

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 109

10

октябрь



НАУКА
— 1727 —



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 109

№ 10

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. Bitukova (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 I. I. Shamrov

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 10, 2024

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

- Строение гинцея и семязачатка у *Lysimachia vulgaris* (Primulaceae)
И. И. Шамров, Г. М. Анисимова, Е. А. Рущина 947
-

СООБЩЕНИЯ

- Род *Dasiphora* (Rosaceae) на российском Дальнем Востоке
Л. М. Пшенникова 977
- Средообразующая функция почвенно-растительного покрова сосновых лесов
Кольского полуострова в условиях аэротехногенного загрязнения
И. В. Лянгузова 984
- Гинодиэция *Thymus pannonicus* (Lamiaceae) в Алтайском крае
Н. И. Гордеева, Е. К. Комаревцева 1001
- Железистые трихомы листьев и цветков у трех видов *Pelargonium* (Geraniaceae)
У. А. Рябуха, Л. Е. Муравник 1010
- Архитектурные модели лесообразующих видов деревьев Средней полосы
европейской части России
М. В. Костина, Н. С. Барабанщикова, О. И. Недосеко, М. Н. Стаменов 1031
-

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Новые находки и морфология золотистой водоросли *Uroglena kukkii* (Ochromonadales, Uroglenaceae)
в России
Л. В. Снитко, Т. В. Сафронова, И. А. Блинов, В. П. Снитко 1049
- Leptochidium albociliatum* (lichenized Ascomycota) – a first record of the species and genus for the Caucasus
A. B. Ismailov, G. P. Urbanavichus 1056
-

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- К 90-летию Уктама Пратова (1934–2017)
*Д. М. Тажетдинова, Х. Мавлянов, М. М. Махмудова,
Н. Ю. Бешко, Д. А. Имомова, Х. Д. Мирзакаримова* 1061
-

ХРОНИКА

- Международная бриологическая конференция и полевая школа для молодых ученых
“Мохообразные: систематика, распространение, экология, роль в растительном покрове,
охрана”, посвященная 300-летию Российской академии наук (23–29 августа 2024 г.,
Апатиты, Мурманская обл.)
Н. А. Константинова, Е. А. Боровичев 1069
- Указатель обозначенных типов 1074
-

CONTENTS

Vol. 109, number 10, 2024

ORIGINAL ARTICLES

- Gynoecium and ovule structure in *Lysimachia vulgaris* (Primulaceae)
I. I. Shamrov, G. M. Anisimova, E. A. Rushchina 947
-

COMMUNICATIONS

- The genus *Dasiphora* (Rosaceae) in the Russian Far East
L. M. Pshennikova 977
- Environment-forming function of soil and vegetation cover of pine forests of the Kola Peninsula under conditions of aerotechnogenic pollution
I. V. Lyanguzova 984
- Gynodioecy of *Thymus pannonicus* (Lamiaceae) in the Altai Territory
N. I. Gordeeva, E. K. Komarevceva 1001
- Glandular trichomes of leaves and flowers in three *Pelargonium* species (Geraniaceae)
U. A. Ryabukha, L. E. Muravnik 1010
- Architectural models of forest-forming tree species of the temperate zone of the European Part of Russia
M. V. Kostina, N. S. Barabanshchikova, O. I. Nedoseko, M. N. Stamenov 1031
-

FLORISTIC RECORDS

- New records and morphology of chrysophyte alga *Uroglena kukkii* (Ochromonadales, Uroglenaceae) in Russia
L. V. Snitko, T. V. Safronova, I. A. Blinov, V. P. Snitko 1049
- Leptochidium albociliatum* (lichenized Ascomycota), the first record of the species and the genus for the Caucasus
A. B. Ismailov, G. P. Urbanavichus 1056
-

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- On the 90th anniversary of Uktam Prato (1934–2017)
D. M. Tajetdinova, Kh. Mavlyanov, M. M. Makhmudova, N. Yu. Beshko, D. A. Imomova, Kh. D. Mirzakarimova 1061
-

CHRONICLES

- International Bryological Conference and field school for young scientists “Bryophytes: systematics, distribution, ecology, protection”, dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences (August 23–29, 2024, Apatity, Murmansk Region)
N. A. Konstantinova, E. A. Borovichev 1069
- Index to designated types 1074
-
-

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА
У *LYSIMACHIA VULGARIS* (PRIMULACEAE)

© 2024 г. И. И. Шамров^{1,2,*}, Г. М. Анисимова^{2,**}, Е. А. Рущина^{1,***}

¹Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: shamrov52@mail.ru

**e-mail: galina0353@mail.ru

***e-mail: elenaroza74@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.08.2024 г.
Получена после доработки 19.09.2024 г.
Принята к публикации 08.10.2024 г.

Прослежен генезис синкарпного гинецея (лизикарпная вариация) и семязачатка у *Lysimachia vulgaris*. Завязь верхняя. Гинецей образован 5 плодолистиками, о чем свидетельствует наличие на стенке завязи остатков 5 септ между сросшимися смежными плодолистиками. Он характеризуется зональным строением, при этом самой протяженной является синасцидиатная область. Дистальную часть гинецея занимает асимпликатная область. В качестве симпликатной зоны можно рассматривать область завязи, которая включает верхнюю узкую закругленную стерильную часть плацентарной колонки. В основании гинецея формируется короткий гинофор, который вдается в центр его базальной части. В нижней части гинецей не срастается с плацентарной колонкой, а в средней и верхней частях трансформируется в колумеллу, вокруг которой находятся центрально-угловые плаценты. Семязачатки формируются на интрузивных плацентах и располагаются в рядах со смещением. В эустеле цветоножки возникает кольцо из 15 коллатеральных проводящих пучков, которые входят в элементы чашечки, венчика, андроеца. В центральной части организуется плексус для иннервации гинецея, при этом 5 пучков простираются в остатках септ гинецея до верхней части столбика. В самом центре 7–10 пучков иннервируют гинофор, продолжают в плацентарную колонку, а их ответвления отходят в плаценты и в дальнейшем в семязачатки. Плоды – септицидно-локулицидные коробочки. Вскрытие происходит продольными трещинами в области септальных (доходят почти до основания) и локулярных (только вверх) борозд.

Семязачаток – геми-кампилотропный, медионуцеллятный, битегмальный, мезохалазальный, сесильный, с гипостазой и интегументальным тапетумом. Зрелое семя заостренное и загнутое на микропилярном и халазальном концах. В нем формируется клеточный эндосперм и прямой дву-семядольный зародыш. Семенная кожура формируется обоими интегументами. В ходе развития эндотеста, экзотегмен и мезотегмен разрушаются. Сохраняются экзотеста из удлинённых толстостенных клеток и эндотегмен, образованный тонкостенными клетками. В клетках обоих слоев накапливаются танины.

Ключевые слова: *Lysimachia vulgaris*, Primulaceae, гинецей, семязачаток, развитие, строение

DOI: 10.31857/S0006813624100012, EDN: OLLYVK

Семейство первоцветные, или примуловые (Primulaceae Batsch ex Borkh.) входит в пор. Ericales (APG III, 2009). Представители семейства являются преимущественно травянистыми многолетними травами. Они распространены, главным образом, в умеренном климате Северного полу-

шария и альпийских областях; в Южном полушарии и субтропиках чрезвычайно редки (Wendelbo, 1961; D'Arcy, 1980; Nasir, 1986; Hu, Kelso, 1996; Anderberg, Kelso, 1996; Mast et al., 2001).

Объем сем. Primulaceae и его отношения с другими семействами пор. Ericales широ-

ко обсуждаются в литературе. Среди родственных групп, прежде всего, монотипные семейства Maesaceae и Samolaceae, выделенные из семейств Myrsinaceae и Primulaceae. Сюда же можно отнести сем. Theophrastaceae (Takhtajan, 1980, 1997, 2009; Cronquist, 1981; APG II, 2003). Следует отметить, что Takhtajan (1997, 2009), помещал все вышеуказанные семейства (Myrsinaceae, Maesaceae, Theophrastaceae, Primulaceae) в пор. Primulales, добавив в него два семейства Aegicerataceae и Coridaceae. Таксоны сем. Maesaceae были помещены в сем. Myrsinaceae, как это было сделано С. Mez (1902), который включил в него и представителей сем. Aegicerataceae в рамках подсемейств Maesoideae и Myrsinoideae. Theophrastaceae автор рассматривал в рамках семейства (Mez, 1903). J. Hutchinson (1959) выделял сем. Myrsinaceae в отдельный пор. Myrsinales. На основании анализа комплекса хлоропластных маркеров (atpB, ndhF, rbcL) была вновь поддержана гипотеза, что семейства Maesaceae, Myrsinaceae, Primulaceae и Theophrastaceae должны остаться в рамках пор. Primulales, при этом Myrsinaceae и Primulaceae являются парафилетическими (Källersjö et al., 2000).

Именно поэтому границы сем. Primulaceae и родственных групп становятся размытыми, и апоморфии трудно распознаются (Källersjö et al., 2000; Ståhl, Anderberg, 2004). Вся группа в целом имеет множество синапоморфий, поэтому объем сем. Primulaceae постоянно расширяется и в него в ранге подсемейств внесены семейства Maesaceae, Myrsinaceae, Theophrastaceae (Mabberley, 2009; APG III, 2009; APG IV, 2016). В сем. Primulaceae выделяют четыре подсемейства: Maesoideae A. DC., 1 род — *Maesa* Forssk., Myrsinoideae Burnett (в него включены семейства Aegicerataceae и Coridaceae) — 38 родов, Primuloideae Kostel. — 6 родов, Theophrastoideae A. DC. — 8 родов (Christenhusz et al., 2017).

Сравнительно-эмбриологические и морфолого-анатомические исследования позволяют оценить значимость ряда признаков при решении некоторых спорных вопросов систематики и филогении. Однако эмбриологически многие виды сем. Primulaceae s.l. изучены еще недостаточно (Mametyeva, 1983a-c; Nemirovich-Danchenko, 1992a-d; Kamelina, 2009). Из структур гинецея, семязачатка и семени обычно приводятся общие сведения о типе гинецея, строении семязачатка, мегаспорогенезе, формировании зародыше-

вого мешка, зародыша и эндосперма (Dahlgren, 1916; Schnarf, 1931; Carey, Fraser, 1932; Mauritzon, 1936; Raju, 1953; Kume, 1959; Woodel, 1960; Subramanyam, Narayana, 1968; Kagramanova, 1972; Sankara Rao, 1971; D'Arcy, 1980; Gagechiladze, 1993; Akhalkatsi et al., 1998; Otegui, Maldonado, 1998; Otegui et al., 1999; Kamelina, 2009; Yankova-Tsvetkova et al., 2021).

Целью данной работы стало изучение развития и строения гинецея и семязачатка у *Lysimachia vulgaris* из подсем. Myrsinoideae (Primulaceae). В роде *Lysimachia* насчитывается около 250 видов (Liu et al., 2023). Центр видового разнообразия находится в Китае, где описано 150 видов (Ståhl, Anderberg, 2004). В России произрастают 8 видов этого рода (Karpisonova et al., 2011). Виды *Lysimachia* эмбриологически почти не изучены. Имеются лишь данные по строению антипод (Dahlgren, 1916; Mametyeva, 1983c). Названия растений, упомянутых в статье, даны согласно базе данных “Plants of the world online — <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names>”.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для исследования был выбран *Lysimachia vulgaris* L. (вербейник обыкновенный). Материалом для изучения послужили растения, собранные в окрестностях пос. Мга Кировского района Ленинградской области.

Были изучены завязи на разных стадиях развития. Материал фиксировали в смеси FAA (70% этиловый спирт, ледяная уксусная кислота и формалин в пропорции 100 : 7 : 7) и обрабатывали по общепринятой методике (Pausheva, 1974). Срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали сафранином по Картису, фуксин-сернистой кислотой по Фельгену с подкраской алциановым синим и светлым зеленым. Рисунки выполняли с применением рисовального аппарата на микроскопе Leica DM 1000. Микрофотографии также получены с помощью этого же микроскопа с использованием цифровой фотокамеры Leica EC3.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соцветие и цветок. У *Lysimachia vulgaris* соцветие преимущественно рацемозное. Оси второго порядка, расположенные супротивно в каждом узле кисти, повторяют оси первого порядка только в нижней части соцветия с большим числом

узлов (рис. 1, 1) либо всего укороченного соцветия (рис. 1, 3). В средней и верхней частях формируются элементы, присущие тирсу, а именно, на осях второго порядка находятся цимозные параклади в форме сложных, а в конце цветения

простых монохазиев (рис. 1, 1). Цветки — 5-членные, актиноморфные, чашечка и венчик — сростнолистные в основании (рис. 1, 2). Чашечка сохраняется при плодах (рис. 7, 1–4). Лепестки обычно желтой окраски (рис. 1, 1–3). В цветке

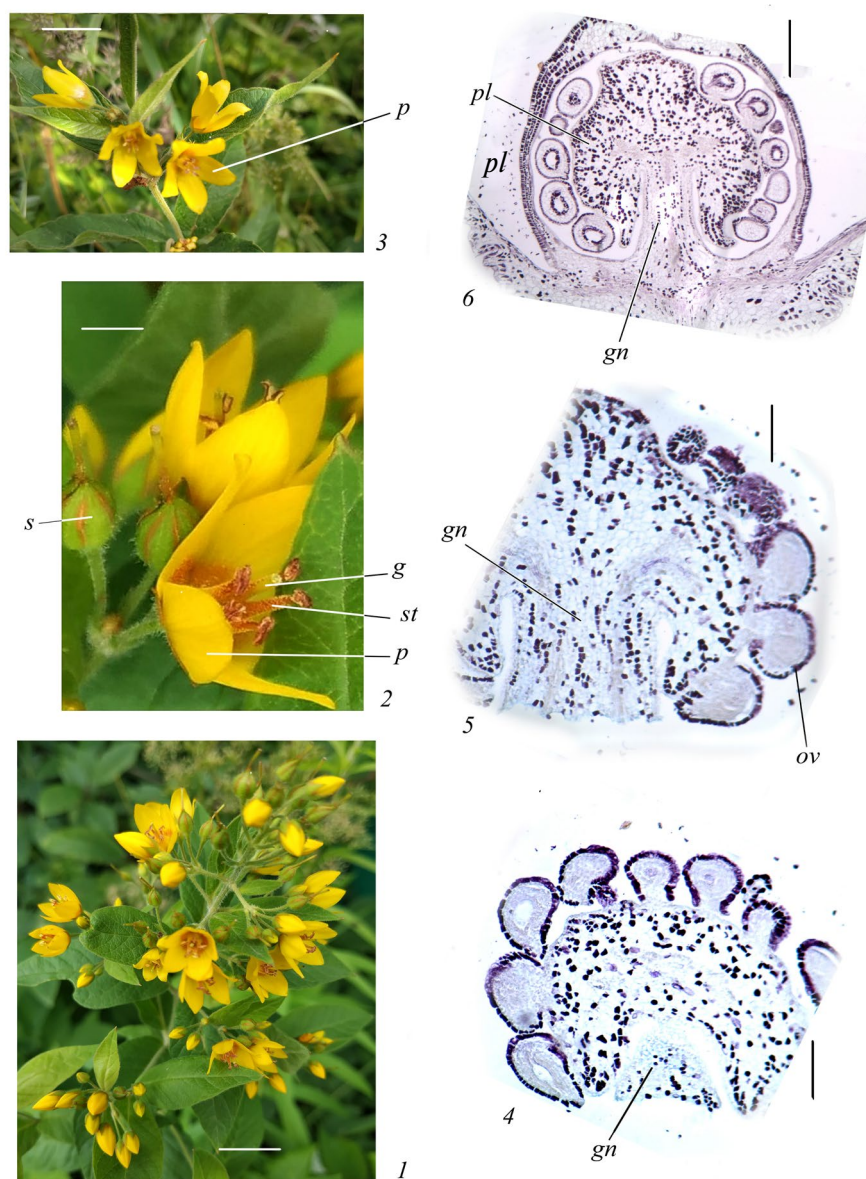


Рис. 1. Строение соцветия, цветка и гинофора у *Lysimachia vulgaris* (4–6 — продольные срезы).

1, 3 — расположение цветков на растении; 2 — строение цветка; 4–6: гинофор в основании гинецея во время формирования семязачатков (4, 5) и после опыления (6). g — гинецей, gn — гинофор, ov — семязачаток, p — лепесток, pl — плацента, s — чашелистик, st — тычинка.

Масштабные линейки, мкм: 1, 3 — 500, 2 — 1000, 4–6 — 100.

Fig. 1. The structure of the inflorescence, flower and the gynophore in *Lysimachia vulgaris* (4–6 — longitudinal sections).

1, 3 — arrangement of flowers on the plant; 2 — flower structure; 4–6: gynophore at the base of the gynoecium during the formation of ovules (4, 5) and after pollination (6). g — gynoecium, gn — gynophore, ov — ovule, p — petal, pl — placenta, s — sepal, st — stamen.

Scale bars, μm : 1, 3 — 500, 2 — 1000, 4–6 — 100.

5 тычинок, которые находятся напротив лепестков венчика. Тычиночные нити объединяются между собой в короткую трубку, которая прикреплена к лепесткам. В клетках эпидермы гинецея, семязачатка, чашечки накапливаются танины. На наружной эпидерме чашелистиков, тычиночных нитей и гинецея формируются железистые волоски: ножка состоит из 2 клеток (маленькой базальной и большой апикальной), головка образована 8 клетками в 2 ряда.

Развитие и строение гинецея. Синкарпный гинецей образован 5 плодолистиками. Завязь верхняя. В развитии гинецея выделено несколько стадий: 1) гинецей во время формирования плацент

и примордиев семязачатков, 2) гинецей во время формирования семязачатков, 3) гинецей перед опылением, 4) гинецей, трансформирующийся в плод.

В течение **первой стадии** происходит дифференциация плацент. У *Lysimachia vulgaris* в нижней части развивающегося бутона все элементы объединены в одну структуру (рис. 2, 1). Выше начинают обособляться гинецей и некоторые элементы чашечки и венчика (рис. 2, 2). Появляются первые признаки дифференциации завязи с плацентарной колонкой (рис. 2, 2–4), а также столбика с каналом (рис. 2, 5, 6) и лепестей рыльца (рис. 2, 7).

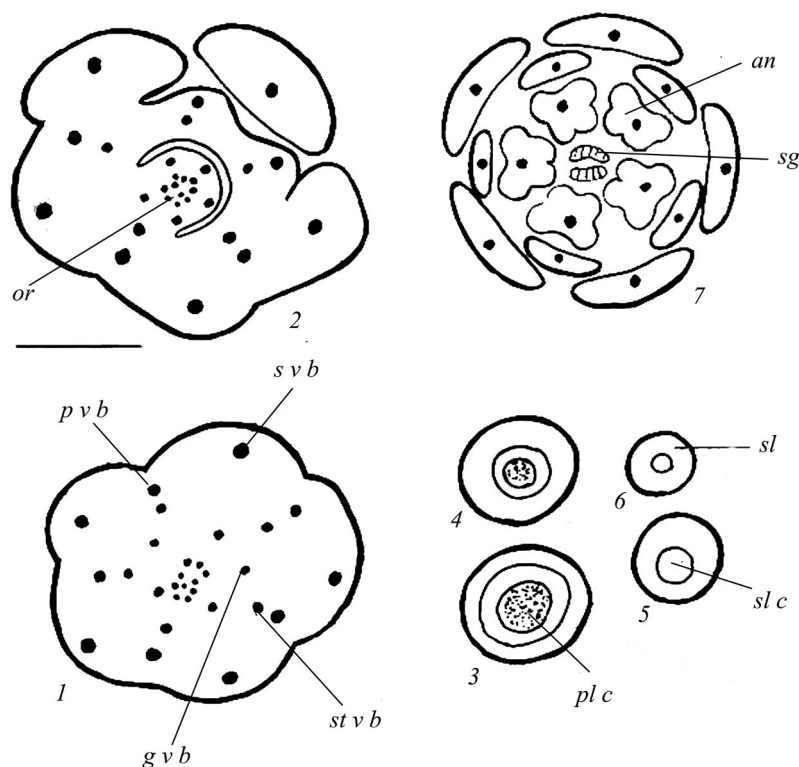


Рис. 2. Строение гинецея во время дифференциации плацент у *Lysimachia vulgaris* (поперечные срезы).

1 – строение развивающегося бутона, в его нижней части все элементы объединены в одну структуру; 2 – выше начинают обособляться элементы цветка; 3–7 – появляются первые признаки дифференциации завязи с плацентарной колонкой (2–4), столбика с каналом (5, 6) и лепестей рыльца (7). *an* – пыльник, *g v b* – проводящий пучок гинецея, *or* – завязь, *pl c* – плацентарная колонка, *p v b* – проводящий пучок лепестка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *sl c* – канал столбика, *st v b* – проводящий пучок тычинки, *s v b* – проводящий пучок чашелистика.

Масштабные линейки, мкм: 100.

Fig. 2. Gynoecium structure during differentiation of placentae in *Lysimachia vulgaris* (transverse sections).

1 – the structure of a developing flower bud, in its lower part all elements are combined into one structure; 2 – higher up, the flower elements begin to separate; 3–7 – the first signs appear of differentiation of the ovary with placental column (2–4), the style with a channel (5, 6), and stigma lobes (7). *an* – anther, *g v b* – gynoecium vascular bundle, *or* – ovary, *pl c* – placental column, *p v b* – petal vascular bundle, *sg* – stigma, *sl* – style, *sl c* – style channel, *st v b* – stamen vascular bundle, *s v b* – sepal vascular bundle.

Scale bars, μm : 100.

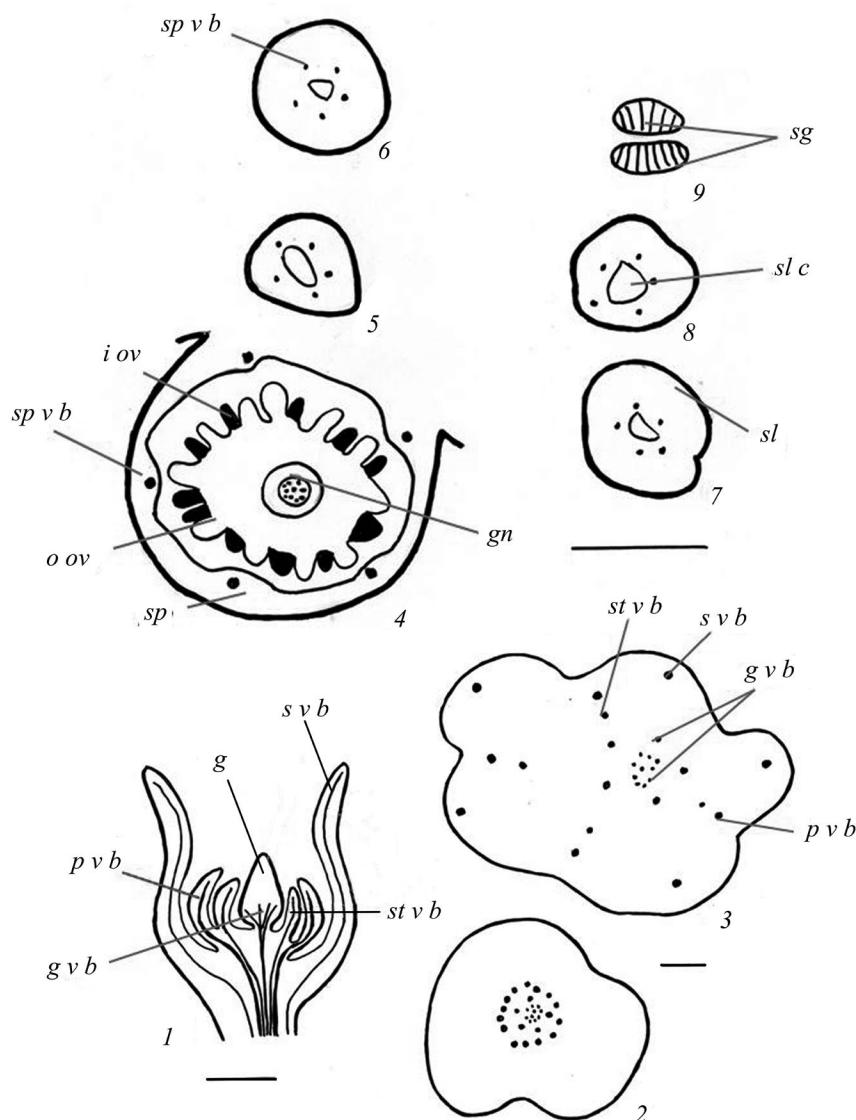


Рис. 3. Строение гинецея во время формирования семязачатков у *Lysimachia vulgaris* (1 – продольный, 2–9 – поперечные срезы).

1 – дифференциация завязи, в основании которой формируется гинофор; 2 – строение эустелы цветоножки: по периферии формируется кольцо из 15 коллатеральных проводящих пучков, которые входят в элементы чашечки, венчика, андроея, а в центральной части организуется сеть из пучков, которые иннервируют гинецей и гинофор; 3 – в нижней части бутона все элементы объединены в одну структуру; 4 – плацентарная колонка, на интрузивных плацентах (наружных и внутренних) формируются семязачатки, в центре расположен гинофор, на стенке завязи остатки 5 септ между сросшимися смежными плодолистиками; 5–9 – строение столбика (5–8) и рыльца (9). *g* – гинецей, *g vb* – проводящий пучок гинецея, *gn* – гинофор, *i ov* – внутренний семязачаток, *o ov* – наружный семязачаток, *p vb* – проводящий пучок лепестка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *sl c* – канал столбика, *sp* – септа, *sp vb* – септальный проводящий пучок, *st vb* – проводящий пучок тычинки, *s vb* – проводящий пучок чашелистика.

