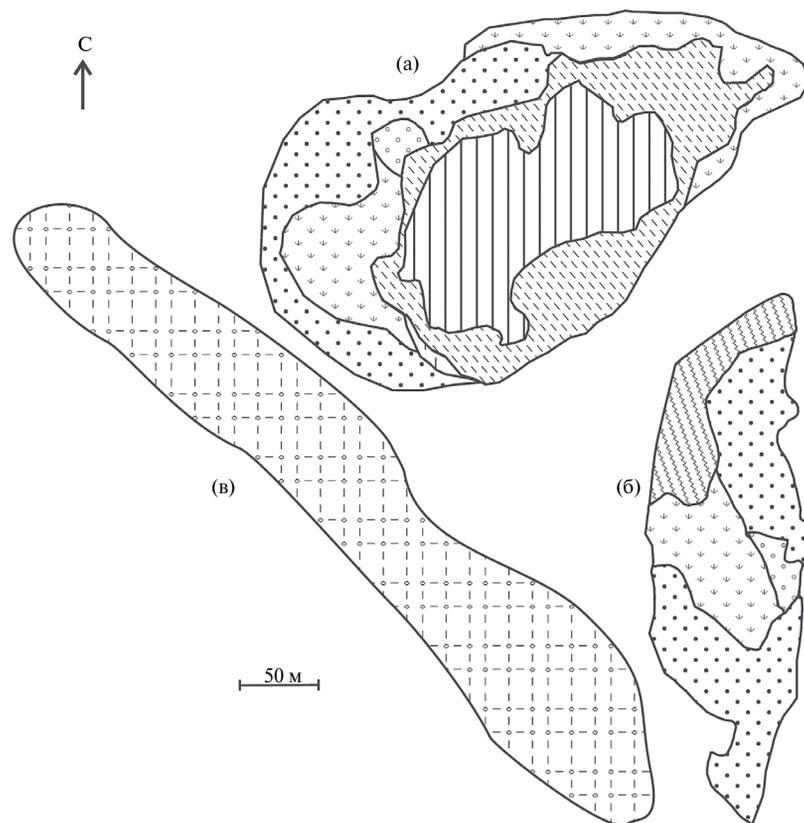


Рис. 5. Картограммы растительности пойменных и балочных болот.

Fig. 5. Vegetation maps of floodplain and ravine mires.

колебаться от +15 до –20 см). В западной и восточной частях болота ивово-травяные сообщества сменяются осоковыми ценозами асс. *Carex acuta* (20) (представлено безранговым сообществом *Carex acutiformis*), а также тростниковыми асс. *Phragmites australis* (12) и хвощовыми асс. *Equisetum fluviatile* (18) фитоценозами. Все они маркируют относительно высокое положение УБВ, который редко опускается ниже –5...–7 см. На границе с минеральными почвами на северной и западной окрайке болота сформировано сообщество, относящееся к асс. *Filipendula ulmaria* (14). Здесь мощность торфяных отложений минимальна.

Таким образом, разнообразие растительности описанного выше болота во многом обуславливается антропогенным воздействием. Структура растительности гетерогенная гомотрофная эвтрофная.

*Тип – таволговые болота.* Болото Подкосьюмово (у дер. Большая Березовка) занимает площадь около 2.5 га (Zatsarinna et al., 2022). Торфяная залежь имеет мощность 1.2 м (Volkova et al.,

2022). Растительный покров болота не нарушен и представлен сообществами, относящимися к 4 ассоциациям (рис. 5б). Центральная, наиболее обводненная часть болота, занята асс. *Carex acuta* (20) и небольшим по площади сообществом асс. *Equisetum fluviatile* (18). Уровень болотных вод большую часть вегетационного сезона составляет +15 см. Окраинные части сформированы сообществами асс. *Scirpus sylvaticus* (13) и асс. *Filipendula ulmaria* (14).

#### Подкласс – балочные болота

##### Группа типов – Эвтрофные болота

*Тип – черноольховые болота.* Болото у дер. Холм (рис. 5в) расположено на границе Тульской и Калужской областей и сформировано в балке глубиной 280 см, относящейся к верховьям р. Изболь (приток Оки). Растительный покров гомогенный, представлен эвтрофными сообществами асс. *Alnus glutinosa*–*Urtica dioica* (2), что свидетельствует о богатом водно-минеральном питании, сочетающем грунтовый и делювиальный сток.

Как видно, растительность пойменных и балочных болот формируется в условиях богатого водно-минерального питания. Имеющееся разнообразие фитоценозов обусловлено различиями в режиме увлажнения, а также хозяйственной деятельностью человека. Это позволяет рассматривать горизонтальную структуру растительности как гетерогенную гомотрофную, представленную только эвтрофными сообществами.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования позволили выявить ценотическое разнообразие наиболее распространенных и специфичных типов болот северной части Среднерусской возвышенности. На картах растительности 14-ти модельных объектов показана 31 картируемая единица, 29 из них в ранге ассоциации, 1 – в ранге формации, 1 – безранговое сообщество. Выявленные синтаксоны относятся к древесному, древесно-моховому, кустарниковому, гидрофильно-травяному и гидрофильно-моховому типам болотной растительности, что составляет 63% ценотического разнообразия болот всей Среднерусской возвышенности (Volkova, 2018; Volkova, Zatsarinnaia, 2023).

Наибольшим количеством выделенных синтаксонов отличаются водораздельные болота в карстово-суффозионных депрессиях. Менее разнообразна растительность болот, сформированных на террасах речных долин, а также в поймах и балках.

Болота в карстово-суффозионных понижениях на водоразделах характеризуются наиболее сложной горизонтальной структурой растительности, что обусловлено изменением водно-минерального питания в направлении “окрайка – центр”. Структура растительности почти всегда является гетерогенной и часто – гетеротрофной, сочетая как эвтрофные, так и мезо- и олиготрофные сообщества. На картосхемах небольших по площади болот представлено от 1 до 10 картируемых единиц.

Среди болот, относящихся к группе типов “Террасные и склоновые водораздельные болота на зандровых и моренных отложениях в суффозионных депрессиях”, уникальными являются олиготрофные сосново-сфагновые болота. Особенности водно-минерального питания определяют формирование олиготрофной растительности с гомогенной или гетерогенной гомотрофной

структурой, не встречающейся на других болотах региона.

Пойменные и балочные болота представлены только эвтрофной группой типов. Часто структура растительности таких болот является гомогенной эвтрофной, гетерогенность обеспечивается за счет изменения режима увлажнения либо является следствием антропогенного воздействия.

Таким образом, несмотря на низкую заболоченность северной части Среднерусской возвышенности (менее 0.1%), на данной территории сформированы разные типы болот. Формирование болот на разных элементах рельефа определяет специфику водно-минерального питания, что влияет на ценотическое разнообразие и структуру растительности. Горизонтальная структура растительности является важным признаком при выделении типов болот и специфична для разных классов типов.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке гранта РНФ № 23-24-10054 “Оценка роли разных типов болот Среднерусской возвышенности в углеродном обмене с атмосферой как основа для создания карбонового полигона (на примере Тульской области)” и соглашения с комитетом Тульской области по науке и инноватике № 10 от 11.04.2023 г.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bakin] Бакин О.В. 2009. Фиторазнообразие и охрана болотных экосистем на юге лесной зоны востока Европейской части России: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Казань. 24 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Goncharova] Гончарова Н.Н. 2007. Флора и растительность болот юго-запада республики Коми: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар. 17 с.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. Journal of Bryology, 40(3): 197–222.  
<https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1474424>
- 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.
- [Ivchenko] Ивченко Т.Г. 2019. Растительность болот Южно-Уральского региона (в пределах Челябинской области): Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 41 с.

- [Khmelev] Хмелёв К.Ф. 1973. Характеристика фитоценозов гипновых и сфагновых болот Центрального Черноземья. — Бюл. МОИП отд. Биол. 5: 130–134.
- [Khmelev] Хмелёв К.Ф. 1978. Динамика растительного покрова болот Центрального Черноземья. — Генезис и динамика болот. Вып. 1. М. С. 183–189.
- [Khmelev] Хмелёв К.Ф. 2000. Травяные болота лесостепной и степной зон Европейской части России. — Биоразнообразии и экологические особенности природы Русской лесостепи. Воронеж. С. 111–115.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2006. Структура и динамика растительного покрова болотных экосистем Карелии: Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 322 с.
- [Lapshina] Лапшина Е.Д. 2004. Болота юго-востока Западной Сибири. Дис. ... докт. биол. наук. Томск. 512 с.
- [Nargreenko] Напреенко М.Г. 2002. Флора и растительность верховых болот Калининградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 24 с.
- [P'avchenko] Пьявченко Н.И. 1953. Зоринские болота Курской области. — Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. 13. С. 158–175.
- [P'avchenko] Пьявченко Н.И. 1958. Торфяники Русской лесостепи. М. 191 с.
- [Polevaaya...] Полевая геоботаника. 1972. Т. 4. Л. 180 с.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2018. Болота Среднерусской возвышенности: генезис, структурно-функциональные особенности и природоохранное значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 46 с.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2022. Древесная, древесно-моховая и кустарниковая растительность болот Среднерусской возвышенности. — Разнообразие растительного мира. 2(13): 5–29.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2023а. Гидрофильно-моховая растительность болот Среднерусской возвышенности. — Разнообразие растительного мира. 2(17): 6–24.
- [Volkova] Волкова Е.М. 2023б. Гидрофильно-травяная (Humido-herbetion) растительность болот Среднерусской возвышенности. — Разнообразие растительного мира. 4(19): 4–9.  
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2023-4-45-65>
- [Volkova, Burdykina] Волкова Е.М., Бурдыкина Е.С. 2006. Возникновение, развитие и современное состояние карстовых болот у д. Кочаки (Щекинский район, Тульская область). — Природа Тульской области (сб. науч. трудов). Вып. 1. Тула. С. 88–105.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Калинина М.М., Дорогова А.В. 2019. Особенности генезиса водораздельных и пойменных болот Тульской области. — Изв. Тульского гос. ун-та. Естественные науки. 4: 118–131.
- [Volkova et al.] Волкова Е.М., Леонова О.А., Мионов В.В. 2022. Палеоэкологические условия и аккумуляция углерода в генезисе пойменного болота Среднерусской возвышенности. — Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. 6: 70–91.
- [Volkova, Moiseeva] Волкова Е.М., Моисеева Е.В. 2006. О развитии сплавинных карстовых болот у пос. Озерный (Ленинский район, Тульская область). — Природа Тульской области (сб. науч. трудов). Вып. 1. Тула. С. 106–114.
- [Volkova, Zatsarinnaya] Волкова Е.М., Зацаринная Д.В. 2023. Типология и распространение болот на Среднерусской возвышенности. — Разнообразие растительного мира. 3(18): 30–43.  
<https://doi.org/10.22281/2686-9713-2023-3-30-43>
- [Yurkovskaya] Юрковская Т.К. 1992. География и картография растительности болот Европейской России и сопредельных территорий. СПб. 256 с.
- [Zatsarinnaya] Зацаринная Д.В. 2015. Экологические особенности и растительность карстовых болот зоны широколиственных лесов (на примере Тульской области). Дис. ... канд. биол. наук. М. 173 с.
- [Zatsarinnaya et al.] Зацаринная Д.В., Волкова Е.М., Леонова О.А. 2022. Разнообразие растительности пойменных болот юго-восточной части Тульской области — Известия Тульского гос. ун-та. Естественные науки. 1: 28–36.  
<https://doi.org/10.24412/2071-6176-2022-1-28-37>
- [Zatsarinnaya et al.] Зацаринная Д.В., Волкова Е.М., Сирин А.А. 2012. Растительность и факторы среды карстовых болот зоны широколиственных лесов: методические подходы. — Бот. журн. 97(4): 524–537.

# PHYTOCENOTIC DIVERSITY OF DIFFERENT TYPES OF MIRES IN NORTHERN PART OF THE MIDDLE-RUSSIAN UPLAND

D. V. Zatsarinnya<sup>1, 2, \*</sup>, E. M. Volkova<sup>1, \*</sup>

<sup>1</sup>Tula State University  
Lenin Ave., 92, Tula, 300012, Russia

<sup>2</sup>Tula Museum Association (Tula Regional Museum of Local Lore)  
Sovetskaya Str., 68, Tula, 300000, Russia

\*e-mail: visloguzova@mail.ru

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

On Middle-Russian Upland, despite its low paludification, mires are formed on different elements of the relief, differ in their water-mineral regime and vegetation structure. Horizontal structure of the vegetation cover of mire ecosystems, as well as their cenotic diversity, remain poorly studied. However, these features are important for the typology of mires and can also be used in the organization of monitoring of mire ecosystems. The main purpose of this study is to identify the features of the horizontal structure of vegetation and to visualize the phytocenotic diversity of different types of mires using the cartographic method. The objects were 14 model mires located on different relief elements in the northern part of the Middle-Russian Upland.

The conducted studies have revealed the cenotic diversity of the most common and specific types of mires in the northern part of the Middle-Russian Upland. Geobotanical maps were compiled for each mire. The maps of the model mires show 31 mapped units at the rank of association (29), formation (1) and unranked community (1). The identified syntaxons belong to woody, woody-moss, shrubby, hydrophilic-grass and hydrophilic-moss types of mire vegetation, which accounts for 63% of the cenotic diversity of the mires of the Middle-Russian Upland. The vegetation structure is often heterogeneous and heterotrophic, combining both eutrophic and meso- and oligotrophic communities, less often it is homogeneous.

The watershed mires in karst-suffusion depressions are characterized by the largest number of distinguished taxa of vegetation and a complex horizontal structure of vegetation. The vegetation of mires formed in suffusion depressions on terraces and slopes of watersheds overlain by sandstone and moraine deposits is less diverse. Among these mires, pine-sphagnum ones are unique to the region because they are located at the southern limit of their distribution. Such mires are characterized by a homogeneous oligotrophic or heterogeneous homotrophic oligotrophic vegetation structure.

The floodplain and ravine mires are represented only by an eutrophic group of types. Often the vegetation structure of such mires is homogeneous eutrophic, heterogeneity is ensured by changing the moisture regime or is a result of anthropogenic impact.

**Keywords:** mire vegetation, types of mires, large-scale mapping, Middle-Russian Upland

## ACKNOWLEDGEMENTS

The research was supported by the grant of Russian Scientific Foundation № 23-24-10054 “The mires of the north-eastern part of the Central Russian Upland: diversity and role in the deposition of greenhouse gases (on the example of the Tula Region)” and the agreements with the Government of the Tula Region.

## REFERENCES

- Bakin O.V. 2009. Fitoraznoobrazie i okhrana bolotny`khe ekosistem na yuge lesnoi zony vostoka Evropeiskoi chasti Rossii [Phytodiversity and protection of mire ecosystems on the south of forest zone of east of European part of Russia]: Abstr. ... Diss. kand.Biol. Sci. Kazan'. 24 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Sosudistye rasteniia Rossii i sopedel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Goncharova N.N. 2007. Flora i rastitel'nost' bolot iugo-zapada respubliky Komi [Flora and vegetation of the mires of the south-west of the Komi Republic]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar. 17 p. (In Russ.).
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Ste-noien H.K., Shaw J.A., Flatberg K.I. 2018. Sphagnum divinum (sp. nov.) and S. medium Limpr. and their relationship to S. magellanicum Brid. Journal of Bryology. 40(3): 197–222.  
<https://doi.org/10.1080/03736687.2018.1474424>
- 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.

- Ivchenko T.G. 2019. Rastitel'nost' bolot Iuzhno-Ural'skogo regiona (v predelakh Cheliabinskoi oblasti) [Vegetation of the mires of the South Ural region (within the Chelyabinsk region)]: Avtoref. dis. ... dok. biol. nauk. St. Petersburg, 41 p. (In Russ.).
- Khmelev K.F. 1973. Kharakteristika fitotsenozov gipnovykh i sfagnovykh bolot Tsentral'nogo Chernozem'ia [Characteristics of phytocenoses of hypno and sphagnum mires of the Central Chernozem region]. — Biul. MOIP otd. Biol. 5: 130–134 (In Russ.).
- Khmelev K.F. 1978. Dinamika rastitel'nogo pokrova bolot Tsentral'nogo Chernozem'ia [Dynamics of vegetation cover of mires of the Central Chernozem region]. — Genezis i dinamika bolot. Vyp. 1. Moscow. P. 183–189 (In Russ.).
- Khmelev K.F. 2000. Travianyie bolota lesostepnoy i stepnoy zon Evropeiskoy chasti Rossii [Grassy mires of the forest-steppe and steppe zones of the European part of Russia]. — Bioraznoobrazie i ekologicheskie osobennosti prirody Russkoy lesostepi. Voronezh. P. 111–115 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2006. Struktura i dymanika rastitel'nogo pokrova bolotnykh ekosistem Karelii: [Structure and dynamics of vegetation of mire ecosystems of Karelia]. Diss. ... Doct. Biol. Sci. Petrozavodsk. 322 p. (In Russ.).
- Lapshina E.D. 2004. Bolota yugo-vostoka zapadnoi Sibiri: [The mires of south-eastern Siberia] Diss. ... Doct. Biol. Sci. Tomsk. 512 p. (In Russ.).
- Naprenko M.G. 2002. Flora i rastitel'nost' verkhovykh bolot Kaliningradskoi oblasti [Flora and vegetation of the upland mires of the Kaliningrad region]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Kalinigrad. 24 p. (In Russ.).
- P'ivchenko N.I. 1953. Zorinskie bolota Kurskoy oblasti [The Zorinsky mires of the Kursk region]. — Tr. In-ta lesa AN SSSR. 13: 158–175 (In Russ.).
- P'ivchenko N.I. 1958. Torfianiki Russkoy lesostepi [Peat bogs of the Russian forest-steppe]. Moscow. 191 p. (In Russ.).
- Polevaya geobotanika [Field geobotany]. 1972. Vol. 4. Leningrad. 180 p. (In Russ.).
- Volkova E.M. 2018. Bolota Srednerusskoy vozvyshennosti: genesis, strukturno-funktsional'nye osobennosti i prirodohrannoe znachenie [Mires of Middle-Russian Upland: genesis, structural and functional features, environmental significance]. Abstr. ... Diss. Doct. Biol. Sci. St. Petersburg. 46 p. (In Russ.).
- Volkova E.M. 2022. Drevesnaya, drevesno-mokhovaya i kustarnikovaya rastitel'nost' bolot Srednerusskoy vozvyshennosti [Woody, tree-moss and shrub vegetation of bogs of the Central Russian Upland]. — Raznoobrazie rastitel'nogo mira. 2(13): 5–29 (In Russ.).
- Volkova E.M. 2023a. Gidrofil'no-mohovaya rastitel'nost' bolot Srednerusskoy vozvyshennosti [Hydrophilic-moss vegetation of bogs of the Central Russian Upland]. — Raznoobrazie rastitel'nogo mira. 2(17): 44–58 (In Russ.).
- Volkova E.M. 2023b. Gidrofil'no-travianaya (Humido-herbetion) rastitel'nost' bolot Srednerusskoi vozvyshennosti [The hydrophilous-herb (humido-herbetion) vegetation of mires of the Middle-Russian Upland]. — Raznoobrazie rastitel'nogo mira. 4(19): 4–9 (In Russ.). <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2023-4-45-65>
- Volkova E.M., Burdykina E.S. 2006. Vozniknovenie, razvitiye i sovremennoe sostoianie karstovykh bolot u d. Kochaki (Shchekinskii raion, Tul'skaia oblast') [The emergence, development and current state of karst mires near the village of Kochaki (Shchekinsky district, Tula region)]. — Priroda Tul'skoy oblasti (sb. nauch. trudov). Tula. Vyp. 1. P. 88–105 (In Russ.).
- Volkova E.M., Kalinina M.M., Dorogova A.V. 2019. Osobennosti genezisa vodorazdel'nykh i poimennykh bolot Tul'skoi oblasti [The features of genesis of the watershed and floodplain mires on territory of Tula region]. — Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye nauki. 4: 118–131 (In Russ.).
- Volkova E.M., Leonova O.A., Mironov V.V. 2022. Paleoekologicheskie usloviya i akkumulyatsiya ugleroda v genezise poymennogo bolota Srednerusskoy vozvyshennosti [Paleoecological conditions and carbon accumulation in genesis of inundated mire of Mid-Russian Upland]. — Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. 6: 70–91 (In Russ.).
- Volkova E.M., Moiseeva E.V. 2006. O razvitiie splavinnykh karstovykh bolot u pos. Ozernyy (Leninskiy raion, Tul'skaya oblast') [On the development of the floating karst mires near the village. Ozernyy (Leninsky district, Tula region)]. — Priroda Tul'skoy oblasti (sb. nauch. trudov). Tula. Vyp. 1. P. 106–114 (In Russ.).
- Volkova E.M., Zatsarinnyaya D.V. 2023. Tipologiya i rasprostraneniye bolot na Srednerusskoy vozvyshennosti [The typology and distribution of mires on the Middle-Russian Upland]. — Raznoobrazie rastitel'nogo mira. 3(18): 30–43 (In Russ.). <https://doi.org/10.22281/2686-9713-2023-3-30-43>
- Yurkovskaya T.K. 1992. Geografiya i kartografiya rastitel'nosti bolot Evropeiskoy Rossii i sopredel'nykh territoriy [Geography and cartography of the vegetation of mires of European Russia and adjacent territories]. St. Petersburg. 256 p. (In Russ.).
- Zatsarinnyaya D.V. 2015. Ekologicheskie osobennosti i rastitel'nost' karstovykh bolot zony shirokolistvennykh lesov (na primere Tul'skoy oblasti) [Ecological features and vegetation of karst mires of deciduous forest zone (on the example of Tula region)] Diss. ... Kand. Biol. Sci. Moscow. 173 p. (In Russ.).
- Zatsarinnyaya D.V., Volkova E.M., Leonova O.A. 2022. Raznoobrazie rastitel'nosti poimennykh bolot iugo-vostochnoy chasti Tul'skoy oblasti [The vegetation diversity of inundated mires in south-eastern part of Tula region]. — Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Estestvennye nauki. 1: 28–36 (In Russ.). <https://doi.org/10.24412/2071-6176-2022-1-28-37>
- Zatsarinnyaya D.V., Volkova E.M., Sirin A.A. 2012. Vegetation and environmental factors of karst mires in broad-leaved forest zone: methodical approaches. — Bot. Zhurn. 97(4): 524–537 (In Russ.).

## ВОССТАНОВЛЕНИЕ ТОРФОГЕННОГО ГОРИЗОНТА МЕЗОТРОФНОГО БОЛОТА ПОСЛЕ ПОЖАРА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

© 2024 г. Т. А. Копотева<sup>1, \*</sup>, В. А. Купцова<sup>1, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт водных экологических проблем ДВО РАН  
ул. Ким Ю Чена, 65, Хабаровск, 680000, Россия

\*e-mail: kopoteva@ivep.as.khb.ru

\*\*e-mail: victoria@ivep.as.khb.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.  
Получена после доработки 22.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Рассматривается структурная организация торфогенного слоя (акротельма) мезотрофного болота на Среднеамурской низменности. Приводятся данные фитомассы и продукции мхов, а также корней сосудистых растений по динамике восстановления структуры деятельного слоя после пожара. Установлено, что через 12 лет после пожара фитомасса живых сфагновых мхов восстановилась примерно на 90% со сменой доминирующего вида. Если до пожара продукция доминировавшего *Sphagnum fuscum* ( $(84 \pm 14)$  г/м<sup>2</sup>×год) была больше продукции *S. divinum* ( $(54 \pm 14)$  г/м<sup>2</sup>×год) в 1.5 раза, то в конце наблюдений она стала меньше в 1.5 раза на негоревшем в 2008 г. участке и в 4 раза на гари. Дается оценка динамики фитомассы *Polytrichum strictum* в ходе развития пирогенной сукцессии фитоценоза. К концу наблюдений в ходе мониторинга общая фитомасса *P. strictum* в горизонте 0–30 см увеличилась на гари на  $(1537 \pm 540)$  г/м<sup>2</sup>, на неповрежденном пожаром 2008 г. участке на  $(2142 \pm 366)$  г/м<sup>2</sup>.

**Ключевые слова:** пирогенный фактор, торфогенный горизонт, сукцессия, фитомасса, продукция мхов, сфагновый очес, мониторинг

DOI: 10.31857/S0006813624060045, EDN: PZUEJF

С каждым годом пожары становятся все более острой проблемой для большинства регионов России. На российском Дальнем Востоке (РДВ) они особенно часты из-за особенностей климата. Малоснежные зимы, летние засухи, которые в регионе случаются все чаще, а также широко распространенная привычка людей выжигать сухую траву приводят к тому, что пожаров становится все больше, а их масштабы – разрушительнее. Мас- сово начали гореть естественные и осушенные болота в Бурятии, в Астраханской, Иркутской и Новосибирской областях, Краснодарском крае и Подмосковье (Recomendatsii..., 2020). Известно, что торфяные пожары подвергают здоровье людей большему риску, чем лесные, так как выбрасывают в воздух более токсичные продукты пиролиза: метан, сажу, аэрозоли полиароматических углеводородов и др. (Ob utverzhdenii..., 1997; Turetsky et al., 2015).

В ближайшем будущем прогнозируемые изменения климата могут привести к еще большему

увеличению пожарной опасности на болотах и нарушенных торфяниках. Пожары уничтожают основной депонирующий компонент торфяного болота – сфагновый покров, и могут превратить экосистему в источник CO<sub>2</sub> (Turetsky et al., 2002; Benscoter, 2006; Bubier et al., 2007; Vitt, 2007; Benscoter, Vitt, 2008; Wieder et al., 2009; Bu et al., 2011). Результаты исследований западно-сибирских ученых показывают, что часто повторяющийся пирогенный фактор делает структуру сфагнового покрова фрагментарной и она уже не в состоянии обеспечить нормальный водный баланс (Naumov et al., 2009).

В Приамурье частая горимость лесов обусловлена прежде всего климатическими факторами, в частности, режимом увлажнения. При сгорании органики 47% эмиссии С со всех лесоболотных комплексов поступает со слабо облесенных и безлесных болот (марей), в 3 раза больше, чем с заболоченных лесов (Burenina, 2005; 2006). Пожары и палы, уничтожающие растительный покров

кустарничково-сфагновых заболоченных лиственничников, оказывают сильное деградирующее влияние на структуру растительности болот. При частой повторяемости они приводят к необратимой смене кустарничково-сфагновых сообществ на безмоховые ерники. В наиболее населенных районах РДВ в ерники трансформировано уже около 50–70% площадей, которые ранее занимали мари (Vugenina, 2006; Kopoteva, Kuptsova, 2016a, b).

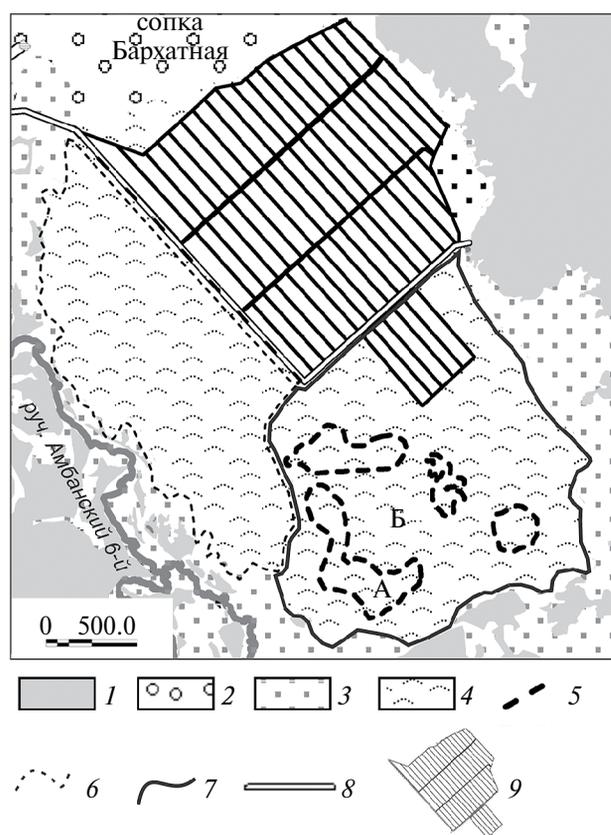
Основная торфообразующая роль на болотах, широко представленных на Среднеамурской низменности, принадлежит сфагновым мхам, формирующим верхний аэрируемый слой болота – акротельм (деятельный горизонт), мощностью 30–40 см, где идут процессы водообмена и торфогенеза (первичное разложение растительного вещества). Он образован живыми и мертвыми (очес) мхами, корнями сосудистых растений кустарничково-травяного и древесного ярусов. По литературным данным период восстановления функции торфонакопления после пожара для болот Западной Канады занял около 13 лет благодаря восстановлению растительного покрова (Bourgeau-Chavez et al., 2020).

**Цель** нашего исследования – выяснить, как происходит восстановление растительного покрова и торфогенного горизонта мезотрофного болотного участка после пожара в условиях Приамурья.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за восстановлением болотного фитоценоза после пожара, прошедшего в июне 2008 г., проводились на двух пробных площадях размерами 25 × 25 м, заложенных на типичном для Среднеамурской низменности кустарничково-сфагновом болоте с угнетенной лиственницей – мари (47°48' N 135°39' E) (рис. 1). Болото расположено на плоском заболоченном водоразделе рек Хор и Кия в окрестностях с. Кия, относится к мезотрофному типу согласно классификации болот юга Дальнего Востока, разработанной Ю. С. Прозоровым (Prozorov, 1985). Несмотря на то что "...питание этих болот идет главным образом за счет атмосферных осадков, почвенные воды вследствие близкого залегания низинных видов торфа еще не настолько бедны питательными солями, чтобы болота могли перейти в стадию олиготрофных" (Prozorov, 1961) (рис. 2).

С 2009 по 2020 г. проводились работы по оценке запасов биомассы напочвенного покрова на участках массива с различной интенсивностью пирогенного поражения (Kopoteva, Kuptsova, 2016a). По классификации (Rekomendatsii..., 2020) это был



**Рис. 1.** Картограмма места исследования: А – участок болота, не выгоревший в 2008 г.; Б – выгоревший участок в 2008 г.; 1 – вторичный березняк-осинник; 2 – кедрово-широколиственный лес; 3 – осоково-вейниковые заболоченные луга с таволгой; 4 – мезотрофное кустарничково-сфагновое болото с лиственницей; 5 – границы участков мезотрофного болота, не выгоревшие во время пожара 2008 г.; 6 – границы территории болотного массива, подвергшейся серии палов и пожаров с начала 1990-х гг. (безмоховый ерник); 7 – границы болотного массива с полностью выгоревшим растительным покровом от пожара 2008 г.; 8 – дорога; 9 – мелиоративная система (Kopoteva, Kuptsova, 2016a).

**Fig. 1.** Schematic map of the study area: А – the bog site unburned in 2008; Б – the site burned in 2008; 1 – secondary birch-aspen forest; 2 – Siberian pine-broadleaved forest; 3 – sedge-reedgrass swampy meadows with meadowsweet; 4 – mesotrophic dwarf-shrub-sphagnum bog with larch; 5 – boundaries of the areas of mesotrophic bog, unburned in 2008; 6 – boundaries of the areas of the bog massif subjected to a series of burns and fires from early 1990s (moss-free dwarf-birch thicket); 7 – boundaries of the bog massif with vegetation cover completely burned by the fire of 2008; 8 – road; 9 – meliorative system (Kopoteva, Kuptsova, 2016a).

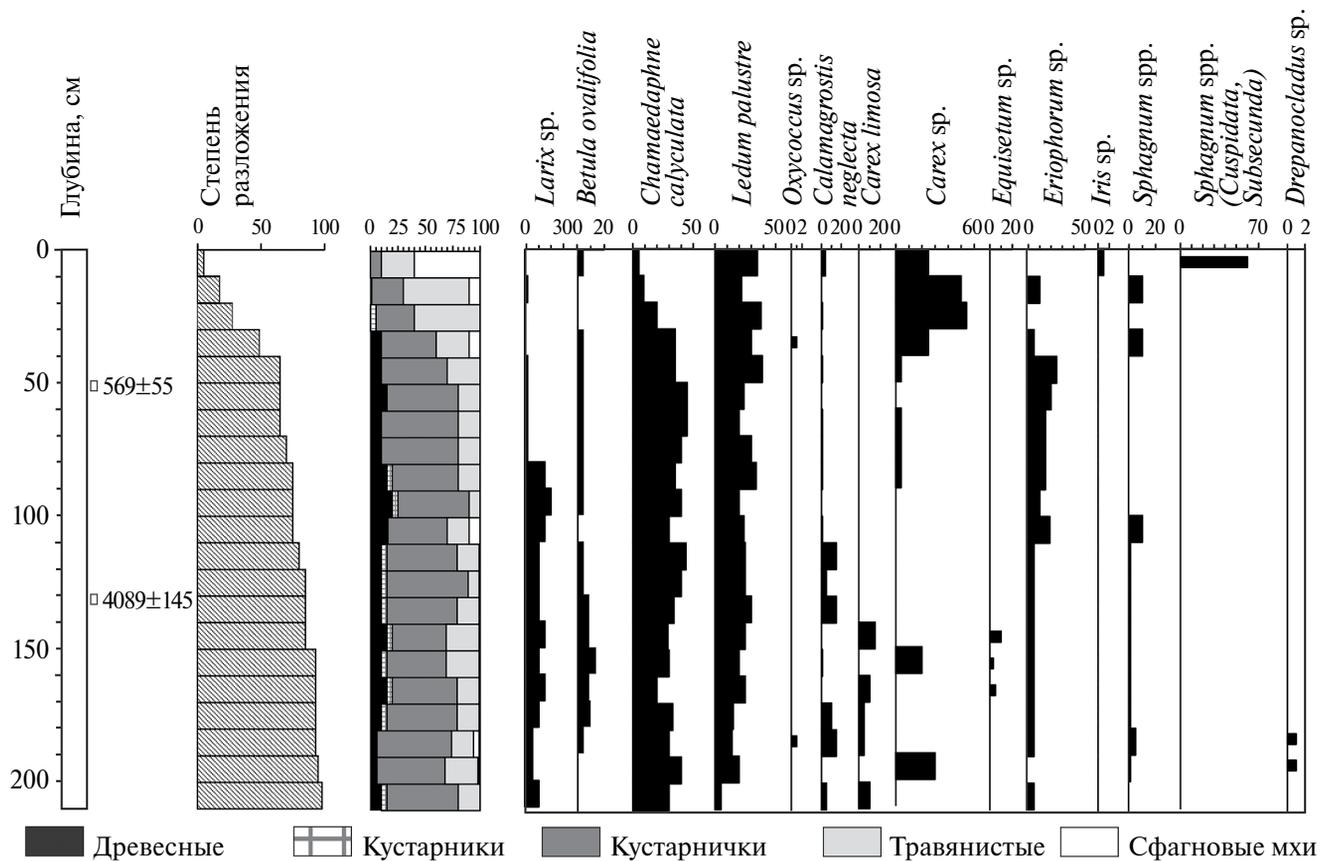


Рис. 2. Ботанический состав торфа изучаемого мезотрофного болота.

Fig. 2. Botanical composition of the peat of the studied mesotrophic mire.

“болотный пожар” — пожар на неосушенном болоте во время засухи, когда выгорают сухие растения кустарничково-травяного яруса, мхи и часть деятельного горизонта. Выгорело около 80% площади болотного массива. Прогорание было мозаичным, произошло в основном на глубину сфагнового очеса на 5–10 см в понижениях и 20–30 см на подушках местами до более разложенного торфа, оставив зольники светло-коричневого цвета. На гари (участок Б) полностью погибли возобновление, подрост и взрослые деревья лиственницы (см. рис. 1). Были полностью уничтожены надземные живая фитомасса и мортмасса кустарничково-травяного яруса, живая фитомасса и значительная часть мортмассы (очеса) мохового яруса. В то же время из-за быстрого прохождения огня при сильных порывах ветра на торфяных болотах всегда остаются отдельные редкие неповрежденные огнем участки вытянутой формы (участок А) (см. рис. 1), самые крупные из них в нашем

случае были размерами до 9 тыс. м<sup>2</sup> (Kopoteva, Kupstova, 2016a, b). Далее на гари происходили уплотнение слоя несгоревшего очеса и верхнего торфяного слоя, их проседание и подъем уровня болотных вод, что отмечалось после катастрофических пожаров на торфяных болотах и другими исследователями (Tsaregradskaya, Kositsyn, 1999).

Растительный покров фитоценоза, находящегося до пожара в 2008 г. в субклимаксовом состоянии (Titlyanova et al., 1993), представлен в табл. 1.

Торфяная залежь мощностью 1.9–2 м низинно-переходного типа имеет типичное для мезотрофных болот Среднеамурской низменности строение (Prozgov, 1961), сложена в основании травяно-древесно-кустарничковыми низинными, выше — травяно-кустарничковыми переходными торфами (рис. 2). Возраст торфяника составляет  $(9972 \pm 166)$  кал.л.н. (Bazarova et al., 2014; Peskov et al., 2020). Сфагновые мхи встречаются в залежи

**Таблица 1.** Растительный покров объекта исследований в 2008 г. (до пожара)**Table 1.** Vegetation cover of the study object in 2008 (before fire)

Вид Species	Проективное покрытие (%) Coverage (%)		Участие в надземной живой фитомассе сообщества, % Participation in the above-ground living phytomass of the community, %
<b>Древесный ярус / Tree layer</b>			
<i>Larix cajanderi</i> Mayr.	Сомкнутость 0.1, бонитет Vb, Н 2.3–5.8 м Crown density 0.1, Vb bonitet class, Н 2.3–5.8 m		4–5
<b>Кустарниковый ярус / Shrub layer</b>			
<i>Betula ovalifolia</i> Rupr.	Н 0.9–1.2 м		10
<b>Кустарнички / Dwarf-shrubs</b>	Подушки Cushions	Понижения Depressions	25–29
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	15–20	30–40	9–10
<i>Ledum palustre</i> L.	10–15	20–30	11–12
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.	5 (пятнами до 20–30) (patches up to 20–30)	5	3–4
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	0–5	5	1–2
<i>Andromeda polifolia</i> L.	<1	<1	<1
<b>Травянистые / Herbs</b>			3–4
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	5–10	5–10	–
<i>Carex globularis</i> L.	3–5	3–5	–
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn. Mey. & Sc	<1	<1	–
<b>Моховый покров / Moss layer</b>			50–52
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	40–50	–	28–29
<i>S. divinum</i> Brid.	15–20	5–10	21–22*
<i>S. balticum</i> (Russ.) Russ. ex C. Jens.	0	10	
<i>Polytrichum strictum</i>	<1	<1	<1

**Примечание:** \* Фитомасса *Sphagnum divinum* объединена с фитомассой *S. balticum* (средние за период наблюдений).

**Note:** \* *Sphagnum divinum* plus *S. balticum* phytomass (average for the observation time).

фрагментарно, их доля увеличивается от основания залежи к верхним слоям с 5 до 20%, сильно колеблясь по слоям.

С 2009 по 2012 г. проводилась работа по оценке динамики только надземной фитомассы укосным методом. В конце августа каждого сезона с 2012 по 2020 г. на участках А и Б отбирались монолиты размерами 1 дм<sup>2</sup> в 10-кратной повторности на глубину 30 см. Первая точка для отбора пробы выбиралась случайно, затем отбор производился

на трансекте с интервалом 30 м. Монолиты разделялись на 3 слоя по 10 см. В камеральных условиях вся фитомасса монолитов разбиралась на фракции: живые сфагновые и политриховые мхи, сфагновый очес, мортмасса политриховых мхов, а также торф, корни травянистых растений и кустарничков и опад листьев кустарничков. Сфагновый очес делился на две фракции: слабой и высокой степени разложения. Очес слабой степени разложения выделялся по следующим признакам: светлая окраска, хорошая сохранность стеблей

сфагнового мха с прикрепленными к ним веточками. Очес высокой степени разложения — от серой до почти черной окраски с крупными фрагментами веточек и стеблей. Торфом мы считали вещество черного цвета — мелкие остатки кустарничков и мхов, трудно различимые визуально.

Производство сфагновых мхов изучали в 2005—2013 гг. общепринятыми методами, в основном методом перевязок, а также методом колышков с учетом проективного покрытия вида (Kopoteva, Kupctova, 2016a; Kupctova, Kopoteva, 2014; Vitt, 2007). Средняя ежегодная продукция за этот период была определена 131 г/м<sup>2</sup>. Эти данные учитывались при расчете продукции сфагновых мхов в период мониторинга 2012—2020 гг. В процессе камеральной обработки вся фитомасса *Sphagnum divinum* горизонта 0—10 см была отнесена к живой, как показали результаты гистохимического метода (Malysheva, 1970), а продукция была принята за 1/3 от живой фитомассы. При расчете продукции *S. fuscum* на участке А болота в 2012—2020 гг. она была принята за 1/3 от живой фитомассы, а живая фитомасса — за 1/3 от общей фитомассы горизонта 0—10 см. В деятельном горизонте определялась также фитомасса *Polytrichum strictum* и в течение пяти последних лет отделялись окрашенная хлорофиллом, фотосинтезирующая верхняя часть побегов и боковые столоны (Kopoteva, 2019).

Все образцы высушивали в лабораторных условиях в сушильном шкафу при температуре 105°C до абсолютно сухого веса.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На участке Б в ходе мониторинга за 12 лет были зафиксированы пять палов в мае-июне, свидетельством чего было наличие обугленных ветвей кустарничков при отборе фитомассы в конце августа: в 2012 г. — 52.4 г/м<sup>2</sup>, в 2014 г. — 51.1 г/м<sup>2</sup>, в 2017 г. — 50.7 г/м<sup>2</sup>, в 2018 г. — 132.9 г/м<sup>2</sup> и в 2019 г. — 123.2 г/м<sup>2</sup>. На участке А в 2012 и 2014 г. следы палов на кустарничках обнаружены не были. В 2017—2019 гг. только высокие политриховые кочки были опалены и мхи на них частично погибли, но кустарнички не горели, их обугленные остатки обнаружены не были.

Производство сфагновых мхов зависит в первую очередь от величин фитомассы живой части сфагновых мхов и в значительной мере от характера увлажнения. Как нами уже неоднократно отмечалось,

в условиях нашего контрастного климата годовая продукция сфагновых мхов сильно колеблется. Так, в экстремально сухой 2008 — год пожара, продукция *Sphagnum fuscum* составила 62.87 ± 5.4 г/м<sup>2</sup>×год, *S. divinum* — 120.1 ± 13.0 г/м<sup>2</sup>×год, а в экстремально влажном 2010 г. соответственно: 149.3 ± 34.5 г/м<sup>2</sup>×год и 94.4 ± 37.4 г/м<sup>2</sup>×год (табл. 2). Производство сфагнового покрова участка А до 2016 г. определял *S. fuscum*, с 2016 по 2020 г. продукция *S. divinum* была выше, чем у *S. fuscum* (см. табл. 2). В составе живой фитомассы до 2016 г. процент участия *S. divinum* колеблется в пределах 14—20%. Затем его участие растет: в 2019 г. уже до 67%, и соответственно снижается доля олиготрофного *S. fuscum*, что является свидетельством увеличения трофности экотопа негоревшего в 2008 г. участка. *S. divinum* в отличие от *S. fuscum* в Приамурье встречается даже на низинных болотах, где доля его участия в моховом ярусе достигает 60% (Prozogov, 1974: 72, 80).

На участке Б восстанавливается в первую очередь *S. divinum*. (см. табл. 2). Пал 2014 г. вызвал существенное снижение продукции сфагновых мхов. Последующие палы (2017—2019) также оказали негативное влияние на их восстановление, несмотря на благоприятные условия увлажнения в эти годы. В конце наблюдений в условиях переувлажнения доминирует *S. divinum*. Кроме того, после серии палов активизируется рост *Polytrichum strictum*, поэтому сфагновые дернины восстанавливаются медленнее, но равномерно по площади. В 2018 г. от пала пострадали и сфагновые, и политриховые мхи: даже появился *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., а темпы восстановления *S. fuscum* еще больше снизились. В 2019 г. темпы восстановления *S. fuscum* тоже снижены, несмотря на экстремальное переувлажнение, много восстановившихся мхов (*S. fuscum*) погибло и перешло в очес из-за пала. К концу мониторинга продукция сфагновых мхов на участке Б почти приблизилась к таковой на участке А, в основном за счет *S. divinum*. К концу 2019 г. фитомасса сфагнов в горизонте 0—10 см (414 г/м<sup>2</sup> в табл. 2) восстановилась на 55% по сравнению с состоянием негоревшего участка в 2012 г., а к 2020 г. — на 91%. Только одна проба из 10 пришлось на непокрытую сфагнами поверхность, и в целом распределение сфагнового покрова стало более равномерным. Если в 2019 г. масса живой части мха у *S. fuscum* на участке А почти в 5 раз больше, чем на Б, то в 2020 г. эта разница стала значительно меньше: только в 1.3 раза (см. табл. 2).

**Таблица 2.** Динамика фитомассы и продукции сфагновых мхов в горизонте 0–10 см, г/м<sup>2</sup>, в 2009–2020 гг.

**Table 2.** Dynamics of phytomass and production of sphagnum mosses in the 0–10 cm horizon, g/m<sup>2</sup>, in 2009–2020

Фитомасса и продукция сфагновых мхов	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
<b>Не горевший в 2008 г. участок (А) / Bog site unburned in 2008 (A)</b>												
Общая фитомасса <i>S. fuscum</i> Phytomass of <i>S. fuscum</i>	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	596 ± 43	483 ± 45	575 ± 61	686 ± 87	478 ± 97	363 ± 90	486 ± 76	490 ± 117 <sup>1</sup> 123	615 ± 150 <sup>1</sup> 96
Фитомасса <i>S. divinum</i> Phytomass of <i>S. divinum</i>	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	149 ± 30	84 ± 14	92 ± 31	133 ± 46	268 ± 132	258 ± 70	189 ± 58	331 ± 73 <sup>1</sup> 110	316 ± 71 <sup>1</sup> 83
Итого / Total	396 ± 52 <sup>2</sup>	538 ± 36	748 ± 57	745 ± 53	587 ± 48	667 ± 68	819 ± 99	759 ± 164	621 ± 114	676 ± 95	821 ± 138	931 ± 166
Продукция <i>S. fuscum</i> <i>S. fuscum</i> production	84 ± 14	149 ± 58	194 ± 12	66 ± 7.3	51 ± 5	64 ± 7	76 ± 10	53 ± 11	40 ± 10	54 ± 8	54 ± 13	68 ± 17
Продукция <i>S. divinum</i> <i>S. divinum</i> production	54 ± 14	94 ± 37	289 ± 31	50 ± 10	28 ± 5	31 ± 10	44 ± 15	89 ± 44	86 ± 23	63 ± 19	110 ± 24	105 ± 24
Итого / Total	108 <sup>3</sup>	243 <sup>2</sup>	273 ± 25 <sup>2</sup>	116 ± 13	79 ± 7	95 ± 12	121 ± 18	143 ± 45	126 ± 25	117 ± 21	165 ± 285	174 ± 29
<b>Участок болота, выгоревший от пожара 2008 г. (Б) / Bog site burned in 2008 (B)</b>												
Общая фитомасса <i>S. fuscum</i> Phytomass of <i>S. fuscum</i>	0	Не опр. ND	Не опр. ND	11 ± 8	34 ± 13	80 ± 40	132 ± 80	200 ± 85	458 ± 74	280 ± 85	162 ± 109 <sup>1</sup> 27	275 ± 101 <sup>1</sup> 76
Фитомасса <i>S. divinum</i> Phytomass of <i>S. divinum</i>	0	Не опр. ND	Не опр. ND	45 ± 22	100 ± 45	124 ± 67	231 ± 73	271 ± 71	116 ± 24	218 ± 58	252 ± 57 <sup>1</sup> 92	405 ± 83 <sup>1</sup> 129
Итого / Total	0	Не опр. ND	Не опр. ND	56 ± 23	134 ± 46	203 ± 78	363 ± 109	470 ± 111	574 ± 78	497 ± 103	414 ± 123	679 ± 131
Продукция <i>S. fuscum</i> <i>S. fuscum</i> production	0	0	Не опр. ND	11 ± 8	34 ± 13	9 ± 4	15 ± 9	22 ± 9	51 ± 8	31 ± 9	18 ± 12	31 ± 11
Продукция <i>S. divinum</i> <i>S. divinum</i> production	0	0	Не опр. ND	45 ± 22	100 ± 45	41 ± 22	77 ± 24	90 ± 24	39 ± 8	73 ± 20	84 ± 19	135 ± 28
Итого / Total	0	0	Не опр. ND	56 ± 23	134 ± 46	50 ± 23	92 ± 26	112 ± 26	90 ± 11	104 ± 22	102 ± 23	165 ± 30
Атмосферные осадки (апрель-октябрь) Atmospheric precipitation (April-October)	693	945	778	562	516	530	602	580	663	636	887	773

**Примечание.** <sup>1</sup> Под чертой фитомасса зеленой (окрашенной хлорофиллом) части сфагновых мхов.

<sup>2</sup> Монолиты не разбирались по видам мхов. Указана общая фитомасса мхов в слое 0–10 см.

<sup>3</sup> Итоговая продукция сфагновых мхов в 2009–2011 гг. считалась с учетом проективного покрытия (Копотева, Купцова, 2016)

**Note.** <sup>1</sup> Below the line: the phytomass of green (chlorophyll-colored) part of sphagnum mosses.

<sup>2</sup> Monoliths were not sorted by moss species. The phytomass of mosses is shown in the 0–10 cm layer.

<sup>3</sup> Total sphagnum moss production in 2009–2011 was calculated taking projective cover into account (Kopoteva, Kuptsova, 2016).

ND – not determined.

В 2020 г. угольки и остатки бриевых мхов в образцах наблюдались уже на глубине 25–30 см. В условиях повышенного увлажнения происходило быстрое восстановление сфагнового покрова, который по мнению канадских и наших западносибирских исследователей поддерживает определенный уровень влажности, препятствующий снижению устойчивости фитоценоза к пирогенному фактору (Shetler et al., 2008; Naumov et al., 2009). Анализ

динамики структуры продукции фитоценоза показывает, что повторные палы существенно затормаживают восстановление сфагнового покрова.

Политриховых мхов на участке А изначально крайне мало (табл. 3), что подтверждается геоботаническими описаниями, сделанными до пожара (Kopoteva, Kuptsova, 2016a). Динамика фитомассы *P. strictum* имеет пульсирующий характер: то увеличивается, то уменьшается, причем на обоих

**Таблица 3.** Динамика фитомассы *Polytrichum strictum* в акротельме, г/м<sup>2</sup>, в 2012–2020 гг.**Table 3.** Dynamics of *Polytrichum strictum* phytomass in the acrotelm, g/m<sup>2</sup>, in 2012–2020

Фитомасса / Phytomass	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Фитомасса в горизонте 0–30 см, А Phytomass in the horizon 0–30 cm, А	3 ± 2	387 ± 251	647 ± 308	1029 ± 250	1505 ± 346	1122 ± 315	1853 ± 436	1119 ± 272	2143 ± 366
Фитомасса в горизонте 0–30 см, Б Phytomass in the horizon 0–30 cm, Б	$\frac{356 \pm 186}{9 \pm 8}$	$\frac{126 \pm 73}{119 \pm 49}$	450 ± 197	36 ± 17	616 ± 196	970 ± 244	636 ± 189	557 ± 195	1537 ± 544
Фитомасса в горизонте 0–10 см, А Phytomass in the horizon 0–10 cm, А	2 ± 2	264 ± 186	316 ± 161	345 ± 127	631 ± 119	416 ± 131	631 ± 157	380 ± 102	818 ± 165
Фитомасса в горизонте 0–10 см, Б Phytomass in the horizon 0–10 cm, Б	$\frac{253 \pm 130}{9 \pm 8}$	$\frac{100 \pm 49}{119 \pm 49}$	285 ± 102	10 ± 4	410 ± 120	364 ± 88	384 ± 125	278 ± 115	382 ± 130
Фитомасса фотосинтезирующих частей, А Phytomass of photosynthetic parts, А	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	131 ± 28	97 ± 35	161 ± 42	65 ± 14	127 ± 28
Фотосинтезирующая фитомасса, Б Phytomass of photosynthetic parts, Б	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	101 ± 44	115 ± 33	43 ± 13	57 ± 22	90 ± 27

**Примечание.** А – негоревший участок болота; Б – горевший участок болота. Под чертой фитомасса бриевых мхов *Ceratodon purpureus* и *Cynodontium strumiferum*.

**Note.** А – unburned area of the bog; Б – burned area of the bog. Below the line: phytomass of *Ceratodon purpureus* and *Cynodontium strumiferum*. ND – not determined.

участках, но ее колебания по годам не совпадают. Более подробно сукцессия фитоценоза с *P. strictum* до 2018 г. включительно описана ранее (Kopoteva, 2019). В конце мониторинга его фитомасса максимальна несмотря на значительное переувлажнение. Из 10 повторностей в отборе 2020 г. было 9 полностью сформировавшихся дернин *P. strictum* мощностью от 30 до 70 см. На самых высоких политриховых подушках (60–70 см) начался их распад с южной стороны из-за частичной гибели мхов.

Развитие *P. strictum* на обнаженном торфе выгоревшего участка (Б) началось раньше, чем на участке А с ненарушенным сфагновым покровом. Здесь на поверхности голого торфа активно развивались *Marchantia polymorpha* L. и бриевые мхи (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Cynodontium strumiferum*, а также *P. strictum* (Kopoteva, 2019). По результатам геоботанических описаний на участке Б в 2012 г. голый торф занимал (52.3 ± 6.4)% поверхности (*P. strictum* – (25 ± 7.3)%), в 2014 г. (71.2 ± 6.4)% (*P. strictum* – (10.7 ± 1.8)%), в 2016 г. уже (23.0 ± 6.8)% (*P. strictum* – (16.9 ± 6.0)%). В 2013–2014 гг. возраст *P. strictum* в отдельных дернинах насчитывал 5–6 лет. К концу 2020 г. мы обнаружили 8 дернин *P. strictum* (из 10 повторностей), в половине которых мощность дернины не превышала

20 см. В табл. 3 показано, что фитомасса *P. strictum* снижается к концу сезонов относительно влажных 2015 и 2019 гг., а также в 2018 г. из-за сильно обгоревших политриховых подушек. Но в целом можно сказать, что пирогенный фактор является стимулирующим для развития политриховых мхов, о чем говорит развитие их боковых столонов в дернине, даже на глубине 10–20 см, после того как обгорают политриховые подушки (Kopoteva, 2019). К концу сезона 2020 г. фитомасса *P. strictum* участка А увеличилась до 2143 г/м<sup>2</sup>, на участке Б меньше – 1537 г/м<sup>2</sup> (см. табл. 3). Данные рис. 3 и табл. 3 показывают, как меняются в ходе мониторинга структура и плотность торфогенного слоя на обоих участках.

Основные изменения на участке А связаны с развитием *Polytrichum strictum*. К концу наблюдений (2020 г.) резко возрастает его фитомасса на фоне снижения массы корней сосудистых, увеличивается фитомасса *S. divinum*. Живая фитомасса *P. strictum* для 2012–2015 гг. (рис. 3) рассчитана по средней за 5 лет (с 2016 по 2020 г.) (см. объекты и методы).

На участке Б в течение всего периода наблюдений, кроме 2019 г., доля корней сосудистых

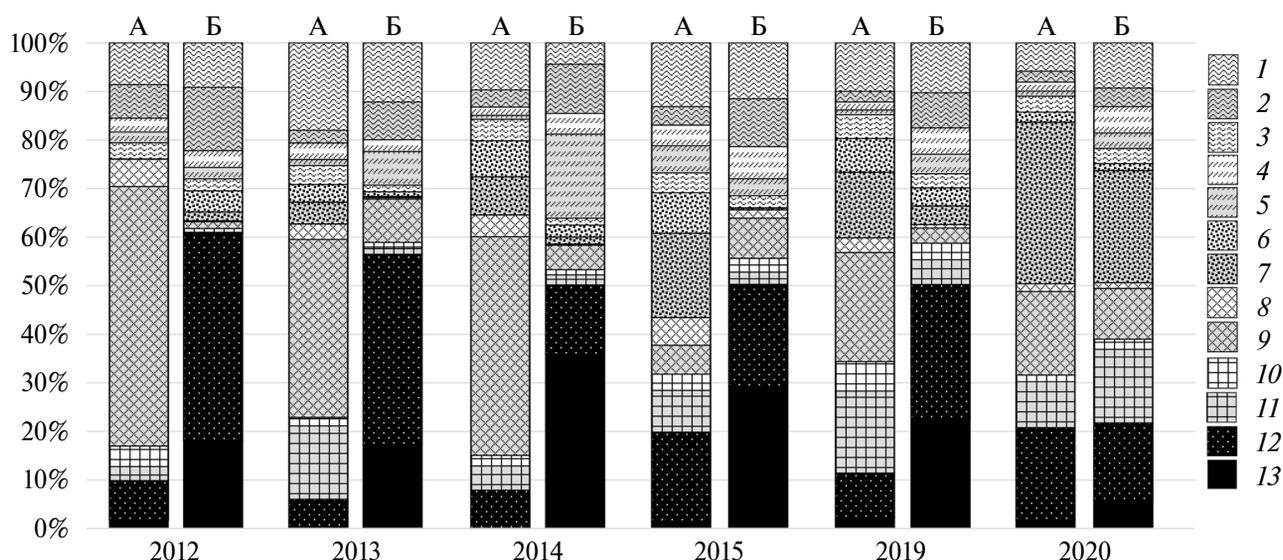


Рис. 3. Динамика структуры акротельма негоревшего участка (А) и гари (Б), г/м<sup>2</sup>:

1 – живые корни кустарничков; 2 – мертвые корни кустарничков; 3 – опад листьев кустарничков; 4 – живые корни трав; 5 – мертвые корни трав; 6 – живая фитомасса *Polytrichum strictum*; 7 – мортмасса *P. strictum*; 8 – живая фитомасса *Sphagnum fuscum*; 9 – очес *S. fuscum* слабой степени разложения; 10 – живая фитомасса *S. divinum*; 11 – очес *S. divinum* слабой степени разложения; 12 – очес высокой степени разложения; 13 – торф.

Fig. 3. Dynamics of the acrotelm structure in unburned (A) and burned (B) areas, g/m<sup>2</sup>:

1 – living roots of dwarf shrubs; 2 – dead roots of dwarf shrubs; 3 – falling leaves of dwarf shrubs; 4 – living roots of herbs; 5 – dead roots of herbs; 6 – living phytomass of *Polytrichum strictum*; 7 – mortmass of *P. strictum*; 8 – living phytomass of *Sphagnum fuscum*; 9 – *S. fuscum* tirr of a low degree of decomposition; 10 – living phytomass of *S. divinum*; 11 – *S. divinum* tirr of a low degree of decomposition; 12 – tirr of a high degree of decomposition; 13 – peat.

больше, чем на А. Пирогенный фактор стимулирует продукцию сосудистых растений, особенно кустарничков, что подтверждают и другие исследователи (Malashchuk, Filippov, 2021). После палов происходит увеличение не только массы сосудистых растений, но и скорости разложения в результате увеличения трофности (табл. 4). Влияние пожаров на изменение трофности субстрата давно описано: возрастает количество азота и фосфора (Efremova, Efremov, 1994). В аэробной зоне, как доказано (Titlyanova, 2010), потери за счет минерализации в ненарушенном болотном сообществе в значительной мере компенсируются поступлением свежей фитомассы с отмирающими корнями сосудистых растений. В постпирогенном сообществе на участке Б эта компенсация в 1.5–2 раза больше. Кроме того, с 2013 г. начинается бурное развитие *P. strictum*: увеличивается его фитомасса, снижается фитомасса живых сфагновых мхов. В результате всего этого начинается уплотнение торфогенного горизонта, который в норме должен быть рыхлым (Kalyuzhny, 2019). Увеличение его плотности сопровождается уменьшением порового

пространства, что ограничивает капиллярный подъем воды и ухудшает водообеспечение сфагновых мхов. Уплотнение верхней части торфяной залежи происходит и при снижении уровня болотных вод, которое происходит после пожаров (Tsaregradskaya, Kositsyn, 1999), оно отмечалось в экспериментах (Norby et al., 2019). Действительно, в периоды сезонов 2013–2014 гг. количество атмосферных осадков было значительно меньше нормы (516–560 мм). В 2020 г. осадки были больше нормы (772.6 мм) с предшествовавшим в 2019 г. сильным переувлажнением (885.8 мм), и плотность деятельного слоя на участке Б снижается благодаря восстановлению сфагновых мхов. На участке А к концу наблюдений его плотность увеличена вдвое (см. табл. 4, рис. 3).

Восстановление структуры торфогенного слоя на участке Б происходит медленно в относительно сухой период (2012–2018), зато переувлажнение 2019 г. резко меняет картину: в следующем 2020 г. соотношение фракций участка Б (см. рис. 3) уже не так сильно отличается от А, хотя структура последнего подверглась достаточно сильным изменениям.

**Таблица 4.** Динамика фракций фитомассы в акротельме (0–30 см); г/м<sup>2</sup> абс. сух., в 2012–2015, 2019 и 2020 гг.**Table 4.** Dynamics of phytomass fractions in acrotelm (0–30 cm); g/m<sup>2</sup> abs. dry, in 2012–2015, 2019 и 2020

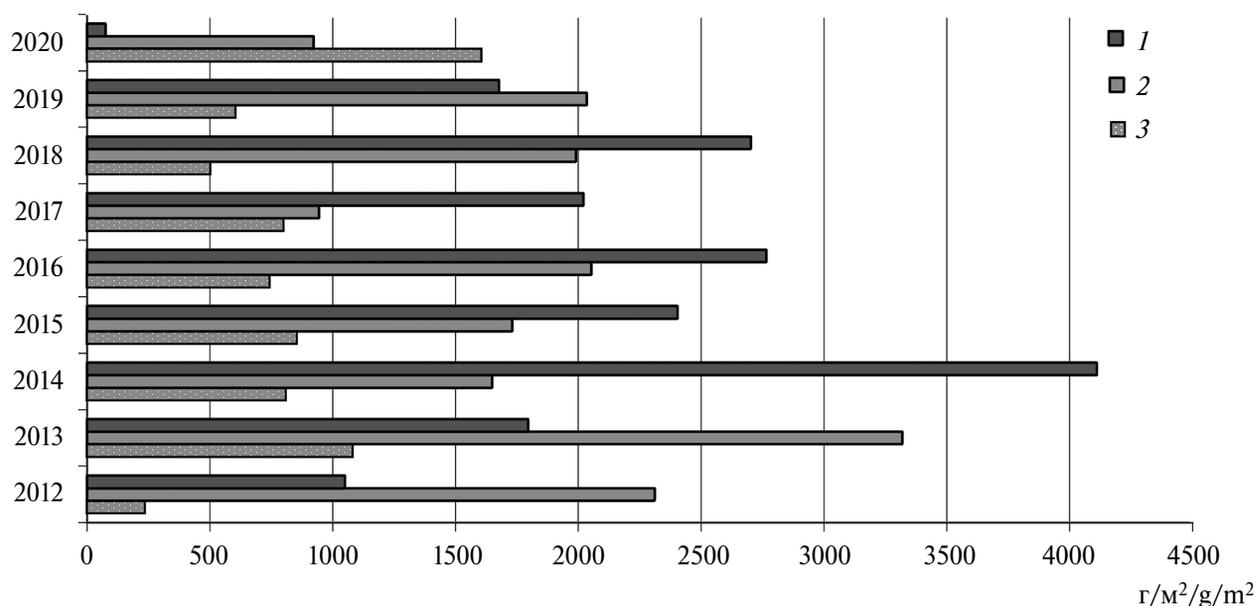
Фракции фитомассы Phytomass fractions	2012		2013		2014		2015		2019		2020	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Корни сосудистых растений Roots of vascular plants	728 ± 109	1617 ± 178	1205 ± 1787	3047 ± 441	666 ± 93	4049 ± 1042	1070 ± 182	2587 ± 244	806 ± 98	1989 ± 388	664 ± 138	1361 ± 256
Опад листьев кустарничков Fallen leaves of dwarf-shrubs	118 ± 22	144 ± 39	187 ± 23	138 ± 15	189 ± 24	163 ± 25	164 ± 15	204 ± 29	267 ± 21	214 ± 42	120 ± 43	197 ± 39
<i>Polytrichum strictum</i>	3 ± 2	356 ± 186	387 ± 251	126 ± 73	647 ± 308	450 ± 197	1029 ± 250	36 ± 17	1119 ± 272	557 ± 195	2143 ± 366	1537 ± 544
Живые сфагновые мхи Alive Sphagnum mosses	347 ± 34	56 ± 23	245 ± 48	134 ± 46	284 ± 68	150 ± 78	362 ± 99	369 ± 108	494 ± 138	306 ± 123	521 ± 166	496 ± 131
Очес слабой степени разложения Tirr of low degree of decomposition	2007 ± 161	236 ± 129	2494 ± 389	1082 ± 408	2080 ± 232	810 ± 310	2671 ± 250	854 ± 272	2463 ± 376	605 ± 167	2026 ± 242	1606 ± 282
Очес высокой степени разложения и торф Tirr of high degree of decomposition and peat	351 ± 108	3360 ± 562	283 ± 179	5115 ± 1005	335 ± 225	5759 ± 1672	716 ± 308	4134 ± 846	624 ± 212	3711 ± 854	1260 ± 376	1386 ± 490
Итого / Total	3555 ± 226	5770 ± 635	4801 ± 527	9640 ± 1174	4201 ± 462	11382 ± 2006	6012 ± 513	8184 ± 928	5773 ± 538	7382 ± 981	6813 ± 618	6583 ± 836
Плотность, г/см <sup>3</sup> Density, g/cm <sup>3</sup>	0.012	0.019	0.016	0.032	0.014	0.038	0.020	0.027	0.019	0.025	0.023	0.022

**Примечание.** А – негоревший участок; Б – гарь.

**Note.** A – unburned area of the bog; B – burned area of the bog.

Динамика массы очеса и торфа, имеющих самую большую долю в деятельном горизонте, представлена на рис. 4, 5. На участке Б (гари) материал отбирался первоначально с поверхности торфа и негоревшего очеса. На рис. 4 четко прослеживается влияние пала 2014 г.: сгорела часть живых мхов и очеса, ускорился переход очеса слабой степени разложения в очес более высокой степени разложения и далее в торф, да и сам отбор углубился в торф. В динамике его структуры участка А тоже прослеживается влияние палов. Снижение массы слабо разложившегося очеса и, соответственно, увеличение массы высоко разложившегося говорит об усилении минерализации вероятно из-за поступления зольных элементов, а также из-за сниженной продукции сфагновых мхов (см. табл. 2).