Масштабные линейки, мкм: 100.

Fig. 3. Gynoecium structure during formation of ovules in *Lysimachia vulgaris* (1 – longitudinal sections, 2–9 – transverse sections).

1 – differentiation of the ovary, at the base of which a gynophore is formed; 2 – structure of the pedicel eustele: along the periphery, a ring is formed of 15 collateral vascular bundles entering to the elements of the calyx, corolla, and androecium; in the central part, a network of bundles is arranged to innervate the gynoecium and gynophore; 3 – in the lower part of the flower bud, all elements are combined into one structure; 4 – placental column on the intrusive placentae (external and internal) of which the ovules are formed, the gynophore is located in the center, on the wall of the ovary there are the remains of 5 septa between fused adjacent carpels; 5–9 – structure of the style (5–8) and stigma (9). *g* – gynoecium, *g vb* – gynoecium vascular bundle, *gn* – gynophore, *i ov* – inner ovule, *o ov* – outer ovule, *p vb* – petal vascular bundle, *sg* – stigma, *sl* – style, *sl c* – style channel, *sp* – septum, *sp vb* – septal vascular bundle, *st vb* – stamen vascular bundle, *s vb* – sepal vascular bundle.

Scale bars, μm : 100.

Во время заложения семязачатков на плаценте и формирования их примордиев общий план строения бутона сохраняется (рис. 3, 3), но продолжается дифференциация элементов гинецея. На цветоложе, вероятно, вследствие интеркалярного роста формируется в форме ножки короткий гинофор (рис. 3, 1), который вдаётся в центр базальной части гинецея — будущей плацентарной колонки. В нижней части гинофор не сростается с плацентарной колонкой, которая как кайма нависает над ним. Подтверждением того, что синкарпный гинецей состоит из 5 плодолистиков, является наличие на стенке завязи остатков 5 септ между сросшимися смежными плодолистиками. Семязачатки формируются на интрузивных плацентах (наружных и внутренних), при этом на каждой из плацент они смещены и располагаются в виде 6–8 ярусов (рис. 3, 4). В столбике формируется канал, представленный клетками секреторного типа. В верхней части канал представлен в виде трех раскрытых лопастей. В средней и нижней частях столбика лопасти канала сомкнуты (рис. 3, 5–9).

В литературе описаны 2 варианта иннервации семязачатков в синкарпном гинецее: центрально-осевая и транссептальная. Согласно существующим представлениям (Eyde, 1967) при центрально-осевой иннервации пучки, снабжающие семязачатки, происходят из центральных пучков стелы плодоножки. Для транссептальной иннервации характерно продольное прохождение пучков в стенке завязи, которые входят в семязачатки напротив септ. Первый вариант вхождения проводящих пучков обнаружен у *L. vulgaris* (рис. 3, 2). В эузеле цветоножки по периферии формируется кольцо из 15 коллатеральных проводящих пучков, которые входят в элементы чашечки, венчика и андроея. В центральной части организуется сеть из пучков (инфралокулярный плексус), которые иннервируют гинецей, при этом 5 пучков выявляются в остатках септ гинецея, проходят в стенке завязи и оканчиваются в верхней части столбика. В самом центре 7–10 пучков иннервируют гинофор и продолжают в плацентарную колонку. Эти пучки можно сравнить с вентральными, ответвления которых идут в плаценты (плацентарные пучки) и рафальные пучки семязачатков (рис. 3, 1–3).

Во время **второй стадии** развития гинецея у *L. vulgaris* происходит формирование семязачат-

ков, осуществляется мегаспорогенез и начинается мегафитогаметогенез. План строения цветка почти не изменяется. Элементы околоцветника и андроея, а также стенка завязи объединены в основании (рис. 4, 1, 2). Гинофор увеличивается в длину и в свободной части сохраняет округлую форму (рис. 4, 3). Выше он сростается с основанием плацентарной колонки и продолжается в колумеллу. У изученного вида она очень длинная и, как стержень, по всей высоте заполняет центральную часть колонки, вокруг которой находятся центрально-угловые плаценты, сростающиеся с колумеллой. В нижней широкой (на уровне свободного гинофора) и верхней (более узкой и закругленной) частях колонки плаценты стерильные (рис. 4, 3–5). Еще одной особенностью гинецея, подтверждающей его синкарпное строение, является расположение 2 пар семязачатков на интрузивных плацентах напротив септальных проводящих пучков (рис. 4, 3). Столбик увеличивается в толщину неравномерно и на границе с завязью сужается, при этом канал раскрыт (рис. 4, 6). В средней части столбика канал уменьшается в размерах (рис. 4, 7, 8), но ближе к рыльцу он снова расширяется (рис. 4, 9, 10).

К стадии **сформированных семязачатков** (гинецей перед опылением) продолжается увеличение размеров гинофора и гинецея. Строение последнего в целом сохраняется. Центрально-угловые плаценты вокруг гинофора выделяются за счет густоплазменных клеток (рис. 6, 1–5). Как мы уже отмечали, в гинофоре, как в свободной части, так и в составе колумеллы, дифференцируются 7–10 проводящих пучков (рис. 5, 1–3), идущих из центральной области цветоножки. После оплодотворения проводящие пучки в колумелле образуют кольцо, при этом от них отходят ответвления, обеспечивая связь между пучками и, входя в плаценты, иннервируют каждый семязачаток (рис. 5, 4). В средней части колумеллы число пучков сокращается до 5 (рис. 6, 4) и они исчезают совсем в закругленной области верхней части (рис. 6, 5). Большую часть гинофора составляют паренхимные клетки одинакового размера, при этом некоторые клетки содержат танины. Его периферические 2–3 слоя образованы клетками с утолщенными оболочками. Подобное строение характерно и для колумеллы, которая возникла в результате конгенитального срастания, при этом границей между колумеллой и плацентами являются клетки с утолщенными оболочка-

ми вокруг проводящих пучков. В стенке завязи из 5–6 (в основании 8–9) слоев в клетках наружной эпидермы и смежных 2 субэпидермальных слоев, а также внутренней эпидермы откладываются танины. Последние выявляются также в на-

ружной эпидерме наружного интегумента и халазы. В стенке завязи, как напротив септальных пучков, так и между ними намечаются углубления по всей высоте завязи (рис. 5, 1, 3). В верхней части завязь из округлой становится 5-гранной

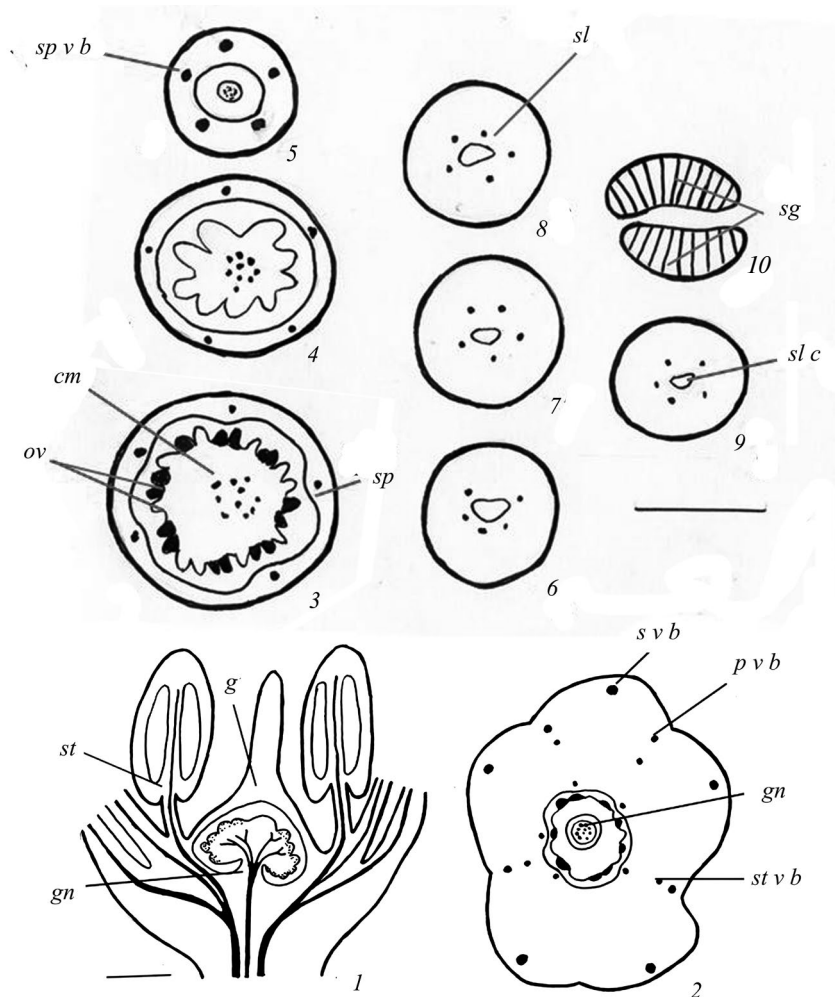


Рис. 4. Строение гинецея во время формирования семязачатков у *Lysimachia vulgaris* (1 – продольный, 2–10 – поперечные срезы).

1 – строение элементов цветка, формирование завязи, столбика, рыльца, тычиночных нитей и пыльников, более отчетливым становится гинефор; 2 – в нижней части цветка элементы околоцветника, андроцея и стенка завязи объединены в основании, гинефор в свободной части сохраняет округлую форму; 3–5 – гинефор срастается с основанием плацентарной колонки и продолжается в колумеллу; 6–10 – строение столбика (6–9) и рыльца (10). *cm* – колумелла, *g* – гинецей, *gn* – гинефор, *ov* – семязачаток, *p v b* – проводящий пучок лепестка, *sg* – рыльце, *sl* – столбик, *sl c* – канал столбика, *sp* – септа, *sp v b* – септальный проводящий пучок, *st* – тычинка, *st v b* – проводящий пучок тычинки, *s v b* – проводящий пучок чашелистика.

Масштабные линейки, мкм: 100.

Fig. 4. Gynoecium structure during formation of ovules in *Lysimachia vulgaris* (1 – longitudinal sections, 2–10 – transverse sections).

1 – structure of flower elements, formation of the ovary, style, stigma, stamen filaments and anthers, the gynophore becomes more distinct; 2 – in the lower part of the flower, the elements of the perianth, androecium and the ovary wall are united at the base, the gynophore in its free part retains a rounded shape; 3–5 – the gynophore fuses with the base of the placental column and continues into the columella; 6–9 – style structure; 10 – stigma structure. *cm* – columella, *g* – gynoecium, *gn* – gynophore, *ov* – ovule, *p v b* – petal vascular bundle, *sg* – stigma, *sl* – style, *sl c* – style channel, *sp* – septum, *sp v b* – septal vascular bundle, *st* – stamen, *st v b* – stamen vascular bundle, *s v b* – sepal vascular bundle.

Scale bar, μm : 100.

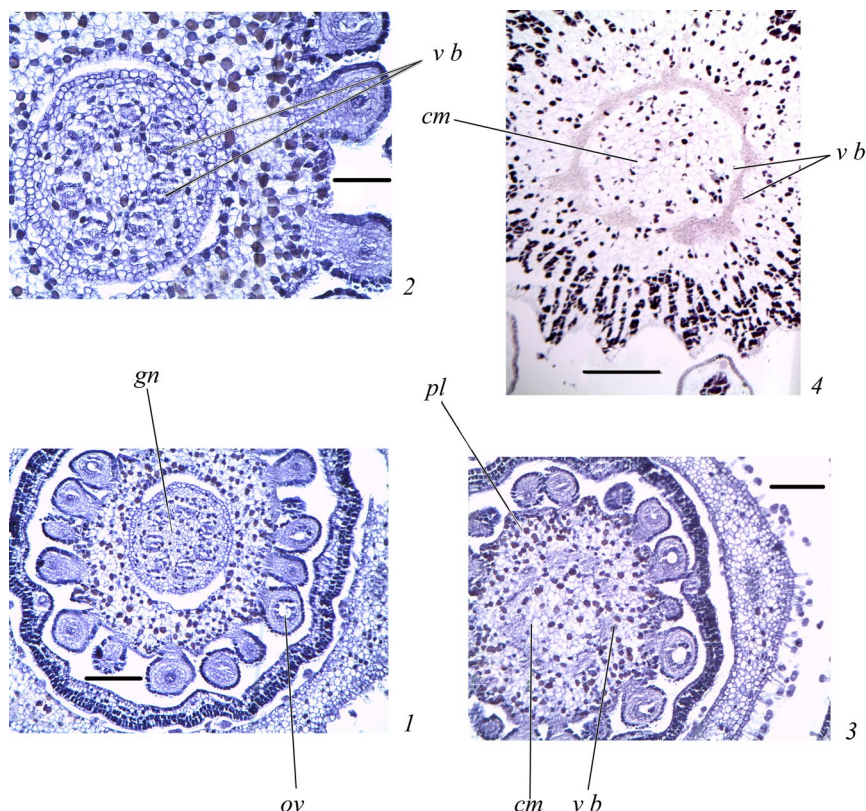


Рис. 5. Особенности строения гинецея перед опылением (1–3) и после оплодотворения (4) у *Lysimachia vulgaris* (поперечные срезы).

1, 3 – гинефор в свободной части (1) и в составе колумеллы (3); 2 – проводящие пучки в гинефоре; 4 – проводящие пучки в колумелле в виде кольца, при этом от них отходят ответвления, обеспечивая связь между пучками и, входя в плаценты, иннервируют каждый семязачаток. *cm* – колумелла, *gn* – гинефор, *ov* – семязачаток, *pl* – плацента, *v b* – проводящий пучок.

Масштабные линейки, мкм: 1, 3, 4 – 100, 2 – 50.

Fig. 5. Peculiarities of gynoecium structure before pollination (1–3) and after fertilization (4) in *Lysimachia vulgaris* (transverse sections).

1, 3 – gynophore in its free part (3) and in the columella composition (4); 2 – vascular bundles in the gynophore; 4 – vascular bundles in the columella forming a ring, with branches extending from them, to provide communication between the bundles and, when entering the placenta, to innervate each ovule; *cm* – columella, *gn* – gynophore, *ov* – ovule, *pl* – placenta, *v b* – vascular bundle.

Scale bars, μm : 1, 3, 4 – 100, 2 – 50.

(рис. 4, 6). В столбике перед вхождением в завязь канал из секреторных клеток имеет округлую форму, но выше до рылец он начинает напоминать форму бабочки (рис. 4, 7–9).

Таким образом, синкарпный гинецей *L. vulgaris* характеризуется зональным строением, при этом самой протяженной является синасцидиатная область. Дистальную часть гинецея (верхняя часть завязи, столбик и рыльце) занимает асимпликатная область. В качестве симпликатной зоны, которая в ходе эволюции стала закрытой (как и синасцидиатная область) за счет срастания синкарпных сур, можно рассматри-

вать область завязи, которая включает верхнюю узкую закругленную часть плацентарной колонки. Проксимальная часть синасцидиатной области и вся симпликатная зона являются стерильными, что позволяет создавать пространство для размещения увеличившихся в размерах семязачатков, которые закладываются и прикрепляются к плацентам за пределами стерильных зон.

Изучены некоторые стадии развития гинецея, трансформирующегося в плод. У *L. vulgaris* развивающиеся плоды (лизикарпные коробочки) имеют шаровидную форму и окружены чашечкой, которая в основании срастается с завязью. Столбик

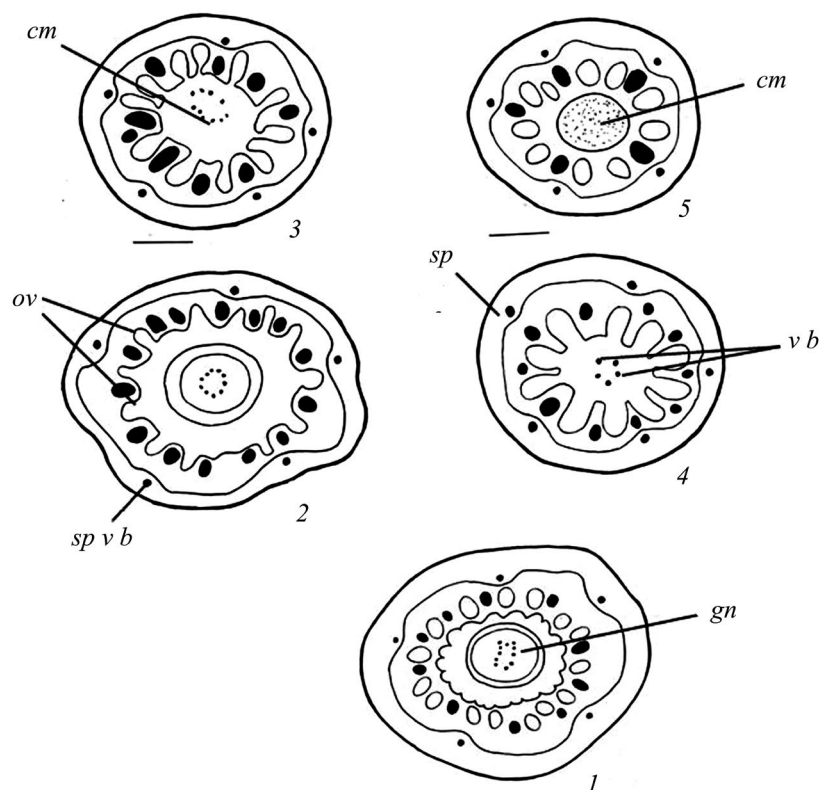


Рис. 6. Строение гинецея перед опылением у *Lysimachia vulgaris* (поперечные срезы).

1, 2 — строение завязи в основании на уровне свободной части гинофора, в котором дифференцируются 7–10 проводящих пучков; 3, 4 — средняя часть завязи, в колумелле число пучков сокращается до 5 (4); 5 — верхняя часть завязи, пучки в колумелле исчезают совсем в ее закругленной области. *cm* — колумелла, *gn* — гинофор, *ov* — семязачаток, *sp* — септа, *sp v b* — септальный проводящий пучок, *v b* — проводящий пучок.

Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 6. Gynoecium structure before pollination in *Lysimachia vulgaris* (transverse sections).

1, 2 — structure of the ovary at the base at the level of the free part of the gynophore, in which 7–10 vascular bundles are differentiated; 3, 4 — middle part of the ovary, in the columella the number of bundles is reduced to 5 (4); 5 — the upper part of the ovary, the bundles in the columella disappear completely in its rounded area. *cm* — columella, *gn* — gynophore, *ov* — ovule, *sp* — septum, *sp v b* — septal vascular bundle, *v b* — vascular bundle.

Scale bars, μm : 10.

сохраняется длительное время и в отдельных плодах еще присутствует в созревающих коробочках (рис. 7, 1, 2). Углубления (бороздки), формирующиеся в стенке перикарпия напротив септальных проводящих пучков и между ними, становятся более отчетливыми, при этом в верхней части завязи в месте отрыва столбика появляются признаки вскрывания плодов (рис. 7, 2, 3, 5). В зрелых плодах чашечка раскрывается, а положение свободных частей чашелистиков изменяется с вертикального на горизонтальное. Вскрывание коробочек — септицидно-локулицидное. Оно происходит продольными трещинами (бороздами) и начинается сверху. Септальные трещины доходят почти до основания. Число локулярных лопастей, ко-

торые образуются только в верхней части, обычно менее пяти (часто 2–3) (рис. 7, 4).

Выявлены некоторые механизмы вскрывания плодов. Поскольку генезис слоев стенки завязи и перикарпия не прослежен, мы не можем использовать понятия, характеризующие перикарпий (экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий). Слои будем характеризовать по отношению к наружной или внутренней сторонам перикарпия. Как мы уже отмечали, в стенке завязи из 5–6 (в основании 8–9) слоев в клетках наружной эпидермы и смежных двух субэпидермальных слоев, а также внутренней эпидермы откладываются танины. Прежде всего, септальные и локулярные борозды различаются по строению и особенно-

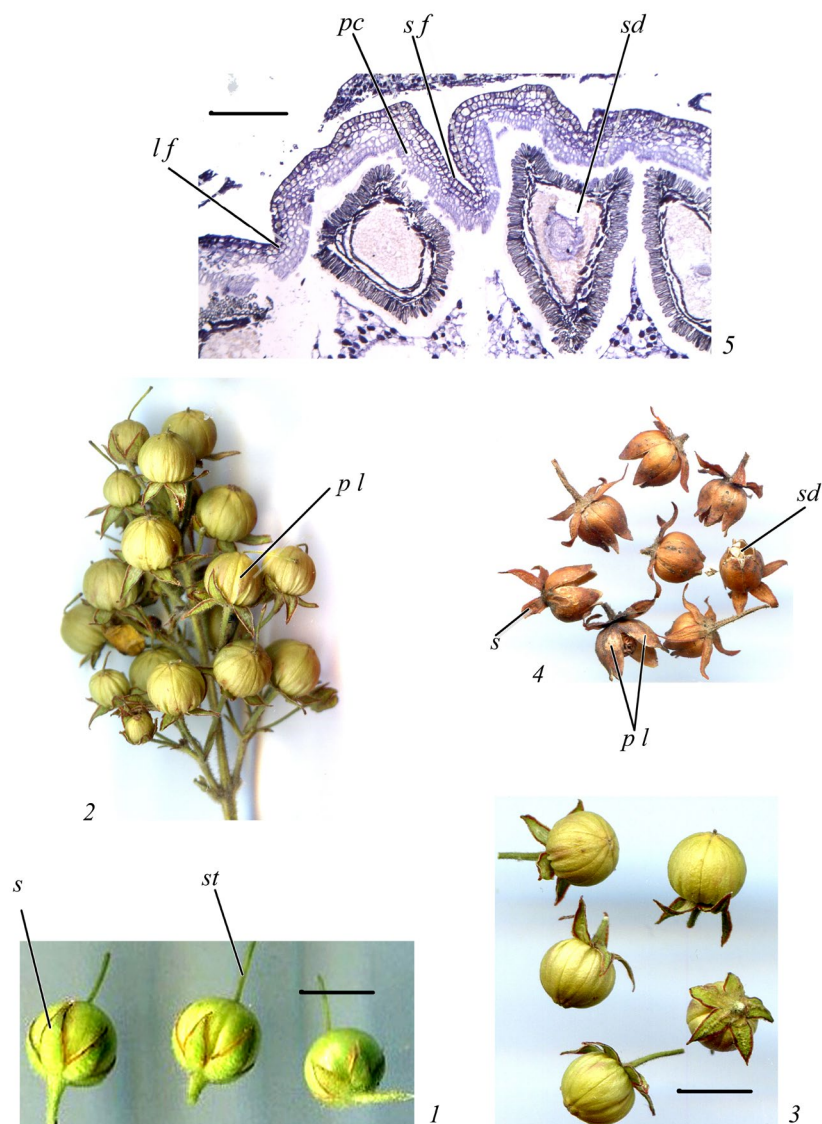


Рис. 7. Формирование плодов у *Lysimachia vulgaris* (1–4 – внешний вид плодов; 5 – поперечный срез плода).

1 – развивающиеся плоды на средних стадиях эмбриогенеза: еще сохраняется столбик, в перикарпии между смежными плодолистиками видны углубления по всей высоте завязи; 2, 3 – плоды на поздних стадиях эмбриогенеза: в отдельных плодах сохраняется столбик, в стенке перикарпия углубления напротив септальных проводящих пучков и между ними становятся более отчетливыми, а в верхней части завязи в месте отрыва столбика появляются признаки раскрытия плодов; 4 – вскрывающиеся плоды: чашечка раскрывается, в основании срослась с завязью, вскрывание происходит продольными трещинами обычно в верхней части, септальные трещины доходят почти до основания, при этом число локулярных лопастей обычно менее пяти (часто 2–3); 5 – борозды, формирующиеся в стенке перикарпия в местах вскрывания плода: глубокие – септальные и неглубокие – локулярные. *lf* – локулярная борозда, *pc* – перикарпий, *pl* – лопасти перикарпия, *s* – чашелистик, *sd* – семя, *sf* – септальная борозда, *st* – столбик.

Масштабная линейка, мкм: 1 – 500, 2–4 – 1000, 5 – 100.

Fig. 7. Fruit formation in *Lysimachia vulgaris* (1–4 – external appearance; 5 – transverse section).

1 – developing fruits at the middle stages of embryogenesis: the style is still preserved, the hollows are observed in the pericarp wall along the entire height of the ovary; 2, 3 – fruits at the latest stages of embryogenesis: in some fruits the style is preserved, in the pericarp wall, the hollows opposite and between the septal vascular bundles become more distinct, and in the upper part of the ovary, at the place the style torn-off, signs of fruit dehiscence appear; 4 – dehiscing fruits: the calyx opens and is fused with the ovary at the base, dehiscence occurs through longitudinal fissures, usually in the upper part, septal fissures almost reach the base, locular lobes are usually fewer than five (often 2–3); 5 – furrows forming in the pericarp wall in the places where the fruit dehiscence takes place: deep – septal and shallow – locular ones. *lf* – locular furrow, *pc* – pericarp, *pl* – pericarp lobes, *s* – sepal, *sd* – seed, *sf* – septal furrow, *st* – style.