На увеличение скорости разложения из-за пирогенного фактора указывают и данные динамики опада листьев кустарничков (табл. 5). Этот материал считается быстро и средне разлагающимся (Vishnyakova et al., 2012). За год разлагается треть опада листьев (Golovatskaya, Nikonova, 2013). В верхний горизонт участка Б поступает значительно больше листьев, поскольку пирогенный фактор стимулирует продукцию кустарничков. В конце сезона, в начале которого прошел пал, в горизонте 0–10 см эти превышения составляют 1.7–2.2 раза, в промежутке между палами – 1.2 раза. Сравнивая оба участка сверху вниз по горизонтам, мы видим, что на участке А материал распределяется относительно равномерно: снижение массы листьев на нем происходит постепенно. На участке Б масса

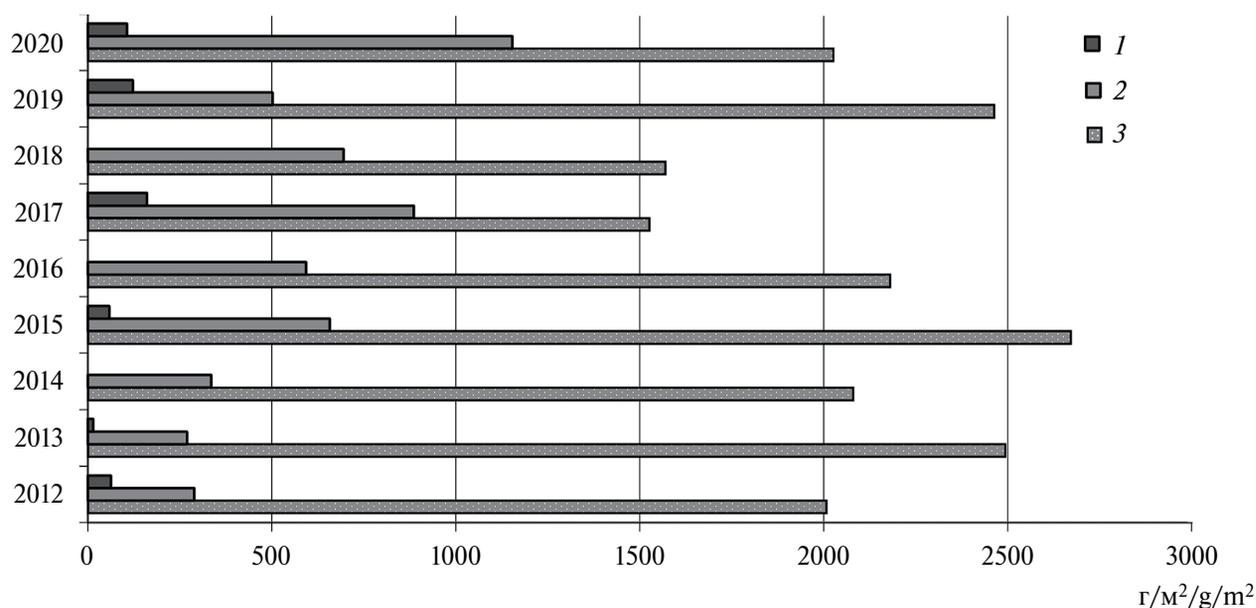


**Рис. 4.** Динамика восстановления структуры акротельма на гари:

1 – торф; 2 – очес высокой степени разложения; 3 – очес *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* слабой степени разложения.

**Fig. 4.** Dynamics of acrotelm structure recovery in a burned area:

1 – peat; 2 – tirr of a high degree of decomposition; 3 – tirr of *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* of a low degree of decomposition.



**Рис. 5.** Динамика соотношений фракций очеса и торфа на негоревшем участке:

1 – торф; 2 – очес высокой степени разложения; 3 – очес *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* слабой степени разложения.

**Fig. 5.** Dynamics of tirr and peat fraction ratios in the unburned area:

1 – peat; 2 – tirr of a high degree of decomposition; 3 – tirr of *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* of a low degree of decomposition.

листьев в нижних горизонтах почти все годы резко снижается, что говорит о повышенной скорости минерализации. Масса листьев на гари по сравнению с участком А в нижних горизонтах меньше в 1.5–3 раза. После пала 2014 г. скорость разложения

листьев увеличилась в 3.3 раза, то же происходит после палов 2017–2019 гг.

Роль *Polytrichum strictum* в торфонакоплении практически не изучена. По нашим наблюдениям цикл его развития в условиях Приамурья до

**Таблица 5.** Динамика опада листьев кустарничков в акротельме, г/м<sup>2</sup>**Table 5.** Dynamics of leaf fall of shrubs in the acrotelm, g/m<sup>2</sup>

Горизонт, см Horizon, cm	Годы наблюдений Years of observations								
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
А									
0–10	65.4 ± 11.1	96.8 ± 13.8	71.4 ± 8.1	64 ± 8.4	69.5 ± 6.9	58.2 ± 3.9	45.3 ± 7.6	94.6 ± 12.8	58.2 ± 10.9
10–20	44.3 ± 11.9	48.3 ± 8.8	62.9 ± 11.4	60.2 ± 5.2	69.8 ± 7.3	69.9 ± 4.3	44.8 ± 8.2	68.8 ± 12.4	80.4 ± 31.3
20–30	8.6 ± 2.6	42.4 ± 10.4	54.2 ± 11.2	39.6 ± 11.7	62.9 ± 10.4	83.2 ± 22.5	43.3 ± 13.4	103.5 ± 7.9	61.3 ± 19.9
0–30	118.3 ± 22.1	187.4 ± 22.9	188.6 ± 23.9	163.9 ± 15.3	202.1 ± 13.4	211.3 ± 25.8	133.5 ± 22.7	266.9 ± 20.8	199.9 ± 43.2
Б									
0–10	111.0 ± 33.7	109.9 ± 13.0	118.4 ± 26.2	80.2 ± 12.7	83.4 ± 20.3	103.6 ± 10.7	101.0 ± 28.9	112.0 ± 37.7	70.8 ± 13.5
10–20	22.1 ± 7.6	22.4 ± 4.8	27.8 ± 8.2	88.3 ± 23.9	77.2 ± 19.9	80.1 ± 11.6	43.0 ± 7.9	62.5 ± 17.3	63.4 ± 18.2
20–30	11.1 ± 3.9	5.9 ± 2.3	16.3 ± 6.4	35.9 ± 10.6	60.5 ± 30.0	56.7 ± 15.2	29.3 ± 9.2	39.1 ± 18.8	62.7 ± 21.3
0–30	144.3 ± 39.5	138.2 ± 15.0	162.8 ± 25.0	204.5 ± 29.1	221.1 ± 45.8	240.4 ± 25.8	173.3 ± 27.8	213.7 ± 42.2	196.9 ± 39.3

**Примечание.** А – негоревший участок болота; Б – горевший участок болота.

**Note.** А – unburned area of the bog; Б – burned area of the bog.

максимума составляет 7–8 лет, затем идет на спад, если не пролонгируется повторными палами. На участке А его массовое спороношение началось на 5-й год, а на 7-й начался распад высоких политриховых подушек из-за гибели мхов с южной стороны. Как известно из литературы (Роров, 2000; Zhuravleva, Ipatov, 2003), в процессе восстановления кустарничково-сфагновых болот после пожара политриховые мхи замещаются сфагновыми. Результаты 12-го года наших наблюдений показывают, что до этого замещения еще далеко.

Улучшение питания минеральными элементами, а также повышение температуры увеличивают продуктивность *P. strictum* за счет бокового ветвления, в то же время угнетая сфагновые мхи (Bubier et al., 2007; Vu et al., 2011). Его продукция увеличивается также при снижении уровня болотных вод, в отличие от сфагновых мхов (Potvin et al., 2015), что подтверждают и наши данные. Однако мы согласны с Juutinen et al. (2016), что “это изменение в составе мохового покрова заслуживает дальнейшего внимания”, поскольку переход к более легко разлагаемому материалу может снизить секвестирование углерода в болотном сообществе.

Как ранний сукцессионный вид он процветает в условиях открытого полога (Benscoter, 2006; Groeneveld et al., 2007). Эти авторы считают, что *P. strictum* облегчает заселение сфагновых мхов

благодаря созданию более благоприятных микроклиматических условий и его стратегии жизненного цикла. По нашим наблюдениям его заселение происходит также непосредственно в ненарушенную дернину *S. fuscum* и развитие происходит гораздо быстрее, эффективнее, чем на голом торфе, где сукцессия на участке Б была, по-видимому, прервана переувлажнением 2010–2011 гг.

К концу сезона 2020 г. фитомасса *P. strictum* увеличилась на 21 т/га на участке А, на Б – на 15 т/га. Возможно, столь значительное увеличение его фитомассы за относительно короткий промежуток времени связано с наличием большого банка спор *P. strictum*, который сохраняется в течение трех последних десятилетий из-за очень частого выгорания участка прилегающей к дороге части мелиоративной системы, расположенной недалеко от нашего объекта – болотного массива (см. рис. 1). Моховый ярус этих участков на 90–95% состоит из политриховых. Причинами могут быть также особенности его развития в разных эдафических условиях, а также, возможно, конкурентные взаимоотношения с вересковыми кустарничками, до конца еще не изученные. Данные, что вересковые кустарнички подавляют продукцию *P. strictum*, требуют подтверждения (Norby et al., 2019).

С одной стороны, *P. strictum* поставляется большое количество растительного вещества, что

в какой-то мере смягчает нарушенную пожаром биосферную функцию фитоценоза и говорит о способности экосистемы к самовосстановлению. При проведении ботанического анализа в слоях торфа с признаками пироженного поражения (угли) политриховые практически не обнаруживаются (единично), хотя сфагновые мхи присутствуют постоянно. В литературе крайне мало информации о скорости его разложения относительно других растений. Мы нашли только одну экспериментальную работу (Likhanova, 2014) для лесного фитоценоза, подтверждающую факт больших потерь массы *P. strictum* от разложения по сравнению со сфагновыми мхами. С другой стороны, достаточно длительное развитие политриховых в растительном покрове, а этот временной интервал увеличивают повторные палы, может затормаживать восстановление сфагновых мхов, хотя достоверных доказательств этому представленные материалы пока не дают.

Данных о величине фитомассы и продукции *P. strictum* в отечественной литературе крайне мало. Величины его продукции указаны только для мезотрофных болот Канады (97–148 г/м<sup>2</sup>) (Longton, 1979). В многочисленных англоязычных публикациях продукция *P. strictum* оценивается по линейному росту “сопутствующего” сфагнума, “потому что он имеет такую же скорость роста” (Vitt, 2007). По нашему мнению, это не так: его фитомасса увеличивалась бы тогда только в верхнем 10-сантиметровом слое, а не во всем, что мы наблюдали (см. табл. 3).

В нашем случае продукция *P. strictum* вероятно значительно больше, чем окрашенная хлорофиллом фотосинтезирующая часть растений с боковыми столонами, ранее принимаемые нами за годичный прирост (Koroteva, 2019), тем более с учетом накопленной за 9 лет фитомассы (минимум 17 т/га, см. табл. 3). В отдельные годы (2013, 2015 на участке Б и в 2017, 2019 гг. на обоих) прироста вообще не было, была убыль, иногда значительная, из-за обгорания высоких политриховых кочек во время палов и других причин. По нашему мнению, это объясняется еще и контагиозным, мозаичным распределением этого вида в растительном покрове. Большая стандартная ошибка (см. табл. 3) указывает, что 10 повторностей для достоверности статистических данных недостаточно и нужны отдельные специальные исследования для определения продукции *P. strictum* и его конкурентных

взаимоотношений с вересковыми кустарничками.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс послепожарного восстановления деятельного слоя, где происходит начальная стадия торфообразования, рассматривается впервые. Только полное восстановление сфагнового покрова является необходимым условием для восстановления депонирующей углерод функции кустарничково-сфагновых болот Приамурья. В ходе его восстановления существуют определенные закономерности, на которые оказывают влияние абиотические факторы, в первую очередь уровень и режим увлажнения.

Наблюдения за восстановлением мохового яруса на гари показали, что сфагновый покров за 12 лет восстановился на 91% благодаря последним двум годам с повышенным количеством атмосферных осадков. Однако состав видов существенно изменился: в восстановившемся после пожара моховом ярусе стал доминировать *Sphagnum divinum*, в то время как до пожара господствовал *S. fuscum*.

Экстремальные пироженные поражения подобные пожару 2008 г. делают болотные сообщества уязвимыми к повторным палам, затормаживающими восстановление допозарного мохового яруса. На неповрежденных и слабо поврежденных пожаром участках развиваются сукцессионные процессы, которые приводят к снижению продуктивности сфагновых мхов. Необходимы дальнейшие исследования этих сукцессий и их влияния на процессы в деятельном горизонте торфяных болот.

Многочисленное влияние пироженного фактора слабой интенсивности в виде палов от сельскохозяйственного выжигания травы приводит к снижению продуктивности мохового яруса. Прогнозируемое возможное изменение климата с уменьшением количества осадков может затормозить этот процесс и даже ускорить деградацию торфяных болот, что уже давно наблюдается вблизи населенных пунктов на территории Приамурья, где широко практикуются весенне-раннелетние выжигания сухой травы.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Данные исследования выполнены в рамках государственного задания № 121021500060-4 Института водных и экологических проблем ДВО РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bazarova et al.] Базарова В.Б., Гребенникова Т.А., Орлова Л.А., 2014. Динамика природной среды бассейна Амура в малый ледниковый период. — География и природные ресурсы. 3: 124–132.
- Benscoter B.W. 2006. Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. — *J. Veg. Sci.* 17: 647–652.
- Benscoter B.W., Vitt D.H. 2008. Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. — *Ecosys.* 11(7): 1054–1064.
- Bourgeau-Chavez L.L., Grelik S.L., Billmire M., Jenkins L.K., Kasischke E.S., Turetsky M. 2020. Assessing boreal peat fire severity and vulnerability of peatlands to early season wildland fire. — *Front. for Glob. Change.* 3. Article 20. 13 p. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00020>
- Bu Zh.J., Rydin H., Chen X. 2011. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. — *Oecologia.* 166(2): 555–563. <https://www.jstor.org/stable/41499857>
- Bubier J.L., Moore T.R., Bledzki L.A. 2007. Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. — *Glob. Change Biol.* 13(6): 1168–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01346.x>
- [Burenina] Буренина Т.А. 2005. Восстановление лесов после пожаров в Амурской области. — Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2: 64–71.
- [Burenina] Буренина Т.А. 2006. Изменение запасов надземной фитомассы и эмиссии углерода при пожарах на лесоболотных комплексах о. Сахалин. — Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2: 75–85.
- [Efremova, Efremov] Ефремова Т.Т., Ефремов С.П. 1994. Торфяные пожары как экологический фактор развития. — *Экология.* 5: 27–34.
- [Golovatskaya, Nikonova] Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. 2013. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот. — Вестник ТГПУ. 3(23): 137–151.
- Groeneveld E.V.G., Masse A., Rochefort L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. — *Restor. Ecol.* 15(4): 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Juutinen S., Moore T.R., Laine A.M., Bubier J.L., Tuittila E.-St., Young A.D., Chong M. 2016. Responses of mosses *Sphagnum capillifolium* and *Polytrichum strictum* to nitrogen deposition in a bog: height growth, ground cover, and CO<sub>2</sub> exchange. — *J. Bot.* 94(2): 127–138. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0183>
- [Kalyuzhnyj] Калюжный И.Л. 2019. Гидрофизические свойства деятельного слоя болот Кольского полуострова. — Вестник Кольского научного центра РАН. 1(11): 14–29.
- [Koroteva] Копотева Т.А. 2019. Пирогенные сукцессии в моховом ярусе на мезотрофном болоте в Приамурье. — *Бот. журн.* 104(7): 1045–1058.
- [Koroteva, Kuptsova] Копотева Т.А., Купцова В.А. 2016а. Влияние пожаров на динамику фитомассы и первичной продукции мезотрофного кустарничково-сфагнового болота в Приамурье. — *Журнал общей биологии.* 77(5): 397–405.
- [Koroteva, Kuptsova] Копотева Т.А., Купцова В.А. 2016б. Влияние пожаров на функционирование фитоценозов торфяных болот. — *Экология.* 1: 1–7.
- [Kuptsova, Koroteva] Купцова В.А., Копотева Т.А. 2014. Структура фитомассы и продукция торфяных болот Среднеамурской низменности в разных условиях увлажнения. — Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы IV Международного полевого симпозиума (Новосибирск, 4–17 августа 2014). Томск. С. 194–196.
- [Likhanova] Лиханова Н.В. 2014. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках ельников средней тайги. — *Изв. вузов. Лесн. журн.* 3: 52–66.
- Longton R.E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. — *Bryologist.* 82: 325–367.
- [Malaschuk] Малащук А.А., Филиппов Д.А. 2021. Постпирогенная динамика растительного покрова верхового болота Барское (Вологодская область). — *Трансформация экосистем.* 4(1): 104–121.
- [Malysheva] Малышева Т.В. 1970. К методике разграничения живых и отмерших частей у мхов при учете их фитомассы. — *Бот. журн.* 55(5): 704–709.
- [Naumov et al.] Наумов А.В., Косых Н.П., Паршина Е.К., Артымук С.Ю. 2009. Верховые болота лесостепной зоны, их состояние и мониторинг. — *Сибирский экологический журнал.* 2: 251–259.
- Norby R.J., Childs J., Hanson P.J., Warren J.M. 2019. Rapid loss of an ecosystem engineer: Sphagnum decline in an experimentally warmed bog. — *Ecol. Evol.* 9(22): 12571–12585. <https://doi.org/10.1002/ece3.5722>
- [Ob utverzhdenii...] Об утверждении методик расчета выбросов загрязняющих веществ в атмосферу (часть 2). Приказ Гос. комитет РФ по охране окружающей среды. 05.03.97. № 90.
- [Peskov et al.] Песков А.Ю., Крутикова В.О., Захарченко У.Н., Чаков В.В., Климин М.А., Каретников А.С., Диденко А.Н. 2020. Геохимия и магнетизм торфяников междуречья рек Хор и Кия, Сихотэ-Алинь (предварительные данные). — *Тихоокеанская геология.* 39(2): 79–89.
- [Porov] Попов С.Ю. 2000. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России. — *Бот. журн.* 85(2): 89–96.
- Potvin L.R., Kane E.S., Chimner R.A., Kolka R.K., Lilleskov E.A. 2015. Effects of water table position and plant functional group on plant community, aboveground production, and peat properties in a peatland mesocosm experiment (PEATcosm). — *Plant Soil.* 387: 277–294. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2301-8>
- [Prozorov] Прозоров Ю.С. 1961. Болота маревого ландшафта Средне-Амурской низменности. М. 121 с.

- [Prozorov] Прозоров Ю. С. 1974. Болота нижнеамурских низменностей. — Новосибирск. 211 с.
- [Prozorov] Прозоров Ю.С. 1985. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. М. 207 с.
- [Recommendatsii...] Рекомендации по тушению торфяных пожаров на осушенных болотах. 2020. С.-Петербург. ОМННО. “Совет Greenpeace”. С. 187.
- Shetler G., Turetsky M.R., Kane E. 2008. Sphagnum mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests. — *Can. J. For. Res.* 38(8): 2328–2336. <https://doi.org/10.1139/X08-057>
- [Titlyanova] Титлянова А.А. 2010. Роль подземных органов в круговороте С в болотных экосистемах. — Болота и биосфера. Мат-лы VII Всерос. конф. с междунар. участием науч. школы (13–15 сентября 2010 г., Томск). Томск. С. 109–112.
- [Titlyanova et al.] Титлянова А.А., Афанасьев А.Н., Наумова Н.Б. 1993. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск. 157 с.
- [Tsaregradskaya, Kositsyn] Цареградская С.Ю., Косицын В.Н. 1999. Оценка состояния растительного покрова после сильного торфяного пожара. — Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Материалы межд. конф. М. С. 156–158.
- Turetsky M.R., Benscoter B.W., Page S., Rein G., van der Werf G.R., Watts A. 2015. Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss. — *Nat. Geosci.* 8(1): 11–14. <https://doi.org/10.1038/ngeo2325>
- Turetsky M., Wieder K., Halsey L., Vitt D.H. 2002. Current disturbance and the diminishing peatland carbon sink. — *Geophys. Res. Lett.* 29(11): 21–1–21–4. <https://doi.org/10.1029/2001GL014000>
- [Vishnyakova et al.] Вишнякова Е.К., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. 2012. Динамика разложения растений на болотах Васюганья. — *Вестник ТГПУ.* 7(122): 87–93.
- Vitt D.H. 2007. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands and forests. — *Principles and Standards for Measuring Primary Production.* New York. P. 82–105.
- Wieder R.K., Scott K.D., Kamminga K., Vile M.A., Vitt D.H., Bone T., Xu B.I.N., Benscoter B.W., Bhatti J.S. 2009. Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada. — *Glob. Change Biol.* 15: 63–81. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01756.x>
- [Zhuravleva, Ipatov] Журавлева Е.Н., Ипатов В.С. 2003. Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (Sphagnaceae) и *Polytrichum commune* (Polytrichaceae) в заболоченных сосновых лесах. — *Бот. журн.* 88(8): 20–27.

## RECOVERY OF PEAT-FORMING LAYER AFTER A FIRE ON MESOTROPHIC BOG (Khabarovsk Territory)

T. A. Kopoteva<sup>1</sup>, \*, V. A. Kuptsova<sup>1</sup>, \*\*

<sup>1</sup>*Institute of Water and Ecology Problems FEB RAS  
Kim Yu Chen Str., 65, Khabarovsk, 680000, Russia*

\**e-mail: kopoteva@ivep.as.khb.ru*

\*\**e-mail: victoria@ivep.as.khb.ru*

The paper considers the structural organization of the peat active layer (acrotelm) of a mesotrophic bog in the Middle-Amur Lowland. Data on the phytomass and production of mosses as well as vascular plant roots are provided to describe the dynamics of the layer structure restoration after fire. It was established that the phytomass of live sphagnum mosses has recovered by 42% in 12 years after the fire, with a change in the dominating species. The production of dominant *Sphagnum fuscum* ( $(84 \pm 14) \text{ g/m}^2$ ) was 1.5 times more than the production of *S. divinum* ( $(54 \pm 14) \text{ g/m}^2$ ) before the fire, and than decreased by 1.5 times on the site that was unburned in 2008 and by 4 times in the burned site by the end of the observations. An analysis of the *Polytrichum strictum* phytomass dynamics during the pyrogenic succession of the phytocenose is provided. The phytomass of *P. strictum* in the 0–30 cm horizon rose by the end of the monitoring observations by  $(1537 \pm 540) \text{ g/m}^2$  on the burned site and by  $(2142 \pm 366) \text{ g/m}^2$  on the site not affected by the 2008 fire.

**Keywords:** pyrogenic factor, peat-forming layer, succession, phytomass, moss production, sphagnum turr, monitoring

## ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment No. 121021500060-4 of the Institute of Water and Ecology Problems FEB RAS.

## REFERENCES

- Bazarova V.B., Grebennikova T.A., Orlova L.A. 2014. Natural-environment dynamics within the Amur basin during the Neoglacial. – *Geography and natural resources*. 3: 124–132 (In Russ.).
- Burenina T.A. 2005. Reafforestation after fires in Amurskaya oblast. – *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo centra DVO RAN*. 2: 64–71 (In Russ.).
- Burenina T.A. 2006. The dynamics of surface phytomass and carbon emission as affected by forest fires on Sakhalin Island. – *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo centra DVO RAN*. 2: 75–85 (In Russ.).
- Vishnyakova E.K., Mironycheva-Tokareva N.P., Kosykh N.P. 2012. Decomposition dynamics of plants of bogs (Data: Vasyugan Bog). – *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. 7(122): 87–92 (In Russ.).
- Golovatskaya E.A., Nikonova L.G. 2013. Decomposition of plant residues in peat soils of oligotrophic peatlands. – *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. 3(23): 137–151 (In Russ.).
- Efremova T.T., Efremov S.P. 1994. Peat fires as an ecological factor of development. – *Ekologia*. 5: 27–34 (In Russ.).
- Zhuravleva E.N., Ipatov V.S. 2003. Interrelations between *Sphagnum* (Sphagnaceae) and *Polytrichum commune* (Polytrichaceae) in bog pine forests. – *Bot. Zhurn.* 88(8): 20–27 (In Russ.).
- Kalyuzhny I.L. 2019. Hydro-physical properties of the active layer in bogs in the Kola Peninsula. – *Vestnik Kol'skogo nauchnogo centra RAN*. 1(11): 14–29 (In Russ.).
- Kopoteva T.A., Kuptsova V.A. 2016a. Effect of fires on phytomass and primary production dynamics of the mesotrophic undershrub-sphagnum bog in the Amur region. – *Zhurnal obshchey biologii*. 5(77): 397–405 (In Russ.).
- Kopoteva T.A., Kuptsova V.A. 2016b. Effect of fires on the functioning of phytocenoses of peat bogs in the Middle-Amur Lowland. – *Ekologiya*. 1(47): 11–18 (In Russ.).
- Kopoteva T.A. 2019. Pyrogenic succession in moss layer on mesotrophic peat bog of Outer Manchuria (Priamurye). – *Bot. Zhurn.* 7(104): 1045–1058 (In Russ.).
- Kuptsova V.A., Kopoteva T.A. 2014. Phytomass structure and production of peatlands in the Middle Amur Lowlands in different wetting condition. – *West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: past and present: Proc. Fourth Int. Field Symposium (Novosibirsk, August 4–17, 2014)*. Tomsk. P. 194–196 (In Russ.).
- Likhanova N.V. 2014. The role of tree waste in the litter layer formation in cutting arease forests of the Middle Taiga Spruce Forests. – *Bull. of Higher Educational Institutions. Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal)*. 3: 52–66 (In Russ.).
- Malashchuk A.A., Philippov D.A. 2021. Post-pyrogenic dynamics of the vegetation cover of the Barskoe raised bog (Vologda Region, Russia). – *Transformatsiya ekosistem*. 4(1): 104–121 (In Russ.).
- Malysheva T.V. 1970. On the method of distinguishing between living and dead parts of mosses when taking into account their phytomass. – *Bot. Zhurn.* 5(55): 704–709 (In Russ.).
- Naumov A.V., Kosykh N.P., Parshina E.K., Artymuk S.Yu. 2009. Forest-steppe raised bogs, their condition and monitoring. – *Sibirskiy ekologicheskii zhurnal*. 2: 251–259 (In Russ.).
- Ob utverzhdenii metodik rascheta vybrosov zagryaznyayushchikh veshchestv v atmosferu (chast 2). Prikaz Gos. komitet RF po okhrane okruzhayushchei sredy. 05.03.97. No. 90 (In Russ.).
- Peskov A.Yu., Krutikova V.O., Karetnikov A.S., Didenko A.N., Zakharchenko E.N., Chakov V.V., Klimin M.A. 2020. Geochemistry and magnetism of peat deposits in the Khor–Kiya interfluvium, Sikhote–Alin (preliminary results). – *Tihookeanskaya geologiya*. 2(14): 169–179 (In Russ.).
- Popov S.Yu. 2000. Pyrogenic successions of *Sphagnum* mosses in Central Russia. – *Bot. Zhurn.* 85(2): 89–96 (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1961. Mires of the mari landscape of the Middle Amur Lowland. Moscow. 121 p. (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1974. Bolota nizhnemurskikh nizmennostey [Swamps of the Lower Amur lowlands]. – *Novosibirsk*. 211 p. (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1985. Patterns of development, classification and use of mire biogeocenoses. Moscow. 207 p. (In Russ.).
- Rekomendatsii po tusheniyu torfyanykh pozharov na osushennykh bolotakh. 2020. S.-Peterburg. OMNNO. “Sovet Greenpeace”. P. 187. (In Russ.).
- Titlyanova A.A. 2010. The role of belowground plant organs in the carbon turnover in mires, Mires and biosphere. – *Proceedings of VII All-Russian Conference with International Participation of Scientific Schools (September 13–15, 2010, Tomsk)*. Tomsk. P. 109–112 (In Russ.).
- Titlyanova A.A., Afanasiev A.N., Naumova N.B. 1993. Successions and the biological cycle. *Novosibirsk*. 157 p. (In Russ.).
- Tsaregradskaya S.Yu., Kositsyn V.N. 1999. Assessment of the vegetation cover after heavy peat fire. – *Proceedings of International Conference*. Moscow. P. 156–158 (In Russ.).
- Benscoter B.W. 2006. Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. – *J. Veg. Sci.* 17: 647–652.
- Benscoter B.W., Vitt D.H. 2008. Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. – *Ecosystems*. 11(7): 1054–1064.
- Bourgeau-Chavez L.L., Grelik S.L., Billmire M., Jenkins L.K., Kasischke E.S., Turetsky M. 2020. Assessing boreal peat fire severity and vulnerability of peatlands to early season wildland fire. – *Front. for Glob. Change*. Vol. 3. Article 20. 13 p. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00020>
- Bu Zh.J., Rydin H., Chen X. 2011. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland

- bryophytes. — *Oecologia*. 166(2): 555–563.  
<https://www.jstor.org/stable/41499857>
- Bubier J.L., Moore T.R., Bledzki L.A. 2007. Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. — *Glob. Change Biol.* 13(6): 1168–1186.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01346.x>
- Groeneveld E.V.G., Masse A., Rochefort L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. — *Restor. Ecol.* 15(4): 709–719.  
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Juutinen S., Moore T.R., Laine A.M., Bubier J.L., Tuittila E.-St., Young A.D., Chong M. 2016. Responses of mosses *Sphagnum capillifolium* and *Polytrichum strictum* to nitrogen deposition in a bog: height growth, ground cover, and CO<sub>2</sub> exchange. — *J. Bot.* 94(2): 127–138.  
<https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0183>
- Longton R.E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. — *Bryologist*. 82: 325–367.
- Potvin L.R., Kane E.S., Chimner R.A., Kolka R.K., Lilleskov E.A. 2015. Effects of water table position and plant functional group on plant community, aboveground production, and peat properties in a peatland mesocosm experiment (PEATcosm). — *Plant Soil*. 387: 277–294.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-014-2301-8>
- Norby R.J., Childs J., Hanson P.J., Warren J.M. 2019. Rapid loss of an ecosystem engineer: Sphagnum decline in an experimentally warmed bog. — *Ecol. Evol.* 9(22): 12571–12585.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.5722>
- Shetler G., Turetsky M.R., Kane E. 2008. Sphagnum mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests. — *Can. J. For. Res.* 38(8): 2328–2336.  
<https://doi.org/10.1139/X08-057>
- Turetsky M.R., Benscoter B.W., Page S., Rein G., van der Werf G.R., Watts A. Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss. — *Nat. Geosci.* 2015. 8(1): 11–14.  
<https://doi.org/10.1038/ngeo2325>
- Turetsky M., Wieder K., Halsey L., Vitt D.H. 2002. Current disturbance and the diminishing peatland carbon sink. — *Geophys. Res. Lett.* 29(11): 21-1–21-4.  
<https://doi.org/10.1029/2001GL014000>
- Vitt D.H. 2007. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands and forests. — *Principles and Standards for Measuring Primary Production*. New York. P. 82–105.
- Wieder R.K., Scott K.D., Kamminga K., Vile M.A., Vitt D.H., Bone T., Xu B.I.N., Benscoter B.W., Bhatti J.S. 2009. Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada. — *Glob. Change Biol.* 15: 63–81.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01756.x>

ТРИЭЦИЯ *RANUNCULUS AURICOMUS* (RANUNCULACEAE)© 2024 г. В. Н. Годин<sup>1</sup>, \*<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

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

Поступила в редакцию 29.03.2024 г.  
Получена после доработки 15.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Впервые описана триэция у кистекорневого многолетнего травянистого поликарпического растения *Ranunculus auricomus* L. в Московской области. Установлено, что *R. auricomus* образует три типа цветков, различающихся по строению андроеца и гинецея: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), пестичные (полное отсутствие тычинок) и тычиночные (с фертильными тычинками и редуцированными нефункционирующими плодolistиками). Обоеполые цветки и их части крупнее, чем у тычиночных и пестичных. Изученные семь ценопопуляций включали пять типов особей, образующих: 1) обоеполые цветки (76.9–80.8% от общего числа генеративных особей); 2) тычиночные цветки (2.8–3.9%); 3) пестичные цветки (1.0–3.9%); 4) обоеполые и тычиночные цветки (10.8–15.9%); 5) обоеполые и пестичные цветки (1.0–3.0%). Установлено, что за пять лет наблюдений (2019–2023) особи разных половых форм не меняли пол цветков, и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

**Ключевые слова:** *Ranunculus auricomus*, триэция, морфология цветка, половой спектр, ценопопуляция

**DOI:** 10.31857/S0006813624060058, **EDN:** PZRUUS

Изменение половой дифференциации вида на протяжении ареала – интересное, но мало изученное явление популяционной жизни растений. Существуют по крайней мере две основные причины этого – объективная и субъективная. Последняя связана с невнимательностью исследователей и неверным определением пола цветков или особей. Объективная причина основывается на лабильности половой дифференциации вида или совмещении половых форм у растений одного вида. В обзоре Н. Когрелайнен (1998) приведены сведения об изменении пола под действием факторов окружающей среды или искусственного воздействия у 105 видов растений. Однако все эти случаи относятся только к двум половым формам – диэции и моноэции. Тем не менее для растений с иными формами половой дифференциации (гинодиэция, андродиэция, субдиэция и др.) известны факты кардинального изменения в соотношении половых форм на популяционном уровне. И здесь необходимо четко разделять причины таких перестроек. С одной стороны, это связано с особенностями самой половой формы, обусловленными

ее происхождением, эволюцией и поддержанием. Например, для целого ряда гинодиэтических или андродиэтических видов характерно наличие в популяциях не только обоеполых, женских или мужских особей соответственно, но и гиномоноэтических или андромоноэтических особей соответственно (Knuth, 1898; Demyanova, 1985, 2011, 2013; Godin, 2019, 2020). С другой стороны, у некоторых видов действительно в разных частях ареала описаны разные половые формы. Например, *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae) в Финляндии характеризуется триэцией (Alatalo, Molau, 2001), а на Аляске (Morris, Doak, 1998) – гинодиэцией. Популяции *Pachycereus pringlei* (Cactaceae) могут быть триэтическими и гинодиэтическими (Fleming et al., 1998). В обоих случаях переход между триэцией и гинодиэцией связан с “потерей” или “приобретением” мужских особей. Анализ литературы показывает, что совмещение разных половых форм у одного вида часто наблюдается в крупных и полиморфных родах (Knuth, 1898; Demyanova, 1985). *Ranunculus* L. принадлежит к одному из таких родов. Он насчитывает до 600 видов, встречающихся

во всех географических зонах – от арктических тундр до пустынь и от низкогорий до альпийских поясов (Tamura, 1995). Среди его представителей встречаются виды с разными формами половой дифференциации: андромоноэция (*Ranunculus alpestris* L., *R. glacialis* L.; Knuth, 1898), гиномоноэция (*R. arvensis* L., *R. hybridus* Biria, *R. trichophyllus* Chaix s.l.; Schulz, 1890; Knuth, 1898), гинодиэция (*R. acris* L., *R. bulbosus* L., *R. repens* L., *R. walo-kochii* Hörandl et Gutermann; Knuth, 1898; Demyanova, 2011; Godin, 2023a), андродиэция (*R. pedatus* subsp. *silvestraceus* (Dubovik) Elenevsky et Derv.-Sok.; Demyanova, 2013; *R. ficaria* subsp. *ficaria*; Godin, 2024).

*Ranunculus* agg. *auricomus* L. (лютик золотистый) – кистекорневое поликарпическое растение с эпигеогенным коротким корневищем, гемикриптофит, мезофит (Rabotnov, Saurina, 1971). Его ареал простирается от Южной Европы на север до Гренландии и на восток через Северную Азию до полуострова Сьюард на Аляске (Tzvelev, 2001). Встречается на лугах, лесных полянах и опушках, окраинах болот, в болотистых лесах, среди кустарников. В европейской части России входит в состав травостоя следующих ассоциаций: *Deschampsio-Festucetum pratensis*, *Deschampsio-Agrostietum tenuis*, *Sedo acris-Agrostietum tenuis*, *Carici vulpinae-Deschampsietum cespitosae*, *Geranio pratense-Filipenduletum ulmariae*, *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae*, *Poo palustris-Alopecuretum pratensis*, *Anthoxantho-Agrostietum* (Vasilevich, Bibikova, 2007; Shchukina, 2008, 2009).

*R. agg. auricomus* представляет собой комплекс видов, обладающий высоким морфологическим полиморфизмом, многие представители которого полиплоиды (преимущественно аллополиплоиды от тетра- до октаплоидов), с широким распространением факультативного апомиксиса (Rozanova, 1922, 1925; Tzvelev, 1994; Hörandl, 2008; Karbstein et al., 2020). Сведения о половой дифференциации этого видового комплекса крайне немногочисленны. А. Schulz (1890) упоминает, что в Тюрингии (Германия) крайне редко встречаются пестичные цветки, которые располагаются на одной особи с обоеполыми цветками (гиномоноэцичные особи) или на отдельных особях (женские). Следовательно, в Тюрингии для этого видового комплекса характерна гинодиэция. В Кургурском лесном заказнике (Пермский край) у *R. auricomus* Е. И. Демьяновой (Demyanova, 1990) были впервые выявлены андродиэция и высокая варибельность

частоты особей с тычиночными цветками – от 0.1 до 15.0%. Она показала, что популяции этого вида состоят из трех типов особей: с обоеполыми цветками (92%), с обоеполыми и тычиночными цветками (6.5%) и с тычиночными цветками (1.5%) (Demyanova, 2013). Неоднозначность, слабая изученность и противоречивость сведений о половой экспрессии этого видового комплекса предопределили цель данной работы – выявление половой дифференциации *R. agg. auricomus* в Московской области.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus* agg. *auricomus* проведено в течение пяти лет с 2019 по 2023 г. в Московской области. В связи с большим морфологическим полиморфизмом этого видового комплекса для сбора материала и дальнейшего анализа использовали только растения с сильно, но в разной степени рассеченными пластинками розеточных листьев (Tzvelev, 2001). Проанализированы морфологические особенности 50 обоеполых, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков, собранных с 10 особей разных половых форм. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветка измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих околоцветник, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проводилось методом окрашивания в ацетокармине. Для приготовления препаратов использованы все пыльники из цветка. Препарат изучался под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пыльцевых зерен проводился в 15 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 200–300 пыльцевых зерен. В результате изучена пыльца 50 обоеполых и 50 тычиночных цветков 10 особей разных половых форм. Определение размеров пыльцевых зерен проводилось на тех же препаратах. Измерение осуществляли с помощью окуляр-микрометра при увеличении 16×40. Изучена пыльца по двум признакам: экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверялась по методике Робинсона (Robinson, 1924): поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором

перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших – не окрашивается.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min-max), среднее значение ( $M$ ) и ошибка ( $m$ ). Сравнение средних арифметических проведено с помощью  $t$ -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

Ординация обоеполюх, тычиночных и пестичных цветков проведена с помощью метода главных компонент. Поскольку в пестичных цветках полностью отсутствует андроцей, то в анализ включены

только параметры цветков, характеризующие чашечку, венчик и гинецей. Значения параметров 50 обоеполюх, 50 тычиночных и 50 пестичных цветков усреднены для каждой из 10 обоеполюх, мужских и женских особей. Перед определением главных компонент проведена нормировка путем центрирования значений признаков к их средним арифметическим (Zhivotovskii, 1979).

С 2019 по 2023 г. изучена половая структура семи ценопопуляций (ЦП) *R. aggr. auricomus* в разных растительных сообществах Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. ст. Аникеевка. Лисохвостно-щучково-разнотравный луг. Общее проективное покрытие

**Таблица 1.** Значения морфологических параметров обоеполюх, тычиночных и пестичных цветков *Ranunculus aggr. auricomus* в Московской области

**Table 1.** Values of morphological characters of perfect, staminate and pistillate flowers of *Ranunculus aggr. auricomus* in Moscow Region

Признак Morphological character	Цветок Flower	Min–Max	$M \pm m$	$p$
Диаметр чашечки, мм Calyx diameter, mm	b	11.0–13.0	11.8 ± 0.3	<b>0.000*</b>
	s	8.0–10.0	9.2 ± 0.3	<b>0.000**</b>
	p	9.0–10.0	9.4 ± 0.2	0.618***
Длина чашелистиков, мм Sepal length, mm	b	4.6–5.0	4.8 ± 0.1	0.180
	s	4.3–5.0	4.6 ± 0.1	<b>0.000</b>
	p	3.3–4.3	3.8 ± 0.2	<b>0.000</b>
Ширина чашелистиков, мм Sepal width, mm	b	2.8–4.5	3.6 ± 0.3	<b>0.019</b>
	s	2.8–3.0	2.9 ± 0.1	<b>0.001</b>
	p	2.2–2.9	2.5 ± 0.1	<b>0.001</b>
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b	14.0–16.0	15.0 ± 0.4	<b>0.000</b>
	s	10.0–12.0	11.2 ± 0.3	<b>0.000</b>
	p	11.0–13.0	12.0 ± 0.3	0.071
Длина лепестков, мм Petal length, mm	b	6.6–6.8	6.7 ± 0.1	<b>0.000</b>
	s	4.3–5.5	5.1 ± 0.2	<b>0.000</b>
	p	5.3–5.6	5.4 ± 0.1	0.143
Ширина лепестков, мм Petal width, mm	b	6.8–7.0	6.9 ± 0.1	<b>0.000</b>
	s	3.8–5.3	4.8 ± 0.2	<b>0.000</b>
	p	5.7–6.0	5.8 ± 0.1	<b>0.000</b>
Число тычинок, шт. Number of stamens	b	5–38	27.6 ± 1.0	0.379
	s	26–32	28.8 ± 0.9	
Длина тычиночных нитей, мм Filament length, mm	b	1.3–2.5	1.9 ± 0.2	0.070
	s	1.0–1.8	1.5 ± 0.1	
Длина пыльников, мм Anther length, mm	b	1.0–1.2	1.1 ± 0.04	<b>0.000</b>
	s	0.8–0.9	0.8 ± 0.02	
Ширина пыльников, мм Anther width, mm	b	0.3–0.5	0.4 ± 0.01	<b>0.000</b>
	s	0.3–0.4	0.3 ± 0.01	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen grains, μm	b	28.8–32.5	31.1 ± 0.4	0.113
	s	30.0–35.0	32.1 ± 0.4	

Таблица 1 (окончание)

Table 1 (end)

Признак Morphological character	Цветок Flower	Min-Max	$M \pm m$	<i>p</i>
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b s	58.3–64.8 76.2–89.7	61.3 ± 3.2 82.4 ± 3.6	<b>0.000</b>
Число плодолистиков, шт. Number of carpels	b s p	30–40 28–35 50–60	36.0 ± 1.7 32.6 ± 1.3 56.6 ± 1.7	0.116 <b>0.000</b> <b>0.000</b>
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b s p	1.1–1.5 0.6–0.8 1.1–1.3	1.3 ± 0.1 0.7 ± 0.1 1.1 ± 0.1	<b>0.000</b> 0.060 <b>0.000</b>
Ширина завязи, мм Ovary width, mm	b s p	0.9–1.2 0.5–0.6 0.7–0.9	1.0 ± 0.1 0.5 ± 0.1 0.8 ± 0.1	<b>0.000</b> <b>0.000</b> <b>0.000</b>
Длина стилодия, мм Stylodium length, mm	b s p	0.5–0.6 0.3–0.5 0.5–0.7	0.6 ± 0.03 0.4 ± 0.03 0.6 ± 0.03	<b>0.000</b> 0.410 <b>0.000</b>
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b s p	0.13–0.15 0.08–0.10 0.15–0.18	0.14 ± 0.01 0.08 ± 0.01 0.17 ± 0.01	<b>0.000</b> <b>0.000</b> <b>0.000</b>

**Примечание.** Минимальное (Min) и максимальное (Max) значения признака;  $M$  – среднее арифметическое значение признака;  $m$  – его ошибка; **полужирным** шрифтом выделены значения критерия Стьюдента, показывающие наличие достоверных различий; b – обоеполые; s – тычиночные; p – пестичные цветки; \* – различия между обоеполыми и тычиночными цветками, \*\* – обоеполыми и пестичными цветками; \*\*\* – тычиночными и пестичными цветками.

**Note.** Min-max – minimum and maximum values of character;  $M$  – mean value;  $m$  – mean error; **bold** font indicates the values of the Student's t-test showing significant differences; b – perfect; s – staminate, and p – pistillate flowers; \* – differences between perfect and staminate flowers; \*\* – differences between perfect and pistillate flowers, \*\*\* – differences between staminate and pistillate flowers.

(ОПП) – 95%, проективное покрытие вида (ППВ) – 8%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Ranunculus acris* L., *Carex cespitosa* L., *C. acuta* L.

ЦП 2. МО, городской округ Мытищи, окр. пос. Нагорное. Овсяницево-разнотравный луг. ОПП – 95%, ППВ – 10%. Доминанты: *Festuca rubra* L., *Agrostis capillaris* L., *Phleum pratense* L., *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus acris*, *Deschampsia cespitosa*, *Rumex acetosa* L., *Galium mollugo* L., *G. boreale* L.

ЦП 3. МО, Истринский р-н, окр. пос. Павловская Слобода. Щучково-лисохвостно-луговоовсяницевоый луг. ОПП – 85%, ППВ – 5%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca rubra*, *Geum rivale* L., *Stellaria graminea* L., *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter et Burdet.

ЦП 4. МО, Истринский р-н, окр. пос. Павловская Слобода. Полевицево-разнотравный суходольный луг. ОПП – 90%, ППВ – 3%. Доминанты: *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum* L., *Centaurea jacea* L., *Phleum pratense*, *Festuca rubra*, *Leucanthemum vulgare* Lam., *Achillea millefolium* L., *Prunella vulgaris* L.

ЦП 5. МО, городской округ Долгопрудный, окр. г. Долгопрудный. Манжетково-щучковый луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla acutiloba*, *Trifolium medium* L., *Achillea millefolium* L., *Festuca rubra*, *Phleum pratense*.

ЦП 6. МО, городской округ Красногорск, окр. дер. Путилково. Осоково-разнотравный заболоченный луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Carex cespitosa* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Caltha palustris* L., *Bistorta officinalis* Delarbre, *Cirsium palustre* (L.) Scop., *Coronaria flos-cuculi*, *Cardamine pratensis* L.

ЦП 7. МО, городской округ Пушкинский, окр. г. Пушкино. Влажный разнотравный луг. ОПП – 95%, ППВ – 3%. Доминанты: *Centaurea phrygia* L., *Succisa pratensis* Moench, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Deschampsia cespitosa*, *Alchemilla acutiloba*.

В исследованных ЦП регулярным способом на трансектах закладывались учетные площадки размерами 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла от 10 до 50 м<sup>2</sup>. В качестве счетной единицы использована особь. На трансекте проанализированы все встречающиеся генеративные

особи во время массового цветения вида и определен их половой статус. В каждой ЦП изучено от 202 до 217 особей генеративного периода.

Для выявления флюктуаций половой структуры в двух ЦП (№ 1, 2) проведен анализ полового спектра в течение пяти лет. Кроме того, поставлен опыт по выявлению возможности смены половой дифференциации цветков у особей. Для этого в ЦП 1 в 2019 г. этикетированы по пять особей разных половых форм и в дальнейшем каждый год проанализирован их тип цветков.

Оценка частот половых форм проведена с учетом рекомендаций R. R. Sokal и F. J. Rohlf (2012). Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых форм в ЦП использован критерий *G*. Величина *G* распределена как хи-квадрат, а число степеней свободы вычисляется по формуле  $df = (k - 1)(m - 1)$ , где *k* – число сравниваемых ЦП; *m* – число половых форм. Результаты вычислений представлены в табл. 2 и 3.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение половой дифференциации *Ranunculus aggr. auricomus* показало, что этот видовой комплекс образует три типа цветков: обоеполые, тычиночные и пестичные.

**Морфология цветков.** Цветки гемициклические, с двойным околоцветником, гетеромерные: пентамерные в чашечке и венчике, полимерные в андроцее и гинецее. Одна из отличительных особенностей венчика этого видового комплекса – его апеталия, когда до 80% особей в ценопопуляциях имеют недоразвитые лепестки. Ранее были подробно описаны цветки двух близкородственных видов (*Ranunculus acris* и *R. cassubicus* – Godin, 2023a, b), поэтому ограничусь лишь приведением данных о структурных и размерных отличиях трех типов цветков у *R. aggr. auricomus*.

В обоеполых цветках наблюдается высокая изменчивость числа тычинок (см. табл. 1): встречаются цветки с небольшим числом тычинок (до 5 шт.). Однако выделять еще один тип цветка (с частичной андростерильностью) скорее всего не целесообразно, поскольку они не образуются на отдельных особях (что, например, наблюдалось у *R. cassubicus*). С функциональной точки зрения это тоже обоеполые цветки, обладающие фертильными андроцеом и гинецеом.

Различий в строении околоцветника между обоеполыми, тычиночными и пестичными цветками не выявлено. В пестичных цветках полностью редуцирован андроцей, не осталось даже рудиментов тычинок. В тычиночных цветках гинецей

**Таблица 2.** Половой спектр ценопопуляций *Ranunculus aggr. auricomus* в Московской области

**Table 2.** Sex ratio in populations of *Ranunculus aggr. auricomus* in Moscow Region

Номер ЦП No of populations	Число особей, шт. Number of plants	Соотношение особей (%) с Sex ratio (%) of plants with				
		обоеполыми цветками perfect flowers	тычиночными цветками staminate flowers	пестичными цветками pistillate flowers	обоеполыми и пестичными цветками perfect and pistillate flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers
1	202	79.2 ± 2.9	3.4 ± 1.3	3.0 ± 1.2	2.0 ± 1.0	12.4 ± 2.6
2	217	77.9 ± 2.8	3.7 ± 1.3	2.8 ± 1.1	1.8 ± 0.9	13.8 ± 2.7
3	212	77.4 ± 2.9	2.8 ± 1.1	3.8 ± 1.3	2.4 ± 1.0	13.7 ± 2.7
4	208	76.9 ± 2.9	3.8 ± 1.3	2.4 ± 1.1	1.0 ± 0.7	15.9 ± 2.9
5	203	78.8 ± 2.9	3.0 ± 1.2	3.4 ± 1.3	3.0 ± 1.2	11.8 ± 2.6
6	203	80.8 ± 2.8	3.4 ± 1.3	1.0 ± 0.7	1.5 ± 0.8	13.3 ± 2.7
7	204	78.4 ± 2.9	3.9 ± 1.4	3.9 ± 1.4	2.9 ± 1.2	10.8 ± 2.5

**Примечание.** Участие половых форм представлено в виде  $M \pm m$ , где *M* – среднее арифметическое значение признака; *m* – его ошибка.

**Note.** The shares of sexual forms are presented as  $M \pm m$ ; *M* – mean value; *m* – mean error.

**Таблица 3.** Половая структура ценопопуляций *Ranunculus aggr. auricomus* в разные годы исследования**Table 3.** Sex ratio in *Ranunculus aggr. auricomus* populations in different years

Год Year	Число особей Number of plants	Соотношение особей с, % Sex ratio (%) of plants with					G	P
		обоеполыми цветками perfect flowers	тычиночными цветками staminate flowers	пестичными цветками pistillate flowers	обоеполыми и пестичными цветками perfect and pistillate flowers	обоеполыми и тычиночными цветками perfect and staminate flowers		
ЦП 1 / Population 1								
2019	202	79.2±2.9	3.4±1.3	3.0±1.2	2.0±1.0	12.4±2.6	1.478	0.831
2020	190	80.1±2.8	3.0±1.3	2.9±1.2	1.9±1.0	12.1±2.6		
2021	200	78.7±2.9	2.8±1.3	3.1±1.2	1.8±1.0	13.6±2.6		
2022	198	79.6±2.9	3.1±1.3	3.2±1.2	2.1±1.0	12.0±2.6		
2023	204	80.4±2.9	3.3±1.2	2.8±1.2	2.0±1.0	11.5±2.6		
ЦП 2 / Population 2								
2019	217	77.9±2.8	3.7±1.3	2.8±1.1	1.8±0.9	13.8±2.7	2.636	0.620
2020	210	78.2±2.8	3.6±1.3	2.7±1.1	1.7±0.9	13.8±2.7		
2021	206	76.8±2.8	3.5±1.3	2.5±1.1	1.8±0.9	15.4±2.8		
2022	212	75.9±2.9	3.4±1.3	2.4±1.1	1.9±0.9	16.4±2.8		
2023	198	77.3±2.8	3.5±1.3	2.7±1.1	1.8±0.9	14.7±2.7		

**Примечание.** Участие половых форм представлено в виде  $M$ , где  $M$  – среднее арифметическое значение признака;  $G$  – коэффициент достоверности различий соотношения половых форм;  $P$  – достоверность различий.

**Note.** The shares of sexual forms are presented as  $M$  – mean value;  $G$  –  $G$ -test;  $P$  – significance of differences.

сильно редуцирован, представлен небольшими стерильными плодolistиками: практически незаметные рыльца не дают окрашивания со слабым раствором перманганата калия. Фертильность пыльцы в тычиночных цветках значимо выше, чем в обоеполых (см. табл. 1).

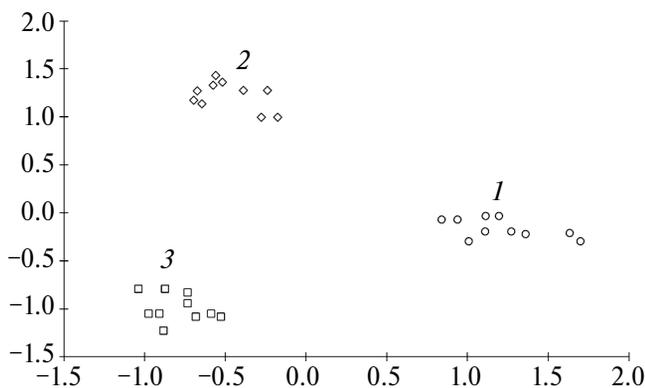
**Размерные различия цветков.** Выявлены статистически существенные различия по ряду параметров между обоеполыми, тычиночными и пестичными цветками (см. табл. 1).

Тычиночные цветки по размерам многих исследованных признаков статистически меньше, чем аналогичные параметры обоеполых цветков (см. табл. 1). Исключение составляют только четыре признака – длина чашелистиков, число тычинок и плодolistиков, экваториальный диаметр пыльцевых зерен, по которым оба типа цветков значимо не различались.

При сравнении обоеполых и пестичных цветков выделяется три группы признаков (см. табл. 1). В первую группу отнесены параметры, значения

которых значимо больше у обоеполых цветков в сравнении с пестичными: все характеристики чашечки и венчика, ширина завязи. Вторую группу составляют признаки, значения которых существенно выше у пестичных цветков: число плодolistиков и диаметр рыльца. К третьей группе принадлежат признаки, по значениям которых оба типа цветков значимо не различаются: длина завязи и стилодия.

Сравнение размерных показателей тычиночных и пестичных цветков позволило разбить их на три группы (см. табл. 1). Первую группу составляют признаки, по значениям которых эти типы цветков значимо не различаются: диаметр чашечки и венчика, длина лепестка. Во вторую группу отнесены два признака, значения которых существенно выше у тычиночных цветков: длина и ширина чашелистиков. Все параметры гинецея и ширина лепестков принадлежат к третьей группе признаков, значения которых значимо больше у пестичных цветков.



**Рис. 1.** Ординация обоеполых, пестичных и тычиночных цветков *Ranunculus aggr. auricomus* методом главных компонент.

По оси *X* – первая главная компонента, по оси *Y* – вторая главная компонента; 1 – обоеполые; 2 – пестичные; 3 – тычиночные цветки.

**Fig. 1.** Ordination of perfect, pistillate, and staminate flowers in *Ranunculus aggr. auricomus* by the principal component analysis (PCA).

*X*-axis – PCA 1, *Y*-axis – PCA 2; 1 – perfect; 2 – pistillate; 3 – staminate flowers.

**Ординация цветков разных половых форм.** По размерам околоцветника и гинецея обоеполые, тычиночные и пестичные цветки четко разделились на три группы в плоскости первых двух главных компонент, которые суммарно объясняют 86.2% дисперсии (рис. 1). С первой главной компонентой тесно связаны: диаметр чашечки ( $r = 0.958$ ), диаметр венчика ( $r = 0.958$ ), ширина чашелистика ( $r = 0.741$ ), длина и ширина лепестков ( $r = 0.946$  и  $0.915$  соответственно), длина и ширина завязи ( $r = 0.751$  и  $0.883$  соответственно). Первую главную компоненту можно интерпретировать как “общие размеры цветка”. По перечисленным выше признакам обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные и пестичные. Вторая главная компонента объясняет 32.3% дисперсии и положительно коррелирует с числом плодолистиков ( $r = 0.876$ ), длиной стилодия ( $r = 0.771$ ) и диаметром рыльца ( $r = 0.927$ ), отрицательно – с длиной чашелистика ( $r = -0.771$ ). Вторую главную компоненту можно охарактеризовать как “степень развития женских генеративных органов в цветке”. Уменьшение значений параметров гинецея происходит в следующем ряду: пестичные – обоеполые – тычиночные.

**Распределение разных типов цветков на особях.** В исследованных ценопопуляциях обоеполые,

тычиночные и пестичные цветки встречались в разных комбинациях на пяти типах особей, образующих: 1) только обоеполые цветки; 2) только тычиночные цветки; 3) только пестичные цветки; 4) обоеполые и тычиночные цветки; 5) обоеполые и пестичные цветки. Таким образом, в Московской области *R. aggr. auricomus* характеризуется триэцией, которая сопровождается гино- и андромоноэцией.

**Синфлоресценции.** Синфлоресценции *Ranunculus aggr. auricomus* представляют собой вариант закрытого тирса, субъединицы которого – дихазии с разными вариантами редукции. Довольно часто наблюдается недоразвитие одного или реже обоих цветков на боковых осях дихазия, в результате чего он становится 2- или 1-цветковым соответственно. Число дихазиев в синфлоресценциях сильно варьирует, что обуславливает высокую изменчивость числа цветков у особей: их число колеблется от 1 до 12.

Анализ пространственного расположения разных типов цветков в синфлоресценциях у гино- и андромоноэцичных особей показал следующее. Обоеполые цветки занимают терминальное положение на верхушке оси тирса и в дихазиях паракладиев. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей и пестичные цветки у гиномоноэцичных особей формируются всегда на боковых осях дихазиев, т.е. на побегах самых высоких порядков ветвления.

Пространственное расположение обоеполых и тычиночных цветков у андромоноэцичных особей и обоеполых и пестичных цветков у гиномоноэцичных особей в течение пяти лет наблюдений за этикетированными растениями не изменялось. Доля обоеполых и однополых цветков у таких особей варьировала в широких пределах за счет изменения общего числа цветков в синфлоресценциях. Например, у проанализированных особей в ЦП 1 доля тычиночных цветков варьировала от 33 до 80% общего числа цветков в течение пяти лет наблюдений. У всех пяти половых форм особей *R. aggr. auricomus* не зарегистрировано появление цветков противоположного пола и смены, хотя бы частичной, половой дифференциации не отмечено.

**Половая структура ценопопуляций.** В половом спектре исследованных семи ценопопуляций всегда преобладали особи с обоеполыми цветками (от 76.9 до 80.8% от общего числа генеративных особей). Из других вариантов особей наиболее распространены андромоноэцичные растения,

частота которых варьировала от 10.8 до 15.9%. Все остальные половые формы особей встречались довольно редко (см. табл. 2).

Соотношение особей с разными типами цветков в пределах двух отдельных ЦП (1 и 2) не претерпело заметных изменений в разные года ( $G = 1.478-2.636$  при  $P > 0.620$ ) (см. табл. 3). Таким образом, половая структура ЦП *R. agg. auricomus* достаточно стабильна и может служить одним из маркеров биологических особенностей данного вида на популяционном уровне.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что *Ranunculus agg. auricomus* в Московской области обладает половым полиморфизмом в форме триэции, которая сочетается с гино- и андромоноэцией.

Хотя триэция – довольно редко встречающаяся половая форма, с момента выхода обзора по ней (Godin, 2022) число триэцичных видов увеличилось на два: *Idesia polycarpa* (Salicaceae) (Wang et al., 2021) и *Ranunculus agg. auricomus*. Обнаружение триэции у *Ranunculus agg. auricomus* не случайность. Дело в том, что этот видовой комплекс полностью соответствует описанному ранее эколого-морфологическому облику триэцичных растений: гемикриптофит, травянистое поликарпическое растение, биотический способ опыления, сухие плоды, широкое распространение в умеренных широтах Бореального подцарства Голарктического царства, наличие популяций с разной половой дифференциацией особей, более высокая фертильность пыльцы тычиночных цветков в сравнении с обоеполами, наличие полиплоидии. Тем не менее это всего лишь второй триэцичный вид в семействе Ranunculaceae и первый вид в роде *Ranunculus* L. (Godin, 2022). Вполне возможно предположить выявление других видов из этого семейства, обладающих триэцией.

Анализ данных литературы и собственные наблюдения показывают, что в разных частях ареала *R. agg. auricomus* половая дифференциация изменяется и встречаются гинодиэцичные (Schulz, 1890), андродиэцичные (Demyanova, 2013) и триэцичные популяции. Нет никаких оснований сомневаться в результатах исследования полового полиморфизма указанными авторами, поэтому остается ответить на вопрос о причинах изменения половой структуры популяций.

Анализируя половой спектр триэцичных ценопопуляций в Московской области и биологические особенности *R. agg. auricomus*, необходимо остановиться на трех фактах. Во-первых, во всех исследованных местообитаниях отмечается встречаемость *R. agg. auricomus* и *R. cassubicus* в смежных сообществах или даже наблюдается совместное произрастание обоих видов в одном фитоценозе (личные наблюдения). Кроме того, обнаруживается перекрывание времени цветения у этих двух видов: как правило пик цветения *R. cassubicus* совпадает с началом цветения *R. agg. auricomus*. Во-вторых, обращает на себя внимание некоторое сходство в половой экспрессии обоих видов: у *R. cassubicus* гинодиэция сопровождается гиномоноэцией и наличием частично андростерильных цветков (число тычинок сильно варьирует) (Godin, 2023b). Аналогичная ситуация встречается и у *R. agg. auricomus*. В-третьих, *R. agg. auricomus* в европейской части своего ареала представлен чрезвычайно сложным комплексом популяций самосовместимых растений, отличающихся друг от друга происхождением, плоидностью, соотношением степени амфимиксиса и апомиксиса при завязывании семян и способных гибридизировать между собой в разных комбинациях (Hörandl, 2008; Karbstein et al., 2020; Bradican et al., 2023). Учитывая все перечисленное, можно выдвинуть следующую гипотезу. Во время цветения пыльца *R. cassubicus* возможно неоднократно попадала на цветки *R. agg. auricomus*, что могло в конце концов привести к образованию пестичных цветков у последнего. Образование семян за счет амфимиксиса и апомиксиса “закрепило” участие женских особей в популяциях. Следовательно, наличие у *R. agg. auricomus* андромоноэцичных особей можно рассматривать как наследие “андродиэцичного состояния”, а гиномоноэцичных особей – приобретение, связанное с появлением гинодиэции. Конечно же сходная ситуация взаимного расположения *R. agg. auricomus* и *R. cassubicus* и частичного совмещения их цветения характерна, наблюдается и в Пермском крае, однако у *R. cassubicus* в этом регионе половой полиморфизм не выявлен. Таким образом, в пределах европейской части ареала *R. agg. auricomus* с востока на запад наблюдается переход от андродиэции (Пермский край) через триэцию (Московская область) к гинодиэции (Германия) или наоборот. В настоящее время сложно понять и объяснить причины таких кардинальных перестроек в половой дифференциации.

Хотя можно предположить, что из-за широкого распространения факультативного апомиксиса в разных частях ареала возможно формирование и поддержание “локальных состояний” в половой экспрессии вида, когда популяции в разных регионах будут значительно отличаться друг от друга по составу и соотношению половых форм.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

*Ranunculus* aggr. *auricomus* в Московской области – триэцичный вид, образующий три типа цветков: обоеполые (с фертильными тычинками и плодolistиками), пестичные (полное отсутствие тычинок) и тычиночные (с фертильными тычинками и редуцированными нефункционирующими плодolistиками). Околоцветник обоеполых цветков крупнее, чем у тычиночных и пестичных. Проанализированные семь ценопопуляций включали пять типов особей, образующих: 1) обоеполые цветки (76.9–80.8% от общего числа генеративных особей); 2) тычиночные цветки (2.8–3.9%); 3) пестичные цветки (1.0–3.9%); 4) обоеполые и тычиночные цветки (10.8–15.9%); 5) обоеполые и пестичные цветки (1.0–3.0%). В течение пяти лет наблюдений (2019–2023) особи разных половых форм не меняли пол цветков и половая структура ценопопуляций оставалась стабильной, без резких колебаний.