Scale bars, μm : 1 – 500, 2–4 – 1000, 5 – 100.

стям их вскрывания в проксимальной и дистальной частях плода. Оба типа борозд простираются по всей длине плода. Однако септальные трещины доходят почти до основания, а локулярные лопасти образуются только в верхней части. В основании плода септальная борозда состоит из 6–7 слоев: наружная эпидерма и подлежащие 3–4 слоя образованы клетками с тонкими стенками (в протопласте видны гранулы, возможно, кристаллы), внутренняя эпидерма и смежные 3 слоя характеризуются утолщенными стенками, при этом в слое, граничащем с тонкостенными клетками, наименее утолщенные стенки (рис. 8, 2). Локулярная борозда с наружной стороны представлена 2 слоями тонкостенных клеток, а с внутренней — 3 слоями клеток лестничных склереид с толстыми стенками (рис. 8, 1). Известно, что склереиды препятствуют вскрыванию таких односемянных плодов, как костянка, орешек. У изученного нами вида локулярные борозды обеспечивают вскрывание плода только вверх. В последнем случае строение локулярной и септальной борозд оказывается сходной. Различия касаются числа слоев перикарпия и характера аккумуляции веществ в клетках — в локулярной борозде имеются не 3–4 слоя утолщенных клеток, а только 2, и в них накапливаются не кристаллы, а танины (рис. 8, 5, 6). В септальных бороздах вскрывание происходит в течение двух фаз. Сначала разрушаются клетки проводящего пучка и трех внутренних слоев перикарпия с утолщенными полисахаридными стенками — фаза 1 (рис. 8, 3). Затем деструкции подвергаются клетки трех наружных слоев перикарпия с тонкими стенками — фаза 2 (рис. 8, 4).

Развитие и строение семязачатка и семени. Проведенное исследование свидетельствует о том, что у *Lysimachia vulgaris* в месте инициации семязачатка в субэпидермальном слое плаценты дифференцируются три крупные клетки, которые, как и нижележащие клетки третьего слоя, делятся периклинально. Как правило, только верхняя производная центральной поделившейся клетки становится археспориальной клеткой (рис. 9, 1), а нижняя производная этой клетки (инициаль базальной области нуцеллуса) вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют центральный осевой ряд. Иногда дифференцируются 2 археспориальные клетки (рис. 9, 2). Формируется примордий семязачатка (рис. 9, 3). Уже с самых ранних ста-

дий развития можно диагностировать строение нуцеллуса — именно под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) формируется базальная область нуцеллуса. Латеральные клетки, возникающие в субэпидермальном слое плаценты, становятся инициалами латеральной области нуцеллуса.

Дифференциация переходной зоны примордия семязачатка (рис. 9, 4) происходит в центробежном направлении на уровне инициалей внутреннего интегумента. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение и возникают из разных зон примордия семязачатка: базальной — центральной и латеральной — латеральной части. Переходная зона представлена одним слоем таблитчатых клеток, которые в формирующемся примордии семязачатка как бы разделяют его на две части. На уровне переходной зоны (в дальнейшем формируется гипостаза) одновременно с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня — нуцеллус, а ниже уровня — халаза и фуникулус (рис. 9, 5, 7).

В нуцеллусе топографически представлены латеральная и базальная области. Апикальная область (париетальная ткань) отсутствует, вследствие чего мегаспороцит и зародышевый мешок располагаются непосредственно под эпидермой. Обе области являются однослойными. Базальная область трансформируется в постамент (рис. 9, 5, 7). В ходе развития семязачатка большинство клеток латеральной области нуцеллуса и постамент разрушаются, и в основании зародышевого мешка формируется небольшая колонка (рис. 9, 7). У изученных видов развитие нуцеллуса на основании генезиса и строения относится к синдермальной вариации (однослойной субвариации) медионуцеллятного типа (согласно классификации, предложенной Shamrov, 2008).

Семязачаток у изученных видов *Lysimachia* битегмальный, с микропиле, образованным обоими интегументами (рис. 9, 3). Интегументы формируются из эпидермальных инициалей в соответствии с вариацией II дермального типа (Shamrov, 2008). Оба интегумента возникают одновременно. Заложение интегументов происходит в виде кольцевых валиков. Этому предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Образующиеся клетки вытянуты в радиальном направлении, при этом их размеры уве-

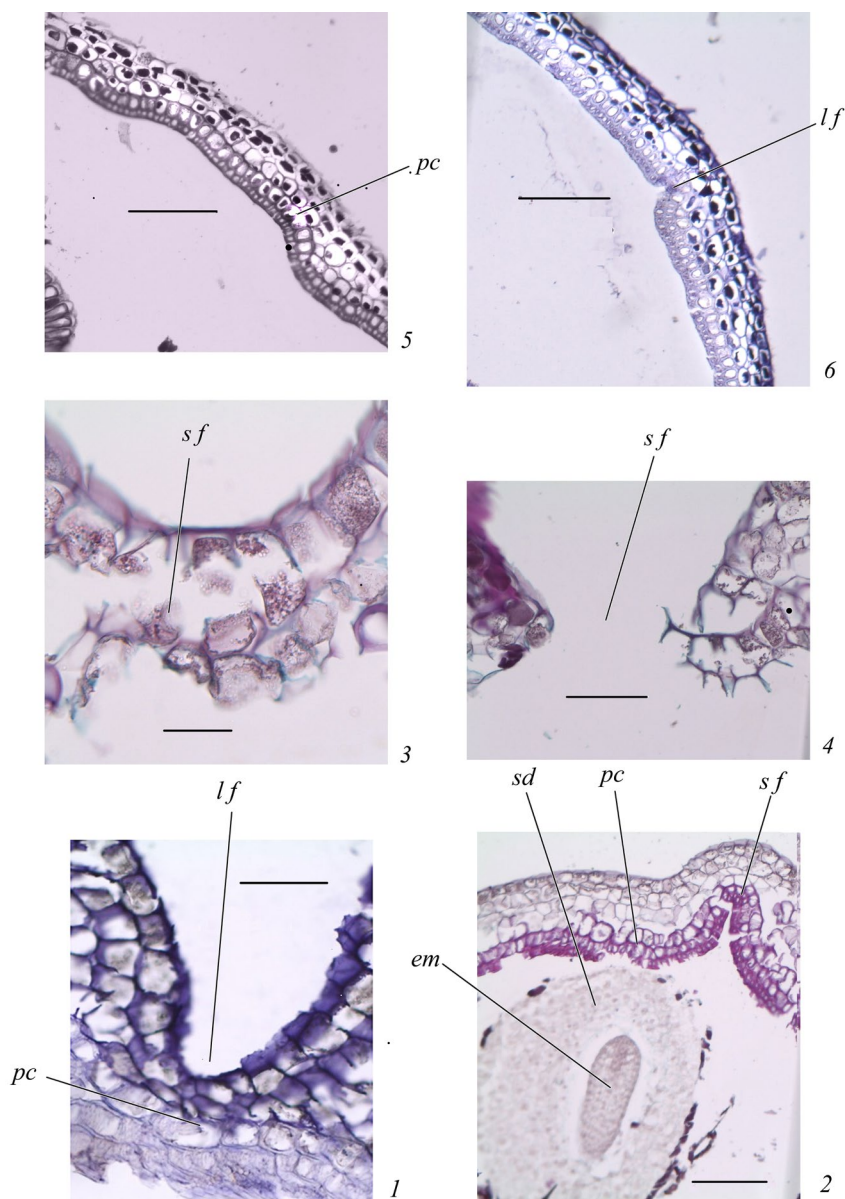


Рис. 8. Вскрывание плодов у *Lysimachia vulgaris* (поперечные срезы).

1, 2 – локулярная (1) и септальная (2) борозды плода перед вскрыванием; 3, 4 – вскрывание в основании плода в области септальной борозды: фаза 1 – клетки трех внутренних слоев перикарпия с утолщенными полисахаридными стенками разрушились (3), фаза 2 – клетки трех наружных слоев перикарпия с тонкими стенками (в протопласте видны гранулы, возможно, кристаллы) разрушились (4); 5, 6 – вскрывание на верхушке плода в области локулярной борозды: в перикарпии клетки двух внутренних слоев характеризуются утолщенными полисахаридными стенками, а клетки трех–четырех наружных слоев – тонкими стенками (в протопласте накапливаются танины) (5), в области вскрывания дегенерируют клетки внутренних слоев, а клетки наружных слоев еще не разрушились (6). *em* – зародыш, *lf* – локулярная борозда, *pc* – перикарпий, *sd* – семя, *sf* – септальная борозда.

Масштабная линейка, мкм: 1, 4 – 50, 2, 5, 6 – 100, 3 – 20.

Fig. 8. Fruit dehiscence in *Lysimachia vulgaris* (transverse sections).

1, 2 – locular (1) and septal (2) furrows of the fruit before dehiscence; 3, 4 – dehiscence at the base of the fruit in the area of the septal furrow: phase 1 – cells of 3 inner layers of the pericarp with thickened polysaccharide walls are destroyed (3), phase 2 – cells of the 3 outer layers of the pericarp with thin walls (in the protoplast, granules are observed, possibly crystals) are destroyed (4); 5, 6 – dehiscence at the fruit apex in the area of the locular furrow: in the pericarp, the cells of 2 inner layers are characterized by thickened polysaccharide walls, and the cells of the 3–4 outer layers are characterized by thin walls (tannins accumulate in the protoplast) (5), in the area of dehiscence the cells of the inner layers degenerate, but cells of the outer layers have not yet collapsed (6). *em* – embryo, *lf* – locular furrow, *pc* – pericarp, *sd* – seed, *sf* – septal furrow.

Scale bars, μm : 1, 4 – 50, 2, 5, 6 – 100, 3 – 20.

личиваются. В области инициации интегументов выделяется двухслойная меристематическая зона (рис. 9, 4). Ее густоплазменные клетки делятся сначала наклонно или периклинально, при этом верхушку формирующегося интегумента всегда занимает группа терминальных инициалей. По-

следние делятся только наклонно в бифациальном ритме, отделяя вниз клетки, остающиеся в составе то одного, то другого слоя интегумента (рис. 9, 4). Интегументы сначала двухслойные, но после стадии мегаспорогенеза клетки внутренней эпидермы внутреннего интегумента

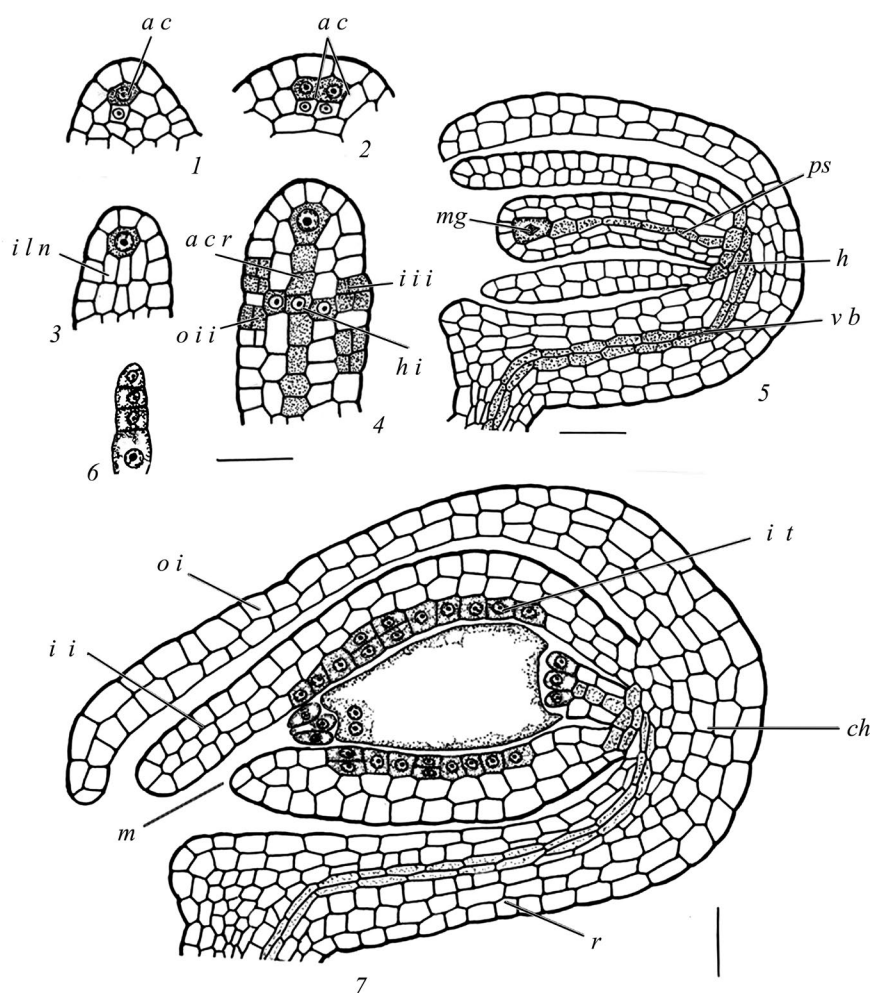


Рис. 9. Формирование семязачатка у *Lysimachia vulgaris* (продольные срезы).

1–3 – семязачаток, возникающий на плаценте, выделение археспориальных клеток, осевого ряда клеток, инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса; 4 – дифференцирующийся примордий семязачатка, выделение инициалей гипостазы, наружного и внутреннего интегументов; 5 – семязачаток на стадии мегаспорогенеза; 6 – тетрада мегаспор; 7 – семязачаток перед опылением. *ac* – археспориальная клетка, *acr* – осевой ряд клеток, *ch* – халаза, *h* – гипостаза, *hi* – инициалы гипостазы, *ii* – внутренний интегумент, *iii* – инициалы внутреннего интегумента, *iln* – инициалы латеральной области нуцеллуса, *it* – интегументальный тапетум, *m* – микропиле, *mg* – мегаспороцит, *oi* – наружный интегумент, *oii* – инициалы наружного интегумента, *ps* – постамент, *r* – рафе, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 9. Ovule formation in *Lysimachia vulgaris* (longitudinal sections).

1–3 – ovule arising on the placenta, differentiation of archesporial cells, axial row of cells, initials of the lateral and basal regions of the nucellus; 4 – forming primordium of the ovule, differentiation of the initials of the hypostase, outer and inner integuments; 5 – ovule at megasporogenesis stage; 6 – tetrad of megaspores; 7 – ovule before pollination. *ac* – archesporial cell, *acr* – axial cell row, *ch* – chalaza, *h* – hypostase, *hi* – hypostase initials, *ii* – inner integument, *iii* – inner integument initials, *iln* – initials of lateral region of nucellus, *it* – integumentary tapetum, *m* – micropyle, *mg* – megasporocyte, *oi* – outer integument, *oii* – outer integument initials, *ps* – postament, *r* – raphe, *vb* – vascular bundle.

Scale bars, μm : 10.

начинают делиться периклинально, и внутренний интегумент становится 3-слойным. Клетки внутреннего слоя в области зародышевого мешка преобразуются в интегументальный тапетум, образованный таблитчатыми крупными клетками. Интегументальный тапетум является нерегулярно 2-слойным (рис. 9, 7). В его отдельных клетках еще до опыления начинают накапливаться танины.

Семязачаток — сессильный, или сидячий. Для него характерно рафе, возникающее в ходе конгенитального срастания фуникулуса и наружного интегумента с дорсальной стороны, при этом интегумент в области микропиле формирует вырост. Собственно фуникулус не образуется (рис. 9, 7). В основании внутреннего интегумента и нуцеллуса дифференцируется 2-слойная гипостаза из клеток с тонкими оболочками и плотной цитоплазмой (рис. 9, 4, 5, 7).

Халаза составляет относительно небольшую часть семязачатка и может быть определена как мезохалаза (Shamrov, 2008). Проводящий пучок из фуникулуса входит в халазу в виде воронки и оканчивается вблизи гипостазы. В проводящем пучке семязачатка формируются только тяжи (2) прокамбиальных клеток. В клетках наружной эпидермы наружного интегумента, халазы и рафе происходит отложение танинов (рис. 9, 7).

Поскольку плацентарная колонка имеет округлую форму, то семязачатки возникают на плацентах сбоку. Они начинают формироваться как ортотропные, затем после дифференциации структур, что совпадает с подготовкой мегаспороцита к мейозу, начинают разворачиваться, проходя стадии анатропного и гемитропного типов. Но уже во время мегаспорогенеза выявляется искривление продольной оси в нуцеллусе, а интегументы в антирафальной части семязачатка начинают удлиняться по сравнению с рафальной частью. В дальнейшем эти процессы интенсифицируются и перед опылением искривляется не только нуцеллус, но и интегументы, а также зародышевый мешок и постамент. При этом микропиле обращено к плаценте, а семязачаток становится геми-кампилотропным, согласно представлениям И.И. Шамрова (Shamrov, 2018) (рис. 9, 7).

Археспорий, как правило, одноклеточный (рис. 9, 1). Наблюдались случаи образования двух археспориальных клеток (рис. 9, 2). Преобразование в мегаспороцит происходит без отделения

париетальной клетки. Мегаспороцит, имеющий удлинненно-округлую форму, вступает в мейоз, что сопровождается цитокинезом и формированием линейной тетрады мегаспор (рис. 9, 3–6). Зародышевый мешок состоит из яйцеклетки и двух синергид, центральной клетки с двумя полярными ядрами и трех антипод, расположенных подобно клеткам яйцевого аппарата в форме треугольника (рис. 9, 7).

Семязачаток после оплодотворения преобразуется в семя. Зрелое семя у *L. vulgaris* является геми-кампилотропным. Оно заостренное и загнутое на микропилярном и халазальном концах (рис. 10, 1). Форма семени на поперечном срезе зависит от плоскости его прохождения через структуры — треугольная (в области халазы и микропиле), округлая и овальная (в области изгиба на уровне зародыша и эндосперма) (рис. 10, 2). В семени формируется целлюлярный эндосperm. В центре находится прямой двусемядольный зародыш. Клетки эндосперма вокруг зародыша разрушаются и образуют зону лизиса. Семенная кожура формируется обоими интегументами. На стадии раннего эмбриогенеза экзотеста состоит из удлиненных толстостенных клеток с танинами. Мелкие клетки эндотесты проявляют признаки разрушения. Экзотегмен представлен небольшими, а мезотегмен (3–5 слоев) — разросшимися тонкостенными клетками. Эндотегмен образован интегументальным тапетумом (рис. 10, 2, 3). Постепенно эндотеста исчезает, а мезотегмен начинает дегенерировать (рис. 10, 4). В созревающих семенах в семенной кожуре сохраняется только экзотеста и эндотегмен (рис. 10, 5, 6). Таким образом, слоем, выполняющем функции механической ткани, являются клетки, производные наружной эпидермы наружного интегумента, т. е. семя является экзотестальным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование, проведенное нами, позволило выявить ряд специфических черт в развитии гинецея и семязачатка. Прежде всего, обсудим морфогенез гинецея. В литературе дискутируются принципы выделения типов гинецея покрытосеменных растений. В отечественной литературе доминирует представление А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1942, 1948, 1964, 1980) о наличии 4 типов гинецея (апокарпный, синкарпный, паракарпный и лизикарпный: 3 последних объедине-

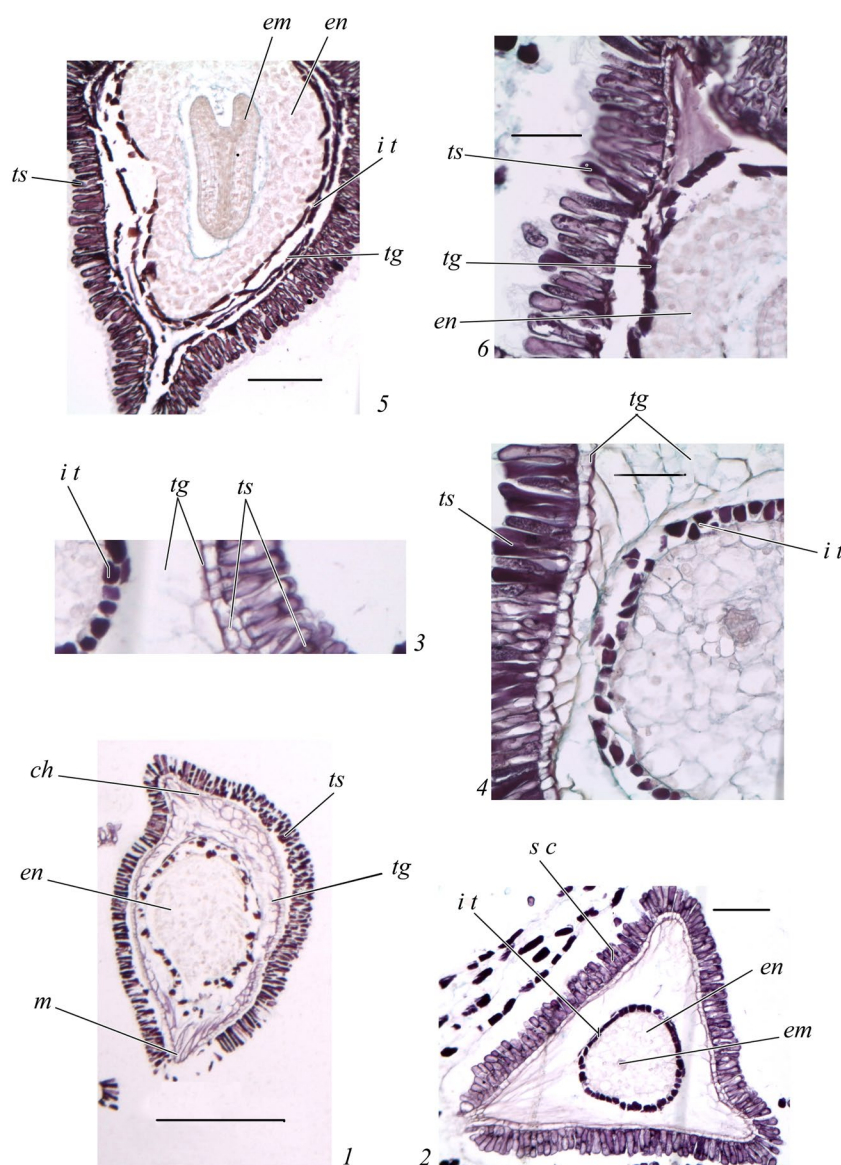


Рис. 10. Строение семени у *Lysimachia vulgaris* (1, 2 – продольные и 3–6 – поперечные срезы).

1 – зрелое гемикампилотропное семя, заостренное и загнутое на микропилярном и халазальном концах; 2, 3 – семя на стадии раннего эмбриогенеза, семенная кожура формируется обоими интегументами: экзотеста из удлиненных толстостенных клеток с танинами, мелкие клетки эндотесты разрушаются, экзотегмен представлен небольшими, а мезотегмен (3–5 слоев) – разросшимися тонкостенными клетками, эндотегмен образован интегументальным тапетумом; 4 – эндотеста дегенерировала, а мезотегмен находится в состоянии разрушения; 5, 6 – созревающее экзотестальное семя, в центре находится прямой двусемядольный зародыш, клетки эндосперма вокруг зародыша разрушаются и образуют зону лизиса, в семенной кожуре сохраняется экзотеста и эндотегмен. *ch* – халаза, *em* – зародыш, *en* – эндосперм, *it* – интегументальный тапетум, *m* – микропиле, *sc* – семенная кожура, *tg* – тегмен, *ts* – теста.

Масштабная линейка, мм: 1–3, 5 – 100, 4, 6 – 50.

Fig. 10. Seed structure in *Lysimachia vulgaris* (1, 2 – longitudinal sections, 3–6 – transverse sections).

1 – mature hemi-campylotropous seed, acuminate and curved at the micropylar and chalazal ends; 2, 3 – seed at the stage of early embryogenesis, the seed coat is formed by both integuments: exotesta from elongated thick-walled cells with tannins, small endotestal cells are destroyed, exotegmen is represented by small, and mesotegmen (3–5 layers) by overgrown thin-walled cells, endotegmen is formed by integumentary tapetum; 4 – the endotesta has degenerated, and the mesotegmen is in a state of destruction; 5, 6 – ripening exotestal seed, in its center there is a straight dicotyledonous embryo, endosperm cells around the embryo are destroyed and form a lysis zone, exotesta and endotegmen are preserved in the seed coat. *ch* – chalaza, *em* – embryo, *en* – endosperm, *it* – integumentary tapetum, *m* – micropyle, *sc* – seed coat, *tg* – tegmen, *ts* – testa.

Scale bars, μm : 1–3, 5 – 100, 4, 6 – 50.

ны в ценокарпный). В зарубежных исследованиях все разнообразие гинецея сведено к двум — апокарпному и синкарпному. В своей последней монографии А. Takhtajan (2009) вместо ценокарпного использовал синкарпный гинецей и выделял в нем эусинкарпный, паракарпный и лизикарпный типы. Последние два типа некоторые авторы считают одним типом. К. Goebel (1923, 1933) подразумевал под паракарпным типом вариант с одnogнездной завязью и осевой плацентой в виде колонки как продолжения оси цветка. К подобному мнению приходят и другие исследователи, объединяющие гинецей с колончатой плацентацией с собственно паракарпным гинецеем с париетальной плацентацией в рамках единого паракарпного типа (Grisebach, 1854; Troll, 1928; Ehrendorfer, 1978).

Тахтаджян (Takhtajan, 1942, 1948, 1964, 1980) паракарпный тип ограничил одnogнездным гинецеем с париетальной плацентацией, а вариант со свободной центральной (колончатой) плацентацией выделил в особый тип — лизикарпный, который возник, по его мнению, на базе синкарпного в результате исчезновения перегородок в завязи. В иностранной литературе лизикарпный гинецей никогда не рассматривался в качестве оригинального типа. Следует отметить, что особенности возникновения подобного варианта с колончатой плацентой за счет редукции (исчезновения) боковых стенок, связывающих ventральные края с дорсальными частями сросшихся плодолистиков, отмечали и ранее.

К настоящему времени подобный вариант ценокарпного гинецея обнаружен у многих видов семейств Caryophyllaceae (Van Tieghem, 1868; Lister, 1884; Dawson, 1936; Dickson, 1936; Thomson, 1942; Eckard, 1955; Hartl, 1956; Bocquet, 1959; Veselova, 1991; Shamrov, Kotelnikova, 2011), Lentibulariaceae (Dickson, 1869; Kamienski, 1877; Luetzelburg, 1910; Khan, 1954; Hartl, 1956; Degtjareva, Sokoloff, 2012; Pushkareva et al., 2018), Portulacaceae (Eames, 1961; Takhtajan, 1966), Primulaceae (Dickson, 1936; Douglas, 1936; Schlagorsky, 1949; Roth, 1959; Pankow, 1959), некоторых представителей семейств Scrophulariaceae (Hartl, 1956), Gesneriaceae (Ivanina, 1967), Amaranthaceae (Veselova, Timonin, 2008, 2009), Celastraceae (Trusov, 2010). У Plumbaginaceae (Leinfellner, 1953), Phytolaccaceae (Eckard, 1954), Fouquieriaceae (Johansen, 1936), Juncaceae (Shamrov, Anisimova, 1993; Sham-

rov et al., 2012) описаны так называемые базальные семязачатки, формирующиеся в основании гинецея. В последнем случае такую плаценту называют базальной и рассматривают как производную колончатой плаценты.

Несмотря на большое число работ, строение гинецея с разрушающимися септами и колончатой плацентой чаще всего прослежено на отдельных (часто несопоставимых) стадиях либо без указания области, в которой проведено изучение. Возникновение гинецея с колончатой плацентой объясняют разрушением септ: у Caryophyllaceae этот процесс происходит в онтогенезе, тогда как у Primulaceae и Lentibulariaceae — в ходе филогенеза. Обычно считается, что деструкция септ происходит в цветке перед опылением. По данным D. Hartl (1956), сначала дегенерируют внутренние клетки септ, а затем эпидермальные слои, при этом в основании гинецея септы остаются цельными. По мнению Т.Д. Веселовой (Veselova, 1991), процесс разрушения септ у представителей сем. Caryophyllaceae связан с формированием особого септального obtуратора. На примере *Silene coronaria* (Desr.) Clairv. Ex Rchb (= *Lychnis coronaria* Desr.) было показано, что разрушение перегородки завязи происходит в два этапа — периферическая часть начинает разрушаться на стадии археспория (совпадает с моментом заложения obtуратора — разрастания внутренней части перегородки), а внутренняя часть (т.е. obtуратор) — после оплодотворения. В паренхиме клеток под obtуратором накапливаются крахмал и многочисленные друзы, по-видимому, оксалата кальция. После оплодотворения кристаллоносные клетки разрушаются.

Исследование гинецея у *Silene flos-cuculi* (L.) Greuter & Burde (= *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Rchb.) из сем. Caryophyllaceae показало, что накопление друз с кристаллами начинается на средних стадиях морфогенеза гинецея (начало мейоза в семязачатках). Клетки стенки завязи, в которых происходит отложение друз, сильно увеличиваются в размерах. В них постепенно дегенерируют цитоплазма и ядро. Друзы появляются сначала в местах срастания смежных плодолистиков (основании сутур) стерильной синасцидиатной зоны, а затем и в других клетках сутур. Одновременно с увеличением размеров клеток и накоплением в них друз происходит разрушение этих клеток на большем протяжении завязи.

зи. Процесс деструкции клеток осуществляется в базипетальном направлении и затрагивает сначала только клетки паренхимы. На поздних стадиях развития гинецея и перед опылением разрушаются не только паренхимные клетки в септах, но и эпидермальные слои на большем протяжении завязи, в результате чего формируются полости и септы “провисают” (Shamrov, Kotelnikova, 2011). Однако в основании завязи этого вида, как и *Silene latifolia* Poir. (= *Melandrium album* (Mill.) Garcke), *Silene cucubalus* Wibel, *Stellaria media* (L.) Vill., септы не разрушаются (Hartl, 1956). Остатки септ и рудиментарные гнезда сохраняются в основании завязи ряда видов сем. *Amaranthaceae* (Veselova, Timonin, 2008). Никаких признаков присутствия септ в завязи не выявляется в сем. *Lentibulariaceae* (Hartl, 1956; Degtjareva, Sokoloff, 2012; Pushkareva et al., 2018).

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что у некоторых представителей сем. *Primulaceae* нижняя часть колонки создается в ходе не филогенеза, а онтогенеза (Douglas, 1936). Результаты проведенного нами исследования подтверждают эти представления. Прежде всего, у *Lysimachia vulgaris* остатки септ с проводящими пучками хорошо выделяются на всех стадиях развития. Пары семязачатков расположены, как на вентральных краях плодолистиков, подобно центрально-угловым плацентам напротив септальных проводящих пучков. В образовании нижней части плацентарной колонки принимает участие гинофор, который в форме ножки вдается в центр базальной части гинецея. В проксимальной области гинофор не срастается с плацентарной колонкой, которая как кайма нависает над ним. Выше гинофор объединяется с основанием плацентарной колонки и продолжается в колумеллу. Понять природу колумеллы помогут представления W. Leinfellner (1951). По мнению этого автора, в основании синкарпного гинецея формируется сложная U-образная синплацента, центральная часть которой представлена синплацентой, а боковые части – латеральными плацентами в каждом плодолистике. Медианная структура в нижней части завязи была определена как “центральное тело”, или колумелла (Troll, 1957). Последняя у многих видов очень короткая. У *L. vulgaris* она очень длинная и, как стержень, по всей высоте заполняет центральную часть колонки, вокруг которой находятся центрально-угловые плаценты, которые

срастаются с колумеллой. В нижней широкой (на уровне свободного гинофора) и верхней (более узкой и закругленной) частях колонки плаценты стерильные.

Место гинецея с колончатой плацентацией в системе типов попытался определить Hartl (1956). Исходя из общих направлений редукции частей растений, предложено различать группы семейств цветковых растений с “одногнездным” гинецеем (апокарпным и ценокарпным). Ценокарпный тип разделен на 2 категории: 1. паракарпный тип, 2. гинецей с различными явлениями редукции. В последнюю категорию были определены не только семейства с лизикарпным типом (*Caryophyllaceae*, *Lentibulariaceae*, *Plumbaginaceae*, *Primulaceae* и другие), но и семейства с псевдомономерным гинецеем (*Asteraceae*, *Cyperaceae*, *Poaceae* и др.).

При детальном исследовании развития строения гинецея *Silene flos-cuculi* (*Caryophyllaceae*) выявлено, что в центре завязи формируется колонка в виде звезды, на которой располагаются интрузивные угловые плаценты. Эта колонка возникает на базе U-образной синплаценты и возникает не только за счет объединения центральных плацент, но и примыкающих вентральных и латеральных краев плодолистиков в основании гинецея (Shamrov, Kotelnikova, 2011; Shamrov et al., 2012). Таким образом, колонка не является новообразованием или продолжением оси цветка. Она представляет собой видоизмененную центрально-угловую плаценту после разрушения септ в синкарпном гинецее. Это позволяет рассматривать этот способ развития гинецея в качестве лизикарпной вариации синкарпного типа (Shamrov, 2013, 2020).

У *Pinguicula vulgaris* L., *P. alpina* L. и *P. villosa* L. гинецей состоит из двух почти полностью сросшихся плодолистиков: округлой завязи, короткого столбика, оканчивающегося двулопастным (двугубым) рыльцем. Семязачатки формируются на центральной шаровидной плаценте (Pushkareva et al., 2018).

Самым крупным родом сем. *Primulaceae* является *Primula* L. (около 500 видов). Почти 90% видов являются гетеростильными (Dowrick, 1956; Gagechiladze, 1993; Larson, Barrett, 1998; De Vos et al., 2014). В роде есть и гомостильные виды: *Primula laurentiana* Fern. (Campbell et al., 1986), *P. obconica* Hance (Dowrick, 1956). Систематика

рода активно обсуждается в литературе. Спорными остаются проблемы внутриродового деления на секции, подсекции, их объем и структурные характеристики.

В пределах рода *Primula* выделяют от 15 (Chen, 1940) до 30 (Valentine, 1961) секций. Для обоснования этих заключений используются различные признаки морфологии, цитологии, анатомии, палинологии и данные молекулярных исследований. Так, 15 секций в роде *Primula* были выделены на основании морфологических признаков семян. Предложено использовать 3 группы признаков семян: форма (угловатые, кубаревидные, треугольные), окраска (коричневые, серые, темно-красные), поверхность (морщинистая, гладкая, наличие крыловидных образований, волосков или папилл) (Chen, 1940). При обосновании 30 секций в этом роде во внимание приняты жилкование и форма листовых пластинок, тип коробочки, базовое число хромосом (некоторые секции содержат преимущественно диплоидные виды, другие, как например секция *Farinosae*, включают виды с разным уровнем пloidности) (Valentine, 1961). На основании строения семян (форма, размеры, характер поверхности) предлагается повысить ранг подсекции *Inayatii* и *Sibirica* секции *Farinosae* рода *Primula* до ранга секций (Nasir, 1986).

Также были исследованы размер и форма семян, рисунок поверхности семенной кожуры, толщина семенной кожуры и структура эндосперма у 12 видов — представителей разных подсемейств сем. *Primulaceae* s.l. Проведены биометрические измерения и выделены три категории формы семян: сектороидная, или многогранная (большинство видов), субовальная, почти шаровидная. Несмотря на разные типы формы, соотношение длины и ширины семян исследованных видов было постоянным. Описаны три типа рисунка поверхности семян: 1) сетчатый, 2) бугорчатый со вторичной исчерченностью, 3) пороидно-альвеолярный с наличием губчатого наружного слоя. Семенная кожа всех исследованных видов была двухслойной, при этом на поверхности внутреннего слоя присутствовали кристаллы оксалата кальция. По толщине клеточных стенок эндосперма и рельефу их внутренней поверхности выделены четыре типа строения эндосперма: 1) с равномерно утолщенными и гладкими клеточными стенками, 2) с равномерно утолщенными клеточными стенками и кольцевыми или

спиральными утолщениями на их внутренней поверхности, 3) с очень толстыми, но неравномерно утолщенными клеточными стенками с перетяжками (“ямками”), 4) с очень тонкими волнистыми клеточными стенками. Авторы пришли к выводу об отсутствии закономерностей относительно формы семени, типа семенной скульптуры, толщины тесты, строения эндосперма в соответствии с принадлежностью видов к разным подсемействам (Morozowska et al., 2011).

Почти к таким же выводам пришли авторы и в следующем исследовании. Микроморфология и анатомия семян и эндокарпия изучены у 16 видов из подсемейств *Myrsinoideae* и *Theophrastoideae* сем. *Primulaceae*. Изучение проведено с использованием гербарного материала. У всех видов орнаментация поверхности семян была сетчатой, бугорчатой или бугорчато-бороздчатой. Для семян почти всех видов подсем. *Myrsinoideae* характерна однослойная семенная кожа, лишенная ромбовидных или призматических кристаллов, тогда как семена с двухслойной семенной кожурой характеризовались призматическими кристаллами. Эндосперм в семенах был либо руминированным, либо его клеточные стенки были равномерно утолщены, причем эти различия наблюдались внутри подсем. *Myrsinoideae*. Строение эндокарпа различается по характеру первичной и вторичной скульптуры их внутренней поверхности, а также наличию устьиц. На основании полученных данных с привлечением молекулярно-генетического анализа (последовательность хлоропластных генов *trnL*) по всем морфологическим признакам составлены филогенетические деревья. Род *Lysimachia* по одним признакам (форма рубчика, утолщение клеточных стенок эндосперма) находится в их средней части, а по другим (форма семени, наличие эндосперма, строение семенной кожуры и наличие в ней кристаллов оксалата кальция) — почти в основании (Morozowska et al., 2020).

Однако выводы, полученные коллективом авторов (Morozowska et al., 2011, 2020), следует рассматривать критически. Структурные признаки не изучены в динамике, а по их состоянию в зрелых семенах и плодах можно сделать ошибочное заключение. В сем. *Primulaceae* s.l. у большинства видов формируются битегмальные семязачатки, но выявлены виды и с унитегмальными семязачатками (Mametyeva, 1983a-c; Nemirovich-

Danchenko, 1992a-d; Kamelina, 2009). В анализируемых исследованиях указывается, что если семенная кожура однослойная, то, вероятно, семязачаток имел один интегумент, а если она двуслойная, то — два. В процессе развития строение слоев интегументов изменяется, и в зрелом семени семенная кожура может быть образована клетками как одного, так и обоих интегументов, при этом в случае битегмальных семязачатков границей между внутренним и наружным интегументами является сохраняющаяся кутикула. Последняя есть на поверхности клеток наружного интегумента и эндосперма. Подобным образом следует анализировать строение перикарпия. Самый его внутренний слой, который является производным внутренней эпидермы стенки завязи, не всегда можно называть эндокарпием в зрелом плоде, так как у многих растений эндокарпий, а иногда и экзокарпий, разрушается, а в мезокарпии происходит структурная дифференциация слоев клеток, напоминающая зональность перикарпия: экзо-, мезо- и эндокарпий.

С помощью филогенетического анализа последовательностей ДНК пластидного гена *ndhF* были уточнены гипотезы по эволюции цветка *Lysimachia* и родственных родов, основанные на характере окраски цветков и состава нектара. *Lysimachia* и большинство его подродов, а также роды *Anagallis*, *Pelletiera* и *Asterolinon* являются парафилетическими или полифилетическими, при этом их ближайшими родственниками являются *Trientalis* и несколько американских видов *Lysimachia* (Anderberg et al., 2007).

В роде *Lysimachia* выделяют 6 подродов: *Idiophyton*, *Lysimachia*, *Naumburgia*, *Palladia*, *Lysimachiopsis*, *Heterostylandra*. В подроде *Lysimachia*, определяющем род *Lysimachia*, предложено различать 7 секций: *Seleucia*, *Theoruxis*, *Nummularia*, *Lerouxia*, *Lysimachia*, *Rosulatae*, *Alternifoliae* (Chen, Hu, 1979). Эти представления были использованы при создании филогенетического древа трибы *Lysimachieae* подсем. *Myrsinoideae*, куда был включен род *Lysimachia* (Anderberg et al., 2007). Прежде всего, авторы установили, что подродовые секции (Chen, Hu, 1979) оказались в нескольких местах древа и принадлежат к разным монофилетическим группам.

Исследованный нами вид *Lysimachia* относится к подроду *Lysimachia*, которому присущи некоторые общие признаки. Виды имеют желтые цвет-

ки, одиночные в пазухах листьев или собранные в кисти, метелки. В различных частях венчика и пыльников формируются железистые волоски, продуцирующие масла. Подобные железистые волоски были обнаружены нами в настоящем исследовании у *L. vulgaris*. Они имеют эпидермальное происхождение и располагаются на наружной эпидерме чашелистиков, тычиночных нитей и гинецея. Железистые волоски являются многоклеточными: ножка состоит из 2 клеток (маленькой базальной и большой апикальной), головка образована 8 клетками в 2 ряда. Таксоны подрода *Lysimachia* довольно схожи по морфологии цветков, но сходство, по-видимому, симплезиоморфное, а сам подрод в своем нынешнем описании парафилетичен (Anderberg et al., 2007). Секции *Seleucia* и *Theoruxis* представлены группами американских видов и занимают базальное положение. Секция *Rosulatae* является сестринской группой к подроду *Idiophyton*, поэтому авторы включили виды этой секции в секцию *Idiophyton*. Виды, помещенные в секцию *Nummularia*, группируются вместе с *Glaux* и видами подродов *Palladia* и *Lysimachiopsis* с белыми, розовыми или красными цветками. Секция *Lerouxia* включает виды, которые оказались очень близкими родственниками *Anagallis* s. str. Секция *Lysimachia* включает типовой вид рода *Lysimachia* (*L. vulgaris*) и еще несколько видов, например *L. terrestris*. Согласно представлениям Anderberg et al. (2007), которые совпадают с анализом, проведенным ранее (Hao et al., 2004), два вида этой секции формируют хорошо поддерживаемую группу вместе с *L. thyrsiflora*, единственным видом подрода *Naumburgia*. В будущем мы планируем изучить другие виды рода *Lysimachia*, такие как *L. nummularia* L. и *L. punctata* L. Эти виды образуют группу, имеющую невыясненное положение. Именно по этой причине, когда набор видов секций (Chen, Hu, 1979) не полностью соответствует молекулярно-генетическим данным, полученным Anderberg et al. (2007), последние авторы использовали для обозначения не секции, а группы. Например, наши виды из подрода *Lysimachia* оказались в группах В (*Lysimachia nummularia* и *L. punctata*) и Е (*L. vulgaris*).

При исследовании *Lysimachia* и родственных родов *Anagallis*, *Ardisiandra*, *Asterolinon*, *Glaux*, *Pelletiera* и *Trientalis* в подсем. *Myrsinoideae* были использованы признаки структурной ботаники. Выявлены 3 типа формы семян (сектороидные,

многоугольные и грубо-морщинистые) и 6 типов их поверхности (сетчатая, бугорчатая, ячеистая, клейкая, волнистая и с углублениями). Разнообразие типов поверхности семян в целом не противоречит молекулярным данным. Особенности сетчатой поверхности являются диагностическими для подрода *Palladia* рода *Lysimachia*. Морщинистая поверхность семян характерна для *Pelletiera* и *Asterolinon linum-stellatum* L. Губчатая поверхность наружного слоя семенной кожуры характеризует кладу, включающую *Lysimachia vulgaris* L., *L. thyrsoflora* L. и *L. terrestris* (L.) Britton, Sterns & Poggenb. (Il-Chan Oh et al., 2008), т. е., в отличие от Anderberg et al. (2007), где в одну кладу были включены только *L. vulgaris* и *L. terrestris*, авторы вышеуказанного исследования поместили в нее и *L. thyrsoflora*. Анализ ITS последовательностей ядерных рибосом и trnL—F хлоропластов показал, что род *Lysimachia* является парафилетическим. Молекулярная филогения не подтверждает существующие внутривидовые подразделения рода. Подрод *Lysimachia* включает как минимум пять независимых линий (Hao et al., 2004), что в дальнейшем подтвердилось молекулярно-генетическими данными о выделении в этом подроде 6 групп (Anderberg et al., 2007). Два североамериканских представителя *Lysimachia*, подрод *Seleucia* и секция *Verticillatae* подрода *Lysimachia* группируются вместе как базальная кладка рода. Сделан вывод о параллельной и независимой эволюции морфологических признаков, которые до этого использовались в качестве диагностических критериев (Hao et al., 2004).

Изучение последовательностей ДНК (ITS) в сем. Primulaceae показало, что верхнюю позицию филогенетического дерева занимает триба *Lysimachieae*, в которой один из видов *Lysimachia* (*L. azorica*) образует родственную группу с родами *Anagallis*, *Pelletiera* и *Asterolinon*, а не с представителями рода *Lysimachia*. Кроме того, не подтверждается разделение подродов *Naumburgia* и *Lysimachia*, поскольку 2 представителя подрода *Lysimachia* (*L. vulgaris* и *L. nummularia*) удалены друг от друга, а один из них, *L. vulgaris*, располагается ближе к *L. thyrsoflora* из подрода *Naumburgia* (Kimura, 1980; Martins et al., 2003). Изучение пластома 45 видов *Lysimachia* внесло некоторые коррективы в его молекулярно-генетическую характеристику. Этот род был определен как преимущественно монофилетичный, включающий 8 клад. Однако подрод

Lysimachia этого рода является парафилетичным. Он образован тремя кладами: кладка IV, или *Vulgaris*-клада (*Lysimachia vulgaris* и *L. davurica* Ledeb.), кладка V (*L. coreana* Nakai), кладка I, или кладка *Christinae* (остальные виды подрода) (Liu et al., 2023).

Таким образом, наши виды из подрода *Lysimachia* либо рассматриваются в группах В (*Lysimachia nummularia* и *L. punctata*, занимают субапикальное положение) и Е (*L. vulgaris*, занимает суббазальное положение) (Anderberg et al., 2007), либо входят в состав клады IV (*Lysimachia vulgaris*, в нижней части филогенетического дерева) или клады I (вероятно, *Lysimachia nummularia* и *L. punctata*, в верхней части филогенетического дерева) (Liu et al., 2023).

Как мы уже отмечали ранее, эмбриологически многие виды сем. Primulaceae s.l. изучены еще недостаточно. Обычно приводятся общие сведения о строении семязачатка и семени (при исследованиях морфологии семян, о которых речь шла выше, видно, что структура зародыша не принимается во внимание, а эндосперм изучается только в зрелом семени), мегаспорогенезе, формировании зародышевого мешка, зародыша и эндосперма.

Анализ эмбриологических данных приведем только для подсем. Myrsinoideae (Christenhusz et al., 2017), куда входят изученные нами виды *Lysimachia*. Семязачаток преимущественно битегмальный, у некоторых видов унитегмальный (*Aegiceras majus* Gaertn. и *Cyclamen persicum* Mill.), нуцеллус представлен эпидермальным слоем (тенуинуцеллярный семязачаток), интегументы 2–3-слойные, но могут быть и многослойные, внутренняя эпидерма внутреннего интегумента преобразуется в интегументальный тапетум, в клетках которого и наружного слоя наружного интегумента накапливаются танины (у *Cyclamen europeum* L. интегументальный тапетум не дифференцируется), семязачаток мезохалазальный, с коротким фуникулусом, формируется гипосаза, линейная тетрада, иногда триада (*A. majus*) мегаспор, моноспорический зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу, 3 антиподы эфемерные, но могут быть крупными и полиплоидными (*Lysimachia vulgaris*, *L. ephemerum* L.), эндосперм нуклеарный, может быть руминированным (*Myrsine africana* L., *M. laetevirens* (Mez) Arechav., *Embelia ribes* Burm.f.), зародыш с одно-

рядным подвеском развивается по Onagrad-типу, в зрелом семени прямой, хорошо дифференцированный, его длина составляет $\frac{1}{2}$ длины семени, но может быть и маленьким (*A. majus*), которому, вероятно, присуще доразвитие (Karsten, 1891; Mez, 1902; Dahlgren, 1916; Carey, Fraser, 1932; Woodcock, 1933; Raju, 1953; Kume, 1959; Sankara Rao, 1971; Mametyeva, 1983a, c; Corbigneau et al., 1989; Nemirovich-Danchenko, 1992b–d; Otegui, Maldonado, 1998; Otegui et al., 1999; Kamelina, 2009).

Как видно из приведенного анализа, организация базовых эмбриональных структур очень сходна, а процессы их развития протекают одинаково. Что касается морфологического типа семязачатка, то данные по его строению в сем. Primulaceae s.l. крайне фрагментарны. При изучении семязачатка, особенно в лизикарпном гинееце округлой формы, возникает ряд проблем. При диагностике типа семязачатка очень важно выявить место прикрепления семязачатка (все определяет плоскость среза — семязачаток следует диагностировать в дорсивентральной и сагиттальной, тогда как во фронтальной, или билатеральной не будут видны фуникулус и рафальная часть семязачатка), и положение микропиле относительно плаценты. У растений с лизикарпным гинеецем семязачатки занимают боковое положение на плацентах. Подобрать идеальное сечение через завязь весьма непросто, поэтому выводы о типах семязачатков, к которым приходят авторы, являются противоречивыми. Отметим, что в большинстве существующих классификаций морфологических типов семязачатков различают 5 типов: ортотропный, анатропный, гемитропный, кампилотропный и амфитропный (Goebel, 1933; Maheshwari, 1950; Savchenko, 1973). Однако признаки, на которых они выделены, не всегда аргументированы и вызывают дискуссии. На основании оригинальных исследований и имеющихся литературных данных И.И. Шамровым (Shamrov, 2018, 2022) были рассмотрены проблемы типизации семязачатков по морфологическим признакам и выявлены критерии, на основании которых предложена классификация, включающая 4 типа и 4 подтипа: ортотропный и анатропный типы, гемитропный тип и его подтипы (геми-анатропный и геми-ортотропный), кампилотропный тип и его подтипы (орто-кампилотропный и геми-кампилотропный).