### БЛАГОДАРНОСТИ

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alatalo J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). – Nord. J. Bot. 21(4): 365–372.  
https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x
- Bradican J.P., Tomasello S., Boscutti F., Karbstein K., Hörandl E. 2023. Phylogenomics of Southern European taxa in the *Ranunculus auricomus* Species complex: the apple doesn't fall far from the tree. – Plants. 12(21): 3664.  
https://doi.org/10.3390/plants12213664
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. Бот. журн. 70(10): 1289–1301.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 1990. Половой полиморфизм цветковых растений: Дис. ... докт. биол. наук. М. 299 с.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). – Бот. журн. 96(10): 1297–1315.
- [Demjanova] Демьянова Е.И. 2013. О половом полиморфизме некоторых андродиэцичных растений. – Бот. журн. 98(9): 1139–1146.
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). – Evol. Ecol. 12(3): 279–289.  
https://doi.org/10.1023/a:1006548132606
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. – Бот. журн. 104(5): 669–683.  
https://doi.org/10.1134/S0006813619050053
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. – Бот. журн. 105(3): 236–252.  
https://doi.org/10.31857/S0006813620030023
- [Godin] Годин В.Н. 2022. Триэция у цветковых растений. – Бот. журн. 107(1): 4–17.  
https://doi.org/10.31857/S0006813622010033
- [Godin] Годин В.Н. 2023a. Половой полиморфизм *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) в Московской области. – Бот. журн. 108(1): 13–22.  
https://doi.org/10.31857/S0006813622120031
- [Godin] Годин В.Н. 2023b. Половой полиморфизм *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) в Московской области. – Бот. журн. 108(3): 272–284.  
https://doi.org/10.31857/S0006813623030043
- [Godin] Годин В.Н. 2024. Андродиэция у *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). – Бот. журн. 109(2): 176–187.  
https://doi.org/10.31857/S0006813624020058
- Hörandl E. 2008. Evolutionary Implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). – Int. J. Plant Sci. 169(9): 1219–1228.  
https://doi.org/10.1086/591980
- Karbstein K., Rahmsdorf E., Tomasello S., Hodac L., Hörandl E. 2020. Breeding system of diploid sexuals within the *Ranunculus auricomus* complex and its role in a geographical parthenogenesis scenario. – Ecol. Evol. 10(24): 14435–14450.  
https://doi.org/10.1002/ece3.7073
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 p.
- Korpelainen H. 1998. Labile sex expression in plants. – Biol. Rev. 73(2): 157–180.  
https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00028.x
- Morris W., Doak D. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. – Amer. J. Bot. 85(6): 784–793.  
https://doi.org/10.2307/2446413
- [Rabotnov, Saurgina] Работнов Т.А., Саурин Н.И. 1971. Численность и возрастной спектр некоторых

- ценотических популяций лютиков *Ranunculus acris* L. и *R. auricomus* L. — Бот. журн. 56(4): 476–484.
- Robinsohn I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- [Rožanova] Розанова М.А. 1922. К вопросу о переходных формах между *Ranunculus cassubicus* L. и *R. Auricomus* L. — Журн. русск. бот. о-ва. 7(8): 31–43.
- [Rožanova] Розанова М.А. 1925. Изменчивость *Ranunculus auricomus* и *Ranunculus cassubicus*. — Журн. русск. бот. о-ва. 10(1-2): 95–104.
- [Shchukina] Шукина К.В. 2008. Таволговые и лисохвостные луга поймы реки Вятки. — Бот. журн. 93(5): 713–726.
- [Shchukina] Шукина К.В. 2009. Фитоценотическая характеристика мезофильных настоящих лугов поймы реки Вятки. — Бот. журн. 94(9): 1334–1351.
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen, II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4<sup>th</sup> edition. New York. 937 p.
- Tamura M. 1995. Angiospermae: Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. — In: Engler A., Prantl K. (Hrsg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin. Band 17a. № IV. 550 p.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 1994. О роде лютик (*Ranunculus* L., Ranunculaceae) в Восточной Европе. — Бюл. МОИП. Отд. Биол. 99(5): 64–76.
- [Tzvelev] Цвелёв Н.Н. 2001. Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 100–158.
- [Vasilevich, Bibikova] Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2007. Щучковые и лисохвостные луга Северо-Запада Европейской России. — Бот. журн. 92(1): 29–41.
- Wang Y., Luo A., Lyu T., Dimitrov D., Xu X., Freckleton R.P., Li Y., Su X., Li Y., Liu Y., Sandanov D., Li Q., Hao Z., Liu S., Wang Z. 2021. Global distribution and evolutionary transitions of angiosperm sexual systems. — Ecol. Lett. 24(9): 1835–1847. <https://doi.org/10.1111/ele.13815>
- [Zhivotovskii] Животовский Л.А. 1979. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол. 40(4): 587–602.

## TRIOECY IN *RANUNCULUS AURICOMUS* (RANUNCULACEAE)

V. N. Godin<sup>1</sup>, \*

<sup>1</sup>Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

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

Trioecy is here described for the first time in the perennial herbaceous polycarpic *Ranunculus auricomus* L. (goldilocks buttercup) in the Moscow Region. The study has shown that *R. auricomus* produces three types of flowers, differing in the structure of both the androecium and gynoecium: perfect flowers (with fertile stamens and carpels), pistillate flowers (complete absence of stamens), and staminate flowers (with fertile stamens and reduced nonfunctional carpels). The perfect flowers and their parts are larger than those of the staminate and pistillate flowers. The seven studied populations included five types of plants, forming: 1) perfect flowers (76.9–80.8% of the total number of generative plants); 2) staminate flowers (2.8–3.9%); 3) pistillate flowers (1.0–3.9%); 4) perfect and staminate flowers (10.8–15.9%); 5) perfect and pistillate flowers (1.0–3.0%). Over the five years of observations (2019–2023), plants of different sexual forms did not change the sex of flowers, and the sex ratio in the populations remained stable, with minor fluctuations.

**Keywords:** *Ranunculus auricomus*, trioecy, flower morphology, sex ratio, population

### ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9.

### REFERENCES

- Alatalo J.M., Molau U. 2001. Pollen viability and limitation of seed production in a population of the circumpolar cushion plant, *Silene acaulis* (Caryophyllaceae). — Nord. J. Bot. 21(4): 365–372. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2001.tb00780.x>
- Bradican J.P., Tomasello S., Boscutti F., Karbstein K., Hörandl E. 2023. Phylogenomics of Southern European taxa in the *Ranunculus auricomus* Species complex: the apple doesn't fall far from the tree. — Plants. 12(21): 3664. <https://doi.org/10.3390/plants12213664>
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 70(10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1990. Polovoy polimorfizm tsvetkovykh rasteniy [Sexual polymorphism of flowering plants]: Diss. ... Doct. Sci. Moscow. 299 p. (In Russ.).

- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — Bot. Zhurn. 96(10): 1297–1315 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2013. On the sexual polymorphism of some androdioecious plants. — Bot. Zhurn. 98(9): 1139–1146 (In Russ.).
- Fedorov A.I.A., Artyushenko Z.T. 1975. Organographia illustrata plantarum vascularum. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Fleming T.H., Maurice S., Hamrick J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). — Evol. Ecol. 12(3): 279–289.  
<https://doi.org/10.1023/a:1006548132606>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104(5): 669–683 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105(3): 236–252 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N. 2022. Trioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 107(1): 4–17 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813622010033>
- Godin V.N. 2023a. Sexual polymorphism of *Ranunculus acris* (Ranunculaceae) in the Moscow region. — Bot. Zhurn. 108(1): 13–22 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813622120031>
- Godin V.N. 2023b. Sexual polymorphism of *Ranunculus cassubicus* (Ranunculaceae) in the Moscow region. — Bot. Zhurn. 108(3): 272–284 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030043>
- [Godin] Гордин В.Н. 2024. Androdioecy in *Ranunculus ficaria* ssp. *ficaria* (Ranunculaceae). — Bot. Zhurn. 109(2): 176–187 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813624020058>
- Hörandl E. 2008. Evolutionary Implications of self-compatibility and reproductive fitness in the apomictic *Ranunculus auricomus* polyploid complex (Ranunculaceae). — Int. J. Plant Sci. 169(9): 1219–1228.  
<https://doi.org/10.1086/591980>
- Karbstein K., Rahmsdorf E., Tomasello S., Hodac L., Hörandl E. 2020. Breeding system of diploid sexuals within the *Ranunculus auricomus* complex and its role in a geographical parthenogenesis scenario. — Ecol. Evol. 10(24): 14435–14450.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.7073>
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 S.
- Korpelainen H. 1998. Labile sex expression in plants. — Biol. Rev. 73(2): 157–180.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00028.x>
- Morris W., Doak D. 1998. Life history of the long-lived gynodioecious cushion plant *Silene acaulis* (Caryophyllaceae), inferred from size-based population projection matrices. — Amer. J. Bot. 85(6): 784–793.  
<https://doi.org/10.2307/2446413>
- Rabotnov T.A., Saurina N.I. 1971. The density and the age composition of certain populations of *Ranunculus acris* L. and *R. auricomus* L. — Bot. Zhurn. 56(4): 476–484 (In Russ.).
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133(7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge. 441 p.
- Rožanova M.A. 1922. On the issue of transitional forms between *Ranunculus cassubicus* L. and *Ranunculus auricomus* L. — J. Soc. Bot. Russ. 7: 31–45 (In Russ.).
- Rožanova M.A. 1925. Variation in *Ranunculus auricomus* and *R. cassubicus*. — J. Soc. Bot. Russ. 10(1–2): 95–104 (In Russ.).
- Shchukina K.V. 2008. Meadow-sweet and meadow foxtail meadows in the flood-plain of the Vyatka River. — Bot. Zhurn. 93(5): 713–726 (In Russ.).
- Shchukina K.V. 2009. Phytocoenotic characteristic of the mesophytic typical meadows in the floodplain of the Vyatka River. — Bot. Zhurn. 94(9): 1334–1351 (In Russ.).
- Schulz A. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungsrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen, II. — Bibliotheca Botanica. 17: 1–224.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4<sup>th</sup> edition. New York. 937 p.
- Tamura M. 1995. Angiospermae: Ordnung Ranunculales, Fam. Ranunculaceae. — In: Engler A., Prantl K. (Hrsg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Berlin. Band 17a. No. IV. 550 p.
- Tzvelev N.N. 1994. On genus *Ranunculus* L., Ranunculaceae in East Europe. — Bull. Moscow Soc. Naturalists. Biol. Ser. 99(5): 64–76 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2001. *Ranunculus* L. — In: Flora Europae Orientalis. Vol. 10. Petropoli. P. 100–158 (In Russ.).
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V. 2007. Lime grass and meadow foxtail meadows in the North-Western European Russia. — Bot. Zhurn. 92(1): 29–41 (In Russ.).
- Wang H., Rana S., Li Z., Geng X., Wang Y., Cai Q., Li S., Sun J., Liu Z. 2022. Morphological and anatomical changes during floral bud development of the trioecious *Idesia polycarpa* Maxim. — Braz. J. Bot. 45(2): 679–688.  
<https://doi.org/10.1007/s40415-022-00792-6>
- Wang Y., Luo A., Lyu T., Dimitrov D., Xu X., Freckleton R.P., Li Y., Su X., Li Y., Liu Y., Sandanov D., Li Q., Hao Z., Liu S., Wang Z. 2021. Global distribution and evolutionary transitions of angiosperm sexual systems. — Ecol. Lett. 24(9): 1835–1847.  
<https://doi.org/10.1111/ele.13815>
- Zhivotovskii L.A. 1979. Indicator of similarity of populations by polymorphic traits. — Zhurn. Obshchej biologii. 40(4): 587–602 (In Russ.).

## NOVEL RECORDS OF CHAROPHYTA SPECIES FOR THE SOUTH OF WEST SIBERIA FROM KOLYVANSKOE LAKE

© 2024 г. R. E. Romanov<sup>1, \*</sup>, D. V. Kuzmenkin<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Komarov Botanical Institute RAS  
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

<sup>2</sup>Tigireksky State Nature Reserve  
Nikitina Str., 111, 656043, Barnaul, Russia

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

Received 30.03.2024

Revised 16.04.2024

Accepted 14.05.2024

*Nitella hyalina* and *Coleochaete nitellarum* were found for the first time in the Siberia. *Nitella wahlbergiana*, a new species record for Altai Territory, was spotted in one of the southernmost localities of the species distribution range. All species were growing together with *Chara braunii*, *C. virgata* and *Nitella syncarpa*, rare species in Siberia. This association of rare species allowed recognition of Kolyvanskoe Lake as one of important plant areas for charophytes in North Asia.

**Keywords:** Altai Territory, charophytes, important plant area, rare species, novel records, *Chara braunii*, *Chara virgata*, *Coleochaete nitellarum*, *Nitella hyalina*, *Nitella syncarpa*, *Nitella wahlbergiana*, hotspot

**DOI:** 10.31857/S0006813624060064, **EDN:** PZPMTV

Numerous important plant areas, key for plant protection, were suggested for Altai-Sayan Region (Important Plant Areas..., 2009). All of them are recognized based on species richness of vascular plants, and characters of plant communities. Easily spottable macroscopic algae, mostly charophytes (Charophyta, Characeae), can be helpful in suggestion and evaluation of important plant areas too. The charophytes can be keystone species in some aquatic ecosystems maintaining stable environment, reducing or preventing negative impact of nutrient influx (Schubert et al., 2018 and references herein; Dombrowski et al., 2023). Some important charophyte areas were already suggested for Altai Mountains (Ilyin, 1984a-c) and Yenisei Siberia (Romanov et al., 2022b). Kolyvanskoe Lake located in piedmont area of Altai Mountains was already recognized as a regional natural monument (Krasny kniga..., 2009) and one of important plant areas (Important Plant Areas..., 2009) threatened by recreation (Rusanov et al., 2016). We aimed to report new species records for Asian Russia and Altai Territory, highlighting importance of this lake for protection of rare species of plants, including Charophyta.

### MATERIALS AND METHODS

The specimens were collected by D. V. Kuzmenkin from the shallows of Kolyvanskoe Lake covered with small gravel on 16 and 17 July 2019. They were partly pressed and partly fixed in 70% ethanol. The vouchers were placed in the collection of algae of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg (LE). The specimens collected by V. V. Ilyin and stored in herbaria of the Institute of Botany, Vilnius (BILAS), LE, and the Gorno-Altaysk State University, Gorno-Altaysk were studied by R. E. Romanov. The specimens were studied at different magnifications without any treatment, with help of a Carl Zeiss Stereo Discovery V12 stereo microscope equipped with an AxioCam MRs-5 digital camera (Carl Zeiss AG, Oberkochen, Germany), stereo microscope Olympus SZ61 and microscope Olympus BH2 (Olympus Corporation, Shinjuku, Tokyo, Japan) equipped with Canon EOS80D digital camera (Canon Inc. Operations, Ohta-ku, Tokyo, Japan), and Zeiss Stemi 305 stereo microscope (Carl Zeiss AG, Oberkochen, Germany). The oospores were prepared for scanning electron microscopy as described elsewhere (Romanov

et al., 2015). The cleaned oospores were coated with gold and studied using a Zeiss EVO 40 scanning electron microscope (Carl Zeiss AG, Oberkochen, Germany).

Kolyvanskoe Lake is a regional natural monument located in forest-steppe near the piedmont of Kolyvansky Ridge in Zmeinogorsk District of Altai Territory at 51°21'46.4"N 82°11'43.1"E, at 330 m a.s.l. Its surface area is 4.7 km<sup>2</sup>. This is a small shallow lake with maximal depth of 2.8 m and average depth of 2.2 m (Gubarev et al., 2023). Current salinity of its water is about 100 mg l<sup>-1</sup>; pH – 7.7–8.6 (Bezmaternykh, Vdovina, 2024). It is still oligo-mesotrophic to mesotrophic and notably different from other small lakes in northern piedmont area of Altai Mountains by hydro-chemical traits (Bezmaternykh, Vdovina, 2024). During summer its waters are warmed up well. The lake has abundant aquatic vegetation surveyed several times. It supports populations of rare and regionally protected species of aquatic magnoliophytes (Ilyin, 1984a-c, 1987; Durnikin et al., 2005; Important Plant Areas..., 2009; Krasnaya kniga..., 2009, 2016).

## RESULTS AND DISCUSSION

*Chara aspera* Willd. var. *subinermis* Kütz., *C. braunii* C. C. Gmel., *C. virgata* Kütz., *Nitella hyalina* (DC.) C. Agardh, *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., and *N. wahlbergiana* Wallm. (Fig. 1) were growing together at eastern and northern shallows of Kolyvanskoe Lake, 51°22'23.42" N, 82°12'34.79" E and 51°23'28.22" N, 82°12'36.64" E, at depth of 0.1–0.4 m. Ecorticated species of charophytes harbored abundant thalli of *Coleochaete nitellarum* Jost (Charophyta, Coleochaetophyceae), an endophytic species associated with host species of Characeae only (Fig. 1, d). The specimens collected by V. V. Ilyin in 1973 and 1974 contain *Chara aspera* var. *subinermis*, *C. globularis* Thuill. and *Nitella* sp. (sterile plants from the section *Nitella* R. D. Wood, probably *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh). It allows exclusion of *C. connivens* Salzm. ex A. Braun reported from this lake (Ilyin, 1984a-c, 1987), from the list of algae of the Altai Mountains because those vouchers belong to *C. aspera* var. *subinermis* (our data). It appears impossible to estimate expected changes of species richness of charophytes because of difference between surveys in charophyte collection efforts. In 1973 and 1974, the charophytes were collected by grapnel for mapping of aquatic communities (Ilyin, 1984a-c, 1987), whereas we collected them from nearshore shallows by hand.

This combination of species is really rare in Siberia because of rarity of most species (cf. Ilyin, 1984a-c;

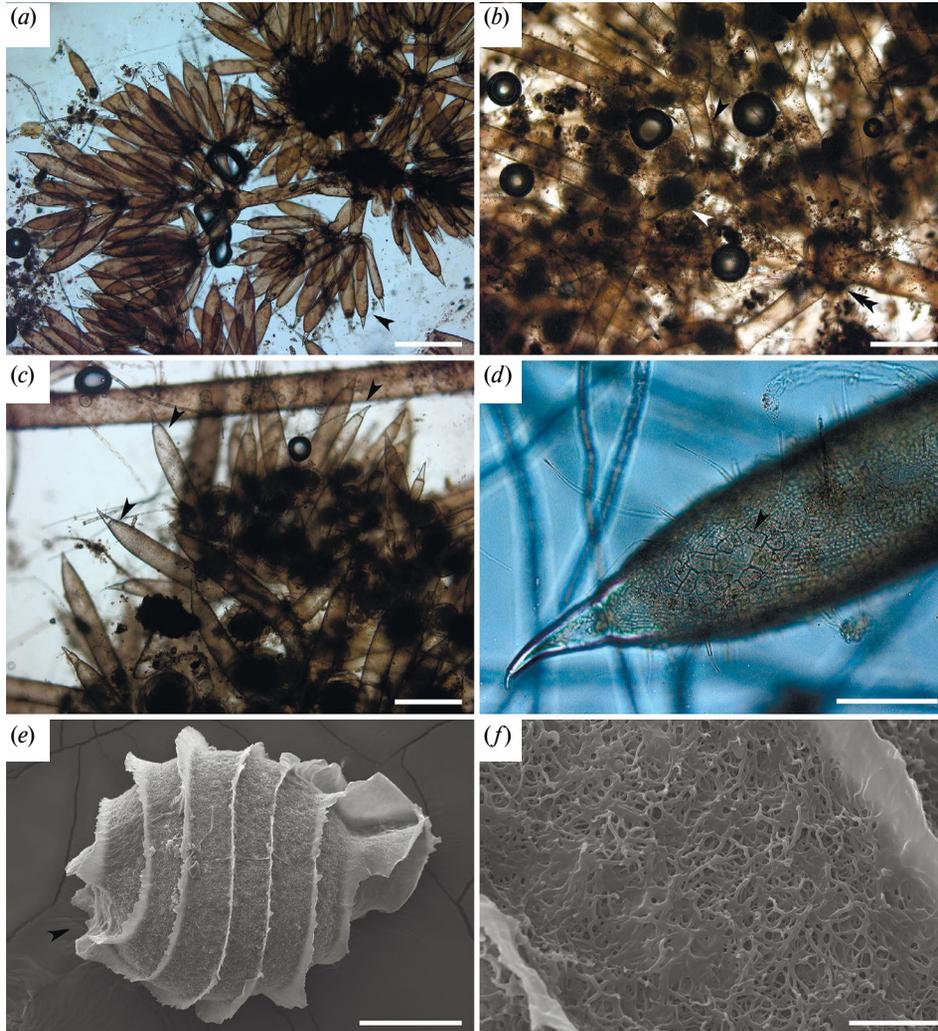
Safonova, 2003; Romanov, Kipriyanova, 2010; Kipriyanova, Romanov, 2013; Sviridenko, Sviridenko, 2016; Romanov, 2017; Romanov et al., unpubl. data). *Nitella hyalina* is a new species for the Siberia, considering that some part of West Siberia (West-Siberian Plain) is situated in Kazakhstan. It was indicated as known from the Altai Mountains (Ilyin, 1984a), but this record seems to be based on old specimens collected in Kazakhstan by Politov (Politow, Politoff) in 1835 from the River Narym, i.e. this record actually belongs to the northern slope of the Tarbagatai Mountains (Tarbagatai jotasy) in South-East Kazakhstan (Romanov, 2021). Few close contemporary localities are situated in the Pavlodar Region of Kazakhstan (Sviridenko, Sviridenko, 2016; Romanov, Zhamangara, unpubl. data). *Nitella hyalina* was reliably known in Asian Russia from South Ural only (Veisberg, Isakova, 2018). *Nitella wahlbergiana* has very few records from Siberia, namely from Kemerovo and Tomsk regions, Altai, Krasnoyarsk and Trans-Baikal territories (Romanov, 2017; Romanov et al., 2024; this study). The new record from Kolyvanskoe Lake is one of southernmost in the species distribution range (see map in Romanov et al., 2024). *Nitella syncarpa* is known from very few localities at south of West Siberia. They are situated in Republic of Altai (Ilyin, 1982; Anissimova, Belyakova, 1997; Zarubina, Sokolova, 2016), Altai Territory: small water body in Volchikha District near the village of Ust-Volchikha, 2000, coll. R. E. Romanov (Romanov, 2011, 2017; Romanov, unpubl. data), as well as in Kurgan, Omsk and Tomsk regions (Sviridenko, Sviridenko, 2016; Romanov, 2017). *Chara braunii* was found in very few scattered localities in Altai Territory, Kemerovo, Omsk and Novosibirsk regions (Romanov, Kipriyanova, 2010; Sviridenko, Sviridenko, 2016; Romanov, 2017) as well as from Tyumen and Irkutsk regions, Khanty-Mansi Autonomous Okrug – Yugra, Republic of Khakasia, Krasnoyarsk Territory (Romanov et al., 2022a, b). *Chara virgata* is known from very few localities in Altai Territory (Romanov, Kipriyanova, 2010; Romanov, 2017), Kemerovo, Novosibirsk, Omsk and Tyumen regions, Republic of Khakasia, Tuva Republic, Krasnoyarsk Territory (Romanov, 2017; Romanov et al., 2022a, b). The same association of species found in Kolyvanskoe Lake in 2019 was not spotted elsewhere in Siberia.

Therefore, species richness of Characeae in this lake can be estimated at eight species, but this number could increase if further studies of the lake will be implemented. Anyway, this number already makes Kolyvanskoe Lake one of key areas for charophytes in Siberia comparable with Chany Lake in Novosibirsk

Region with six species (Romanov, 2009), Tarangul Lake in North Kazakhstan with nine species (Sviridenko, Sviridenko, 2016), and Ingol Lake in Krasnoyarsk Territory with seven species (Romanov et al., 2022b).

*Coleochaete nitellarum* is a new species record for Asian Russia. Its closest locality is known from North

Kazakhstan, where it was spotted at *Chara baueri* A. Braun in small temporary water body (Langangen, Sviridenko, 1995). It is recorded in Russia from Moscow and North-West of European part (Moschkova, Hollerbach, 1986). This species is infrequently reported elsewhere (see references in: Guiry, Guiry,



**Fig. 1.** Key morphological traits of *Nitella hyalina* (a), *N. wahlbergiana* (b, c, e, f), general appearance of *Coleochaete nitellarum* (d) from oz. Kolyvanskoe, Altai Territory: a – heterocleomous whorl of branchlets (accessory branchlets indicated with arrowhead); b – shortened fertile branchlets with shortened secondary rays (arrowheads), double arrowhead indicates axial node; c – two-celled dactyls of shortened fertile branchlets (arrowheads); d – thallus of *C. nitellarum* (arrowhead) inside cell wall of dactyl of lax sterile branchlet of *N. wahlbergiana*; e – general appearance of oospore with strongly flanged spiral ridges forming a crest at the top (arrowhead indicates basal pole); f – roughly spongy surface of oospore. Scale bars: (a–c) – 0.4 mm; (d, e) – 0.1 mm; (f) – 10 μm.

**Рис. 1.** Диагностические признаки *Nitella hyalina* (a), *N. wahlbergiana* (b, c, e, f), внешний вид *Coleochaete nitellarum* (d) из оз. Кольванское, Алтайский край: a – мутовка листьев с короткими аксессуарными листьями (стрелка); b – компактные фертильные листья с укороченными вторичными сегментами (стрелки), двойная стрелка указывает на узел стебля; c – двуклеточные последние сегменты компактных фертильных листьев (стрелки); d – таллом *C. nitellarum* (стрелка) в клеточной стенке последнего сегмента распростертого стерильного листа *N. wahlbergiana*; e – внешний вид ооспоры с резко выступающими ребрами, переходящими в нежную бахрому, образующую на вершине высокий воротничок (стрелка указывает на базальный полюс); f – губчатая поверхность ооспоры. Масштаб: (a–c) – 0.4 мм; (d, e) – 0.1 мм; (f) – 10 мкм.

2024), because it is always associated with species of charophytes (Moschkova, Hollerbach, 1986) and its search requires microscopy of them.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The curators of above-listed herbaria and especially Zofija Sinkevičienė are acknowledged for their help and guidance. The authors are grateful to anonymous reviewer for valuable suggestions for improvement of our manuscript, Ilya Eremin and Anna Erst for their assistance in SEM studies. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences: “History, preservation, study, replenishment of the herbarium funds of the Komarov Botanical Institute of RAS”, no. 124020100148-3.

#### REFERENCES

- Anissimova O.V., Belyakova G.A. 1997. Algal flora of Lake Teletskoye and standing waters of its basin at the territory of the Altai Reserve. – Trudy Tsentralno-chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika 15: 191–203 (In Russ.).
- Bezmatrnykh D.M., Vdovina O.N. 2024. Hydro/chemical regime and bottom sediments of foothill lakes of the Russian Altai in 2022. – Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management 1: 32–45 (In Russ.). <https://doi.org/10.35567/19994508-2024-1-32-45>
- Dombrowski J., King J., Powers M., Wilson J. 2023. Biomass and nutrient storage of aquatic plants along phosphorous gradients in everglades stormwater treatment areas. – Ecological Engineering 195: 107080. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2023.107080>
- Durnikin D.A., Zarubina E.Yu., Koveshnikova A.S. 2005. Dynamics of vegetation of Kolyvanskoe Lake (Altai Territory). – Botanical Research of Siberia and Kazakhstan 11: 84–90 (In Russ.).
- Gubarev M.S., Bezmatrnykh D.M., Sviridov R.K. 2023. Modern data on morphometric characteristics of six foothill lakes of the Russian Altai. – Bulletin AB RGS [Izvestiya AO RGO] 1(68): 5–15 (In Russ.). <https://doi.org/10.24412/2410-1192-2023-16801>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org/> (accessed: 01 February 2024)
- Ilyin V.V. 1982. Flora and vegetation of the Manzserock Lake (Altai). – Bot. Zhurn. 67(2): 210–220 (In Russ.).
- Ilyin V.V. 1984a. Makrofity ozyor Altaya [Macrophytes of the lakes of Altai]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Tomsk. 18 p. (In Russ.).
- Ilyin V.V. 1984b. Makrofity ozyor Altaya [Macrophytes of the lakes of Altai]: Diss. ... Kand. Sci. Gorno-Altaysk. 178 p. (In Russ.).
- Ilyin V.V. 1984c. Kharakteristika ozyor, ikh flory i rastitelnosti [Characteristics of lakes, their flora and vegetation]: The supplement to the Diss. ... Kand. Sci. “Makrofity ozyor Altaya [Macrophytes of the lakes of Altai]”. Gorno-Altaysk. 206 p. (In Russ.).
- Ilyin V.V. 1987. Flora and vegetation of the Kolyvanskoe Lake. – Izvestiya Sibirskogo Otdeleniya AN CCCR. Seriya Biologicheskie Nauki 20(3): 31–38 (In Russ.).
- Important Plant Areas of the Altai-Sayan ecoregion: attempt of identification. 2009. Smelansky I.E., Pronkina G.A., eds. Novosibirsk. 260 p. (In Russ.).
- Kipriyanova L.M., Romanov R.E. 2013. Communities of charophytes in waterbodies and water courses in the north of endorheic basin of the Ob-Irtysch Interfluve (Western Siberia). – Inland Water Biology 6(3): 184–193. <https://doi.org/10.1134/S1995082913020053>
- Krasnaya kniga Altaiskogo kraya. Osobo okhranyaemye prirodnye territorii [Red Data Book of Altai Territory. Nature conservation areas]. 2009. Barnaul. 284 p. (In Russ.).
- Krasnaya kniga Altaiskogo kraya. Tom 1. Redkie i nakhodyaschiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i grzyb [Red Data Book of Altai Territory. Vol. 1. Rare and endangered species of plants and fungi]. 2016. Barnaul. 292 p. (In Russ.).
- Langangen A., Sviridenko B.F. 1995. *Chara baueri* A. Br., a charophyte with a disjunct distribution. – Cryptogamie Algologie 16(2): 125–132.
- Moschkova N.A., Hollerbach M.M. 1986. Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp. 10(1). Zelenye vodorsli. Klass Ulotrikosovy (1) [The identification manual of freshwater algae of the USSR. Iss. 10(1). Chlorophyta: Ulotrichophyceae, Ulotrichales]. Leningrad. 360 p. (In Russ.).
- Romanov R.E. 2009. Charophytes (Charales: Streptophyta) of the south of the West-Siberian Plain. – Plant Life of Asian Russia 1(3): 19–30 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2011. An assessment of protection of species of charophytes (Streptophyta: Charales) in Altai Territory, Novosibirsk and Kemerovo Regions (Siberia, Russia). – In: Vedenie regionalnykh Krasnykh knig: dostizheniya, problemy i perspektivy: sbornik statey po materialam I Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (Volgograd, 22–25 Avgusta 2011 g.) [The curation of regional Red Data Books: achievements, problems and perspectives: proceedings of I All-Russian scientific practical conference (22–25 August 2011, Volgograd)]. P. 180–185 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2017. Assessing conservation status of charophytes (Streptophyta, Charales) in southern regions of West Siberia. – In: Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: proceedings of the 16h International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 5–8 June 2017). P. 58–61 (In Russ.).
- Romanov R.E. 2021. Typification of *Chara* (Charales, Charophyceae) species described by C.F. Lessing, F.J. Ruprecht and M.M. Hollerbach. – Notulae Algarum 213: 1–7.
- Romanov R.E., Anisimova O.V., Anishchenko L.N., Efimov D.Y., Kapitonova O.A., Kipriyanova L.M., Konechnaya G.Yu., Kopyrina L.I., Kotovshchikov A.V., Kurganov A.A., Nikolaenko S.A., Shilov M.P., Smirnova E.V., Vodeneva E.L., Zarubina E.Yu., Zhakova L.V.

- 2022a. The noteworthy new records of charophytes (Charales, Charophyceae) from Russian regions: improvement of species distribution ranges in Eurasia. — *Bot. Zhurn.* 107(5): 466–477.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813622050076>
- Romanov R.E., Efimov D.Yu., Makeeva E.G., Shaulo D.N., Kipriyanova L.M., Zotina T.A., Pospelov I.N., Ebel A.L., Zarubina E.Yu., Polyanskaya D.Yu. 2022b. The charophytes (Characeae, Charophyceae) from the Yenisey Siberia (Russia). — *Turczaninowia* 25, 2: 19–46 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.25.2.2>
- Romanov R.E., Gontcharov A.A., Barinova S.S. 2015. *Chara globata* Mig. (Streptophyta: Charales): rare species revised. — *Fottea, Olomouc* 15(1): 39–50.  
<https://doi.org/10.5507/fot.2015.004>
- Romanov R.E., Kipriyanova L.M. 2010. Charophyte species diversity and distribution on the south of the West-Siberian Plain. — *Charophytes* 2(2): 72–86.
- Romanov R., Langangen A., Blindow I. 2024. *Nitella wahlbergiana*. — In: Charophytes of Europe / Schubert H., Blindow I., Nat E., Korsch H., Gregor T., Denys L., Stewart N., van de Weyer K., Romanov R., Casanova M.T., eds. 2024. Berlin/Heidelberg. (In press).
- Rusanov G.G., Vazhov S.V., Bakhtin R.F. 2016. Ozero Kolyvanskoe: proiskhozhdenie, geomorfologia, ekologiya [Kolyvanskoe Lake: origin, geomorphology, ecology]. Bysk. 168 p. (In Russ.).
- Safonova T.A. 2003. The charophytes (Charophyta) in water bodies of Western Siberia. — In: The problems of botany of Southern Siberia and Mongolia: The materials of II International scientific-practical conference (23–25 august 2003, Barnaul). P. 87–89 (In Russ.).
- Schubert H., Blindow I., Bueno N., Casanova M., Peřechaty M., Pukacz A. 2018. Ecology of charophytes — permanent pioneers and ecosystem engineers. — *Perspectives in Phycology* 5(1): 61–74.  
<https://doi.org/10.1127/pip/2018/0080>
- Sviridenko T.V., Sviridenko B.F. 2016. Charophyta of the West Siberian Plain: Monograph. Omsk. 247 p. (In Russ.).
- Veisberg E.I., Isakova N.A. 2018. Addition to the flora of charophytes and xanthophytes (Charales, Vaucheriales) of the Chelyabinsk Region (South Ural, Russia). — *Turczaninowia* 21(2): 47–54 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.2.6>
- Zarubina E.Yu., Sokolova M.I. 2016. Transformation of the plant cover structure of Manzherokskoe Lake (West Altai) over 35 years. — *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya — Tomsk State University Journal of Biology* 4(36): 47–61 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/19988591/36/4>

## ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ CHAROPHYTA ДЛЯ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ИЗ ОЗЕРА КОЛЫВАНСКОЕ

© 2024 г. Р. Е. Романов<sup>1</sup>\*, Д. В. Кузменкин<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>ФГБУ “Государственный природный заповедник “Тигирекский”  
ул. Никитина, 111, Барнаул, 656043, Россия

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

*Nitella hyalina* и *Coleochaete nitellarum* впервые обнаружены в российской части Сибири. Новый вид для Алтайского края *N. wahlbergiana* найден в одном из наиболее южных местонахождений в ареале. Все виды росли совместно с *Chara braunii*, *C. virgata* и *Nitella syncarpa*, редкими видами в Сибири. Эта ассоциация редких видов позволяет отнести озеро Колыванское к одной из ключевых ботанических территорий для харовых водорослей в Северной Азии.