Анализ данных по морфологическим типам семязачатка в сем. Primulaceae s.l. выявил их разнообразие. В сем. Myrsinaceae семязачатки характеризуют как анатропные, гемитропные, кампилотропные, в сем. Theophrastaceae — анатропные, гемитропные, кампилотропные, промежуточного строения между гемитропными и кампилотропными, в сем. Primulaceae — анатропные, полуанатропные, гемитропные, кампилотропные (Mametyeva, 1983a–c; Nemirovich-Danchenko, 1992a–d; Kamelina, 2009). По всей вероятности, именно трудность в получении медианных срезов семязачатков привела авторов к разным интерпретациям анализируемых картин. Наше исследование развития и строения семязачатка у видов *Lysimachia* показало, что визуально семязачатки проходят в своем развитии стадии, напоминающие сначала ортотропные, затем анатропные и гемитропные семязачатки и только на последних этапах появляются явные признаки кампилотропии — искривление морфологической оси нуцеллуса и зародышевого мешка, асимметрия в развитии структур, при этом выявляются важные ключевые особенности семязачатка — боковое положение на плаценте, отсутствие собственно фуникулуса и смещение микропиле к плаценте. Кроме того, при обосновании типов и подтипов классификации (Shamrov, 2018, 2022) было выявлено, что критической фазой морфогенеза любых семязачатков является мегаспорогенез, во время которого происходят структурно-функциональные перестройки в их морфогенезе. Семязачатки одних типов (ортотропные и анатропные) уже принимают окончательную форму. На этой стадии в гемитропных семязачатках начинается поворот относительно плаценты, при этом в геми-ортотропном варианте морфологическая ось изгибается в халазальной области, а в геми-анатропном — остается прямой. Окончательно тип гемитропных семязачатков устанавливается перед оплодотворением. Становление кампилотропии является самым продолжительным. Оно начинается во время мегаспорогенеза и завершается в период развития семени. Все приведенные факты позволяют характеризовать семязачаток, формирующийся в лизикарпном гинееце видов *Lysimachia*, как геми-кампилотропный. Как мы уже указывали, в сем. Primulaceae s.l. приводятся сведения о наличии анатропных, гемитропных, кампилотропных, промежуточного строения

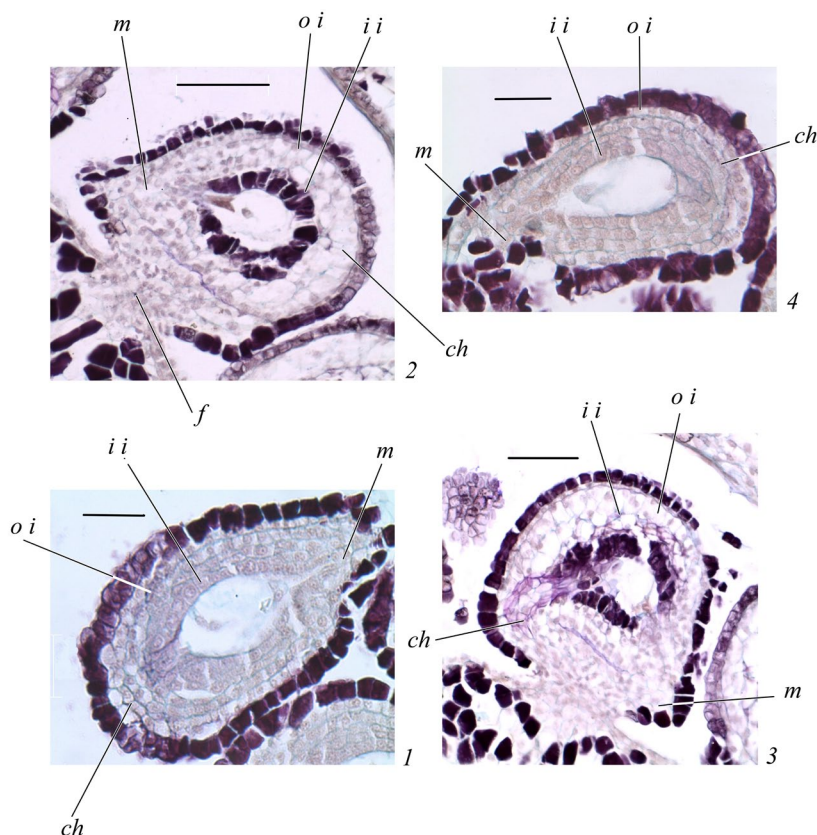


Рис. 11. Морфологический тип семязачатка у *Lysimachia vulgaris* (продольные срезы).

1–4 – картины срезов геми-кампилотропных семязачатков в зависимости от того, как проходит срез и какой тип они напоминают: 1 – “анатропный” (морфологическая ось не изогнутая, а прямая, отсутствует место прикрепления к плаценте), 2 – “геми-анатропный” (морфологическая ось не изогнутая, а прямая, микропиле не подходит к плаценте), 3 – “орто-кампилотропный” (морфологическая ось изогнутая, но изгиб халазальной части находится как в ортотропном семязачатке, асимметрия антирафальной области не выражена), 4 – “геми-кампилотропный” (морфологическая ось изогнутая, структуры халазальной части смещены в геми-положение, как в геми-анатропном семязачатке, асимметрия антирафальной области выражена, что проявляется в большей протяженности интегументов и смещении микропиле к плаценте). *ch* – халаза, *f* – фуникулус, *ii* – внутренний интегумент, *m* – микропиле, *oi* – наружный интегумент. Масштабная линейка, мкм: 1, 4 – 20, 2, 3 – 50.

Fig. 11. Morphological type of the ovule in *Lysimachia vulgaris* (longitudinal sections).

1–4 – views of sections of hemi-campylotropous ovules, depending on how the section is cut and what type they resemble: 1 – “anatropous” (the morphological axis is straight rather than curved, no place of attachment to the placenta is observed), 2 – “hemi-anatropous” (the morphological axis is straight rather than curved, the micropyle does not reach the placenta), 3 – “ortho-campylotropous” (the morphological axis is curved, but the bend of the chalazal part is located like in an orthotropous ovule, the asymmetry of the antiraphal region is not pronounced), 4 – “hemi-campylotropous” (the morphological axis is curved, the structures of the chalazal part are shifted to the hemi-position, like in the hemi-anatropous ovule, the asymmetry of the antiraphal region is pronounced, which is manifested in the greater extent of the integuments and the micropyle shift towards the placenta). *ch* – chalaza, *f* – funiculus, *ii* – inner integument, *m* – micropyle, *oi* – outer integument.

Scale bars, μm : 1, 4 – 20, 2, 3 – 50.

между гемитропными и кампилотропными типами. Можно предположить, что характеристика типов семязачатка была дана не перед опылением, а во время его формирования, а в ряде случаев изображение не в медианной плоскости принималось за какой-то тип семязачатка без учета места его прикрепления и положения микропиле относительно плаценты (рис. 11,

1–4). По нашему мнению, большинству видов сем. Primulaceae s.l. присущи кампилотропные семязачатки. Следует отметить, что в лизикарном гинецее других видов отмечен подобный морфологический тип семязачатка – семейства Polycnemaceae (ана-кампилотропные, Veselova, Timonin, 2009) и Lentibulariaceae (геми-кампилотропные, Pushkareva et al., 2018).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам № 1021071912890-3-1.6.11 “Структурно-функциональные и молекулярно-генетические основы развития и адаптации высших растений”, № 1021071912896-7-1.6.11. “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, регуляция морфопроцессов *in vivo* и *in vitro*”, 2024–2028 гг. (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и “Адаптивные реакции биологических систем на специфические и неспецифические воздействия факторов внешней среды” (РГПУ им. А.И. Герцена – описание результатов исследования).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akhalkatsi M., Gvaladze G., Taralashvili N. 1998. Embryology of *Primula algida* and *Primula amoena* (Primulaceae). — Bull. Georg. Acad. Sci. 157(1): 98–100.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. 2003. — Bot. J. Linn. Soc. 141 (4): 399–436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. 2009. — Bot. J. Linn. Soc. 161 (2): 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. — Bot. J. Linn. Soc. 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385...121>
- Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (Primulaceae). — Nord. J. Bot. 16(5): 481–486.
- Anderberg A.A., Manns U., Källersjö M. 2007. Phylogeny and floral evolution of the Lysimachieae (Ericales, Myrsinaceae): evidence from *ndhF* sequence data. — Willdenowia 37: 407–421. <https://doi.org/10.3372/wi.37.37202>
- Bocquet G. 1959. The structure of the placental column in the genus *Melandrium* (Caryophyllaceae). — Phytomorphology. 9(3): 217–221.
- Campbell C.S., Famous N.C., Zuck M.G. 1986. Pollination biology of *Primula laurentiana* (Primulaceae) in Maine. — Rhodora. 88: 253–262.
- Carey G., Fraser L. 1932. The embryology and seedling development of *Aegiceras majus* Gaertn. — Proc. Linn. Soc. N S. 57 (5/6): 341–360.
- Chen F.H. 1940. A study of the seeds of genus *Primula* with references to the criteria of sections. — Bull. Fan. Mem. Inst. Biol. Ser. Bot. 10 (2): 69–82.
- Chen F.-H., Hu C.-M. 1979. Taxonomic and phytogeographic studies on Chinese species of *Lysimachia*. — Acta Phytotax. Sin. 17(4): 21–53.
- Christenhusz M.J.M., Fay M.F., Chase M.W. 2017. “Primulaceae”. — In: Plants of the world: An illustrated encyclopedia of vascular plants. Chicago. 494 p.
- Corbineau F., Neveur N., Come D. 1989. Seed germination and seedling development in *Cyclamen persicum*. — Ann. Bot. 63(1): 87–96. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087732>
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 1262 p.
- D’Arcy W.G. 1980. Theophrastaceae. — Ann. Missouri Bot. Gard. 67 (4): 1047–1055.
- Dahlgren K.V.O. 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. — Kongl. Sven. Vet. Akad. Handl. 56(4): 1–80.
- Dawson M.L. 1936. The floral morphology of the Polemoniaceae. — Amer. J. Bot. 23(7): 501–511.
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric flowers are always lateral and occurrence of early sympetal. — Org. Divers. Evol. 12(2): 99–111. <https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>
- De Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. — Proc. Biol. Sci. 281(1784): 20140075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075>
- Dickson A. 1869. On the development of the flower of *Pinguicula vulgaris* L. with remarks on the embryos of *P. vulgaris*, *P. grandiflora*, *P. lusitanica*, *P. caudata* and *Utricularia minor*. — Transact. Royal Soc. Edinburgh. 25: 639–653.
- Dickson J. 1936. Studies in the floral anatomy. III. An interpretation of the gynaecium in the Primulaceae. — Amer. J. Bot. 23(6): 385–393.
- Douglas G.E. 1936. Studies in the vascular anatomy of the Primulaceae. — Amer. J. Bot. 23 (3): 199–212.
- Dowrick V.P.J. 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. — Heredity. 10: 219–236.
- Eames A. 1961. Morphology of angiosperms. New York—Toronto—London. 518 p.
- Eckardt T. 1954. Morphologische und systematische Auswertung der Placentation von Phytolaccaceen. — Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 67(4): 113–128.
- Eckardt T. 1955. Nachweis der Blattbürtigkeit (“Phyllosporie”) grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen. — Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. 68(4): 167–182.
- Ehrendorfer F. 1978. Spermatophyta, Samenpflanzen — Denffer von D., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H. Lehrbuch der Botanik. Jena. S. 698–855.

- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoeceal vasculature of Cornaceae and its systematic significance. — *Phytomorphology*. 17(1–4): 172–182.
- [Gagechiladze] Гегечиладзе М.И. 1993. Эмбриология *Primula bayernii* (Primulaceae). — *Бот. журн.* 78(5): 93–96.
- Goebel K. 1923. *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*. Jena. 3: 1821–2078.
- Goebel K. 1933. *Organographie der Pflanzen*. Jena. 460 S.
- Grisebach A. 1854. *Grundriss der systematischen Botanik*. Göttingen. 180 S.
- Hao G., Yuan Y.-M., Hu C.-M., Ge X.-J., Zhao N.-X. 2004. Molecular phylogeny of *Lysimachia* (Myrsinaceae) based on chloroplast *trnL*-F and nuclear ribosomal ITS sequences. — *Mol. Phyl. and Evol.* 31(1): 323–339. [https://doi.org/10.1016/s1055-7903\(03\)00286-0](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(03)00286-0)
- Hartl D. 1956. Die Beziehungen zwischen den Plazenten der Lentibulariaceen und Scrophulariaceen nebst einem Excurs über Spezialisationsrichtungen der Plazentation. — *Beitr. Biol. Pflanzen*. 32(3): 471–490.
- Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. — In: *Flora of China*. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.
- Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants. Oxford. Vol. 1. 510 p. Vol. 2. P. 511–792.
- Il-Chan Oh, Anderberg A.-L., Schönenberger J., Anderberg A.A. 2008. Comparative seed morphology and character evolution in the genus *Lysimachia* (Myrsinaceae) and related taxa. — *Pl. Syst. Evol.* 271: 177–197. <https://doi.org/10.1007/s00606-007-0625-z>
- [Ivanina] Иванина Л.И. 1967. Семейство геснериевых. Карпологический обзор. Л. 126 с.
- Johansen D.A. 1936. Morphology and embryology of *Fouquieria*. — *Amer. J. Bot.* 23(2): 95–99.
- [Kagramanova] Каграманова Ф.В. 1972. Сравнительно-эмбриологическое исследование первоцветов разноцветного и Воронова. — В кн.: Цитоэмбриологическое исследование растений флоры Азербайджана. Баку. С. 82–92.
- Källersjö M., Bergqvist G., Anderberg A.A. 2000. Generic realignment in primuloid families of the Ericales s.l.: a phylogenetic analysis based on DNA sequences from three chloroplast genes and morphology. — *Amer. J. Bot.* 87: 1325–1341.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Kamienski F. 1877. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. — *Bot. Zeitung*. 35(48): 761–776.
- [Karpisonova et al.] Карпионовна Р.А., Бочкова И.Ю., Васильева И.В. и др. 2011. Культурная флора травянистых декоративных многолетников средней полосы России: Атлас. М. 432 с.
- Karsten C. 1891. Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studien. — *Bibl. Bot.* 22: 18–20.
- Khan R. 1954. A contribution to the embryology of *Utricularia flexuosa* Vahl. — *Phytomorphology*. 4(½): 80–117.
- Kimura M. 1980. A simple method of estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. — *J. Mol. Evol.* 16: 111–120.
- Kume N. 1959. Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Entwicklung von *Ardisia*. *Contrib. Biol. Labor. Kyoto Univ.* 8: 1–37.
- Larson B.M.H., Barrett S.C.H. 1998. Reproductive biology of island and mainland populations of *Primula mistassinica* (Primulaceae) on lake Huron shorelines. — *Can. J. Bot.* 76 (11): 1819–1827.
- Leinfellner W. 1951. Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 98(3): 338–358.
- Leinfellner W. 1953. Die basiläre Plazenta von *Plumbago capensis*. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 100(3): 426–429.
- Lister G. 1884. On the origin of the placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophyllaeae. — *J. Linn. Soc. Bot.* 20(130): 423–429.
- Liu T.J., Zhang S.Y., Wei L., Yan H.-F., Hao G., Ge X.-J. 2023. Plastome evolution and phylogenomic insights into the evolution of *Lysimachia* (Primulaceae: Myrsinoideae). — *BMC Plant Biol.* 23, article 359. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04363-z>
- Luetzelburg P. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. — *Flora*. 145: 145–212.
- Mabberley D.J. 2009. *Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses*. Cambridge. 920 p.
- Maheshwari P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. New York. 453 p.
- [Mametyeva] Маметьева Т.Б. 1983а. Семейство Myrsinaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae. Л.С. 236–239.
- [Mametyeva] Маметьева Т.Б. 1983б. Семейство Theophrastaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae. Л.С. 239–241.
- [Mametyeva] Маметьева Т.Б. 1983с. Семейство Primulaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae. Л.С. 241–243.
- Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s.l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. — *Plant Syst. Evol.* 237(3): 75–85. <https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1>
- Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on

- noncoding chloroplast DNA. — *Int. J. Plant Sci.* 162(6): 1381–1400.
- Mauritzon J. 1936. Embryologische Angaben über Theophrastaceen. — *Ark. Bot.* 2 (1): 1–4.
- Mez C. 1902. Myrsinaceae. — In: Engler A. *Das Pflanzenreich*. Berlin. 9: 1–437.
- Mez C. 1903. Theophrastaceae. — In: Engler A. *Das Pflanzenreich*. Berlin. 15: 1–48.
- Morozowska M., Czarna A., Kujawa M., Jagodzinski A.M. 2011. Seed morphology and endosperm structure of selected species of Primulaceae, Myrsinaceae, and Theophrastaceae and their systematic importance. — *Plant Syst. Evol.* 291: 159–172.
<https://doi.org/10.1007/s00606-010-0374-2>
- Morozowska M., Freitas M.F., De Luna B.N., De Toni K.L.G. 2020. Comparative micromorphology and anatomy of seeds and endocarps of selected Primulaceae and their systematic implications. — *Plant Syst. Evol.* 306: article 74: 1–19.
<https://doi.org/10.1007/s00606-020-01699-z>
- Nasir Y.J. 1986. Seed studies in the *Primula* species (Primulaceae) found in Pakistan. — *Wildenowia*. 15(2): 475–483.
- [Nemirovich-Danchenko] Немирович-Данченко Е.Н. 1992a. Семейство Theophrastaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae. СПб. С. 54–57.
- [Nemirovich-Danchenko] Немирович-Данченко Е.Н. 1992b. Семейство Myrsinaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae. СПб. С. 58–65.
- [Nemirovich-Danchenko] Немирович-Данченко Е.Н. 1992c. Семейство Primulaceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae. СПб. С. 65–70.
- [Nemirovich-Danchenko] Немирович-Данченко Е.Н. 1992d. Семейство Aegicerataceae. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae. СПб. С. 71–77.
- Otegui M., Maldonado S. 1998. Embryological features and bacterial transmission to gynoecium and ovule in *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae). — *Acta Bot. Neerl.* 47(2): 185–194.
- Otegui M., Lima C., Maldonado S., de Lederkremer R.M. 1999. Development of the endosperm of *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae). I. Cellularization and deposition of cell-wall storage carbohydrates. — *Int. J. Plant Sci.* 160(3): 491–500.
- Pankow H. 1959. Histogenetische Untersuchungen an der Plazenta der Primulaceen. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 72(3): 111–122.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Pushkareva et al.] Пушкарева Л.А., Виноградова Г.Ю., Титова Г.Е. 2018. Репродуктивная биология *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) в Ленинградской области. — *Бот. журн.* 103(12): 1501–1513.
- Raju M.V.S. 1953. Embryology of *Anagallis pumila*. — *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 36: 34–42.
- Roth I. 1959. Histogenese und morphologische Deutung der Plazenta von *Primula*. — *Flora*. 148(2): 129–152.
- Sankara Rao K. 1971. Studies in Myrsinaceae. I. A contribution to the embryology of *Maesa dubia* Wall. — *Proc. Ind. Acad. Sci. Ser. B.* 75 (4): 160–166.
- [Savchenko] Савченко М.И. 1973. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л. 190 с.
- Schlagorsky M. 1949. Das Bauprinzip des Primulaceengynoeciums bei der Gattung *Cyclamen*. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 96(3): 361–368.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 354 S.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2013. Еще раз о типах гинецея покрытосеменных растений. — *Бот. журн.* 98(5): 568–595.
- Shamrov I.I. 2018. Diversity and typification of ovules in flowering plants. — *Wulfenia*. 25: 81–109.
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — *Wulfenia*. 27: 145–182.
- Shamrov I.I. 2022. Structural differentiation of the ovule and seed and its importance for reproduction in angiosperms. — *Wulfenia*. 29: 61–93.
- [Shamrov, Anisimova] Шамров И.И., Анисимова Г.М. 1993. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (Juncaceae): структурно-гистологическое исследование. — *Бот. журн.* 78(4): 47–59.
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Котельникова Н.С. 2012. Сравнительный анализ морфогенеза гинецея у *Juncus filiformis* и *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — *Бот. журн.* 97(8): 985–1009.
- [Shamrov, Kotelnikova] Шамров И.И., Котельникова Н.С. 2011. Особенности формирования гинецея у *Coccyganthe flos-cuculi* (Caryophyllaceae). — *Бот. журн.* 96(7): 826–850.
- Stahl B., Anderberg A.A. 2004. Maesaceae, Myrsinaceae. — In: Kubitzki K., ed. *The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales*. Berlin: Springer. P. 255–257, 266–281.
- Subramanyam K., Narayana L.L. 1968. Floral anatomy and embryology of *Primula floribunda* Wall. — *Phytomorphology*. 18 (1): 105–113.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1942. Структурные типы гинецея и плацентация семязачатков. — *Изв. Арм. филиала АН СССР*. Т. 3–4 (17–18). С. 91–112.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. 301 с.

- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л. 236 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. Л. 611 с.
- Takhtajan A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev. 46(3): 225–359.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p.
- Thomson B.F. 1942. The floral morphology of the Caryophyllaceae. — Amer. J. Bot. 29(4): 333–349.
- Troll W. 1928. Zur Auffassung des parakarpn Gynaeceums und des coenokarpn Gynaeceums überhaupt. — Planta. 6(2): 255–276.
- Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena. 420 S.
- [Trusov] Трусов Н.А. 2010. Морфолого-анатомическое строение плодов представителей семейства Celastraceae R. Br. в связи с их маслячностью: Автореф. ... канд. биол. наук. М. 20 с.
- Valentine D.H. 1961. Evolution in the genus *Primula*. — In: A Darwin centenary. Ed. By Wanstall P.J. Arbroath. P. 71–87.
- Van Tieghem P. 1868. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris. 261 p.
- [Veselova] Веселова Т.Д. 1991. О морфологической природе обтуратора у гвоздичных. — Биол. Науки. 2: 93–103.
- [Veselova, Timonin] Веселова Т.Д., Тимонин А.К. 2008. Развитие женской генеративной сферы *Pleuropetalum darwinii* Hook. F. (Caryophyllidae). — Бюл. МОИП. Отд. биол. 113(4): 33–39.
- Veselova T.D., Timonin A.C. 2009. *Pleuropetalum* Hook.f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence. — Wulfenia. 16: 99–116.
- Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. — Arb. Univ. Bergen Mat. Nat. 19: 1–31.
- Woodcock E.F. 1933. Seed studies in *Cyclamen persicum* Mill. — Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. 17: 135–147.
- Woodel S.R.I. 1960. Studies in british primulas. VII. Development of normal seed and hybrid seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. veris* L. — New Phytol. 59(3): 302–313.
- Yankova-Tsvetkova E., Yurukova-Grancharova P., Avena I., Zhelev P. 2021. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity. — Plants. 10(11), article 2296: 1–16.
<https://doi.org/10.3390/plants10112296>

GYNOECIUM AND OVULE STRUCTURE IN *LYSIMACHIA VULGARIS* (PRIMULACEAE)

I. I. Shamrov^{1, 2, *}, G. M. Anisimova^{2, **}, E. A. Rushchina^{1, ***}

¹Herzen State Pedagogical University of Russia
Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

²Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: shamrov52@mail.ru

**e-mail: galina0353@mail.ru

***e-mail: elenaroza74@yandex.ru

The genesis of the syncarpous gynoecium (lysicarpous variation) and ovule in *Lysimachia vulgaris* is studied. The ovary is superior. The gynoecium is formed by 5 carpels, as evidenced by the presence of the remains of 5 septae between fused adjacent carpels on the wall of the ovary. It is characterized by a zonal structure, with the synascidiate zone being the most extensive. The distal part of the gynoecium is occupied by the asymplicate zone. The ovary region, which includes an upper narrow rounded sterile part of the placental column, can be considered as the symplicate zone. At the base of the gynoecium, a short gynophore is formed, which projects into the center of the basal part of the gynoecium. In the lower part, it does not fuse with the placental column, but in the middle and upper parts gynophore transforms into a columella with central-angular placentae around it. Ovules are formed on intrusive placentas and arranged in offset rows. In the eustele of the pedicel, a ring of 15 collateral vascular bundles appears, which enter the elements of the calyx, corolla, and androecium. In the central part, a plexus is arranged to innervate the gynoecium, with 5 bundles extending in the remnants of the gynoecium septae to the upper

part of the style. In the very center, 7–10 bundles innervate the gynophore, extend into the placental column, and their branches extend into the placenta and ovules. The fruits are septal-loculicidal capsules. The dehiscence occurs through longitudinal fissures in the area of septal (almost reaching the base) and locular (only at the top) grooves.

The ovule is hemi-campylotropous, medionucellate, bitegmal, mesochalazal, sessile, with a hypostase and an integumentary tapetum. The mature seed is acuminate and curved at the micropylar and chalazal ends. A cellular endosperm and a straight dicotyledonous embryo are formed in it. The seed coat is formed by both integuments. During development, the endotesta, exotegmen and mesotegmen are destroyed. The exotesta, made up of elongated thick-walled cells, and the endotegmen, formed by thin-walled cells, are preserved. Tannins accumulate in the cells of both layers.

Keywords: *Lysimachia vulgaris*, Primulaceae, gynoecium, ovule, development, structure

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional and molecular-genetic bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, regulation of morphoprocesses in vivo and in vitro” (2024–2028, Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. 1021071912890-3-1.6.11, 1021071912896-7-1.6.11 – collecting material, its treatment and result discussion), and “Adaptive responses of biological systems to specific and non-specific effects of environmental factors” (Herzen State Pedagogical University of Russia – description of the study results).