**Ключевые слова:** Алтайский край, харовые водоросли, ключевые ботанические территории, редкие виды, флористические находки, *Chara braunii*, *Chara virgata*, *Coleochaete nitellarum*, *Nitella hyalina*, *Nitella syncarpa*, *Nitella wahlbergiana*, очаг разнообразия

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны кураторам гербариев и, особенно, Zofija Sinkevičienė за возможность изучения коллекций. Авторы благодарны рецензенту за ценные предложения по улучшению рукописи. Илье Еремину

и Анне Эрст за помощь со сканирующей электронной микроскопией. Работа выполнена в рамках проекта Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “История, сохранение, изучение, пополнение гербарных фондов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН” № 124020100148-3.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

*NAJAS TENUISSIMA* (HYDROCHARITACEAE) –  
НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ТЫВЫ

© 2024 г. Д. Н. Шауло<sup>1, \*</sup>, Н. И. Молокова<sup>2, \*\*</sup>, Е. Ю. Зыкова<sup>1, \*\*\*</sup>

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

<sup>2</sup>Государственный природный заповедник “Азас”  
ул. Агбаана, 20, с. Тоора-Хем, 668530, Республика Тыва, Россия

\*e-mail: dshaulo@yandex.ru

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

\*\*\*e-mail: elena.yu.zykova@gmail.com

Поступила в редакцию 16.04.2024 г.  
Получена после доработки 05.05.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Впервые приводятся сведения о нахождении *Najas tenuissima* на северо-востоке Тывы (Тоджинский р-н, оз. Азас), существенно расширяющие представления о распространении вида в России. *Najas tenuissima* – редкий вид, включенный в “Красную книгу Российской Федерации”. В России ареал дизъюнктивный, известны немногие местонахождения в европейской части, на юге Средней Сибири (Восточный Саян: озера Тиберкуль и Спасское) и на Дальнем Востоке (Амурская обл. и Приморский край).

**Ключевые слова:** *Najas tenuissima*, флористическая находка, редкий вид, Республика Тыва, Тоджинский район, озеро Азас, Красная книга Российской Федерации

DOI: 10.31857/S0006813624060075, EDN: PZNFNM

Несмотря на то что на территории Тоджинской котловины известно до десятка крупных глубоководных (со средней глубиной более 15 м) озер площадью от 500 га (оз. Кын-Холь) до 5500 га (оз. Азас) и много сравнительно небольших, сведений о флоре этих водоемов крайне недостаточно.

Во время проведения флористических исследований в 2015 и 2023 гг. на территории государственного природного заповедника “Азас”, в Тоджинском районе республики Тыва, в одном из заливов оз. Азас нами были собраны образцы *Najas tenuissima* A. Braun ex Magnus. Вид находится под угрозой исчезновения, включен в “Красную книгу Российской Федерации. Растения и грибы” (Tzvelev, 2008). Относительно недавно, в этом же районе, в озерах Кын-Холь, Кадыш-Холь и Азас отмечено присутствие плиоценового реликта *Isoëtes echinospora* Durieu, редкого в Российской Федерации (Shaulo, 2009).

Материалы переданы в биоресурсную научную коллекцию Центрального сибирского бота-

нического сада (ЦСБС) СО РАН “Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)”, УНУ № USU 440537, дубликаты – в Гербарий БИН РАН (LE, г. Санкт-Петербург) и Гербарий Алтайского государственного университета (ALTB, г. Барнаул): *Najas tenuissima* A. Braun ex Magnus (*Caulinia tenuissima* (A. Braun ex Magnus) Tzvelev): “Республика Тыва, Тоджинский р-н, государственный природный заповедник “Азас”, юго-восточное побережье оз. Азас, мелководный залив, N 52°24'32.5", E 96°36'37.9", высота – 950 м над уровнем моря 17 VIII 2015. Д. Шауло, А. Каракулов” (NS0055645, NS0055646, NS0055647); “Республика Тыва, Тоджинский р-н, заповедник “Азас”, оз. Азас, отмель в заливе близ острова Куба, N 52°24'57.0", E 96°036'50.6". 09 IX 2023. Н. И. Молокова” (NS0055648, NS0055651, NS0055652).

Олиготрофное глубоководное оз. Азас принадлежит системе р. Азас, расположено в горно-лесостепном поясе растительности Тоджинской котловины. Характеризуется хорошо выраженным поверхностным стоком. Устойчивый ледовый

покров образуется в среднем в конце первой декады ноября, начало ледохода – в первой половине мая, полностью освобождается ото льда к середине мая (Govorov, 1990). Прозрачность и температура воды на поверхности озера в июле-августе – 2.8 м, 21.5°C (Zuykova et al., 2005). Литораль хорошо выражена. Заливы мелководны и зарастают водной растительностью, особенно вдоль берегов, где ширина осоковых зарослей достигает 7–8 м. На юго-востоке озера в мелководном заливе (глубина 30–50 см), на песчано-илистых грунтах развиты сообщества водных растений с проективным покрытием до 90%. В 2015 и 2023 гг. *Najas tenuissima* собрана в стадии плодоношения. Доминантами этих сообществ являются *N. tenuissima* и *Callitriche palustris* L., менее обильны *Equisetum fluviatile* L., *Myriophyllum sibiricum* Kom., *Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray, *Sagittaria natans* Pall., *Alisma graminea* Lej., *Potamogeton alpinus* Balb. и *P. perfoliatus* L. Для *N. tenuissima* характерна меняющаяся численность и то, что в течение нескольких лет подряд он может не проявлять себя (Tzvelev, 2008). После 2015 г., на протяжении ряда лет, предпринимались поиски вида в этом же заливе, но только в 2023 г. мы смогли подтвердить его наличие в водоеме.

На территории Сибири вид впервые был обнаружен в оз. Спасском, входящем в группу Мозжарских озер в Восточном Саяне (Volobaev, 1991). Ареал представлен отдельными фрагментами в европейской части, на юге Средней Сибири и на Дальнем Востоке, за пределами России встречается на Скандинавском полуострове, в Латвии и Казахстане (Rendle, 1899; Kolesnikova, 1965; Tzvelev, 1987, 2008; Voroshilov, 1992; Belavskaya, 1994; Bolotova, Kozyr, 2008; Pshennikova, 2008; Suško, 2008; Bolotova, 2009; Vargot et al., 2016; Stepanov, 2022).

Местонахождение в Тыве позволяет уточнить ареал наяды тончайшей на территории Сибири. Редкость вида, вероятнее всего, связана со слабой флористической изученностью многочисленных озер этого региона.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада № АААА-А21-121011290024-5.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Belavskaya] Белавская А.П. 1994 Водные растения России и сопредельных государств. Ленинград. 64 с.

[Bolotova] Болотова Я.В. 2009. Каулиния тончайшая – *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. – В кн.: Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Благовещенск. С. 255–256.

[Bolotova, Kozyr] Болотова Я.В., Козырь И.В. 2008. *Caulinia tenuissima* (Najadaceae) – новый вид для флоры Амурской области. – Бот. журн. 93 (9): 1473–1474.

[Govorov] Говоров К.А. 1990. Тоджа. Красноярск. 66 с.

[Kolesnikova] Колесникова Т.Д. 1965. Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* L. в СССР и их значение для палеогеографии четвертичного периода. – Бот. журн. 50 (2): 182–190.

[Pshennikova] Пшенникова Л.М. 2008. Каулиния тончайшая – *Caulinia tenuissima* (A. Br.) Tzvel. – В кн.: Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток. С. 294.

Rendle A.B. 1899. A systematic revision of the genus *Najas*. Trans. Linn. Soc. London, Bot. 5: 379–436.

[Shaulo] Шауло Д.Н. 2009. Об *Isoëtes setacea* Lam. (Isoëtaceae) в Тоджинских озерах Тывы. – Turczaninowia. 12 (1–2): 62–64.

[Stepanov] Степанов Н.В. 2022. Каулиния тончайшая – *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvelev. – В кн.: Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Красноярск. С. 280.

Suško U. 2008. *Najas tenuissima* – a new macrophyte species in flora of the Baltic countries. – Botanica Lithuanica. 14: 65–67.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1987. Наядовые – Najadaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 342–345.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2008. *Caulinia tenuissima* (A. Dr. ex Magnus) Tzvelev – В кн.: Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). Москва. С. 347–348.

Vargot E.V., Shcherbakov A.V., Bolotova Ya.V., Uotila P. 2016. Current distribution and conservation of *Najas tenuissima* (Hydrocharitaceae). – Nature Conservation Research 1 (3): 2–10.

[Volobaev] Волобаев П.А. 1991. Новые и редкие для флоры Сибири виды высших водных растений. – Бот. журн. 76 (4): 616–618.

[Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1992. Заметки о наядовых – Najadaceae Juss. советского Дальнего Востока. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 97 (4): 111–112.

[Zuykova et al.] Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А., Железнова И.В. 2005. Характеристика зоопланктона озер тоджинской котловины в зависимости от параметров среды. – В сб.: Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Матер. VII Междунар. конф. Кызыл. Т. 1. С. 159–161.

## *NAJAS TENUISSIMA* (HYDROCHARITACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF TYVA

D. N. Shaulo<sup>1, \*</sup>, N. I. Molokova<sup>2, \*\*</sup>, E. Yu. Zykova<sup>1, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

<sup>2</sup>State Nature Reserve "Azas"  
Agbaana Str., 20, Toora-Khem, 668530, Republic of Tyva, Russia

\*e-mail: dshaulo@yandex.ru

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

\*\*\*e-mail: elena.yu.zykova@gmail.com

For the first time, information is provided about the presence of *Najas tenuissima* in the northeast of Tyva (Todzha District, Azas Lake), which significantly expands the knowledge on the species distribution in Russia. *Najas tenuissima* is a rare species listed in the "Red Data Book of the Russian Federation". In Russia, its range is disjunctive; a few localities are known in the European part, the south of Central Siberia (Eastern Sayan: Tiberkul and Spasskoye Lakes) and in the Far East (Amur Region and Primorye Territory).

**Keywords:** *Najas tenuissima*, rare species, floristic find, Republic of Tyva, Todzha District, Azas Lake, Red Data Book of the Russian Federation

### ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden No. AAAA-A21-121011290024-5.

### REFERENCES

- Belavskaya A.P. 1994. Vodnyye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Aquatic plants of Russia and neighboring countries]. Leningrad. 64 p. (In Russ.).
- Bolotova Ya.V. 2009. *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvel. — In: Red Book of the Amur Region: Rare and endangered species of animals, plants and fungi]. Blagoveshchensk. P. 255–256 (In Russ.).
- Bolotova Ya.V., Kozyr I.V. 2008. *Caulinia tenuissima* (Najadaceae) — a new species for the flora of the Amur region — Bot. Zhurn. 93 (9): 1473–1474 (In Russ.).
- Govorov K.A. 1990. Todzha [Toja]. Krasnoyarsk. 66 p. (In Russ.).
- Kolesnikova T.D. 1965. Modern and past distribution of species of the genus *Najas* L. in the USSR and their significance for the paleogeography of the Quaternary period. — Bot. Zhurn. 50 (2): 182–190 (In Russ.).
- Pshennikova L.M. 2008. *Caulinia tenuissima* (A. Br.) Tzvel. — In: Krasnaya kniga Primorskogo kraja: Rasteniya. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [Red Book of Primorsky Territory: Plants. Rare and endangered species of plants and fungi]. Vladivostok. P. 294 (In Russ.).
- Rendle A.B. 1899. A systematic revision of the genus *Najas*. Trans. Linn. Soc. London. Bot. 5: 379–436.
- Shaulo D.N. 2009. About *Isoetes setacea* Lam. (Isoetaceae) in the Todzha lakes of Tyva. — Turczaninowia. 12 (1-2): 62–64 (In Russ.).
- Stepanov N.V. 2022. *Caulinia tenuissima* (A. Br. ex Magnus) Tzvelev. — In: Krasnaya kniga Krasnoyarskogo kraja. Redkiye i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy rasteniy i gribov [Red Book of the Krasnoyarsk Territory. Rare and endangered species of plants and fungi]. Krasnoyarsk. P. 280 (In Russ.).
- Suško U. 2008. *Najas tenuissima* — a new macrophyte species in flora of the Baltic countries. — Botanica Lithuanica. 14: 65–67.
- Tzvelev N.N. 1987. Najadaceae Juss. — In: Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 2. L. P. 342–345 (In Russ.).
- Tzvelev N.N. 2008. *Caulinia tenuissima* (A. Dr. ex Magnus) Tzvelev — In: Red Book of the Russian Federation (Plants and mushrooms). Moscow. P. 347–348 (In Russ.).
- Vargot E.V., Shcherbakov A.V., Bolotova Ya.V., Uotila P. 2016. Current distribution and conservation of *Najas tenuissima* (Hydrocharitaceae). — Nature Conservation Research 1 (3): 2–10.
- Volobaev P.A. 1991. New and rare species of higher aquatic plants for the flora of Siberia. — Bot. Zhurn. 76 (4): 616–618 (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1992. Notes on Naiads — Najadaceae Juss. Soviet Far East. — Bull. MOIP. Dept. biol. 97 (4): 111–112 (In Russ.).
- Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Zheleznova I.V. 2005. Kharakteristika zooplanktona ozer todzhinskoy kotloviny v zavisimosti ot parametrov sredy [Characteristics of zooplankton in the lakes of the Todzha basin depending on environmental parameters]. — In: Prirodnyye usloviya, istoriya i kul'tura Zapadnoy Mongolii i sopredel'nykh regionov [Natural conditions, history and culture of Western Mongolia and adjacent regions]: Mater. VII Mezhdunar. konf. Kyzyl. Vol. 1. P. 159–161 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

*INULA AUCHERIANA* (ASTERACEAE) –  
НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2024 г. Т. А. Касумова<sup>1</sup>, З. С. Алиева<sup>1</sup>, \*, С. Дж. Мустафаева<sup>1</sup>, \*\*

<sup>1</sup>Институт Ботаники Министерства Науки и Образования  
Бадамдарское шоссе, 40, Баку, AZ1004, Азербайджан

\*e-mail: zenfira.aliyeva.59@mail.ru

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

Поступила в редакцию 14.12.2023 г.  
Получена после доработки 08.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Впервые для флоры Азербайджана приводится *Inula aucheriana* DC. Указаны сведения о его местонахождении на этой территории, а также о распространении этого вида на Кавказе и соседних территориях.

**Ключевые слова:** Азербайджан, *Inula aucheriana*, новый вид

**DOI:** 10.31857/S0006813624060089, **EDN:** PZMEMG

Род *Inula* L. (Девясил) включает 91 вид (WFOPL, 2023), произрастающий в основном в областях с умеренным и теплым климатом в Европе, Азии и Африке. В обработке рода *Inula* во “Флоре Азербайджана” для Азербайджана Э. Х. Халиловым (Chalilov, 1961) приводится 13 видов.

*Inula aucheriana* DC. произрастает на Кавказе в Армении, в Ереванском и Зангезурском флористических районах Южного Закавказья (Avetisjan, 1958; Grierson, 1975; Nikolaev, 2008). По данным В. Е. Аветисян он указывается также для Мургуз-Муровдагского района Восточного Закавказья: Армения, Иджеван, с. Ахпат (Avetisjan, 1995).

В первом издании “Флоры Кавказа” (Grossheim, 1934) *I. aucheriana* приводится как “*I. armena* Bordz.”, описанный Е. И. Бордзиловским в 1915 г. в небольшой работе “К флоре Кавказа” (Bordzilowski, 1915), и для Азербайджана не указан.

В “Определителе растений Кавказа” А. А. Гроссгейм (Grossheim, 1949) исключил *I. armena* из состава кавказских видов рода *Inula*. Здесь он впервые включил *I. seidlitzii* Boiss. в список кавказских девясиллов. В обработке рода *Inula* во “Флоре СССР” С. Г. Горшковой этот вид также рассматривается как *I. seidlitzii* (Gorshkova, 1959), описанный из Иранского Азербайджана. Оба названия этих видов, *I. armena* и *I. seidlitzii*, сейчас считаются синонимами *I. aucheriana* (Nikolaev, 2008).

При пересмотре гербарных коллекций по роду *Inula* в гербарии Института ботаники Министерства науки и образования Азербайджана (ВАК) и в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) обнаружены гербарные экземпляры из Зангеланского р-на (рис. 1) и Карабахской степи между Бардой и Султан-Будом (рис. 2), принадлежащие к виду *I. aucheriana*, ранее не приводившемуся для Республики Азербайджан.

Изучение литературных источников (Grossheim, 1934, 1949; Grierson, 1975; Avetisjan, 1995; Musaev, Fataliev, 2004; Askerov, 2016) не выявило данных по распространению *I. aucheriana* в пределах Азербайджана, что и послужило поводом для публикации данного материала. Не отмечен он для этой территории и в обработке рода в “Конспекте флоры Кавказа” В. Я. Николаевым (Nikolaev, 2008).

*Inula aucheriana* DC. 1838, Prodr. 7: 284. – *I. seidlitzii* Boiss. 1875, Fl. Orient. 3:189. – *I. armena* Bordz. 1915, in Zap. Kievsk. Obsc. Estestvoisp. 25: 118. – Девясил оше.

Описан из Турции (Анатолия). **Тип:** “Cappadocia ad Euphratem, № 3091, Aucher-Eloy” (G).

Многолетнее травянистое растение высотой 20–60 см, бледно-зеленое. Листья цельные, ланцетные или ланцетно-линейные; нижние – оттянутые в черешок, верхние – стеблеобъемлющие.



Рис. 1. Гербарный образец *Inula aucheriana* DC. (Азербайджан, Зангеланский район, БАК 6891).

Fig. 1. Herbarium specimen of *Inula aucheriana* DC. (Azerbaijan, Zangellan District, BAK 6891).



Рис. 2. Гербарный образец *Inula aucheriana* DC. (Азербайджан, Карабахская степь, Агдамский район, LE 01245689).

Fig. 2. Herbarium specimen of *Inula aucheriana* DC. (Azerbaijan, steppa Karabach, Agdam District, LE 01245689).

Наружные листочки обертки линейно-ланцетные, на треть короче внутренних линейных, почти нитевидных. Корзинки мелкие, многочисленные, полушаровидные в рыхлых щитках. Язычковые и трубчатые цветки желтые. Семянки мелкие, продолговатые, гладкие.

Распространение в Азербайджане: Зангеланский р-н (южная часть Малого Кавказа); Агдамский р-н, Карабахская степь (центральная часть Малого Кавказа).

Отмечен только в нижнем горном поясе. Встречается на минерализованных заболоченных местах, мокрых солончаках, близ минеральных источников, содержащих железо.

*Inula aucheriana* — вид ирано-туранский, ареал которого охватывает Юго-Западную Азию (центральная и восточная Турция, северо-западный Иран).

Изученные образцы (новые находки):

Азербайджан: Зангеланский р-н, 3 км юго-западнее от селения Вежнели, сухие каменистые склоны, среди ксерофитных кустарников, 700 м над уровнем моря, 25.06.1985, А. Аскеров, Ш. Велибеков (БАК); prov. Gandzha, distr. Agdam, steppa Karabach, inter pagum Bardy et tumulum Sultan-Bud, 23.09.1927, L. Prilipko (LE).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность научному сотруднику Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН И. В. Татанову за предоставленные сведения о гербарном материале по видам рода *Inula* Кавказа в Гербарии LE.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Askerov] Əsgərov A.M. 2016. Azərbaycanın bitki aləmi. Bakı. 444 p.

- [Avetisjan] Аветисян В.Е. 1958. Кавказские представители рода *Inula* L. – Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР. Т. 11. С. 3–70.
- [Avetisjan] Аветисян В.Е. 1995. Род *Inula* L. – В кн.: Флора Армении. Т. 9. Havlickuv Brod. С. 525–538.
- Boissier E. 1875. *Flora orientalis*. Vol. 3. Genève.
- [Bordzilowski] Бордзиловский Е.И. 1915. К флоре Кавказа (Contributiones ad floram Caucasi). – Зап. Киев. о-ва естествоиспыт. Т. 25. С. 65–133.
- [Chalilov] Халилов Э.Х. 1961. Род *Inula* L. – В кн.: Флора Азербайджана. Т. 8. Баку. С. 222–230.
- [Gorshkova] Горшкова С.Г. 1959. Род *Inula* L. – В кн.: Флора СССР. Т. 25. М.; Л. С. 433–477.
- Grierson A.J.C. 1975. Genus *Inula* L. – In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 5. Edinburgh. P. 66–67.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1934. Флора Кавказа. Т. 4. Баку. 344 с.
- [Grossheim] Гроссгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. М. 747 с.
- [Musaev, Fataliev] Мусаев С.Г., Фаталиев Р.А. 2004. Флора Азербайджана: новые данные. – Труды Института ботаники НАН Азербайджана. Т. 25. Баку. С. 16–22.
- [Nikolaev] Николаев В.Я. 2008. Subtrib. *Inulinae* O. Hoffm. – Конспект флоры Кавказа. Т. 3(1). СПб. С. 187–189.
- WFOPL – World Flora Online Plant List. 2023.

## ***INULA AUCHERIANA* (ASTERACEAE), A NEW SPECIES TO THE FLORA OF AZERBAIJAN**

**T. A. Gasimova<sup>1</sup>, Z. S. Aliyeva<sup>1</sup>, \*, S. J. Mustafayeva<sup>1</sup>, \*\***

<sup>1</sup>*Institute of Botany of Ministry of Science and Education  
Badamdar Hwy., 40, Baku, AZ1004, Azerbaijan*

\**e-mail: zenfira.aliyeva.59@mail.ru*

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

For the first time, *Inula aucheriana* DC. is reported for the flora of Azerbaijan. Information is provided on its location in this territory, as well as on its distribution in the Caucasus and adjacent territories.

**Keywords:** Azerbaijan, *Inula aucheriana*, new species

### ACKNOWLEDGEMENTS

We express our sincere gratitude to I.V. Tatanov (Komarov Botanical Institute RAS) for providing information on the herbarium material of the Caucasian *Inula* species in the Herbarium LE.

### REFERENCES

- Askerov A.M. 2016. The plant world of Azerbaijan. Baku. 444 p. (In Azerbaijan).
- Avetisjan V.E. 1958. Kavkazskie predstaviteli roda *Inula* L. [Caucasian representatives of the genus *Inula* L.]. – Trudy Bot. Inst. Akad. Nauk Arm. SSR [Transactions of Botanical Institute of Acad. of Sciences of Arm. SSR]. Vol. 11. P. 3–70 (In Russ.).
- Avetisjan V.E. 1995. Genus *Inula* L. – In: *Flora Armenii*. [Flora of Armenia]. Т. 9. P. 525–538 (In Russ.).
- Boissier E. 1875. *Flora orientalis*. Vol. 3. Genève.
- Bordzilowski E.I. 1915. Contributiones ad floram Caucasi. – Зап. Киев. о-ва естествоиспыт [Western Kiev Society of Naturalists]. Vol. 25. P. 65–133. (In Russ.).
- Chalilov E. Ch. 1961. Genus *Inula* L. – In: *Flora Azerbaijanana* [Flora of Azerbaijan]. Vol. 8. Baku. P. 222–230 (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1934. *Flora Kavkaza* [Flora of the Caucasus]. Vol. 4. Baku. 344 p. (In Russ.).
- Grossheim A.A. 1949. *Opred. Rast. Kavkaza* [Manual of plants of Caucasus]. Moscow. 747 p. (In Russ.).
- Gorshkova S.G. 1959. Genus *Inula* L. – In: *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Vol. 25. Moscow; Leningrad. P. 433–477 (In Russ.).
- Nikolaev V.Y. 2008. Subtrib. *Inulinae* O. Hoffm. – *Konspekt flory Kavkaza* [Abstract of the flora of the Caucasus]. Vol. 3(1). Saint-Petersburg. P. 187–189 (In Russ.).
- Musaev S.G., Fataliev R.A. 2004. *Flora Azerbaijanana: novye dannye* [Flora of Azerbaijan: new information]. – Trudy Inst. Bot. Nation. Akad. Nauk Azerb. [Transactions of Botanical Institute of Azerbaijan National Academy of Sciences]. Vol. 25. Baku. P. 16–22 (In Russ.).
- Grierson A.J.C. 1975. Genus *Inula* L. – In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. Vol. 5. Edinburgh. P. 66–67.
- WFOPL – World Flora Online Plant List. 2023.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 70-ЛЕТИЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОРА  
САФАРБИЯ ХАСАНБИЕВИЧА ШХАГАПСОЕВА

© 2024 г. В. А. Чадаева<sup>1, \*</sup>, Е. А. Крапивина<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН  
ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051, Россия

<sup>2</sup>Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М. Бербекова  
ул. Чернышевского, 173, Нальчик, 360004, Россия

\*e-mail: v\_chadayeva@mail.ru

\*\*e-mail: e.a.krapivina@mail.ru

Поступила в редакцию 25.03.2024 г.  
Получена после доработки 11.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

DOI: 10.31857/S0006813624060093, EDN: PZLZYC

*Ни один день не должен быть прожит впустую.*

С.Х. Шхагапсоев

25 апреля 2024 г. исполнилось 70 лет доктору биологических наук, профессору, заслуженному деятелю науки Кабардино-Балкарской Республики и Республики Ингушетия, академику Адыгской (Черкесской) Международной академии наук, почетному академику Академии наук Чеченской Республики, известному ботанику Кавказа Сафарбию Хасанбиевичу Шхагапсоеву. “Ни один

день не должен быть прожит в пустую” — один из принципов, которыми руководствуется в жизни Сафарбий Хасанбиевич, что во многом объясняет феноменальную продуктивность его научной, педагогической, творческой, государственной и общественной деятельности. Многогранность личности, творческое мышление, редкое трудолюбие, волевой характер и активная гражданская позиция позволили ему добиться больших успехов и получить широкое признание в самых разных жизненных сферах.



Сафарбий Хасанбиевич Шхагапсоев  
Safarbiy Khasanbiyevich Shkhagapsoev

Для научной общественности Сафарбий Хасанбиевич в первую очередь – известный исследователь, автор сотен статей и монографий, организатор многочисленных научно-практических конференций и научных совещаний по биоразнообразию, экологии, рациональному природопользованию и охране природы. Блестяще защитив в 1996 г. докторскую диссертацию, посвященную петрофитам западной части Центрального Кавказа, он занял “свое достойное место среди блестящих ботаников Кавказа XX в.”, как отметил академик РАН П.Л. Горчаковский. Впоследствии сфера научных интересов С.Х. Шхагапсоева значительно расширилась, охватив различные аспекты флористики, фитоценологии, фитоэкологии, микологии, бриологии, инвазионной и популяционной биологии, этноботаники и истории исследования Кавказа. Многие из данных направлений, например, в области микологии и бриологии, популяционной биологии растений и в изучении чужеродной фракции флоры, стали пионерными на Северном Кавказе.

Только за последние пять лет Сафарбий Хасанбиевич опубликовал более 60 научных работ, в том числе 10 монографий. В настоящее время его научная деятельность во многом связана с подготовкой многотомного серийного издания “Природные ресурсы Кабардино-Балкарской Республики” в рамках проекта Адыгской (Черкесской) Международной академии наук (инициирован президентом Академии, доктором экономических наук А.Б. Каноквым). К настоящему времени опубликованы девять монографий данного издания: “Раритетная фракция флоры Кабардино-Балкарии” (Shkhagapsoev, Nadzirova, 2021), “Черная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики” (Shkhagapsoev, Chadaeva, 2021a), “Экология ресурсных растений Кабардино-Балкарской Республики” (Shkhagapsoev, Chadaeva, 2021b), “Русско-кабардино-черкесско-латинская эколого-биологическая терминология” (Shkhagapsoev, 2021), “Санаторно-курортные и туристско-рекреационные ресурсы Кабардино-Балкарской Республики” (Shkhagapsoev, Tamakhina, 2022), “Леса Кабардино-Балкарии: лесопользование, лесоразведение, состав, охрана” (Shkhagapsoev, Kurasheva, 2022), “Ботаническая и фитоэкологическая летопись Кабардино-Балкарской Республики” (Shkhagapsoev, 2022), “Ботанические сады и гербарный фонд Кабардино-Балкарии” (Shkhagapsoev, 2023a), “Петрофильный флористический комплекс

Кабардино-Балкарии: состав, структура, экология” (Shkhagapsoev, 2023b). Данное продолжающееся издание стало блестящим обобщением, подведением некоторых итогов многолетней плодотворной научной деятельности Сафарбия Хасанбиевича и ценнейшим источником информации об истории природопользования и современном состоянии природных ресурсов Кабардино-Балкарии.

В настоящее время Сафарбий Хасанбиевич является главным редактором журнала “Доклады Адыгской (Черкесской) Международной академии наук”, отредактировал 20 номеров этого научного издания. На страницах журнала им регулярно публикуются биографические сведения и очерки о научной деятельности замечательных биологов – исследователей Центрального Кавказа, таких как Л.Х. Слонов, А.К. Темботов, А.И. Галушко, Г.М. Зозулин, Дж.С. Дзыбов и др. Также по инициативе и при финансовой поддержке С.Х. Шхагапсоева в 2017 г. переиздан раритетный поэтический сборник замечательного исследователя флоры Центрального Кавказа “Цветы печали” Юрия Коса, а в 2019 г. в свет вышла книга с необычным названием “Первостатейный ботаник, кругосветный путешественник и симпатяга...”, посвященная жизни и деятельности Ю.И. Коса. Его биографические очерки и монографии пропитаны душевностью, содержат интересные и малоизвестные факты и воспоминания современников. Большой пласт исторической информации С.Х. Шхагапсоевым был поднят по итогам работы в Архивной службе Кабардино-Балкарской Республики, которую он возглавлял в 2012–2013 гг. Были введены в научный оборот сотни документов архивного фонда, имеющие огромное значение для понимания становления и развития науки, системы природопользования в регионе, опубликовано историко-архивное издание “Документы свидетельствуют” (2014 г.). Тем самым Сафарбий Хасанбиевич вносит неоценимый вклад в благородное дело сохранения памяти о выдающихся ученых, в поддержание преемственности научных знаний в ряду поколений исследователей флоры Кавказа.

Сафарбий Хасанбиевич активно оппонирует докторские и кандидатские диссертации, рецензирует научные монографии и статьи, является членом ряда диссертационных советов. Длительное время возглавляя Кабардино-Балкарское отделение Русского ботанического общества (РБО),

в 2023 г. на XV Делегатском съезде Сафарбий Хасанбиевич был избран членом Президиума и вице-президентом РБО, что стало своеобразным признанием его заслуг перед российским научным сообществом.

Для большого числа благодарных учеников Сафарбий Хасанбиевич прежде всего Учитель и Наставник, сыгравший большую роль в профессиональном и личном становлении. Педагогическая деятельность С.Х. Шахагпоева в основном связана с его Alma mater – Кабардино-Балкарским государственным университетом, который он с отличием окончил в 1977 г. и куда вернулся после окончания аспирантуры Ростовского государственного университета им. М.А. Сулова (1980–1983) и защиты кандидатской диссертации под руководством известного ученого, профессора Г.М. Зозулина. Получив должность ассистента кафедры ботаники, Сафарбий Хасанбиевич прошел стремительный карьерный путь до декана факультета (сначала химико-биологического, затем биологического). В данной должности, с 1989 по 2004 г., он значительное внимание уделял проведению полевых практик для студентов и организации экспедиций для зарубежных и российских ученых, открытию новых специальностей и разработке спецкурсов, изданию методических пособий. Одним из ярких результатов его деятельности стала реорганизация работы “Гербария” кафедры ботаники с выделением необходимых штатных единиц, инвентаризацией и масштабным пополнением гербарного фонда. В итоге в 2004 г. “Гербарий” кафедры ботаники был принят в международный Союз гербариев мира и зарегистрирован под акронимом KBNG.

Одним из наиболее выдающихся достижений педагогической и наставнической деятельности Сафарбия Хасанбиевича стало основание научной школы по изучению биологического разнообразия Центрального Кавказа. Перед сплоченным коллективом учеников-единомышленников была поставлена сложнейшая задача разработки абсолютно новых для региона направлений. В результате были получены ценнейшие сведения по составу и экологии ранее слабо изученных групп организмов (макромицеты, лишайники, мхи), впервые составлена региональная сводка по высшим сосудистым растениям Кабардино-Балкарии, положено начало проведения планомерных популяционных исследований редких и охраняемых видов флоры Центрального Кавказа. За короткое время по

данным направлениям были защищены 14 кандидатских диссертаций, а впоследствии и докторская диссертационная работа, подготовлены многочисленные дипломные работы. И сегодня студенты и ученики С.Х. Шахагпоева, успешно работающие в системе образования и науки, на государственной службе в Кабардино-Балкарии и за ее пределами, с благодарностью вспоминают своего Учителя.

“Сафарбий Хасанбиевич относится к той редкой когорте людей, на которых держится и развивается фундаментальная биология. Я искренне благодарен ему за возможность увидеть науку в разных плоскостях и стать частью этой школы. Моя студенческая и аспирантская жизнь прошла под руководством и неутомимой поддержке Сафарбия Хасанбиевича: сборы материалов, работа в лаборатории, полевые экспедиции, конференции с ведущими специалистами... В то время это все наложило огромный отпечаток на мое будущее – сегодня я с удовольствием продолжаю это дело со школьниками, студентами и с благодарностью вспоминаю своего руководителя!”

*Гузиев Хусейн Юсупович,  
к.б.н., Руководитель естественно-научного  
направления Департамента дополнительного  
образования АНОО “Президентский Лицей “Сириус”,  
с.н.с. Центра географических исследований  
КБНЦ РАН*

“Сафарбий Хасанбиевич – удивительный человек, сочетающий в себе глубокую вдумчивость и легкое чувство юмора, в равной степени владеющий строгим научным изложением ученого и поэтическим языком стихотворца, умеющий говорить и слышать. Эти качества, наряду с незаурядным умом, горящим взглядом, желанием открывать новые двери для себя и окружающих, оказывают магнетическое влияние на людей. Он один из немногих, кто не станет удерживать тебя на месте, когда ты готов сделать следующий шаг к новым высотам...”