REFERENCES

- Akhalkatsi M., Gvaladze G., Taralashvili N. 1998. Embryology of *Primula algida* and *Primula amoena* (Primulaceae). – Bull. Georg. Acad. Sci. 157(1): 98–100.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. 2003. – Bot. J. Linn. Soc. 141 (4): 399–436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. 2009. – Bot. J. Linn. Soc. 161 (2): 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. 2016. – Bot. J. Linn. Soc. 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385...121>.
- Anderberg A.A., Kelso S. 1996. Phylogenetic implications of endosperm cell wall morphology in *Douglasia*, *Androsace* and *Vitaliana* (Primulaceae). – Nord. J. Bot. 16(5): 481–486. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1996.tb00262.x>
- Anderberg A.A., Manns U., Källersjö M. 2007. Phylogeny and floral evolution of the Lysimachieae (Ericales, Myrsinaceae): evidence from *ndhF* sequence data. – Willdenowia 37: 407–421. <https://doi.org/10.3372/wi.37.37202>.
- Bocquet G. 1959. The structure of the placental column in the genus *Melandrium* (Caryophyllaceae). – Phytomorphology. 9(3): 217–221.
- Campbell C.S., Famous N.C., Zuck M.G. 1986. Pollination biology of *Primula laurentiana* (Primulaceae) in Maine. – Rhodora. 88: 253–262.
- Carey G., Fraser L. 1932. The embryology and seedling development of *Aegiceras majus* Gaertn. – Proc. Linn. Soc. N S. 57(5/6): 341–360.
- Chen F.H. 1940. A study of the seeds of genus *Primula* with references to the criteria of sections. – Bull. Fan. Mem. Inst. Biol. Ser. Bot. 10(2): 69–82.
- Chen F.-H., Hu C.-M. 1979. Taxonomic and phytogeographic studies on Chinese species of *Lysimachia*. – Acta Phytotax. Sin. 17(4): 21–53.
- Christenhusz M.J. M., Fay M.F., Chase M.W. 2017. “Primulaceae”. – In: Plants of the world: An illustrated encyclopedia of vascular plants. Chicago: University of Chicago Press. 494 p.
- Corbineau F., Neveur N., Come D. 1989. Seed germination and seedling development in *Cyclamen persicum*. – Ann. Bot. 63(1): 87–96. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087732>.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. 1262 p.
- D’Arcy W.G. 1980. Theophrastaceae. – Ann. Missouri Bot. Gard. 67(4): 1047–1055.
- Dahlgren K.V.O. 1916. Zytologische und embryologische Studien über die Reihen Primulales und Plumbaginales. – Kongl. Sven. Vet. Akad. Handl. 56(4): 1–80.
- Dawson M.L. 1936. The floral morphology of the Polemoniaceae. Amer. J. Bot. 23(7): 501–511.
- Degtjareva G.V., Sokoloff D.D. 2012. Inflorescence morphology and flower development in *Pinguicula alpina* and *P. vulgaris* (Lentibulariaceae: Lamiales): monosymmetric

- flowers are always lateral and occurrence of early sympetaly. — *Org. Divers. Evol.* 12(2): 99–111.
<https://doi.org/10.1007/s13127-012-0074-6>.
- De Vos J.M., Hughes C.E., Schneeweiss G.M., Moore B.R., Conti E. 2014. Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses. — *Proc. Biol. Sci.* 281(1784): 20140075.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075>
- Dickson A. 1869. On the development of the flower of *Pinguicula vulgaris* L. with remarks on the embryos of *P. vulgaris*, *P. grandiflora*, *P. lusitanica*, *P. caudata* and *Utricularia minor*. — *Transact. Royal Soc. Edinburgh*. 25: 639–653.
- Dickson J. 1936. Studies in the floral anatomy. III. An interpretation of the gynaecium in the Primulaceae. — *Amer. J. Bot.* 23 (6): 385–393.
- Douglas G.E. 1936. Studies in the vascular anatomy of the Primulaceae. — *Amer. J. Bot.* 23 (3): 199–212.
- Dowrick V.P.J. 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. — *Heredity*. 10: 219–236.
- Eames A. 1961. Morphology of angiosperms. New York-Toronto-London. 518 p.
- Eckardt T. 1954. Morphologische und systematische Auswertung der Placentation von Phytolaccaceen. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 67(4): 113–128.
- Eckardt T. 1955. Nachweis der Blattbürtigkeit (“Phyllosporie”) grundständiger Samenanlagen bei Centrospermen. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch.* 68(4): 167–182.
- Ehrendorfer F. 1978. Spermatophyta, Samenpflanzen // Denffer von D., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H. *Lehrbuch der Botanik*. Jena. S. 698–855.
- Eyde R.H. 1967. The peculiar gynoeceal vasculature of Cornaceae and its systematic significance. — *Phytomorphology*. 17(1–4): 172–182.
- Gagechiladze M.I. 1993. Embryology of *Primula bayernii* (Primulaceae). — *Bot Zhurn.* 78(5): 93–96 (In Russ.).
- Goebel K. 1923. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena. 3: 1821–2078.
- Goebel K. 1933. Organographie der Pflanzen. Jena. 460 S.
- Grisebach A. 1854. Grundriss der systematischen Botanik. Göttingen. 180 S.
- Hao G., Yuan Y.-M., Hu C.-M., Ge X.-J., Zhao N.-X. 2004. Molecular phylogeny of *Lysimachia* (Myrsinaceae) based on chloroplast *trnL*-F and nuclear ribosomal ITS sequences. — *Mol. Phyl. and Evol.* 31(1): 323–339.
 DOI: [org/10.1016/s1055-7903\(03\)00286-0](https://doi.org/10.1016/s1055-7903(03)00286-0).
- Hartl D. 1956. Die Beziehungen zwischen den Placenten der Lentibulariaceen und Scrophulariaceen nebst einem Excurs über Spezialisationsrichtungen der Placentation. — *Beitr. Biol. Pflanzen*. 32(3): 471–490.
- Hu C.M., Kelso S. 1996. Primulaceae. — In: *Flora of China*. Vol. 15. St. Louis. P. 80–99.
- Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants. Oxford. Vol. 1. 510 p. Vol. 2. P. 511–792.
- Il-Chan Oh, Anderberg A.-L., Schönenberger J., Anderberg A.A. 2008. Comparative seed morphology and character evolution in the genus *Lysimachia* (Myrsinaceae) and related taxa. — *Pl. Syst. Evol.* 271: 177–197.
<https://doi.org/10.1007/s00606-007-0625-z>.
- Ivanina L.I. 1967. Gesneriaceae family. Carpological review. Leningrad. 126 p. (In Russ.).
- Johansen D.A. 1936. Morphology and embryology of *Fouquieria*. — *Amer. J. Bot.* 23(2): 95–99.
- Kagramanova F.V. 1972. Comparative-embryological investigation of primroses multicolored and Voronov. — In: *Cytoembryological study of flora plants in Azerbaijan*. Baku. P. 82–92 (In Russ.).
- Källersjö M, Bergqvist G, Anderberg AA. 2000. Generic realignment in primuloid families of the Ericales s.l.: a phylogenetic analysis based on DNA sequences from three chloroplast genes and morphology. — *Amer. J. Bot.* 87: 1325–1341.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Kamienski F. 1877. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Utricularien. — *Bot. Zeitung*. 35(48): 761–776.
- Karpisonova K.Ф., Bochkova I. Yu., Vasilyeva I.V. et al. 2011. Cultivated perennials of Middle Russia. An illustrated guide. Moscow: Fiton. 432 p. (In Russ.).
- Karsten C. 1891. Über die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel. Eine morphologisch-biologische Studien. — *Bibl. Bot.* 22: 18–20.
- Khan R. 1954. A contribution to the embryology of *Utricularia flexuosa* Vahl. — *Phytomorphology*. 4(½): 80–117.
- Kimura M. 1980. A simple method of estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. — *J. Mol. Evol.* 16: 111–120.
- Kume N. 1959. Morphologisch-physiologische Untersuchungen über die Entwicklung von *Ardisia*. *Contrib. Biol. Labor. Kyoto Univ.* 8: 1–37.
- Larson B.M.H., Barrett S.C.H. 1998. Reproductive biology of island and mainland populations of *Primula mistassinica* (Primulaceae) on lake Huron shorelines. — *Can. J. Bot.* 76(11): 1819–1827.
- Leinfellner W. 1951. Die U-förmige Plazenta als der Placentationstypus der Angiospermen. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 98(3): 338–358.
- Leinfellner W. 1953. Die basiläre Plazenta von *Plumbago capensis*. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 100(3): 426–429.
- Lister G. 1884. On the origin of the placenta in the tribe Alsineae of the order Caryophyllaeae. — *J. Linn. Soc. Bot.* 20(130): 423–429.
- Liu T.J., Zhang S.Y., Wei L., Yan H.-F., Hao G., Ge X.J. 2023. Plastome evolution and phylogenomic insights into the evolution of *Lysimachia* (Primulaceae: Myrsinoideae). — *BMC Plant Biol.* 23, article 359.
<https://doi.org/10.1186/s12870-023-04363-z>.

- Luetzelburg P. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. — *Flora*. 145: 145–212.
- Mabberley D.J. 2009. *Mabberley's plant-book: a portable dictionary of plants, their classification and uses*. Cambridge. 920 p.
- Maheshwari P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. New York. 453 p.
- Mametyeva T.B. 1983a. Family Myrsinaceae. — In: *Comparative embryology of flowering plants. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 236–239.
- Mametyeva T.B. 1983b. Theophrastaceae family. — In: *Comparative embryology of flowering plants. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 239–241 (In Russ.).
- Mametyeva T.B. 1983c. Primulaceae family. — In: *Comparative embryology of flowering plants. Phytolaccaceae–Thymelaeaceae*. Leningrad. P. 241–243 (In Russ.).
- Martins L., Oberprieler C., Hellwig F.H. 2003. A phylogenetic analysis of Primulaceae s. l. based on internal transcribed spacer (ITS) DNA sequence data. — *Plant Syst. Evol.* 237(3): 75–85.
<https://doi.org/10.1007/s00606-002-0258-1>
- Mast A.R., Kelso S., Richards A.J., Lang D.J., Feller D.M.S., Conti E. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. — *Int. J. Plant Sci.* 162(6): 1381–1400.
- Mauritzon J. 1936. Embryologische Angaben über Theophrastaceen. — *Ark. Bot.* 28(1): 1–4.
- Mez C. 1902. Myrsinaceae. — In: Engler A. *Das Pflanzenreich*. Berlin. 9: 1–437.
- Mez C. 1903. Theophrastaceae. — In: Engler A. *Das Pflanzenreich*. Berlin. 15: 1–48.
- Morozowska M., Czarna A., Kujawa M., Jagodzinski A.M. 2011. Seed morphology and endosperm structure of selected species of Primulaceae, Myrsinaceae, and Theophrastaceae and their systematic importance. — *Plant Syst. Evol.* 291: 159–172.
[DOI 10.1007/s00606-010-0374-2](https://doi.org/10.1007/s00606-010-0374-2)
- Morozowska M., Freitas M.F., De Luna B.N., De Toni K.L.G. 2020. Comparative micromorphology and anatomy of seeds and endocarps of selected Primulaceae and their systematic implications. — *Plant Syst. Evol.* 306: article 74: 1–19.
<https://doi.org/10.1007/s00606-020-01699-z>
- Nasir Y.J. 1986. Seed studies in the *Primula* species (Primulaceae) found in Pakistan. — *Wildenowia*. 15(2): 475–483.
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1992a. Theophrastaceae family. — In: *Anatomia seminum comparativa*. T. 4. Dicotyledones. Dilleniidae. Petropoli. P. 54–57 (In Russ.).
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1992b. Myrsinaceae family. — In: *Anatomia seminum comparativa*. T. 4. Dicotyledones. Dilleniidae. Petropoli. P. 58–65 (In Russ.).
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1992c. Primulaceae family. — In: *Anatomia seminum comparativa*. T. 4. Dicotyledones. Dilleniidae. Petropoli. P. 65–70 (In Russ.).
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1992d. Aegicerataceae family. — In: *Anatomia seminum comparativa*. T. 4. Dicotyledones. Dilleniidae. Petropoli. P. 71–77 (In Russ.).
- Otegui M., Maldonado S. 1998. Embryological features and bacterial transmission to gynoecium and ovule in *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae). — *Acta Bot. Neerl.* 47(2): 185–194.
- Otegui M., Lima C., Maldonado S., de Lederkremer R.M. 1999. Development of the endosperm of *Myrsine laetevirens* (Myrsinaceae). I. Cellularization and deposition of cell-wall storage carbohydrates. — *Int. J. Plant Sci.* 160(3): 491–500.
- Pankow H. 1959. Histogenetische Untersuchungen an der Plazenta der Primulaceen. — *Ber. Deutsch. Bot. Gesellschaft*. 72(3): 111–122.
- Pausheva Z.P. 1974. *Practical work on plant cytology*. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Pushkareva L.A., Vinogradova G.Yu., Titova G.E. 2018. Reproductive biology of *Pinguicula vulgaris* (Lentibulariaceae) in Leningrad region. — *Bot. Zhurn.* 103(12): 1501–1513 (In Russ.).
- Raju M.V.S. 1953. Embryology of *Anagallis pumila*. — *Proc. Indian Acad. Sci. B*. 36: 34–42.
- Roth I. 1959. Histogenese und morphologische Deutung der Plazenta von *Primula*. — *Flora*. 148(2): 129–152.
- Sankara Rao K. 1971. Studies in Myrsinaceae. I. A contribution to the embryology of *Maesa dubia* Wall. — *Proc. Ind. Acad. Sci. Ser. B*. 75(4): 160–166.
- Savchenko M.I. 1973. *Ovule morphology of angiosperms*. Leningrad. 190 p. (In Russ.).
- Schlagorsky M. 1949. Das Bauprinzip des Primulaceengynozeums bei der Gattung *Cyclamen*. — *Österr. Bot. Zeitschr.* 96(3): 361–368.
- Schnarf K. 1931. *Vergleichende Embryologie der Angiospermen*. Berlin. 354 S.
- Shamrov I.I. 2008. *Ovule of flowering plants: structure, functions, origin*. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2013. Revisited: gynoecium types in angiosperm plants. — *Bot. Zhurn.* 98 (5): 568–595 (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2018. Diversity and typification of ovules in flowering plants. — *Wulfenia*. 25: 81–109.
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — *Wulfenia*. 27: 145–182.
- Shamrov I.I. 2022. Structural differentiation of the ovule and seed and its importance for reproduction in angiosperms. — *Wulfenia*. 29: 61–93.
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. 1993. Ovule morphogenesis in *Luzula pedemontana* (Juncaceae): structural and histochemical investigation. — *Bot. Zhurn.* 78(4): 47–59 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M. & Kotelnikova N.S. 2012. Comparative analysis of gynoecium morphogenesis in *Juncus filiformis* and *Luzula pedemontana* (Juncaceae). — *Bot. Zhurn.* 97(8): 1–25 (In Russ.).

- Shamrov I.I. & Kotelnikova N.S. 2011. Peculiarities of gynoecium formation in *Coccyganthe flos-cuculi* (Caryophyllaceae). — Bot. Zhurn. 96(7): 826–850 (In Russ.).
- Ståhl B., Anderberg A.A. 2004. Maesaceae, Myrsinaceae. — In: Kubitzki K., ed. The families and genera of vascular plants. VI. Flowering plants. Dicotyledons. Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Berlin: Springer. P. 255–257, 266–281.
- Subramanyam K., Narayana L.L. 1968. Floral anatomy and embryology of *Primula floribunda* Wall. — Phytomorphology. 18(1): 105–113.
- Takhtajan A.L. 1942. Strukturnye tipy ginezeya i platsentatsiya semeschatkov [Structural types of gynoecium and placentation of ovules]. — Izv. Arm. Filiala AN SSSR. 3-4(17-18): 91–112 (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1948. Morphological evolution of angiosperms. Moscow. 301 p. (In Russ.).
- Takhtajan A. 1959. Die Evolution der Angiospermen. Jena. 344 S.
- Takhtajan A.L. 1964. Bases of evolutionary morphology of angiosperms. Moscow-Leningrad. 236 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1966. System and phylogeny of flowering plants. Leningrad. 611 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev. 46 (3): 225–359.
- Takhtajan A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Takhtajan A. 2009. Flowering plants. Springer. 871 p.
- Thomson B.F. 1942. The floral morphology of the Caryophyllaceae. — Amer. J. Bot. 29(4): 333–349.
- Troll W. 1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. — Planta. 6(2): 255–276.
- Troll W. 1957. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Jena. 420 S.
- Trusov N.A. 2010. Morphological and anatomical structure of fruits of representatives of Celastraceae R. Br. Family in connection with their oil content: Avtoref. kand. Bot. Sci. Moscow. 20 p.
- Valentine D.H. 1961. Evolution in the genus *Primula*. — In: A Darwin centenary. Ed. By Wanstall P.J. Arbroath. P. 71–87.
- Van Tieghem P. 1868. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Paris. 261 p.
- Veselova T.D. 1991. About morphological nature of obturator in Caryophyllaceae. — Biol. Sci. 2: 93–103.
- Veselova T.D., Timonin A.K. 2008. Development of female generative sphere in *Pleuropetalum darwinii* Hook. f. (Caryophyllidae). — Bull. MOIP. Sect. Biol. 113(4): 33–39.
- Veselova T.D., Timonin A.C. 2009. *Pleuropetalum* Hook.f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence. — Wulfenia. 16: 99–116.
- Wendelbo P. 1961. Studies in Primulaceae III. On the genera related to *Primula* with special reference to their pollen morphology. — Arb. Univ. Bergen Mat. Nat. 19: 1–31.
- Woodcock E.F. 1933. Seed studies in *Cyclamen persicum* Mill. — Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. 17: 135–147.
- Woodel S.R.I. 1960. Studies in british primulas. VII. Development of normal seed and hybrid seed from reciprocal crosses between *P. vulgaris* Huds. and *P. veris* L. — New Phytol. 59 (3): 302–313.
- Yankova-Tsvetkova E., Yurukova-Grancharova P., Avena I., Zhelev P. 2021. On the reproductive potential in *Primula veris* L. (Primulaceae): embryological features, pollen and seed viability, genetic diversity. — Plants. 10(11), article 2296: 1–16.
<https://doi.org/10.3390/plants10112296>.

СООБЩЕНИЯ

РОД *DASIPHORA* (ROSACEAE)
НА РОССИЙСКОМ ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

© 2024 г. Л. М. Пшенникова^{1,*}

¹Ботанический сад-институт ДВО РАН,
ул. Маковского, 142, Владивосток, 690024, Россия

*e-mail: pshennikova1@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.02.2024 г.
Получена после доработки 19.09.2024 г.
Принята к публикации 08.10.2024 г.

Приведен конспект видов рода *Dasiphora* Raf. (Rosaceae) во флоре российского Дальнего Востока, который включает пять видов: *D. fruticosa* (L.) Rydb., *D. davurica* (Nestl.) Kom., *D. mandshurica* (Maxim.) Juz., *D. flava* (Vorosch.) Gorovoj, Pshenn. et S. Volkova, *D. gorovoi* Pshenn. Эти виды имеют ряд различий, касающихся морфологии, текстуры и опушения пластинки листа, а также характера опушения прилистников, цветоножки и чашечки. Предложен обновленный ключ для определения видов. Рисунок *D. davurica* из работы J. Amman (1739) обозначен в качестве лектотипа этого названия.

Ключевые слова: *Dasiphora*, Дальний Восток России, морфология, таксономия

DOI: 10.31857/S0006813624100022, **EDN:** OLEIHN

Dasiphora Raf. — небольшой род трибы Potentilleae Sweet семейства Rosaceae Juss. Род *Dasiphora* был выделен из рода *Potentilla* L., от которого отличается наличием опушения на цветоложе (Rafinesque, 1840). Он включает 10 видов, распространенных в Северном полушарии (Shipchinsky, 1954; Yakubov et al., 1996). Самостоятельность рода *Dasiphora* подтверждается не только морфологическими особенностями (Rydberg, 1908; Soják, 2008), но и молекулярными данными (Eriksson et al., 2015; Feng et al., 2017). Все виды этого рода — листопадные геоксильные кустарники с прямостоячими или наклонными, реже стелющимися, многолетними одревесневающими побегами. Эти растения являются декоративными и используются в медицине (Tril', 1983; Garanovich et al., 2007).

Для российского Дальнего Востока указывали три вида рода *Dasiphora*: *D. davurica* (Nestl.) Kom., *D. mandshurica* (Maxim.) Juz. и *D. fruticosa* (L.) Rydb. (Probatova, Barkalov, 2006). Позднее были предложены *D. gorovoi* Pshenn. и *D. flava* (Vorosch.) Gorovoj, Pshenn. et S. Volkova (Pshennikova, 2006; Pshennikova, 2016).

Дальневосточные виды рода *Dasiphora* различаются по числу хромосом (Volkova et al., 2009),

анатомическому строению черешка и морфологии эпидермы листа (Volkova, Pshennikova, 2011; Pshennikova, Volkova, 2013). У всех видов рода *Dasiphora* плод многоорешек, однако у *D. flava* орешки почти в два раз крупнее, чем у других дальневосточных видов, почти голые, так как волоски расположены только в основании рубчика (Pshennikova, 2016). Эти виды различаются составом фенольных соединений (Khramova, Andysheva, 2014) и содержанием макро- и микроэлементов (Khramova et al., 2015). Целью настоящей работы является уточнение диагностических морфологических признаков для определения дальневосточных видов рода *Dasiphora*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали гербарные образцы, хранящиеся в коллекциях VBG1, VLA и Тихоокеанского института биоорганической химии (г. Владивосток), а также живые растения в природе и в коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН, г. Владивосток (№ регистрации 347286, <http://ckp-rf.ru>). Адаксиальную поверхность прилистников анализировали с помощью микроскопа Stemi 2000-C (Carl Zeiss, Германия). Измеряли листья, закончившие рост: длину листа (от основания листовой

пластинки до вершины терминального листочка) и ширину листа (в наиболее широкой части), длину и ширину нижних листочков. Математическую обработку проводили в программе MS Excel. Территория российского Дальнего Востока (РДВ) принята согласно Н.С. Пробатовой и В.Ю. Баркалову (Probatova, Barkalov, 2006): Приморский и Хабаровский край, Амурская, Камчатская, Магаданская и Сахалинская области, Корякский и Чукотский автономные округа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В недавнем исследовании (Andysheva, Kislov, 2022) в ключе для определения видов рода *Dasiphora* указано, что цветки у *D. davurica* “всегда белые”. Однако в протологе *D. davurica* указа-

но, что это растение с желтыми цветками (Nestler, 1816). Имеются более поздние данные о том, что цветки у этого вида бывают белые или с желтоватым оттенком (Yakubov et al., 1996), а также золотистые или кремовые, включая особи, имеющие двухцветную окраску цветков (Urusov, Lobanova, 2018). В настоящей работе установлено, что цветки у *D. davurica* бывают желтыми, желтоватыми и белыми (рис. 1e).

Согласно нашим данным *D. flava* отличается морфологией прилистников (Pshennikova, 2016). Адаксиальная поверхность прилистников у этого вида одета трихомами (рис. 2), а у других видов подобное опушение отсутствует. Другим отличительным признаком этого вида является отсутствие опушения чашечки и цветоножки (Andysheva, Kislov, 2022).

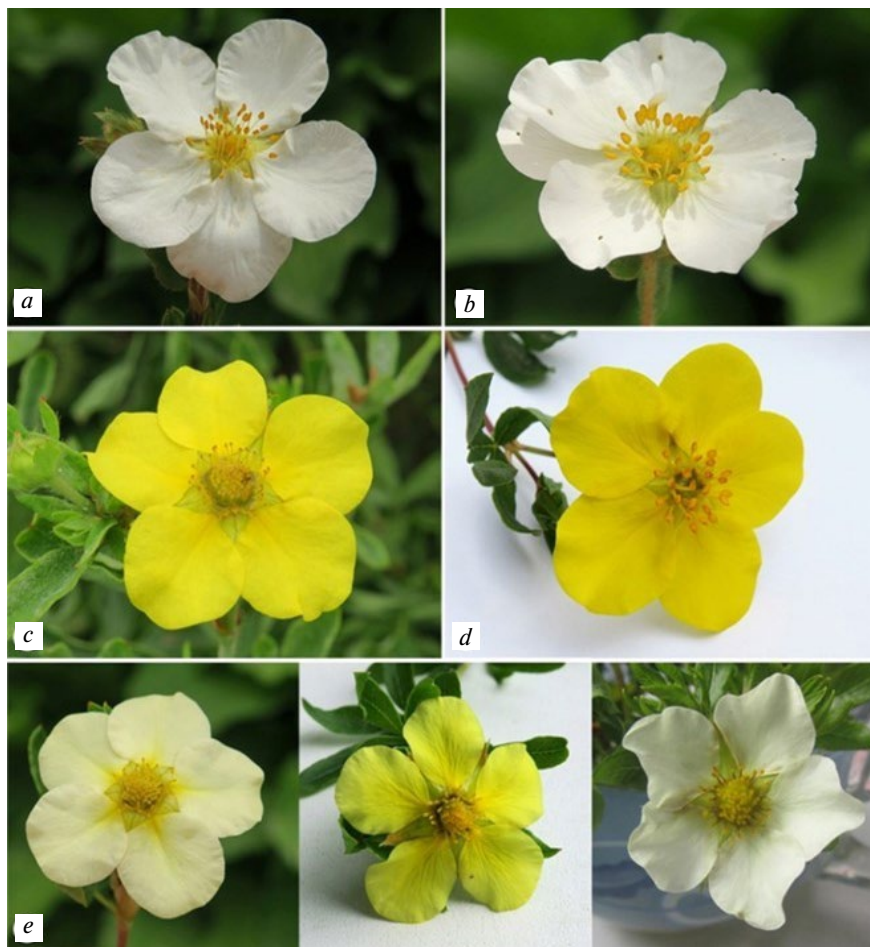


Рис. 1. Разнообразие окраски венчиков видов рода *Dasiphora*: a – *D. gorovoi*, b – *D. mandshurica*, c – *D. fruticosa*, d – *D. flava*, e – *D. davurica*.