*Чадаева Виктория Александровна,  
д.б.н., зав. лабораторией геоботанических  
исследований Института экологии горных  
территорий им. А.К. Темботова РАН*

“Будучи преподавателем и деканом факультета, Сафарбий Хасанбиевич не просто умел ярко изложить материал, увлекая в мир ботаники, он отличался глубоко человеческим отношением к своим

студентам и шел им на встречу в сложной жизненной ситуации...”

*Пшегусов Рустам Хаталиевич,  
д.б.н., зав. лабораторией по мониторингу лесных  
экосистем Института экологии горных террито-  
рий им. А.К. Темботова РАН*

“Если ваши действия вдохновляют других мечтать о большем, учиться большему, делать больше и становиться больше, вы – лидер” (Джон Куинси Адамс). Именно к такой категории людей хочу отнести Сафарбия Хасанбиевича – известного ученого, моего научного руководителя, наставника, чьей неутомимой энергией, мудростью и любовью к выбранному делу можно только восхищаться. С теплотой и улыбкой вспоминаю годы учебы в аспирантуре под руководством Сафарбия Хасанбиевича, который вдохновлял собственным примером. Совместная работа с ним дала мне колоссальный опыт, оказала значимое влияние на мое будущее и задала направление моей дальнейшей научной и трудовой деятельности, за что выражаю ему искреннюю признательность.”

*Курашева Людмила Борисовна,  
к.б.н., заведующий сектором аттестации  
педагогических работников и руководителей  
образовательных организаций  
Министерства просвещения и науки  
Кабардино-Балкарской Республики*

“Когда я в 1989 г. поступил на химико-биологический факультет, Сафарбий Хасанбиевич был заместителем декана, а два года спустя стал деканом. Его занятия по ботанике отличались содержательностью, яркими примерами из личного опыта. Он всегда помогал обратившимся в деканат студентам, особенно сельским парням. С 2001 г., будучи заместителем декана биологического факультета, я стал работать под непосредственным началом С.Х. Шхагапсоева. Его отличительной чертой всегда была неразрывная связь слова и дела. Зная это, я старался выполнять все его поручения в срок. В 2004 г., благодаря Сафарбию Хасанбиевичу, я стал деканом биологического факультета, и сегодня мы работаем вместе на кафедре. Надо отметить, что быть ученым – значит быть терпеливым, вдумчивым человеком, обладающим невероятным запасом знаний, эрудиции, терпения, умением анализировать и сопоставлять. Быть ученым – это

значит не принадлежать себе, ведь наука требует колоссальных затрат времени и сил!”

*Паритов Анзор Юрьевич,  
к.б.н., доцент, заведующий кафедрой  
биологии, геоэкологии и молекулярно-  
генетических основ живых систем*

“Изучение и преподавание биологии стало для Сафарбия Хасанбиевича делом всей жизни, призванием и благородной миссией. Он – выдающийся ученый, внесший неоценимый вклад в развитие фундаментальной биологии, завоевавший огромный авторитет в Кабардино-Балкарии и за ее пределами, воспитавший целую плеяду учеников и последователей. Для меня он – не только учитель и научный руководитель, но и наставник, вдохновивший заботиться о природе на благо будущих поколений. Сегодня я продолжаю это дело в Министерстве природных ресурсов и экологии Кабардино-Балкарской Республики. Горжусь, что могу назвать Сафарбия Хасанбиевича своим другом, товарищем, наставником!”

*Тхамокова Асият Мухамедовна,  
к.б.н., сотрудник Министерства  
природных ресурсов и экологии  
Кабардино-Балкарской Республики*

“С Сафарбием Хасанбиевичем мы знакомы с первого курса университета, под его чутким руководством защитили дипломные работы и кандидатские диссертации, познакомились с выдающимися деятелями науки нашей страны. Сафарбий Хасанбиевич – один из немногих людей, кто действительно влюблен в свою работу и заряжает своим позитивом. Для него жизнь, работа и наука являются единым целым. Мы всегда восхищались его целеустремленностью и трудолюбием. Он всегда поддерживал нас, придавал уверенность и заставлял идти вперед, не останавливаясь на достигнутом. Мы благодарны судьбе за то, что нам посчастливилось с ним познакомиться.”

*Харзинов Заур Хасанович,  
к.б.н., директор МКОУ “СОШ № 7”*

*Кунашева Марина Асланбиевна,  
к.б.н., учитель биологии МКОУ “Гимназия № 29”*

“Невозможно представить мировую науку без имени Шхагапсоева Сафарбия Хасанбиевича. Его вклад во всестороннее изучение биоразнообразия

Кавказа является значимым во всех областях биологии и сохранении биоресурсов. Неоспорим его вклад в становление и развитие многих направлений, касающихся природных ресурсов, состава и структуры растительного покрова Кавказа. Немаловажной является его деятельность как выдающегося педагога и наставника в образовательном процессе не только Кабардино-Балкарского государственного университета, но и вузов Юга России.”

*Козьминов Сергей Геннадьевич,  
к.б.н., доцент кафедры биологии, геоэкологии  
и молекулярно-генетических основ живых систем  
ИХиБ КБГУ*

“Моя карьера ученого-миколога началась под руководством творческого человека Шхагапсоева Сафарбий Хасанбиевича. Нет никаких сомнений в искренности и чести его как выдающегося ученого и создателя научной школы в области биоразнообразия, фитоценологии, экологии и ботаники. Неоценим вклад профессора С.Х. Шхагапсоева в развитие ботанической науки, в охрану биоресурсов Кабардино-Балкарской Республики и Северного Кавказа в целом. Он всегда открыт для новых творческих идей и воплощения их в жизнь. Обладая острым умом и аналитическим мышлением, всегда находится на острие научного поиска и решения важнейших передовых идей.”

*Крапивина Елена Александровна,  
к.б.н., преподаватель  
Медицинского колледжа КБГУ.*

Сегодня, обладая огромным, более 55 лет, стажем работы, Сафарбий Хасанбиевич продолжает свою педагогическую и наставническую работу в должности профессора кафедры биологии, геоэкологии и молекулярно-генетических основ живых систем Института химии и биологии Кабардино-Балкарского государственного университета им. Х.М. Бербекова. Под его руководством также выполняются студенческие преддипломные исследования, защищаются кандидатские диссертации.

С.Х. Шхагапсоев является уважаемым государственным и общественным деятелем, активным сторонником рационального природопользования и охраны окружающей среды. С 1997 по 2003 г. — член коллегии Министерства природных ресурсов КБР, в 2003 г. — депутат Парламента Кабардино-Балкарии (третий созыв), в 2006–2012 гг.,

а также в 2013 г. — министр образования и науки Кабардино-Балкарской Республики, с 2014 г. — руководитель регионального отделения политической экологической партии “Зеленые”, депутат Парламента Кабардино-Балкарской Республики (пятый и шестой созывы). В этой должности он принял участие в подготовке более 15 законопроектов, в числе которых “Конституция Кабардино-Балкарской Республики”. Подготовленный Сафарбием Хасанбиевичем законопроект “Охрана растительного мира Кабардино-Балкарской Республики” принят Президиумом Парламента Кабардино-Балкарии и в настоящее время проходит согласование с различными государственными органами. На государственной службе Сафарбий Хасанбиевич сделал многое для развития региональной системы образования родной республики, реконструкции образовательных учреждений, реализации федеральных целевых программ и проектов, а также для охраны растительного покрова Кабардино-Балкарии и защиты городских зеленых насаждений, для экологического воспитания и образования молодежи.

Сейчас Сафарбий Хасанбиевич — любимый дедушка, принимающий активное участие в воспитании внуков, прививая им любовь к родному краю. Родившись в небольшом горном селе Аушигер, в семье уважаемого руководителя животноводческого совхоза, ветерана войны и труда Хасанби Цуевича и его супруги, известной швеи и рукодельницы Фатимат Хазизовны (в девичестве Бербековой), он показал, какую головокружительную, интересную, полную событий и плодотворную жизнь может прожить человек, у которого “ни один день не должен быть прожит впустую”.

От лица благодарных учеников мы выражаем глубокую признательность Сафарбию Хасанбиевичу за его знания, опыт и личный пример, за доброе отношение и равнодушие к нашим судьбам. Благодарим за ту искру научных устремлений, которую ему удалось в нас разглядеть и раздуть в костер несгорающего энтузиазма. Долгих лет крепкого здоровья, твердой писательской руки и неувядающего желания творить на благо новых поколений и своей Родины!

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Shkhagapsoev] Шхагапсоев С.Х. 2021. Русско-кабардино-черкесско-латинская эколого-ботаническая терминология. Нальчик. 250 с.

- [Shkhagapsoev] Шхагапсоев С.Х. 2022. Ботаническая и фитоэкологическая летопись Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик. 322 с.
- [Shkhagapsoev] Шхагапсоев С.Х. 2023а. Ботанические сады и гербарный фонд Кабардино-Балкарии. Нальчик. 288 с.
- [Shkhagapsoev] Шхагапсоев С.Х. 2023б. Петрофильный флористический комплекс Кабардино-Балкарии: состав, структура, экология. Нальчик. 253 с.
- [Shkhagapsoev, Chadaeva] Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А. 2021а. Черная книга флоры Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик. 199 с.
- [Shkhagapsoev, Chadaeva] Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А. 2021б. Экология ресурсных растений Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик. 266 с.
- [Shkhagapsoev, Kurasheva] Шхагапсоев С.Х., Курашева Л.Б. 2022. Леса Кабардино-Балкарии: лесопользование, лесоразведение, состав, охрана. Нальчик. 340 с.
- [Shkhagapsoev, Nadzirova] Шхагапсоев С.Х., Надзирова Р.Ю. 2021. Раритетная фракция флоры Кабардино-Балкарии. Нальчик. 235 с.
- [Shkhagapsoev, Tamakhina] Шхагапсоев С.Х., Тамахина А.Я. 2022. Санаторно-курортные и туристско-рекреационные ресурсы Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик. 300 с.

## 70th ANNIVERSARY OF DOCTOR OF BIOLOGICAL SCIENCES, PROFESSOR SAFARBIY KHASANBIYEVICH SHKHAGAPSOEV

V. A. Chadaeva<sup>1, \*</sup>, E. A. Krapivina<sup>2, \*\*</sup>

<sup>1</sup>*Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of Russian Academy of Sciences  
I. Armand Str., 37a, Nalchik, 360051, Russia*

<sup>2</sup>*Kabardino-Balkarian State University named after H.M. Berbekov  
Chernyshevskogo Str., 173, Nalchik, 360004, Russia*

\*e-mail: v\_chadayeva@mail.ru

\*\*e-mail: e.a.krapivina@mail.ru

### REFERENCES

- Shkhagapsoev S.Kh. 2021. Russko-kabardino-cherkesskolatinskaya ekologo-botanicheskaya terminologiya [Russian-Cabardian-Cherkessian-Latin ecological-botanical terminology]. Nalchik. 250 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh. 2022. Botanicheskaya i fitoekologicheskaya letopis' Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Botanical and phytoecological annals of the Kabardino-Balkar Republic]. Nalchik. 322 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh. 2023a. Botanicheskkiye sady i gerbarnyy fond Kabardino-Balkarii [Botanical gardens and herbarium fund of Kabardino-Balkaria]. Nalchik. 288 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh. 2023b. Petrofil'nyy floristicheskyy kompleks Kabardino-Balkarii: sostav, struktura, ekologiya [Petrophilous floristic complex of Kabardino-Balkaria: composition, structure, ecology]. Nalchik. 253 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh., Kurasheva L.B. 2022. Lesa Kabardino-Balkarii: lesopol'zovaniye, lesorazvedeniye, sostav, okhrana [Forests of Kabardino-Balkaria: forest use, afforestation, composition, protection]. Nalchik. 340 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh., Nadzirova R.Yu. 2021. Raritetnaya fraktsiya flory Kabardino-Balkarii [Rarity fraction of the flora of Kabardino-Balkaria]. Nalchik. 235 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh., Tamakhina A.Ya. 2022. Sanatorno-kurortnyye i turistsko-rekreatsionnyye resursy Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Sanatorium-resort and tourist-recreational resources of the Kabardino-Balkarian Republic]. Nalchik. 300 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh., Chadaeva V.A. 2021a. Chernaya kniga flory Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Black book of flora of the Kabardino-Balkar Republic]. Nalchik. 199 p. (In Russ.).
- Shkhagapsoev S.Kh., Chadaeva V.A. 2021b. Ekologiya resursnykh rasteniy Kabardino-Balkarskoy Respubliki [Ecology of resource plants of the Kabardino-Balkar Republic]. Nalchik. 266 p. (In Russ.).

## ПАМЯТИ ВАЛЕНТИНЫ АНДРЕЕВНЫ КОСТИНОЙ (1948–2022)

© 2024 г. Е. А. Боровичев<sup>1, \*</sup>, М. Н. Кожин<sup>1, \*\*</sup>, Н. А. Константинова<sup>1, \*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина, ФИЦ КНЦ РАН  
Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская обл., 184209, Россия

\*e-mail: e.borovichev@ksc.ru

\*\*e-mail: m.kozhin@ksc.ru

\*\*\*e-mail: nadya50@list.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.  
Получена после доработки 15.04.2024 г.  
Принята к публикации 14.05.2024 г.

DOI: 10.31857/S0006813624060108, EDN: PZKTTR

6 февраля 2022 г. на 74-м году ушла из жизни известный флорист, член Русского ботанического общества Валентина Андреевна Костина. Несмотря на отсутствие официальных званий и степеней, своей деятельностью она заслужила репутацию прекрасного знатока флоры Севера.

Валентина Андреевна родилась 6 мая 1948 г. в деревне Лесная Новгородской области в семье рабочих. В 1953 г. они переехали в Новгород, где прошло ее детство и юность. С 1955 по 1966 г. она училась в общеобразовательной школе. С 1965 г.

совмещала учебу с работой почтового оператора в Новгородском почтамте, продолжив там работать после окончания школы.

С 1968 по 1973 г. Валентина Андреевна училась на Географическом факультете Ленинградского государственного университета им. А.А. Жданова (ЛГУ) по специальности “биогеография”. В это время она приняла участие в нескольких крупных экспедициях на севере Сибири и Дальнего Востока. В 1971 г. работала на Чукотке в районе пос. Эгвекино под руководством известного ботаника



Валентина Андреевна Костина у альпийской горки в ботаническом саду (Мурманская область).

Valentina Andreevna Kostina at the alpinarium in the Botanical Garden (Murmansk Region).

Адриана Евгеньевича Катенина. В следующем году ей посчастливилось принять участие в экспедиции, которая сплавалась по р. Котуй (правый приток р. Хатанги), вместе с Борисом Николаевичем Нориным и Николаем Владимировичем Ловелиусом. В этих поездках она получила ценный опыт работы с лучшими ботаниками страны. Руководителем ее дипломной работы был Б.Н. Норин.

После окончания университета Валентина Андреевна была распределена в Полярно-альпийский ботанический сад-институт (ПАБСИ) в Мурманской области, где начала работу в лаборатории Флоры и растительных ресурсов сначала в должности старшего лаборанта, затем — младшего научного сотрудника и позднее — научного сотрудника. Изначально ее направили на работу по теме “Разработка научных основ закрепления нефелиновых песков хвостохранилищ”, возглавляемую Неониллой Ивановной Подлесной. Ее индивидуальный план включал метеонаблюдения, агробиологические учеты посевов многолетних трав, взятие почвенных образцов, описание растительности, окружающей хвостохранилища, учет урожайности на старых посевах с различными вариантами удобрений, взятие почвенных монолитов для последующего учета корневой массы, дальнейшую обработку и анализ полученных данных. После увлекательных экспедиций в студенческие годы работа по закреплению нефелиновых песков была ей явно не по душе. Будучи человеком достаточно прямолинейным, она не имела привычки сдерживать свои эмоции и открыто выражала свою неудовлетворенность работой, в том числе руководителю лаборатории Флоры и растительных ресурсов, которым в то время была М. Л. Раменская. Марианна Леонтьевна с пониманием отнеслась к запросам молодого сотрудника, разглядев в ней ученого-флориста, и написав в характеристике: “...Костина проявила себя как человек со складом мышления, именно таким, какой нужен для плодотворной научной работы, и даже — владеющий слогом (это проявилось при написании популярной статьи для сборника по охране природы). Нет сомнения, что при заинтересованности в работе, она может принести науке существенную пользу”. И уже с 1974 г. Валентина Андреевна занялась своим любимым делом — изучением флоры в рамках темы “Анализ флоры Мурманской области и Карелии”, возглавляемой М. Л. Раменской, где вела самостоятельный раздел по изучению флоры Ловозерских гор.

Решение Раменской о переводе молодого специалиста на другую тему и предоставление ей возможности самостоятельной работы оказалось очень мудрым. Начиная с 1974 г. Валентина Андреевна принимала участие в экспедиционных работах по изучению флоры Ловозерских гор, собрала обширную гербарную коллекцию, выявила новые виды для района. Все это позволило рекомендовать ее для поступления в заочную аспирантуру Кольского филиала АН СССР, куда она и была зачислена 20 декабря 1976 г. Руководителем ее диссертационной работы “Флора Ловозерского горного массива” был назначен д.б.н. Н.А. Миняев. Она подготовила план диссертационной работы, предполагающий описание новой локальной флоры, разработку типологии местообитаний и описание их флористических комплексов, характеристику специфических и характерных видов, проведение анализа флоры Ловозерских гор и сравнение ее с флорой Хибинских гор. За пять лет полевых работ она обследовала всю территорию горного массива от оз. Умбозеро до оз. Ловозеро. Аспирантуру Валентина Андреевна закончила успешно. Однако диссертацию на соискание ученой степени кандидата наук так и не защитила. Отчасти это было связано с ее независимым характером и нежеланием тратить время на всевозможные формальности, неизбежные при оформлении диссертации.

Валентина Андреевна очень любила растения, и определение собранных видов было любимым ее занятием. Она несколько скептически относилась к таксономическим новшествам и перестройкам, и нередко шутила, что опять, мол, “очередной вид вышел замуж и сменил название”. При этом она всегда была в курсе всех новейших публикаций, как флористических, так и таксономических. Она прекрасно знала флору севера России, но при необходимости определяла и виды Южного полушария, причем могла определять и по плодам и семенам. Однажды в ПАБСИ обратились сотрудники тамошни с просьбой проверить на наличие видов, используемых для получения наркотических веществ, среди отобранных у какого-то моряка семян и плодов, привезенных им из Новой Зеландии. Вместе с Л.Л. Виравековой они потратили много времени, просмотрев огромное число книг и определителей из библиотеки Сада (интернета тогда не было) и определили все виды.

Основными направлениями работы Валентины Андреевны были изучение флор сосудистых растений разных районов Мурманской области и охрана

растительного мира. Флора Мурманской области к концу 1970-х гг. была достаточно хорошо изучена, однако, многие труднодоступные горные массивы не были обследованы или были изучены крайне фрагментарно. Материалы, собранные по теме “Анализ флоры Мурманской области и Карелии” для так и не завершённой диссертационной работы, затем были опубликованы в 1991 г. в коллективной монографии, посвященной высшим растениям Ловозерских гор, куда вошли аннотированные списки сосудистых растений, мохообразных и их подробный анализ.

После завершения работы по Ловозерским горам Валентина Андреевна занялась изучением флоры сосудистых растений в двух из трех заповедников Мурманской области. В 1993–1996 гг. провела инвентаризацию флоры организованного в 1992 г. заповедника “Пасвик” и прилегающих к нему территорий. В 1995 и 1996 гг. участвовала в международных проектах совместно с коллегами из Норвегии и Финляндии по изучению флоры бывших поселений в приграничных районах на крайнем северо-западе Мурманской области, а в 1998 г. — по изучению антропохоров этой территории. В 1998–2012 гг. Валентина Андреевна направила свои усилия на продолжение инвентаризации флоры Лапландского заповедника. В первые три года ежегодно она обследовала труднодоступные и малоизученные районы заповедника. Эти работы она проводила совместно с научным сотрудником заповедника Натальей Григорьевной Берлиной.

Особое место в исследованиях Валентины Андреевны занимала флора сосудистых растений заповедной территории ПАБСИ. Первую сводку она подготовила в конце 1980-х гг., в то время, когда отдаленные поездки были затруднены в связи с воспитанием маленькой дочери Маши. В 2001 г. значительно переработанные и дополненные материалы составили главу коллективной монографии.

Особый интерес Валентина Андреевна проявляла к адвентивным видам, к их разнообразию, участию в растительном покрове и путям заноса. В своей записной книжке с заметками для подготовки к диссертации она отмечает: “Почему эта тема важна? Возможно, сейчас адвентивные, а затем — будущее флоры?”. Именно с этим тезисом будет связано множество ее последующих работ по адвентивной флоре Ловозерских гор, северо-запада Мурманской области, Лапландского заповедника и области в целом. Начиная с 2000-х гг. это стало

основным направлением ее работ. Валентина Андреевна обследовала множество городов, поселков и деревень Мурманской области. Добиралась до них по-разному. Иногда в составе экспедиционных отрядов на автотранспорте, по морю или на вертолете, но довольно часто она путешествовала на пригородных поездах, с утра отправляясь в поездку, во время которой обследовала территорию железнодорожной станции и поселок при ней, возвращаясь вечером домой. По материалам поездок и изучению флористической литературы она подготовила предварительный список из 480 адвентивных видов сосудистых растений для Мурманской области, выявила большое число новых для региона видов, благодаря чему расширились представления об их распространении. Но, к сожалению, эта работа так и не была завершена.

Валентина Андреевна была постоянным участником экспедиций. За годы работы, помимо упомянутых выше Ловозерских гор, участков Лапландского заповедника и заповедника “Пасвик”, а также территории ПАБСИ, ею были обследованы многие горные и равнинные территории области, в том числе и труднодоступные. После перерыва в полевой работе в несколько лет из-за рождения дочери Валентина Андреевна возобновила экспедиционные поездки в 1987 г. в удаленном горном массиве Лавна-тундры, куда отряд флористов ПАБСИ был доставлен на вертолете. В следующем, 1988 г. она приняла участие в вертолетной заброске в другой удаленный горный массив — Туадаш-тудры (гора Чильтальд). В 1989 г. на машине проведены флористические сборы в самом западном горном массиве Йонн-Ньюгоайв. Помимо уже перечисленных районов, в разные годы Валентина Андреевна обследовала: горный массив Кейвы, Терский берег Белого моря от Умбы до Поноя, полуострова Рыбачий и Средний, побережье близ пос. Дальние Зеленцы и Гавриловский архипелаг, окрестности устья реки Териберки, а также юго-запад Мурманской области. В этих экспедициях ею были выявлены новые местонахождения редких в области и России видов растений, и эти данные она использовала при подготовке очерков для Красных книг.

Охрана растительного мира Мурманской области — то, что постоянно интересовало и заботило Валентину Андреевну. Помимо упомянутых исследований на особо охраняемых природных территориях, она принимала активное участие в подготовке четырех изданий Красной книги Мурманской области, написала ряд видовых очерков

для Красных книг РСФСР, РФ и Восточной Феноскандии. При ее деятельном участии на территории региона было спроектировано 10 ботанических памятников природы и национальный парк “Хибины”, внесены предложения по расширению (реорганизации) уже существующих заказников. Она участвовала в разработке Концепции создания сети особо охраняемых природных территорий Мурманской области (2002, 2011). Одновременно с работой в ПАБСИ много лет она работала в Институте проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, обследуя различные участки предполагаемого строительства, и участвовала в мониторинге лесных экосистем на постоянных пробных площадях.

Валентина Андреевна щедро делилась знаниями и опытом с молодыми коллегами – рассказывала, показывала, определяла и высылала статьи и книги. Будучи талантливым популяризатором науки, она много лет проводила запоминающиеся экскурсии для школьников, студентов и специалистов биологического и экологического профиля, читала научно-популярные лекции о растительном мире Мурманской области, выступала на радио и в печатной прессе. Она была одним из авторов нескольких научно-популярных книг – “Терский район”, “Ботанические экскурсии по Хибинским и Ловозерским горам”, “Ловозерский район”, “Природа и коренное население Арктики под влиянием изменения климата и индустриального освоения: Мурманская область”. Еще, она знаток русского языка – ею отредактированы многие статьи, книги, диссертации и отчеты.

Доклады Валентины Андреевны на конференциях и совещаниях вызывали неизменный интерес аудитории, привлекали внимание и часто становились основой для сотрудничества со специалистами из разных учреждений (БИН РАН, Институт леса Карельского НЦ РАН, МГУ им. М.В. Ломоносова, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ВИР и др.). К ней регулярно ездили за консультациями ботаники из разных городов. Даже после выхода на пенсию она продолжала консультировать своих младших коллег.

Придя на работу в ПАБСИ, Валентина Андреевна сначала жила в одной из комнат трехкомнатной квартиры в двухэтажном здании на территории Сада. Ее соседями в разное время были как научные сотрудники, так и сотрудники технических служб. Она была общительна и со всеми находила общий язык. Очень легко было с ней в экспедициях.

Она очень любила полевые работы, ее не смущали никакие трудности полевой жизни. После маршрутов, порой очень сложных, поздно вечером, она, сидя на складном стуле около палатки в хорошую погоду или в палатке в плохую погоду, аккуратно, с любовью, расправляла собранные растения, укладывая их в гербарные сетки. В маршрутах никогда не роптала на бриологов, которые могли подолгу задерживаться на одном месте, ползая с лупой в поисках редкостей. В это время она ходила поблизости и всегда находила что-нибудь интересное для себя. При погрузке на машины и в вертолет, она всегда помогала, просить ее не приходилось. Чувство ответственности и товарищества были очень ей присущи.

У Валентины Андреевны был своеобразный, крупный, с наклоном влево и очень четкий почерк. Машинистки, набиравшие тексты для статей и отчетов никогда к ней не имели никаких претензий. Она имела хороший литературный слог, который отметила в своей характеристике М. Л. Раменская. Связано это было, видимо, с тем, что Валентина Андреевна очень много читала, причем наряду с любимыми ею в последние годы детективами, читала много классической литературы. И именно эта черта позволила занять ей место редактора в стенной газете Ботанического сада “Ботаник”.

Нельзя не сказать о том, какой она была заботливой мамой. Родившаяся в 1980 г. дочь Маша стала главным человеком в ее жизни. Она уделяла ей очень много внимания и трогательно заботилась о ней. В тяжелые 1990-е гг., когда ПАБСИ работал 3 дня в неделю и, соответственно, зарплата была уменьшена почти в два раза, Валентина Андреевна с трудом сводила концы с концами, но не могла и подумать, чтобы экономить на питании Маши. Никогда в ее доме не было телевизора. Она говорила, что хочет приучить свою дочь читать и думать, и, надо сказать, она этого добилась. Валентина Андреевна отличалась категоричностью и пылко отстаивала свои суждения, была заядлой спорщицей. При этом она отличалась высокой порядочностью и ответственностью.

Была она веселым человеком и очень любила петь. Во время лабораторных “посиделок”, а лаборатория всегда была очень дружной и весело отмечала дни рождения и праздники, Валентина Андреевна была первой “запевалой”. Песен она знала множество и пела всегда с большим воодушевлением.

И ее семья, и друзья, и коллеги — все мы еще никак не можем поверить, что ее больше нет. Кажется, что она вот-вот позвонит и будет расспрашивать об актуальных новостях и новых находках. Светлая и добрая память о Валентине Андреевне навсегда останется в наших сердцах. Мы уверены, что ее дело будет продолжено коллегами и последователями!

Похоронена Валентина Андреевна на своей родине — в Новгородской области.

Авторы признательны коллегам, хорошо знавшим В. А. Костину, которые помогли нам вспомнить или напомнили о некоторых деталях ее жизненного и научного пути: В.Н. Андреевой, О.А. Белкиной, Л.Л. Виравеичевой, В.И. Москалевой и Н.А. Секретаревой.

#### СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ В.А. КОСТИНОЙ

- Подлесная Н.И., Костина В.А. 1975. Пылящие нефелиновые хвосты. — *Природа Заполярья и ее охрана*. 2: 20–22.
- Костина В.А. 1976. Современное состояние изученности флоры Ловозерского горного массива. — В кн.: *Изучение растительных ресурсов Мурманской области*. Апатиты. С. 23–28.
- Андреев Г.Н., Скиткина А.А., Филиппова Л.Н., Андреева В.Н., Костина В.А., Царева В.Т. 1978. Уникальность Турьего мыса с ботанической точки зрения. — В кн.: *Ботанические исследования за Полярным кругом*. Апатиты. С. 14–23.
- Костина В.А. 1978. Новые и редкие виды флоры Ловозерского горного массива. — В кн.: *Ботанические исследования за Полярным кругом*. Апатиты. С. 8–14.
- Андреев Г.Н., Андреева В.Н., Астафьева А.В., Бианки В.В., Бойко Н.С., Брагин А.Б., Гринюк И.Н., Домбровская А.В., Карпович В.Н., Колюшев А.И., Костина В.А., Коханов В.Д., Краснов Ю.В., Семенов-Тянь-Шанский О.И., Скиткина А.А., Татаринкова И.П., Филиппова Л.Н., Царева В.Т., Шкляревич Ф.П., Шляков Р.Н., Яковенко М.Я. 1979. Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. Мурманск. 158 с.
- Костина В.А. 1979. О местонахождении *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Polypodiaceae) на Кольском полуострове. — *Бот. журн.* 64(3): 386–389.
- Бреслина И.П., Костина В.А., Лебедева Р.М. 1981. Проблемы изучения региональных флор Кольского Севера. — В кн.: *Развитие ботанических исследований на Кольском Севере*. Апатиты. С. 43–50.
- Костина В.А. 1981. Адвентивные растения во флоре Ловозерского горного массива. — *Природа и хозяйство Севера*. 8: 47–52.
- Костина В.А. 1988. Каталог сосудистых растений территории Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты. 31 с.
- Костина В.А. 1988. Арника альпийская — *Arnica alpina* (L.) Olin — В кн.: *Красная книга РСФСР: растения*. М. С. 65.
- Костина В.А. 1988. Одуванчик белоязычковый — *Taraxacum leucoglossum* Brenn. — В кн.: *Красная книга РСФСР: растения*. М. С. 82.
- Андреев Г.Н., Домбровская А.В., Константинова Н.А., Костина В.А., Лукьянова Л.М., Никонов В.В., Похилько А.А., Филиппова Л.Н., Шаврова Л.А. 1988. Состояние и задачи ботанического изучения Хибинских гор. — В сб.: *Растительный мир высокогорных экосистем СССР*. Владивосток. С. 6–21.
- Андреев Г.Н., Андреева В.Н., Анисимова Н.А., Антонова И.М., Белкина О.А., Бианки В.В., Домбровская А.В., Дудорева Т.А., Катаев Г.Д., Константинова Н.А., Костина В.А., Коханов В.Д., Краснов Ю.В., Лихачев А.Ю., Макарова О.А., Похилько А.А., Симуков Ю.А., Татаринкова И.П., Филиппова Л.Н., Хохлов А.М., Царева В.Т., Шкляревич Ф.Н., Шляков Р.Н., Шутова Е.В., Яковенко М.Я. 1990. Редкие и нуждающиеся в охране растения и животные Мурманской области. 2-е изд., испр. и доп. Мурманск. 200 с.
- Андреев Г.Н., Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А., Лихачев А.Ю., Савченко А.Н. 1990. Путеводитель экскурсий по Хибинским горам XII международного совещания бриологов Центральной и Восточной Европы. Апатиты. 51 с.
- Костина В.А. 1990. К распространению некоторых видов сосудистых растений Кольского Севера. — В кн.: *Ботанические исследования за Полярным кругом*. Кировск. С. 21–25.
- Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А. 1991. Флора высших растений Ловозерских гор: мохообразные и сосудистые растения. СПб. 206 с.
- Антонова И.М., Костина В.А. 1993. К проблеме охраны редких видов растений Мурманской

- области. — В кн.: Растительные ресурсы Европейского Севера: продуктивность, рациональное использование, охрана. Апатиты. С. 65–68.
- Костина В.А. 1995. Дополнение к флоре Мурманской области — Бот. журн. 80(9): 120–121.
- Костина В.А. 1995. Флора заповедника “Пасвик”: сосудистые растения. Апатиты. 52 с.
- Макарова О.А., Пивоварова Н.Б., Ткаченко Б.В., Похилько А.А., Костина В.А., Бойко Н.С., Москвичева Л.А., Паракецов И.А., Зануздаева Н.В., Сметанникова М.С., Исаева Л.Г., Викан С., Свенске М. 1996. Сезонная жизнь природы Кольского Севера. Летопись природы — 1994. Мурманск. 42 с.
- Alm T., Alsos I.G., Kostina V.A., Often A., Piirainen M. 1997. Cultural landscapes of some former Finnish farm sites in the Paaz/Pasvik/Paatsjoki area of Pechenga, Russia. — Tromsø. 82: 1–48.
- Костина В.А. 1998. Дополнение к флоре сосудистых растений государственного заповедника “Пасвик” (Мурманская область). — Бот. журн. 83(6): 127–132.
- Kostina V., Jakalaniemi A. 1998. *Arnica angustifolia* (Asteraceae). — In: Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki. P. 58–59.
- Костина В.А. Адвентивная флора северо-запада Мурманской области. — В сб.: Флора и растительность Мурманской области. Апатиты. 1999. С. 102–123.
- Костина В.А., Берлина Н.Г. 1999. Антропогенная трансформация флоры охраняемых таежных ценозов Мурманской области. — В сб.: Материалы междунар. науч.-практ. конф. “Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения”. Петрозаводск. С. 144–145.
- Зайцева И.В., Кобяков К.Н., Костина В.А. и др. 1999. Редкие и нуждающиеся в охране виды сосудистых растений (карта, М : 1 : 2000000 и пояснительный текст). — В кн.: Экологический атлас Мурманской области. М.; Апатиты. С. 12; 19.
- Берлина Н.Г., Костина В.А. 1999. Антропогенные изменения видового состава сосудистых растений Лапландского заповедника. — В сб.: Флора и растительность Мурманской области. Апатиты. С. 55–61.
- Берлина Н.Г., Костина В.А. 2001. Дополнение к флоре сосудистых растений Лапландского биосферного заповедника. — В сб.: Тезисы докл. междунар. конф. “Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах Севера”. Апатиты. С. 9–10.
- Берлина Н.Г., Костина В.А. 2001. Современное состояние флоры Лапландского государственного биосферного заповедника. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Человек и окружающая среда Баренц-региона в начале XXI века”. Петрозаводск. С. 116–118.
- Костина В.А. 2001. Аннотированный список сосудистых растений. — В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 45–76.
- Костина В.А., Белкина О.А., Константинова Н.А. 2001. Краткий очерк природных условий. — В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 8–15.
- Костина В.А. 2001. Дополнения к флоре Мурманской области. — Бот. журн. 86(10): 101–105.
- Костина В.А., Берлина Н.Г. 2001. Очерк флоры Лапландского государственного биосферного заповедника (Мурманская область). — Бот. журн. 86(12): 94–100.
- Костина В.А., Святковская Е.А. 2002. Городской парк как природное и культурно-историческое наследие г. Кировска (Мурманская область). — В сб.: Материалы междунар. конф. “Экология северных территорий России: проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения”. Т. 2. Архангельск. С. 1001–1005.
- Берлина Н.Г., Костина В.А., Кучеров И.Б., Чепинога В.В. 2002. Новые дополнения к флоре Лапландского биосферного заповедника (Мурманская область). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 107(6): 57–59.
- Андреева В.Н., Антонова И.М., Белкина О.А., Берлина Н.Г., Бианки В.В., Блинова И.В., Бойко Н.С., Гилязов А.С., Гилязова Е.В., Дробышева С.С., Дудорева Т.А., Дульнев И.Г., Ермолаев В.Т., Ерохина И.А., Зырянов С.В., Кавцевич Н.Н., Катаев Г.Д., Константинова Н.А., Корякин А.С., Костина В.А., Коханов В.Д., Краснов Ю.В., Лихачев А.Ю., Макарова О.А., Мишин В.Л., Неличик В.А., Панарин А.Е., Панёва Т.Д., Петров В.Н., Петрова О.В., Похилько А.А., Симуков Ю.А., Суткайтис О.К., Татарникова И.П., Урбанавичюс Г.П., Хохлов А.М., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 2003. Красная книга Мурманской области. Мурманск. 395 с.
- Костина В.А. 2003. Адвентивная флора Мурманской области. — Труды Беломорской биостанции Биологического факультета МГУ. 9: 85–88.