Fig. 1. Variability of the flower colour of the *Dasiphora* species: a – *D. gorovoi*, b – *D. mandshurica*, c – *D. fruticosa*, d – *D. flava*, e – *D. davurica*.

Листья *D. flava* отличаются от *D. davurica* и других видов тем, что два нижних листочка значительно отставлены от трех верхних. Отношение длины к ширине нижних листочков у *D. flava* составило 3.6 ± 0.1 . Таким образом, ширина нижних листочков *D. flava* более чем в три раза меньше их длины (табл. 1, рис. 3d, e). У близкого вида *D. davurica* листочки сближены, их расположение почти мутовчатое; отношение длины к ширине нижних листочков составило 2.3 ± 0.1 , и они имеют более округлую форму, чем у *D. flava*. Размеры листа у *D. davurica* и *D. flava* также отличаются. Листья *D. flava* в условиях культуры в среднем были на 1.6 см шире, чем у *D. davurica* (табл. 1).

Растения, относящиеся к двум видам — *D. mandshurica* и *D. gorovoi*, имеют заметную розовую пигментацию молодых побегов и бутонов. У *D. gorovoi* листья рассеянно опушенные с адаксиальной стороны, а с абаксиальной стороны опушены только по жилкам первого порядка. Отличительным признаком *D. mandshurica* является равномерное опушение листа, черешка, цветоножки и чашечки.

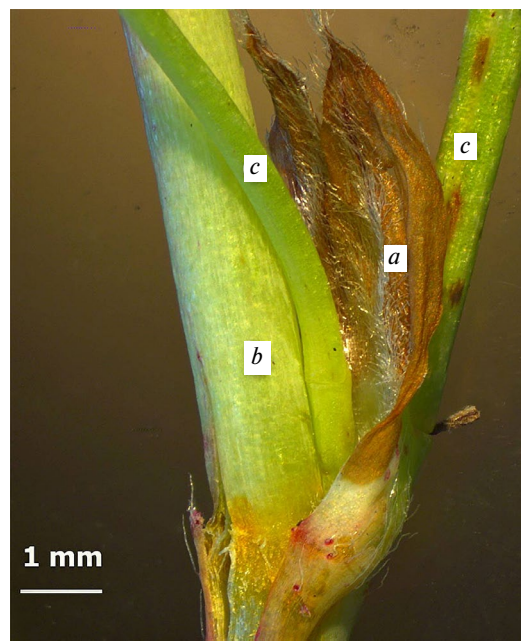


Рис. 2. Адаксиальная сторона прилистников *Dasiphora flava*: a — прилистник, b — стебель, c — черешок листа.

Fig. 2. The adaxial side of the *Dasiphora flava* stipules: a — stipule, b — stem, c — petiole.



Рис. 3. Морфология листа *Dasiphora mandshurica* (a), *D. gorovoi* (b), *D. fruticosa* (c), *D. davurica* (d), *D. flava* (e).

Fig. 3. Leaf morphology of *Dasiphora mandshurica* (a), *D. gorovoi* (b), *D. fruticosa* (c), *D. davurica* (d), *D. flava* (e).

Таблица 1. Морфология листа видов рода *Dasiphora*Table 1. Leaf morphology of the *Dasiphora* species

Вид Species	N	Длина листа Leaf length	Ширина листа Leaf width	Длина листочка Leaflet length	Ширина листочка Leaflet width
<i>D. davurica</i>	32	2.4 ± 0.08	3.3 ± 0.07	1.6 ± 0.04	0.7 ± 0.03
<i>D. flava</i>	32	3.3 ± 0.06	4.8 ± 0.09	2.6 ± 0.07	0.7 ± 0.02
<i>D. fruticosa</i>	27	2.2 ± 0.04	2.7 ± 0.10	1.5 ± 0.06	0.5 ± 0.02
<i>D. gorovoi</i>	29	1.9 ± 0.04	2.2 ± 0.05	1.2 ± 0.02	0.4 ± 0.02
<i>D. mandshurica</i>	29	2.3 ± 0.05	2.4 ± 0.06	1.2 ± 0.05	0.6 ± 0.03

Примечания: N — число измерений. Указано среднее значение (см) ± ошибка среднего.

Notes: N — number of measurements. Mean (cm) ± standard error of mean.

Конспект рода *Dasiphora* российского Дальнего Востока

Род *Dasiphora* Raf. 1838, Aut. Bot.: 167. = *Potentilla* subgen. *Dasiphora* (Raf.) Jeps. 1925, Man. Fl. Pl. Calif. [Jepson]: 483. — Дазифора (Курильский чай, Лапчатник).

1. *D. fruticosa* (L.) Rydb. 1898, Mem. Dept. Bot. Columbia Coll. 2: 188. = *Potentilla fruticosa* L. 1753, Sp. Pl. 1: 495. = *Fragaria fruticosa* (L.) Crantz, 1766, Inst. Rei Herb. 2: 176. = *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, 1949, Mitt. Thüring. Bot. Ges. 1: 105. — Д. кустарниковая.

Описан из Англии, Швеции (юг о. Эланд) и Сибири. Lectotype (Elkington, 1969: 156): “*Pentaphylloides rectum, fruticosum, eboracense*, М. Н. [Moris. hist.]; *Potentilla fruticosa*; Herb. Clifford № 193.3” (BM000628648, <https://www.gbif.org/occurrence/1056640185>).

Горные склоны, речные долины, берега озер, на скалах и каменистых осыпях. — РДВ: Приморский и Хабаровский края, Магаданская, Камчатская и Сахалинская области, Еврейская автономная область. — Общее распространение: Европа, Азия, Северная Америка. $2n = 14$ (Sokolovskaya, 1963: п-ов Камчатка; Volkova, Pshennikova, 2014: Приморский и Хабаровский края, Сахалинская и Магаданская области).

2. *D. davurica* (Nestl.) Kom. 1932, в Комаров и Клобукова-Алисова, Опр. раст. Дальневост. края, 2: 241. = *Potentilla davurica* Nestl. 1816, Monogr. Potentilla [Nestler]: 31. = *Pentaphylloides davurica* (Nestl.) Ikonn. 1970, Новости сист. высш. раст. 6: 269, in adnot. — Д. даурская.

= *Potentilla glabrata* D.F.K. Schltdl. 1816, Mag. Neuesten Entdeck. Gesammten Naturk. Ges. Naturf.

Freunde Berlin, 7: 285; Юзепчук, 1941, Флора СССР, 10: 72 (см. Turland et al., 2018: Art. 11.5).

Описан из Даурии. Lectotype (designated here): icon “*Pentaphylloides fruticosa, elatior, minus hirsuta*” (Amman, 1739: tab. 17).

Горные склоны, на известняках. — РДВ: Приморский край. — Общее распространение: Восточная Сибирь. $2n = 28, 35, 36$ (Volkova, Pshennikova, 2014).

3. *D. mandshurica* (Maxim.) Juz. 1941, Фл. СССР, 10: 73. = *Potentilla fruticosa* var. *mandshurica* Maxim. 1873, Mélanges Biol. Bull. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, 9: 158. = *P. davurica* var. *mandshurica* (Maxim.) Th. Wolf, 1908, Biblioth. Bot. 16: 61. = *P. glabra* var. *mandshurica* (Maxim.) Hand.-Mazz. 1939, Acta Horti Gothob. 13: 297. = *P. fruticosa* f. *mandshurica* (Maxim.) Rehder, 1940, Man. Cult. Trees, ed. 2: 422. = *P. mandshurica* (Maxim.) Ingw. 1945, Gard. Chron., ser. 3, 117: 227. = *Pentaphylloides mandshurica* (Maxim.) Soják, 1969, Folia Geobot. Phytotax. 4: 208. = *Dasiphora davurica* var. *mandshurica* (Maxim.) Verloove et Lambinon, 2011, New J. Bot. 1: 39. = *Pentaphylloides glabra* var. *mandshurica* (Maxim.) Y.Z. Zhao, 2012, Classific. Florist. Ecol. Geogr. Distrib. Vasc. Pl. Inner Mongolia: 256. — Д. маньчжурская.

Описан с юга РДВ. Lectotype (Kamelin, 2018: 450): “*Mandshuria austro-orientalis*, St. Olga, ad introitum, 22 VI / 4 VII 1860, Maximowicz” (LE01035757, isolectotype — LE01035758).

Морское побережье, на скалах. — РДВ: Приморский и Хабаровский края. — Общее распространение: Япония, северо-восток Китая. $2n = 14, 28, 36, 42$ (Volkova, Pshennikova, 2014).

4. *D. flava* (Vorosch.) Gorovoj, Pshenn. et S. Volkova, in Pshenn. 2016, Botanica Pacifica, 5, 1: 67. = *Potentilla davurica* var. *flava* Vorosch. 1972, Бюл. Главн. бот. сада, 83: 36. — *Dasiphora davurica* var. *flava* (Vorosch.) Gorovoj, Pshenn. et S. Volkova, 2009, Бот. журн. 94 (6): 904, nom. inval. (см. Turland et al., 2018: Art. 41.5). — Д. желтая.

Описан с юга РДВ. Holotype: “Приморский край, Ольгинский район, близ поселка Ново-Николаевки, меловая сопка, 27 IX 1969, В. Ворошилов и др.” (МНА0033758!, см. Pshennikova, 2016: 67).

Горные склоны, на известняках. — РДВ: Приморский край. 2n = 14 (Volkova, Pshennikova, 2014).

5. *D. gorovoi* Pshenn. 2006, Бот. журн. 91, 6: 953. — Д. Горового.

Описан с юга РДВ. Holotype: “Приморский край, Ольгинский район, р. Милоградовка, в трещинах отвесных скал около водопадов, 23 VI 2001, Л. Пшенникова и др.” (LE01035688!, isotypes — VBG1125269!, VBG1125271!).

Горные склоны в долине р. Милоградовка, на скалах. — РДВ: Приморский край. 2n = 14, 28 (Volkova, Pshennikova, 2014).

Ключ для определения видов рода *Dasiphora* российского Дальнего Востока

1. Листья и молодые побеги голые, прилистники и чашелистики голые или опушенные 2

— Листья, молодые побеги и чашелистики опушенные, прилистники голые с адаксиальной стороны 3

2. Прилистники опушены только с адаксиальной стороны; листья до 5.5 см шир., сизые; нижние листочки всегда заметно отделяются от верхних, ширина их более чем в 3 раза менее длины; цветоножка и чашелистики голые; цветки всегда желтые; орешки крупные *D. flava*

— Прилистники голые с адаксиальной стороны; листья до 3.5 см шир., зеленые, блестящие; листочки сближенные, расположенные почти мутовчато; цветоножка и чашелистики опушенные; цветки белые, иногда с желтоватым оттенком, реже желтые; орешки почти в 2 раза меньше *D. davurica*

3. Цветки белые 4

— Цветки желтые, листья рассеянно опушенные, иногда густо мохнатые, светло-зеленые *D. fruticosa*

4. Обе поверхности листа равномерно опушенные, светло-зеленые *D. mandshurica*

— Листья с адаксиальной стороны рассеянно волосистые, темно-зеленые, а с абаксиальной стороны опушены только по жилкам первого порядка *D. gorovoi*

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 122040800086-1).

Автор благодарит к.б.н. М.Н. Колдаеву (Ботанический сад-институт ДВО РАН) за помощь в изготовлении фотографий цветков видов рода *Dasiphora*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Amman J. 1739. Stirpium rariorum in Imperio rutheno sponte provenientium icones et descriptions. Petropoli. 210 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.823>
- Andysheva E.V., Kislov D.E. 2022. Interspecific variability in morphological characters of the genus *Dasiphora* in Northeast Asia. — Botanica Pacifica. 11(20): 25–31. <https://doi.org/10.17581/bp.2022.11202>
- Elkington T.T. 1969. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. — New Phytol. 68(1): 151–160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1969.tb06428.x>
- Eriksson T., Lundberg M., Töpel M., Östensson P., Smedmark J.E. 2015. *Sibbaldia*: a molecular phylogenetic study of a remarkably polyphyletic genus in Rosaceae. — Plant Syst. Evol. 301: 171–184. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1063-3>
- Feng T., Moore M.J., Yan M.-H., Sun, Y.-X., Zhang H. J., Meng A.-P., Li X.-D., Jian S.-G., Li J.-Q., Wang H.-C. 2017. Phylogenetic study of the tribe Potentilleae (Rosaceae), with further insight into the disintegration of *Sibbaldia*. — J. Syst. Evol. 55: 177–191. <https://doi.org/10.1111/jse.12243>
- [Garanovich et al.] Гаранович И.М., Рупасова Ж.А., Игнатенко В.А. 2007. Биохимический состав сырья малораспространенных культур садоводства в условиях Беларуси. Минск. 136 с.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2018. *Potentilla fruticosa* L. var. *mandschurica* Maxim. — В кн.: Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и российского Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). Часть 2. М. С. 450.
- [Khramova, Andysheva] Храмова Е.П., Андышева Е.В. 2014. Фенольные соединения видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока. — Раст. мир Азиатской России. 2(14): 65–70.
- [Khramova et al.] Храмова Е.П., Чанкина О.В., Андышева Е.В., Ракшун Я.В., Сороколетов Д.С. 2015. Элементный состав видов (Rosaceae) Дальнего

- Востока. – Известия РАН. Сер. физическая. 79(1): 77–83.
- Nestler C.G. 1816. *Monographia De Potentilla*, praemissis nonnullis observationibus circa familiam Rosacearum. Paris. 80 p.
- [Pshennikova] Пшенникова Л.М. 2006. Новый вид рода *Dasiphora* (Rosaceae) с Дальнего Востока России. – Бот. журн. 91(6): 951–954.
- Pshennikova L.M. 2016. Achene morphology of the Far Eastern species of the genus *Dasiphora* Raf. (Rosaceae): Systematic implications. – *Botanica Pacifica*. 5(1): 63–68.
<https://doi.org/10.17581/bp.2016.05109>
- [Pshennikova, Volkova] Пшенникова Л.М., Волкова С.А. 2013. Анатомическое строение черешков листьев видов рода *Dasiphora* (Rosaceae). – *Turczaninowia*. 16(2): 106–109.
- [Probatova, Barkalov] Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю. 2006. Лапчатник – *Dasiphora* Raf. – В кн.: Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”. Владивосток. С. 165.
- Rafinesque C.S. 1840. *Autikon Botanikon*. Philadelphia. 200 p.
- Rydberg P.A. 1908. Rosaceae. – In: *North American Flora*. Vol. 22, pt. 4. New York. P. 293–388.
- [Shipchinsky] Шипчинский Н.В. 1954. Курильский чай – *Dasiphora* Raf. – В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 3. М.; Л. С. 611–614.
- Soják J. 2008. Notes on *Potentilla* XXI. A new division of the tribe Potentilleae (Rosaceae) and notes on generic delimitations. – *Bot. Jahrb. Syst.* 127(3): 349–358.
<http://doi.org/10.1127/0006-8152/2008/0127-0349>
- [Sokolovskaya] Соколовская А.П. 1963. Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры полуострова Камчатки). – Вестн. Ленингр. Ун-та. Сер. Биол. 3(15): 39–51.
- [Tril'] Триль В.М. 1983. Ресурсы дикорастущих лекарственных растений Новосибирской области. – *Раст. ресурсы*. 19(1): 28–29.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. – Glashütten.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- [Volkova et al.] Волкова С.А., Пшенникова Л.М., Горовой П.Г. 2009. Кариологическое исследование видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) российского Дальнего Востока. – В сб.: Материалы 6-го совещ. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении растений “Кариология и молекулярная систематика”. СПб. С. 32–34.
- [Volkova, Pshennikova] Волкова С.А., Пшенникова Л.М. 2011. Эпидерма листа видов рода *Dasiphora* (Rosaceae). – *Turczaninowia*. 14(2): 123–129.
- [Volkova, Pshennikova] Волкова С.А., Пшенникова Л.М. 2014. Числа хромосом некоторых видов флоры российского Дальнего Востока. – *Turczaninowia*. 17(2): 35–41.
- [Urusov, Lobanova] Урусов В.М., Лобанова И.И. 2018. Деревья, кустарники и лианы Приморского края. Владивосток. 475 с.
- [Yakubov et al.] Якубов В.В., Недолужко В.А., Шанцер И.А., Тихомиров В.Н., Румянцев С.Д. 1996. Сем. Розовые – Rosaceae Juss. – В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 125–246.

THE GENUS *DASIPHORA* (ROSACEAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST

L. M. Pshennikova^{1, *}

¹*Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Makovsky Str., 142, Vladivostok, 690024, Russia*

**e-mail: pshennikova1@yandex.ru*

A conspectus of the genus *Dasiphora* Raf. (Rosaceae) species in the flora of the Russian Far East is given, comprising accepted five species: *D. fruticosa* (L.) Rydb., *D. davurica* (Nestl.) Kom., *D. mandshurica* (Maxim.) Juz., *D. flava* (Vorosch.) Gorovoj, Pshenn. et S. Volkova, and *D. gorovoi* Pshenn. These species differ in the morphology of the leaf blade and indumentum of the stipules, peduncles, and calyces. An updated key for the species identification is provided. A drawing from the J. Amman's work (1739) is designated as the lectotype of *D. davurica*.

Keywords: *Dasiphora*, Russian Far East, morphology, taxonomy

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was carried out within the framework of the institutional research project of the Botani-

cal Garden-Institute FEB RAS No. 122040800086-1. The author thanks M.N. Koldaeva for her assistance when making photographs of flowers.

REFERENCES

- Amman J. 1739. *Stirpium rariorum in Imperio rutheno sponte provenientium icones et descriptions*. Petropoli. 210 p.
https://doi.org/10.5962/bhl.title.823
- Andysheva E.V., Kislov D.E. 2022. Interspecific variability in morphological characters of the Genus *Dasiphora* in Northeast Asia. — *Botanica Pacifica*. 11(20): 25–31.
https://doi.org/10.17581/bp.2022.11202
- Elkington T.T. 1969. Cytotaxonomic variation in *Potentilla fruticosa* L. — *New Phytol.* 68(1): 151–160.
https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1969.tb06428.x
- Eriksson T., Lundberg M., Töpel M., Östensson P., Smedmark J.E. 2015. *Sibbaldia*: a molecular phylogenetic study of a remarkably polyphyletic genus in Rosaceae. — *Plant Syst. Evol.* 301: 171–184.
https://doi.org/10.1007/s00606-014-1063-3
- Feng T., Moore M.J., Yan M.-H., Sun, Y.-X., Zhang H. J., Meng A.-P., Li X.-D., Jian S.-G., Li J.-Q., Wang H.-C. 2017. Phylogenetic study of the tribe Potentilleae (Rosaceae), with further insight into the disintegration of *Sibbaldia*. — *J. Syst. Evol.* 55: 177–191.
https://doi.org/10.1111/jse.12243
- Garanovich I.M., Rupasova Zh.A., Ignatenko V.A. 2007. Биохимический состав сыр'я малораспространенных культур садоводства в условиях Беларуси [Biochemical composition of raw materials of rare horticultural crops in Belarus]. Minsk. 136 p. (In Russ.).
- Kamelin R.V. 2018. *Potentilla fruticosa* L. var. *mandschurica* Maxim. — In: Catalogue of the specimens of the vascular plants from Siberia and the Russian Far East kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). Part 2. Moscow. P. 450 (In Russ.).
- Khramova Ye.P., Andysheva E.V. 2014. Фенольные соединения видов рода *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока [Phenolic compounds of *Pentaphylloides* species (Rosaceae) from Russian Far East]. — *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii*. 2(14): 65–70 (In Russ.).
- Khramova Y.P., Chankina O.V., Andysheva E.V., Rakshun Ya.V., Sorokoletov D.S. 2015. Elementnyy sostav vidov roda *Pentaphylloides* (Rosaceae) Дальнего Востока [Elemental composition of species of the genus *Pentaphylloides* (Rosaceae) Far East]. — *Bull. RAS. Physics*. 79(1): 68–74 (In Russ.).
- Nestler C.G. 1816. *Monographia de Potentilla, praemissis nonnullis observationibus circa familiam Rosacearum. Parisii*. 80 p.
- Pshennikova L.M. 2006. Novyy vid roda *Dasiphora* (Rosaceae) s Dal'nego Vostoka Rossii [A new species of the genus *Dasiphora* (Rosaceae) from the Russian Far East]. — *Bot. Zhurn.* 91(6): 951–954 (In Russ.).
- Pshennikova L.M., Volkova S.A. 2013. Anatomical structure of the leaf petioles in species of *Dasiphora* (Rosaceae). — *Turczaninowia*. 16(2): 106–109 (In Russ.).
- Pshennikova L.M. 2016. Achene morphology of the Far Eastern species of the genus *Dasiphora* Raf. (Rosaceae): Systematic implications. — *Botanica Pacifica*. 5(1): 63–68.
https://doi.org/10.17581/bp.2016.05109
- Probatova N.S., Barkalov V.Yu. 2006. *Dasiphora* Raf. — In: Flora of the Russian Far East: Additions and changes to the publication “Vascular plants of the Soviet Far East”. Vladivostok. P. 165 (In Russ.).
- Rafinesque C.S. 1840. *Autikon Botanikon*. Philadelphia. 200 p.
- Rydberg P.A. 1908. Rosaceae. — In: North American Flora. Vol. 22, pt. 4. New York. P. 293–388.
- Shipchinsky N.V. 1954. Kuril'skiy chay — *Dasiphora* Raf. — In: Derev'ya i kustarniki SSSR [Trees and shrubs of the USSR]. Vol. 3. M.; L. P. 611–614 (In Russ.).
- Soják J. 2008. Notes on *Potentilla* XXI. A new division of the tribe Potentilleae (Rosaceae) and notes on generic delimitations. — *Bot. Jahrb. Syst.* 127(3): 349–358.
http://doi.org/10.1127/0006-8152/2008/0127-0349
- Sokolovskaya A.P. 1963. Географическое распространение полиплоидных видов растений (Исследование флоры полуострова Камчатки) [Geographic distribution of polyploidy plant species (Investigation of the flora of the Kamchatka Peninsula)]. — *Vestn. Leningrad. Univ. Ser. Biol.* 3(15): 39–51 (In Russ.).
- Tril' V.M. 1983. Ресурсы дикорастущих лекарственных растений Новосибирской области [Resources of wild medicinal plants of the Novosibirsk Oblast]. — *Rast. Resursy*. 19(1): 28–29 (In Russ.).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kuster W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. — Glashütten.
https://doi.org/10.12705/Code. 2018
- Volkova S.A., Pshennikova L.M., Gorovoy P.G. 2009. Кариологическое исследование видов рода *Dasiphora* (Rosaceae) российского Дальнего Востока [Karyological study of species of the genus *Dasiphora* (Rosaceae) of the Russian Far East]. — In: Materials of the 6th meeting on karyology, karyosystematics and molecular phylogeny of plants “Karyology and molecular systematics”. St. Petersburg. P. 32–34 (In Russ.).
- Volkova S.A., Pshennikova L.M. 2011. The leaf epidermis in species of genus *Dasiphora* (Rosaceae). — *Turczaninowia*. 14(2): 123–129 (In Russ.).
- Volkova S.A., Pshennikova L.M. 2014. Chromosome numbers of some flora species of the Russian Far East. — *Turczaninowia*. 17(2): 35–41 (In Russ.).
- Urusov V.M., Lobanova I.I. 2018. Trees, shrubs and lianas of Primorsky Krai. Vladivostok. 475 p. (In Russ.).
- Yakubov V.V., Nedoluzhko V.A., Shantser I.A., Tikhomirov V.N., Rumyantsev S.D. 1996. Rosaceae Juss. — In: Plantae vasculares orientis extremi sovietici. Vol. 8. St.-Petersburg. P. 125–246 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ ФУНКЦИЯ ПОЧВЕННО-РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СОСНОВЫХ ЛЕСОВ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2024 г. И. В. Лянгузова^{1,*}

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: ilyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 16.08.2024 г.
Получена после доработки 03.10.2024 г.
Принята к публикации 08.10.2024 г.