- Костина В.А., Святковская Е.А. 2003. Содержание зеленых насаждений в парках культуры и отдыха на Кольском Севере. — В кн.: Экология большого города. Альманах. Вып. 8. М. С. 155–160.
- Костина В.А. 2003. Сосудистые растения заповедника “Пасвик”. М. 43 с.
- Костина В.А. 2003. Адвентивная флора заповедника “Пасвик” (Мурманская область). — В сб.: Материалы науч. конф. “Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ”. М.; Тула. С. 56–57.
- Костина В.А. 2003. Сосудистые растения Государственного природного заповедника “Пасвик”. — В кн.: Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Вып. 2. Сосудистые растения. М. С. 38–781.
- Костина В.А. 2003. Список сосудистых растений заповедника “Пасвик” и прилегающих территорий. — В кн.: Летопись природы заповедника “Пасвик”. Кн. 7. 2000 г. Рязань. С. 118–143.
- Никонов В.В., Исаева Л.Г., Гоппен Т.С., Костина В.А., Кашулин Н.А., Петров В.Н., Певзнер С.Л. 2003. Об оценке биологических ресурсов Мурманской области. — В сб.: Кольский полуостров на пороге третьего тысячелетия: проблемы экологии. Апатиты. С. 23–36.
- Isaeva L.G., Kostina V.A. 2004. Plant and fungi diversity in the old-growth forests of the Lapland Biosphere Reserve. — In: Habitat Contact Forum in Kuhmo 2003: Proc. of the 3<sup>rd</sup> Meeting of the Inter. Contact Forum on Habitat Conservation in the Barents Region. Helsinki. P. 89.
- Kostina V.A., Isaeva L.G. 2004. Transformation of Biodiversity Forests. — In: Anthropogenic Transformation of Taiga Ecosystems in Europe: Environmental, Resource and Economic Implications: Proceeding of Inter. Conf. Petrozavodsk. P. 151–152.
- Андреева В.Н., Белкина О.А., Костина В.А., Константинова Н.А., Урбанавичюс Г.П. 2004. Уникальный памятник природы в Хибинских горах (Мурманская область). — В сб.: Материалы междунар. конф. “Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана”. Тольятти. С. 8–11.
- Ганичева С.Н., Лукина Н.В., Костина В.А., Никонов В.В. 2004. Техногенная дигрессия и восстановительная сукцессия в хвойных лесах Кольского полуострова. — Лесоведение. 3: 57–67.
- Жиров В.К., Костина В.А., Константинова Н.А. 2004. Изучение и охрана растений и лишайников как одно из основных направлений работ Полярно-альпийского ботанического сада-института. — Известия Самарского науч. центра РАН. 3: 80–85.
- Жиров Д.В., Пожиленко В.И., Белкина О.А., Костина В.А., Королева Н.Е., Константинова Н.А., Урбанавичене И.Н., Давыдов Д.А. 2004. Терский район. Серия “Памятники природы и достопримечательности Мурманской области”. Кн. 1. СПб. 128 с.
- Константинова Н.А., Андреева В.Н., Белкина О.А., Костина В.А., Лихачев А.Ю., Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2004. Флора ООПТ Мурманской области. — В сб.: Материалы Всерос. научн. конф. “Принципы и способы сохранения биоразнообразия”. Йошкар-Ола. С. 94–96.
- Константинова Н.А., Костина В.А., Савченко А.Н. 2004. Красная книга Мурманской области как основа мониторинга и охраны редких и исчезающих растений и лишайников региона. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 2: Апатиты. С. 61–63.
- Костина В.А. 2004. Адвентивный элемент флоры сосудистых растений Мурманской области. — В сб.: Материалы VI рабочего совещ. “Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева”. Сыктывкар. С. 99–103.
- Костина В.А. 2004. Синантропная флора сосудистых растений и вопросы охраны растительности Кольского Севера. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 2. Апатиты. С. 109–110.
- Костина В.А., Святковская Е.А. 2004. Проблемы сохранения биоразнообразия и зеленое строительство в Мурманской области. — В сб.: Материалы междунар. науч. конф. “Жизнь в гармонии: ботанические сады и общество”. Тверь. С. 33–35.
- Костина В.А., Исаева Л.Г. 2004. Трансформация видового состава лесных ценозов в связи с антропогенным воздействием. — В сб.: Материалы междунар. науч.-практ. конф. “Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты”. Петрозаводск. С. 250–253.
- Рахманова Е.П., Костина В.А. 2004. Растения-вселенцы как индикаторы состояния биоты урбанизированных территорий. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Экологические проблемы

- северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 211–212.
- Святковская Е.А., Костина В.А. 2004. Ландшафтная реконструкция зеленых насаждений на урбанизированных территориях Кольского Севера (на примере г. Заозерска). – В кн.: Экология большого города. Альманах. Вып. 10. М. С. 56–60.
- Святковская Е.А., Костина В.А. 2004. Особенности ландшафтной реконструкции естественных насаждений на урбанизированных территориях Заполярья. – Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2(8): 273–278.
- Андреева В.Н., Костина В.А. 2005. Итоги интродукции сосудистых растений Красной книги Мурманской области. – В сб.: Междунар. конф. “Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов”. М. С. 12–14.
- Белкина О.А., Константинова Н.А., Королёва Н.Е., Костина В.А., Урбанавичене И.Н. 2005. Ботанические экскурсии по Хибинским и Ловозерским горам. Кировск. 119 с.
- Елина Г.А., Филимонова Л.В., Грабовик С.И., Костина В.А. 2005. Болота Кольского полуострова. – Труды КарНЦ РАН. 8: 94–111.
- Константинова Н.А., Костина В.А. 2005. Изучение флоры Мурманской области (1980–2005). – В сб.: Формирование основ современной стратегии природопользования в Евро-Арктическом регионе. Апатиты. С. 79–86.
- Костина В.А. 2005. Синантропизация растительности Хибинских гор (Мурманская область). – В сб.: Труды междунар. конф. “Горные экосистемы и их компоненты”. Т. 1. С. 180–182.
- Костина В.А., Урбанавичюс Г.П., Белкина О.А., Константинова Н.А., Урбанавичене И.Н. 2005. Материалы по разнообразию растений и лишайников проектируемых охраняемых территорий на Мурманском побережье Белого моря. – Труды Беломорской биостанции Биологического факультета МГУ. 10: 88–92.
- Константинова Н.А., Белкина О.А., Королёва Н.Е., Костина В.А. 2005. Проектируемый национальный парк “Хибины” как важнейший центр разнообразия растений и растительности в Мурманской области. – В сб.: Докл. междунар. конф. “Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Феноскандии и сопредельных территорий”. М. С. 293–297.
- Святковская Е.А., Костина В.А. 2005. Формирование садово-парковых ландшафтов на урбанизированных территориях побережья Баренцева моря. – В кн.: Экология большого города. Альманах № 11. М. С. 90–93.
- Исаева Л.Г., Костина В.А. 2006. Восстановление лишайниковых сосняков Лапландского биосферного заповедника после рубок. – В сб.: Материалы междунар. конф. “Современные экологические проблемы Севера”. Ч. 1. Апатиты. С. 71–73.
- Костина В.А., Урбанавичюс Г.П., Белкина О.А., Константинова Н.А., Урбанавичене И.Н. 2006. Материалы по разнообразию растений и лишайников проектируемых охраняемых территорий на Мурманском побережье Белого моря. – Труды Беломорской биостанции биологического факультета МГУ. 10: 87–91.
- Костина В.А., Исаева Л.Г. 2006. Еловые леса природно-заповедного фонда Мурманской области. – В кн.: Материалы науч.-практ. конф. “Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала”. Сыктывкар. С. 81–85.
- Костина В.А., Канева Н.Р. 2006. Материалы по флоре сосудистых растений ГПЗ “Пасвик”. 1998–2005 гг. – В кн.: Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 1998–2005 годы. Вып. 3. Ч. 1. Научные исследования в заповедниках. М. С. 292–293.
- Костина В.А. 2006. К проблеме синантропизации флоры заповедников Мурманской области. – В сб.: Материалы науч.-практ. конф. “Современное состояние и перспективы развития особо охраняемых территорий европейского Севера и Урала”. Сыктывкар. С. 78–81.
- Костина В.А., Рахманова Е.П., Святковская Е.А. 2006. Сосудистые растения городских лесов Кольского Заполярья. – В сб.: Материалы всерос. науч. школы “Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты”. Вып. 4. Киров. С. 412–414.
- Костина В.А., Андреева В.Н. 2006. Редкий вид флоры Мурманской области *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub в естественных условиях и в питомнике. – В сб.: междунар. науч. конф. “Сохранение

- биоразнообразия растений в природе и при интродукции”. Сухум. С. 270–272.
- Костина В.А., Берлина Н.Г. 2006. Флористические находки в Лапландском государственном биосферном заповеднике. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Современные экологические проблемы Севера”. Ч. 2. Апатиты. С. 147.
- Костина В.А. 2006. К вопросу изученности флоры сосудистых растений Мурманской области. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере”. С. 106–109.
- Костина В.А., Андреева В.Н. 2006. Редкий вид флоры Мурманской области *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub в естественных условиях и в питомнике. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере”. Т. 1. Кировск. С. 109–114.
- Разумовская А.В., Костина В.А., Гамалей Ю.В. 2006. Структурная типология терминальной флоры двудольных растений побережья Восточного Мурмана. — В сб.: Материалы междунар. конф. “Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере”. Т. 1. Кировск. С. 179–182.
- Филимонова Т.В., Костина В.А. 2006. Разнообразие видов рода *Alchemilla* L. на Кандалакшском берегу Белого моря. — Труды Беломорской биостанции Биологического факультета МГУ. 10: 196–199.
- Исаева Л.Г., Костина В.А. 2007. Восстановление лишайниковых сосняков после пожаров на территории Лапландского заповедника. — В сб.: Материалы XI Перфильевских науч. чтений “Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера”. Ч. 2. Архангельск. С. 32–36.
- Костина В.А. 2007. Синантропная флора Мурманской области. — В сб.: Материалы XI Перфильевских науч. чтений “Биоразнообразие, охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера”. Ч. 1. Архангельск. С. 76–79.
- Костина В.А. 2007. Растительность Западного Мурмана и урбанизация. — В сб.: Материалов всерос. науч.-практ. конф. “Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития”. Ч. 1. Киров. С. 144–147.
- Костина В.А., Белкина О.А., Константинова Н.А. 2007. Ключевые ботанические территории Мурманской области. — В сб.: Материалы всерос. науч.-практ. конф. “Проблемы региональной экологии в условиях устойчивого развития”. Ч. 1. Киров. С. 46–49.
- Святковская Е.А., Костина В.А., Кошкина А.В., Кислых Е.Е. 2007. Создание рекреационных зон на урбанизированных ландшафтах Кольского Севера (на примере Полярно-альпийского ботанического сада-института). — В сб.: Проблемы озеленения крупных городов. Вып. 12. М. С. 112–114.
- Чиненко С.В., Костина В.А., Разумовская А.В. 2007. Состав флоры сосудистых растений восточной части северного побережья Кольского полуострова. — В сб.: Материалы всерос. конф. “Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана”. Сыктывкар. С. 200–214.
- Жиров Д.В., Пожиленко В.И., Костина В.А., Королёва Н.Е., Вдовин И.В., Белкина О.А., Константинова Н.А., Петров В.Н., Давыдов Д.А., Мелехин А.В. 2008. Ловозерский район. Серия “Памятники природы и достопримечательности Мурманской области”. Кн. 2. СПб. 144 с.
- Исаева Л.Г., Костина В.А. 2008. Разнообразие растительности сосновых лесов Мурманской области. — В сб.: Материалы всерос. конф. с междунар. участ. “Северные территории России: проблемы и перспективы развития”. Архангельск. С. 539–542.
- Морозова О.В., Заугольнова Л.Б., Исаева Л.Г., Костина В.А. 2008. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса. — Растительность России. 13: 61–81.
- Костина В.А. 2008. Растения-интродуценты и их роль в сложении флоры Мурманской области. — В сб.: Материалы докл. всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Интродукция и перспективы использования генетических ресурсов растений на Крайнем Севере”. Апатиты. С. 39–44.
- Костина В.А., Исаева Л.Г. 2008. К вопросу изучения верхней границы леса в Хибинах (Мурманская область). — В сб.: Материалы всерос. науч. конф. с междунар. участием “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 114–117.
- Костина В.А., Рахманова Е.П., Святковская Е.А. 2008. Формирование урбанофлоры в горных условиях Кольского Севера (г. Кировск, Хибинский горный массив). — В сб.: Материалы докл. междунар. науч. конф. “Актуальные проблемы

- сохранения биоразнообразия в экстремальных условиях северного климата”. Апатиты. С. 42–44.
- Костина В.А. 2008. Адвентивный компонент флоры антропогенно трансформированных фитоценозов Мурманской области. – В сб.: Материалы докл. междунар. науч. конф. “Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в экстремальных условиях северного климата”. Апатиты. С. 44–47.
- Костина В.А. 2008. Арника альпийская – *Arnica alpina* (L.) Olin – В кн.: Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. М. С. 92–93.
- Костина В.А. 2008. Солнцецвет арктический – *Helianthemum arcticum* (Grosser) Janch. – В кн.: Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. М. С. 178–179.
- Костина В.А. 2008. Язвенник Кузенева – *Anthyllis kuzenevae* Juz. – В кн.: Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. М. С. 212.
- Костина В.А. 2008. Мак лапландский – *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. – В кн.: Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. М. С. 432–433.
- Костина В.А. 2008. Беквития ледяная – *Beckwithia glacialis* (L.) A. et D. Love. – В кн.: Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. М. С. 480–481.
- Святковская Е.А., Костина В.А., Гонтарь О.Б., Тростенюк Н.Н. 2008. Ландшафтная реконструкция – основа улучшения декоративного эффекта существующих насаждений в городах Кольского полуострова. – В сб.: Материалы междунар. конф. “Флора и фауна северных городов”. Мурманск. С. 184–187.
- Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н., Гонтарь О.Б., Костина В.А. 2008. Озеленение улиц различных категорий в городах Кольского Заполярья. – В сб.: Материалы докл. междунар. науч. конф. “Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия в экстремальных условиях северного климата”. Апатиты. С. 78–81.
- Иванова Л.А., Костина В.А., Кременецкая М.В., Иноземцева Е.С. 2009. Биологическая рекультивация хвостохранилищ в Заполярье: проблемы и перспективы исследований. – В сб.: Материалы междунар. науч.-практ. конф. “Ботанические сады в XXI веке: сохранение биоразнообразия, стратегия развития и инновационные решения”. Белгород. С. 488–492.
- Святковская Е.А., Гонтарь О.Б., Тростенюк Н.Н., Костина В.А. 2009. Видовое разнообразие и состояние древесных интродуцентов в разных типах озеленённых территорий города Апатиты. – Вестник МГТУ. 12(3): 545–549.
- Гонтарь О.Б., Святковская Е.А., Костина В.А. 2009. Проблемы озеленения дачных участков на Кольском Севере. – В сб.: Материалы XII междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы озеленения крупных городов”. М. С. 63–67.
- Костина В.А. 2009. Интродукция растений и разнообразие флор Кольского Севера. – В сб.: Материалы науч.-практ. конф. “Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт”. Мурманск. С. 134–136.
- Белкина О.А., Блинова И.В., Боровичёв Е.А., Давыдов Д.А., Другова Т.П., Константинова Н.А., Костина В.А., Лихачёв А.Ю., Мелехин А.В., Савченко А.Н., Филимонова Т.А. 2009. Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны. СПб. 120 с.
- Святковская Е.А., Тростенюк Н.Н., Гонтарь О.Б., Костина В.А. 2009. Состояние и перспективы улучшения зелёных насаждений на улицах Североморска. – В сб.: Материалы XII междунар. науч.-практ. конф. “Проблемы озеленения крупных городов”. С. 78–82.
- Боровичёв Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. 2010. Редкие виды цианопрокариот, печёночников и сосудистых растений во флоре скальных обнажений северо-восточного берега озера Вайкис (Лапландский заповедник). – В сб.: Материалы III всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 57–60.
- Дегтярева Г.В., Костина В.А. 2010. Эволюция соцветий в роде *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae). – В сб.: Материалы XII Московского совещ. по филогении растений, посвящ. 250-летию со дня рожд. Георга-Франца Гофмана. М. С. 240–242.
- Исаева Л.Г., Костина В.А., Урбанавичюс Г.П. 2010. Ценотическое и флористическое разнообразие лесотундровых сообществ в бассейне реки Териберка (Мурманская область). – В сб.: Материалы III всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 84–88.

- Костина В.А., Боровичёв Е.А. 2010. Новые виды сосудистых растений для флоры Лапландского заповедника (Мурманская область). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 115(6): 68.
- Костина В.А. 2010. Локальные флоры бывших поселений побережья Баренцева моря (Мурманская область). — В сб.: Материалы всерос. школы-семинара по сравнительной флористике. Рязань. С. 107–109.
- Иванова Л.А., Костина В.А., Кременецкая М.В., Иноземцева Е.С. 2010. Ускоренное формирование противоэрозионных травостоев на техногенно-нарушенных территориях: Заполярье. — Вестник МГТУ. 13 (4/2): 977–983.
- Боровичев Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. 2011. Некоторые ключевые ботанические территории Лапландского заповедника (Мурманская область). — Труды КарНЦ РАН. 12(2): 48–55.
- Боровичев Е.А., Костина В.А., Королёва Н.Е., Юрцев Б.А., Королева Т.М., Петровский В.В., Полозова Т.Г., Жукова П.Г., Катенин А.Е. 2011. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб. 2010. 628 с. (рецензия). — Бот. журн. 96(12): 1657–1659.
- Константинова Н.А., Белкина О.А., Боровичёв Е.А., Давыдов Д.А., Другова Т.П., Костина В.А., Конорева Л.А., Королёва Н.Е., Мелехин А.В., Савченко А.Н. 2011. Итоги научно-исследовательских работ лаборатории флоры и растительных ресурсов (ПАБСИ) за первое десятилетие XXI века. — Вестник КНЦ. 2(5): 21–33.
- Костина В.А. 2011. Некоторые итоги мониторинга сорной флоры Мурманской области. — В сб.: Материалы I междунар. науч. конф. “Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции”. СПб. С. 129–133.
- Костина В.А., Демахина Т.В. 2011. Сосудистые растения зональных и горных тундр Мурманской области (разнообразие, краткий анализ, редкие и охраняемые виды). — В сб.: Материалы докл. всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Ботанические сады и устойчивое развитие северных регионов”. Апатиты. С. 109–114.
- Константинова Н.А., Белкина О.А., Боровичёв Е.А., Давыдов Д.А., Костина В.А., Лихачёв А.Ю., Мелехин А.В., Шалыгин С.С. 2011. Обзор разнообразия растений, лишайников и цианопрокариот на особо охраняемых природных территориях Мурманской области. — Вестник КНЦ. 2(5): 63–73.
- Боровичёв Е.А., Костина В.А., Мелехин А.В., Шалыгин С.С. 2011. Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Лапландского заповедника (Мурманская область). — В сб.: Всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов”. Ярославль. С. 118–122.
- Белкина О.А., Блинова И.В., Боровичёв Е.А., Демахина Т.В., Кобяков К.Н., Кольцов Д.Б., Конорева Л.А., Константинова Н.А., Королёва Н.Е., Костина В.А., Лихачёв А.Ю., Мелехин А.В., Петров В.Н., Плец М.Ю., Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П. 2011–2013. Территории особого природоохранного значения Мурманской области. — В кн.: Изумрудная книга Российской Федерации: территории особого природоохранного значения Европейской России. Предложения по выявлению. Ч. 1. М. С. 41–51.
- Берлина Н.Г., Костина В.А. 2012. Флора сосудистых растений Лапландского заповедника: аннотированный список. — Труды Лапландского государственного природного биосферного заповедника. 4: 112–198.
- Исаева Л.Г., Костина В.А. 2012. Леса на территории заповедника. — Труды Лапландского государственного природного биосферного заповедника. 4: 69–111.
- Исаева Л.Г., Костина В.А. 2012. К вопросу флористического разнообразия редкостойных сосняков Мурманской области. — В сб.: Материалы IV Всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 2. Апатиты. С. 106–110.
- Костина В.А., Берлина Н.Г. 2012. Редкие сосудистые растения Лапландского заповедника. — Труды Лапландского государственного природного заповедника. 4. 240–271.
- Костина В.А. 2012. Флора окрестностей пос. Териберка (от губы Долгая до губы Завалишина). — В сб.: Материалы IV всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 79–81.
- Костина В.А., Исаева Л.Г. 2012. Современное состояние притундровых березняков запада Мурманской области. — В сб.: Материалы всерос. конф. с междунар. участ. “Современные проблемы притундровых лесов”. Архангельск. С. 151–156.

- Чиненко С.В., Разумовская А.В., Костина В.А. 2012. Растительный покров окрестностей Ивановской губы (восточная часть Мурманского побережья). – В сб.: Материалы XII Перфильевских научн. чтений “Изучение, охрана и рациональное использование растительного покрова Арктики и сопредельных территорий”. Архангельск. С. 186–189.
- Тишков А.А., Константинова Н.А., Шварц Е.А., Кобяков К.Н., Королёва Н.Е., Петров В.Н., Соболев Н.А., Викулина М.А., Исаева Л.Г., Титова С.В., Костина В.А., Петрова О.В., Коняев С.К., Гурина Е.П. 2013. Анализ возможностей экологически приемлемого размещения промышленной транспортной инфраструктуры в Хибинском горном массиве (Мурманская область). – Использование и охрана природных ресурсов в России. Научно-техн. бюллетень. 127(1): 51–56.
- Тишков А.А., Константинова Н.А., Шварц Е.А., Кобяков К.Н., Королёва Н.Е., Петров В.Н., Соболев Н.А., Викулина М.А., Исаева Л.Г., Титова С.В., Костина В.А., Петрова О.В., Коняев С.К., Гурина Е.П. 2013. Анализ возможностей экологически приемлемого размещения промышленной транспортной инфраструктуры в Хибинском горном массиве (Мурманская область). – Использование и охрана природных ресурсов в России. Научно-техн. бюллетень. 128(2): 60–65.
- Боровичёв Е.А., Костина В.А., Петровский М.Н. 2013. Материалы к флоре сосудистых растений Мурманской области. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 118(6): 57–58.
- Кобяков К.Н., Исаева Л.Г., Кобякова С.В., Константинова Н.А., Королёва Н.Е., Костина В.А., Петров В.Н., Петрова О.В., Соболев Н.Н. 2013. Выбор экологически приемлемых вариантов размещения промышленной транспортной инфраструктуры в Хибинском горном массиве. – В сб.: Материалы междунар. науч.-практ. конф. “Рациональное природопользование: традиции и инновации”. М. С. 163–167.
- Боровичёв Е.А., Белкина О.А., Костина В.А., Королёва Н.Е., Мелехин А.В. 2013. Ключевые ботанические территории как современный подход к охране растительного разнообразия Мурманской области. – В сб.: Материалы междунар. науч.-практ. конф. “Зелёный пояс Фенноскандии”. Петрозаводск. С. 104–105.
- Markovskaya E., Schmakova N., Kostina V. 2013. New record of *Euphrasia frigida* Pugsl. in Colesdalen, Svalbard. – Czech Polar Reports. 3(2): 87–92.
- Асминг С.В., Берлина Н.Г., Белкина О.А., Бианки В.В., Бобров А.А., Бойко Н.С., Боровичев Е.А., Воробьёва Е.Г., Гилязов А.С., Демахина Т.В., Денисов Д.Б., Другова Т.П., Дудорева Т.А., Ерохина И.А., Ефимов П.Г., Зенкова И.В., Зырянов С.В., Исаева Л.Г., Кавцевич Н.Н., Катаев Г.Д., Кириллова Н.Р., Кожин М.Н., Конорева Л.А., Константинова Н.А., Королёва Н.Е., Корякин А.С., Костина В.А., Коханов В.Д., Кравченко А.В., Лихачёв А.Ю., Макарова О.А., Максимов А.И., Малавенда С.В., Мамонтов Ю.С., Мелехин А.В., Мельников М.В., Мухина Н.В., Осипов Д.В., Панарина Н.Г., Панёва Т.Д., Петрова О.В., Полевой А.В., Рыжик И.В., Светочев В.Н., Светочева О.Н., Сеников А.Н., Татаринкова И.П., Терентьев П.М., Урбанавичене И.Н., Урбанавичюс Г.П., Фадеева М.А., Химич Ю.Р., Хумала А.Э., Ширяев А.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 2014. Красная книга Мурманской области. Кемерово. 584 с.
- Горбачева Т.Т., Иванова Л.А., Костина В.А. 2014. Особенности самозарастания отвалов рудообогатения апатит-нефелиновых руд. – В сб.: Междунар. сб. науч. трудов “Ландшафтные и геоэкологические исследования природных и антропогенных геосистем”. Тамбов. С. 156–160.
- Другова Т.П., Костина В.А. 2014. Редкие виды сосудистых растений и мхов во флорах городов и поселков Мурманской области. – В сб.: Материалы V всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 116–119.
- Костина В.А., Боровичёв Е.А. 2014. Находки редких видов сосудистых растений в Мурманской области. – Труды КарНЦ РАН. 2: 155–159.
- Кожин М.Н., Костина В.А., Боровичёв Е.А., Корякин А.С., Берлина Н.Г., Демахина Т.В. 2014. Находки адвентивных видов сосудистых растений в Мурманской области. – Бюл. МОИП. Отд. биол. 119(6): 57–58.
- Боровичёв Е.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Исаева Л.Г., Кожин М.Н., Константинова Н.А., Костина В.А., Урбанавичюс Г.П. 2014. Растения, грибы и лишайники во втором издании Красной книги Мурманской области. – В сб.: материалы V всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Ч. 1. Апатиты. С. 86–91.

- Боровичев Е.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Константинова Н.А., Исаева Л.Г., Кожин М.Н., Костина В.А., Конорева Л.А., Мелехин А.В., Урбанавичюс Г.П. 2014. Растения, лишайники и грибы во втором издании Красной книги Мурманской области: подходы и результаты. — В сб.: Тезисы докл. междунар. рабочего совещ. “Методы оценки угрозы исчезновения видов и определения статуса уязвимости, основанные на IUCN-критериях, для Красных книг Баренцева региона”. Сыктывкар. С. 4.
- Берлина Н.Г., Костина В.А., Боровичев Е.А. 2015. Мониторинг флоры сосудистых растений и растительности Лапландского государственного заповедника. — В сб.: Научные исследования редких видов растений и животных в заповедниках и национальных парках Российской Федерации за 2005–2014 гг. Вып. 4. М. С. 155–158.
- Боровичёв Е.А., Королёва Н.Е., Костина В.А. 2015. Вклад М.Л. Раменской в развитие флористических и геоботанических исследований в Мурманской области. — В сб.: Марианна Леонтьевна Раменская: жизнь и научная деятельность, избранное, переводы. Апатиты. С. 49–55.
- Костина В.А., Боровичёв Е.А., Белкина О.А., Копейна Е.И. 2015. Находки редких видов сосудистых растений в Мурманской области. II. — Труды КарНЦ РАН. 6: 71–78.
- Кравченко А.В., Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Костина В.А. 2016. Новые данные о распространении охраняемых видов сосудистых растений в Мурманской области. — Труды КарНЦ РАН. 3: 84–89.
- Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Костина В.А., Петровский М.Н., Сенников А.Н. 2016. Новые и редкие виды сосудистых растений Мурманской области. Сообщение 2. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 121(6): 65–69.
- Поликарпова Н.В., Боровичев Е.А., Белкина О.А., Берлина Н.Г., Исаева Л.Г., Урбанавичюс Г.П., Шалыгин С.С., Костина В.А., Урбанавичене И.Н., Мелехин А.В., Андреева Е.Н. 2016. Роль Лапландского заповедника в сохранении фиторазнообразия Мурманской области. — В сб.: Материалы VI всерос. науч. конф. с междунар. участ. “Экологические проблемы северных регионов и пути их решения”. Апатиты. С. 132–137.
- Кравченко А.В., Боровичев Е.А., Химич Ю.Р., Фадеева М.А., Кутенков С.А., Костина В.А. 2017. Значимые находки растений, лишайников и грибов на территории Мурманской области. — Труды КарНЦ РАН. 7: 34–50.
- Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Белкина О.А., Мелехин А.В., Давыдов Д.А., Костина В.А., Константинова Н.А. 2019. К флоре памятников природы “Ущелье Айкуайвенчорр”, “Криптограммовое ущелье” и “Юкспорлак” (Мурманская область). — Труды КарНЦ РАН. 8: 62–79.
- Кутенков С.А., Боровичев Е.А., Королева Н.Е., Копейна Е.И., Другова Т.П., Костина В.А., Петрова О.В. 2019. Флора и растительность охраняемого эвтрофного болота в Южном Прихилибинье (Мурманская область). — Труды КарНЦ РАН. 8: 80–96.
- Аксенова О.В., Бочарников В.Н., Боровичев Е.А., Данилов А.Ф., Денисов Д.Б., Зацаринный И.В., Иванова Л.В., Ключникова Е.М., Кожин М.Н., Королёва Н.Е., Костина В.А., Макаров Д.В., Маслобоев В.А., Мурашко О.А., Петрова О.В., Рябова Л.А., Сенников А.Н., Суляндзига П.В., Суляндзига Р.В., Терентьев П.М., Тураев В.А., Химич Ю.Р. 2020. Природа и коренное население Арктики под влиянием изменения климата и индустриального освоения: Мурманская область. М. 180 с.
- Кожин М.Н., Боровичев Е.А., Белкина О.А., Мелехин А.В., Костина В.А., Константинова Н.А. 2020. Редкие и охраняемые виды растений и лишайников памятников природы “Ущелье Айкуайвенчорр”, “Криптограммовое ущелье” и “Юкспорлак” (Мурманская область). — Труды КарНЦ РАН. 1: 34–48.

## IN MEMORIAM: VALENTINA ANDREEVNA KOSTINA (1948–2022)

E. A. Borovichev<sup>1,\*</sup>, M. N. Kozhin<sup>1,\*\*</sup>, N. A. Konstantinova<sup>1,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>*Avrurin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences Akademgorodok, 18A, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia*

\*e-mail: e.borovichev@ksc.ru

\*\*e-mail: m.kozhin@ksc.ru

\*\*\*e-mail: nadya50@list.ru