В работе представлены результаты изучения средообразующей функции почвенно-растительного покрова фоновых средневозрастных сосновых лесов Кольского полуострова и при разном уровне аэротехногенного загрязнения окружающей среды выбросами медно-никелевого комбината “Североникель” (Мурманская обл.). На постоянных пробных площадях, расположенных по градиенту аэротехногенного загрязнения, проведен учет общего запаса надземной биомассы напочвенного покрова, растительного опада и лесной подстилки и охарактеризовано соотношение запасов биомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов. Установлено, что по мере приближения к источнику загрязнения уменьшаются запасы биомассы всех компонентов напочвенного покрова сосновых лесов; из состава растительных сообществ выпадают мохообразные — наиболее чувствительные к стрессовому фактору виды; изменяется видовой состав лишайников, что приводит к снижению запасов их надземной биомассы; сокращается доля мохово-лишайникового яруса в общем запасе биомассы вплоть до полного исчезновения в импактной зоне; возрастают внутриценотическая гетерогенность и контрастность в распределении запасов биомассы всех компонентов напочвенного покрова, что может быть обусловлено высокой степенью неоднородности уровня загрязнения верхнего органогенного горизонта подзола тяжелыми металлами. В результате происходит значительная потеря средообразующей функции напочвенного покрова, который выравнивает гидротермический режим местообитаний в сосновых лесах. Воздействие аэротехногенного загрязнения сказывается на процессах разложения растительных остатков, что приводит к возрастанию запасов растительного опада и лесной подстилки.

Ключевые слова: средообразующая функция, напочвенный покров, запас биомассы, мортмасса, лесная подстилка, растительный опад, северная тайга, тяжелые металлы, аэротехногенное загрязнение, Кольский полуостров

DOI: 10.31857/S0006813624100031, EDN: OLCSCN

Различные аспекты взаимодействия “лес—почва” исследуются уже достаточно давно, при этом значительная доля публикаций относится к изучению средообразующей роли деревьев, как “экосистемных инженеров”, формирующих и преобразующих среду обитания наземных растений (Trefilova et al., 2021; Lukina et al., 2021; Rozenberg, 2022). Это явление получило название “фитогенное поле”, определение которого впервые дал А.А. Уранов (Uranov, 1965). Наиболее ярко воздействие фитогенного поля на окружающую среду проявляется для одиночно стоящих деревь-

ев (Ipatov, 2007; Ipatov et al., 2009; Zhuravleva et al., 2012). Сложная структура фитогенного поля в растительных сообществах определяется многообразием форм влияния самого растения и внешних факторов, что приводит к неоднородности напочвенного покрова (Kryshen, 2000).

Живой напочвенный покров представляет собой очень важный структурный и энергетический компонент лесных экосистем, который быстрее реагирует на действие внешних нарушений, чем древостой. В хвойных лесах северной тайги очень значительна роль напочвенного покрова, одной

из основных функций которого является создание оптимального гидротермического режима верхних горизонтов почвы, обеспечение условий для разложения органического вещества и поглощения минеральных веществ корнями растений, при этом главную средообразующую функцию на всех этапах постпирогенной сукцессии выполняет мохово-лишайниковый ярус (Gorshkov et al., 2013).

Растительный опад (листья, хвоя, почки, побеги, плоды, корни и др., отмирающие в течение определенного времени) и лесная подстилка в экосистемах северной тайги — не менее важные компоненты почвенно-растительного покрова и выполняют основную средообразующую функцию по выравниванию теплового и водного режима верхних биологически активных горизонтов почвы. Растительный опад является источником органического углерода и элементов минерального питания, которые становятся доступными для биоты в ходе его разложения и минерализации, причем на скорость разложения растительных остатков влияет сочетание качества растительного материала, температурного режима и количества осадков, связанных с типом леса (Ivanova et al., 2023). Качество лесной подстилки зависит от видового состава деревьев, возрастной структуры древостоя, а также этапов онтогенетического развития древесных растений и определяется соотношением макроэлементов (N, P, K, Ca, Mg) и различных органических веществ (полифенолы, лигнин и др.) в подстилке (Basova et al., 2023), важным показателем является соотношение C/N (Berg, McClaugherty, 2020). Качество подстилки регулирует скорость разложения растительных остатков, которые являются основным источником питательных веществ для сапрофагов (Krishna, 2017). Средообразующая роль лесной подстилки в бореальных лесах определяется ее высокой водоудерживающей способностью и аккумуляцией зольных элементов и азота (Telesnina et al., 2018; Nadporozhskaya et al., 2018). Хорошо известно, что лесная подстилка в значительной степени определяет химические свойства, водный и тепловой режим верхнего корнеобитаемого слоя почв, является областью концентрации сосущих корней, банка семян, средой обитания большинства видов грибов, микроорганизмов и беспозвоночных. Толщина и запас лесной подстилки зависит от многочисленных факторов, в частности, возраста

древостоя, определяемого давностью последнего пожара; типа растительной микрогруппировки (лишайниковая, брусничная, черничная, зеленомошная); количества и качества поступающего опада и условий его трансформации (режимы температуры и влажности) (Gorshkov et al., 2005; Nadporozhskaya et al., 2018; Telesnina et al., 2018; Semenyuk et al., 2020; Akhmetova, 2022; Bakhmet et al., 2022).

Изучение мозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесного биогеоценоза преимущественно проводилось в северотаежных еловых лесах или среднетаежных еловых и пихтовых лесах, где внутриценозная мозаичность выражена наиболее контрастно (Lebedeva et al., 2005, 2015; Orlova et al., 2011, 2016; Artemkina et al., 2018; Smirnova et al., 2011; Lugovaya et al., 2013; Lukina et al., 2018). В подзоне елово-широколиственных лесов выявлены четкие закономерности изменения в видовом составе живого напочвенного покрова ельников в зависимости от положения в тесере (Semenyuk et al., 2020). Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в светлохвойных (сосновых, лиственничных) лесах, что, по-видимому, связано с их более равномерной освещенностью (Lebedeva et al., 2006, 2016; Lukina et al., 2018; Demianov, 1982; Nikonov et al., 2002; Ivanova et al., 2019; Lyanguzova, Primak, 2019; Nagimov et al., 2022).

В настоящее время одним из наиболее мощных экологических факторов является аэротехногенное загрязнение окружающей среды, которое оказывает негативное воздействие на структуру и продуктивность фитоценозов, а также вносит дополнительный вклад в формирование пространственной неоднородности накопления и разложения органического вещества, способствует изменению фракционного состава, запасов и скорости разложения растительного опада и приводит к трансформации свойств лесных подстилок (Zvereva, Kozlov, 2004, 2007; Dynamics..., 2009; Vorobeichik, Pishchulin, 2009, 2011, 2016; Ivanova, Lukina, 2017; Odintsov et al., 2018; Ivanova et al., 2019).

Мурманская область, занимающая практически полностью территорию Кольского полуострова, является одним из наиболее индустри-

ально развитых регионов России, здесь расположены многочисленные предприятия цветной и черной металлургии, минеральных удобрений и строительных материалов, лесной, деревообрабатывающей и рыбной промышленности. Металлургический комбинат “Североникель” был основан в середине 1930-х гг. в г. Мончегорске для выплавки цветных металлов из полиметаллических руд. Он всегда был и остается одним из ведущих предприятий никелевой промышленности СССР и России, занимает ведущие позиции в мировом производстве никеля. На различных этапах производственного цикла в атмосферу поступает диоксид серы с примесью мелкодисперсной полиметаллической пыли, содержащей в основном соединения Ni, Cu, Co. В результате многолетнего техногенного воздействия комбината на окружающую среду произошла ее трансформация, хвойные леса на площади 3.7 тыс. га полностью уничтожены. Согласно опубликованным данным в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO₂ комбината “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ – 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в. они составляли соответственно 45.8 тыс. и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO₂ и твердых веществ составляет соответственно 35–37 тыс. и 2.9–3.4 тыс. т в год.

В рамках настоящей работы были поставлены следующие задачи: оценить общий запас надземной биомассы напочвенного покрова, растительного опада и лесной подстилки по градиенту аэротехногенного загрязнения; охарактеризовать соотношение запасов биомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов средневозрастных сосновых лесов в фоновом районе Кольского полуострова и на загрязненной территории; выявить внутриценотическую неоднородность запасов биомассы кустарничков, мхов и лишайников, а также запасов растительного опада и лесной подстилки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы, и на территории буферной и импактной зон комбината “Североникель” (г. Монче-

горск, Мурманская обл.). Названия указанных зон приведены в соответствии с номенклатурой ЮНЕП (Munn, 1973).

Пробные площади (ПП) размером 20 × 20 м были заложены в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах в фоновом районе (ПП1) на расстоянии 80 км от комбината “Североникель” и на территории буферной (ПП2 и ПП3) и импактной (ПП4 и ПП5) зон. ПП2 и ПП4 удалены от комбината соответственно на расстояние 40 и 10 км в северо-восточном, а ПП3 и ПП5 – на 35 и 15 км в юго-западном направлении.

Древесный ярус исследованных сообществ сформирован *Pinus sylvestris* L. с участием *Betula pubescens* Ehrh., подробная таксационная характеристика древостоев приведена ранее (Lyanguzova et al., 2023). В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом – зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. stellaris* (Opiz.) Pouzar & Vězda, *C. arbuscula* (Wallr.) Flot. На загрязненной территории в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями. Напочвенный покров исследуемых сосновых лесов представлен на рис. 1. Согласно современной классификации почв России (Classification..., 2004; Pereverzev, 2011) исследуемые почвы относятся к группе Al-Fe-гумусовых подзолов.

На каждой пробной площади были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10 × 10 см. На каждой площадке был вырезан монолит до верхнего минерального горизонта. Монолит был разобран на живую биомассу и мортмассу. В живую биомассу входили следующие компоненты: надземные части сосудистых растений, зеленые части мхов и живые части лишайников. Мортмасса – слой отмерших растительных остатков, в котором, согласно современным представлениям (Karpachevsky, 1981, 1983; Karpachevsky et al., 2007; Bazilevich, Titlyanova, 2008) выделяют 3 подгоризонта. Подгоризонт AOL, образованный свежим растительным опадом, все фракции которого (мелкие ветви, кора, хвоя, листья, шишки)

a



b



c



Рис. 1. Напочвенный покров исследуемых сосновых лесов в фоновом районе (a), буферной (b) и импактной (c) зонах.

Fig. 1. Ground cover of the studied pine forests in the background area (a), buffer (b) and impact (c) zones.

еще сохраняют свою морфологическую структуру (этот слой мы будем в дальнейшем называть растительным опадом), и подгоризонты АОФ и АОН, в совокупности образующие органогенный горизонт (О) почвы или лесную подстилку. Все образцы надземной биомассы и мортмассы были высу-

шены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Запасы компонентов почвенно-растительного покрова представлены в г/м².

Содержание кислоторастворимых форм Ni, Cu, Co было определено в вытяжке 1.0 N HCl из образцов лесной подстилки (соотношение 1 : 25) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в 3-кратной повторности (Methods..., 2002). Для оценки уровня загрязнения почв тяжелыми металлами использовали индекс техногенной нагрузки, который представляет собой превышение суммарного содержания кислоторастворимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в подстилке над их фоновым содержанием (Methods..., 2002).

Проверка выборок исследуемых параметров на соответствие закону нормального распределения показала, что распределения большинства параметров значимо отличаются от нормального распределения. В связи с этим при оценке значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z), при уровне значимости $p < 0.05$ различия считали достоверными.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В фоновых сосновых лесах Кольского полуострова среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в лесной подстилке Al-Fe-гумусовых подзолов составляет 20.0 ± 0.5 мг/кг, при расчете индекса техногенной нагрузки оно было принято за 1. По мере приближения к комбинату “Североникель” возрастает уровень загрязнения почв тяжелыми металлами (рис. 2). В пределах буферной зоны величины индексов техногенной нагрузки на ПП2 и ПП3 существенно различаются. На ПП2 его среднее значение равно 8.7 ± 0.2 отн. ед., а на ПП3 оно почти в 2 раза больше и составляет 15.8 ± 0.6 отн. ед. Столь существенные различия в значениях индекса техногенной нагрузки на двух исследованных пробных площадях в буферной зоне обусловлены преобладанием ветров, дующих в юго-юго-западном направлении от г. Мончегорска, и соответственно большим количеством полиметаллической пыли, переносимой именно в этом направлении. На территории импактной зоны средние значения индекса техногенной нагрузки одинаковы на ПП4 и ПП5 – 116 ± 2 и 119 ± 4 отн. ед.,

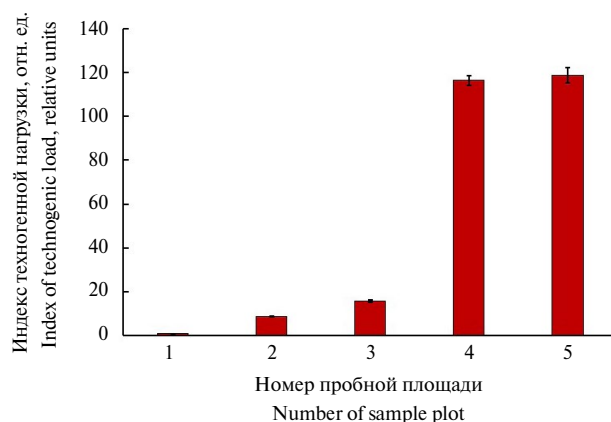


Рис. 2. Индекс техногенной нагрузки в исследуемых сосновых лесах.

Fig. 2. Index of technogenic load in the studied pine forests.

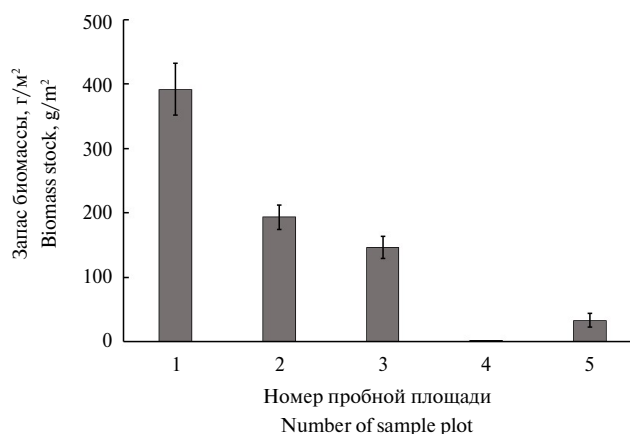


Рис. 3. Запас надземной биомассы лишайников в исследуемых сосновых лесах.

Fig. 3. Stock of lichen aboveground biomass in the studied pine forests.

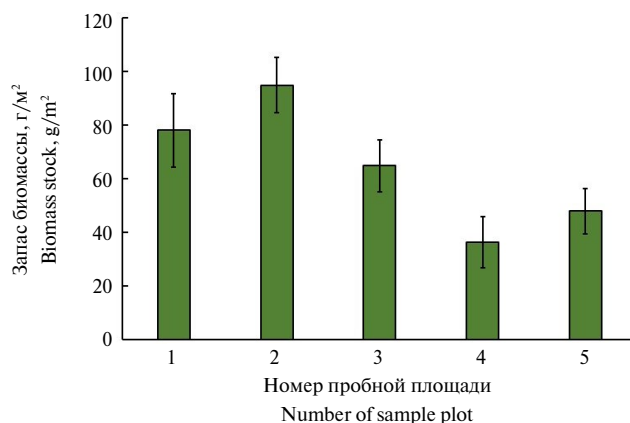


Рис. 4. Запас надземной биомассы кустарничков в исследуемых сосновых лесах.

Fig. 4. Stock of dwarf-shrub aboveground biomass in the studied pine forests.

и в 7.5–13.6 раз больше соответствующих величин в буферной зоне. Диапазоны варьирования этого показателя достаточно широки – 11–182 и 66–218 отн. ед. соответственно.

В соответствии с увеличением уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами уменьшается надземная биомасса всех компонентов напочвенного покрова (табл. 1, рис. 3, 4). В первую очередь из состава растительного сообщества исчезают наиболее чувствительные виды мхов, в частности, доминант мохового покрова *Pleurozium schreneri*. Если на ПП2 в запас биомассы мохово-лишайникового яруса еще входят надземные части мхов, доля которых составляет менее 15%, то на ПП3 мхи практически отсутствуют, и запас биомассы мохово-лишайникового яруса состоит только из надземных частей лишайников. Следует подчеркнуть, что в отличие от фоновых сосняков, где лишайниковый покров сформирован, в основном, кустистыми лишайниками р. *Cladonia*, на загрязненной территории лишайники представлены раннесукцессионными видами с накипной и чешуйчато-накипной формой роста. На территории буферной зоны запас биомассы лишайников и соответственно мохово-лишайникового яруса снижается в среднем более чем в 2 раза по отношению к их фоновым величинам, а в пределах импактной зоны это снижение достигает 12 крат на ПП5, и этот ярус практически полностью отсутствует на ПП4 (рис. 3, табл. 1).

Значительно более устойчив к воздействию аэротехногенного загрязнения травяно-кустарничковый ярус (см. табл. 1, рис. 4). На территории буферной зоны средний запас надземной биомассы кустарничков и травяно-кустарничкового яруса в целом достоверно не отличается от его величины в фоновом районе, хотя регистрируются 1.5-кратные различия в надземной биомассе кустарничков на ПП2 и ПП3 (см. рис. 4). В пределах импактной зоны различия в запасе надземной биомассы кустарничков между ПП4 и ПП5 недостоверны, и среднее значение этого показателя менее чем в 2 раза ниже соответствующих фоновых величин.

В отличие от запасов надземной биомассы компонентов напочвенного покрова запасы мортмассы (растительного опада и лесной подстилки) на загрязненной территории достоверно больше по сравнению с их фоновыми значениями (см. табл. 1). В условиях аэротехногенного

Таблица 1. Средние значения запаса надземной биомассы (г/м²) напочвенного покрова и морт-массы в исследуемых сосновых лесах по градиенту загрязнения
Table 1. Average values of aboveground biomass stock (g/m²) of ground cover and mortuary mass in the studied pine forests along the pollution gradient

Запас массы Stock of mass	Фоновый район Background area	Буферная зона Buffer zone	Импактная зона Impact zone	Критерий Краскела–Уоллиса Kruskal–Wallis criterion
Мохово-лишайникового яруса of moss-lichen layer	<u>406 ± 40</u> 0–1043	<u>170 ± 18</u> 0–638	<u>17.3 ± 3.8</u> 0–423	158.3
Травяно-кустарничкового яруса of herb-dwarf-shrub layer	<u>78.1 ± 13.7</u> 0–515	<u>80 ± 10</u> 0–365	<u>42 ± 10</u> 0–452	94.9
Живого напочвенного покрова of living ground cover	<u>484 ± 39</u> 14–1090	<u>250 ± 14</u> 6–650	<u>59.3 ± 9.0</u> 0–463	209.1
Растительного опада of plant waste	<u>1194 ± 90</u> 349–4260	<u>1570 ± 86</u> 465–3765	<u>1505 ± 122</u> 147–4680	28.1
Лесной подстилки of forest litter	<u>1770 ± 127</u> 352–4540	<u>4630 ± 295</u> 617–14055	<u>6425 ± 328</u> 84–18230	112.8

Примечание. Над чертой — среднее со стандартной ошибкой; под чертой — размах варьирования (min–max). Полужирным шрифтом выделены значения критерия Краскела–Уоллиса, значимые при $p < 0.05$.
Note. Above the line — mean with standard error; below the line — range of variation (min–max). Bold font indicates the values of the Kruskal–Wallis criterion significant at $p < 0.05$.

загрязнения запас растительного опада возрастает почти в 1.5 раза по отношению к фоновым величинам, причем различия в этом показателе на территории буферной и импактной зон не достоверны (рис. 5). Еще более значительные различия отмечены для запаса лесной подстилки: в сосняках буферной зоны ее запас увеличивается в среднем в 2.6 раз, а в пределах импактной зоны это возрастание достигает 3.6 крат по сравнению с фоновыми величинами (рис. 6).

В фоновых сосновых лесах основной вклад в общий запас надземной биомассы вносит мохово-лишайниковый ярус (рис. 7), причем доля лишайников составляет свыше 90%, а доля мхов не превышает 10%. В пределах буферной зоны вклад мохово-лишайникового яруса в общий запас биомассы снижается до 70% и достоверно не различается на ПП4 и ПП5. На территории импактной зоны его доля уменьшается до 5–40%, т. е. здесь напочвенный по-

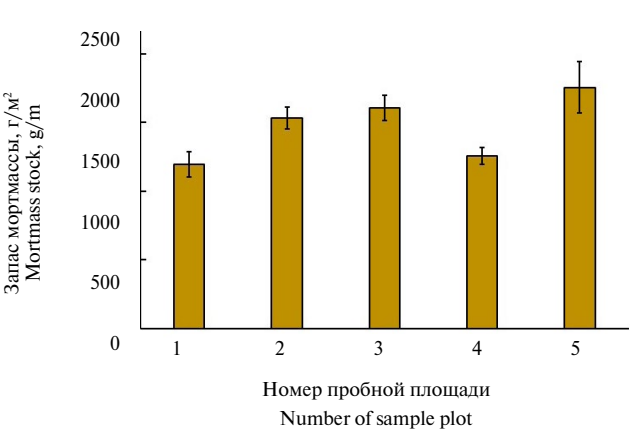


Рис. 5. Запас растительного опада в исследуемых сосновых лесах.
Fig. 5. Stock of plant waste in the studied pine forests.

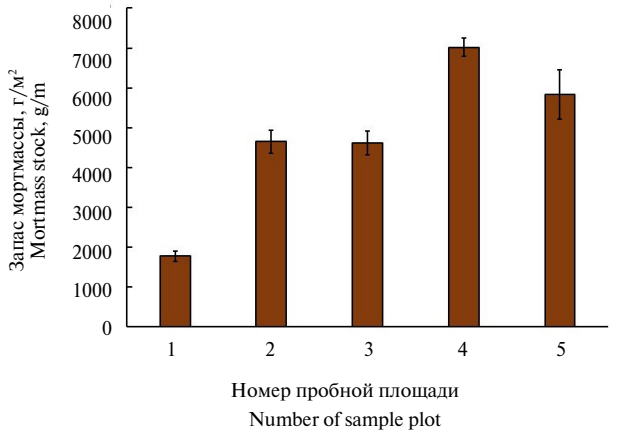


Рис. 6. Запас лесной подстилки в исследуемых сосновых лесах.
Fig. 6. Stock of forest litter in the studied pine forests.

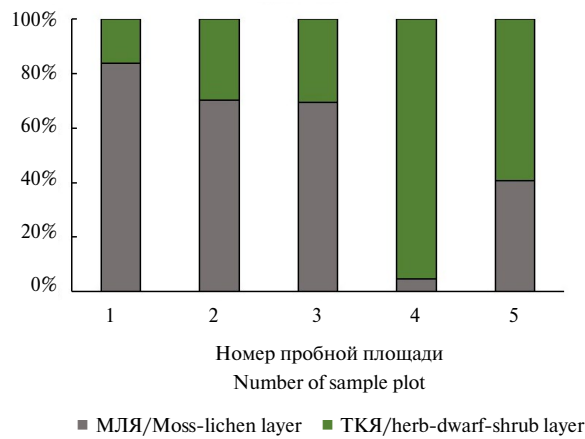


Рис. 7. Соотношение запасов надземной биомассы мохово-лишайникового (МЛЯ) и травяно-кустарничкового (ТКЯ) ярусов в исследуемых сосновых лесах.

Fig. 7. Ratio of aboveground biomass stocks of moss-lichen and herb-dwarf-shrub layers in the studied pine forests.

кров сформирован практически только травяно-кустарничковым ярусом.

Для оценки степени внутриценотической неоднородности рассматриваемых показателей использовали коэффициент вариации (табл. 2). Прежде всего, следует отметить достаточно высокую степень вариабельности запасов всех компонентов лесных экосистем даже в фоновом районе. По мере приближения к источнику загрязнения степень гетерогенности запасов напочвенного покрова возрастает, наиболее ярко она выраже-

на на территории импактной зоны. Для запасов мортмассы (растительного опада и лесной подстилки) коэффициент вариации практически во всех случаях превышает 50%, но не связан с уровнем загрязнения местообитаний тяжелыми металлами.

Таким образом, по мере приближения к комбинату “Североникель” резко возрастает уровень загрязнения верхнего органогенного горизонта подзолов, уменьшаются запасы надземной биомассы всех компонентов напочвенного покрова, увеличиваются запасы растительного опада и лесной подстилки.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что воздействие аэротехногенного загрязнения неоднозначно сказывается на изменении запасов различных компонентов почвенно-растительного покрова средневозрастных сосновых лесов.

Значительное снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель”, произошедшее в последние 25 лет, не сказалось на уровне загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов. В пределах буферной и импактной зон концентрации кислоторастворимых форм тяжелых металлов в подстилке в среднем в 5–25 и 80–190 раз соответственно превышают региональные фоно-

Таблица 2. Коэффициенты вариации (%) запасов компонентов лесных экосистем в фоновом районе и при аэротехногенном загрязнении

Table 2. Coefficients of variation (%) of stocks of forest ecosystem components in the background area and under aerotechnogenic pollution

Коэффициент вариации запаса Coefficients of variation (%) of stock	Фоновый район Background area	Буферная зона Buffer zone	Импактная зона Impact zone
Лишайников Lichens	79	90	216
Мхов Mosses	137	169	330
Кустарничков Dwarf shrubs	135	108	243
Живого напочвенного покрова Living ground cover	63	57	200
Растительного опада Plant waste	50	45	58
Лесной подстилки Forest litter	55	53	50

вые значения. Ряд исследователей констатируют продолжающееся увеличение уровня загрязнения лесной подстилки на территории буферной зоны, и отсутствие его снижения на территории импактной зоны и техногенной пустоши (Koptsik et al., 2016, 2021; Kashulina, 2017, 2018, 2022; Lyanguzova et al., 2018). Сохранение высокого уровня загрязнения почв тяжелыми металлами препятствует восстановлению биоты, что подтверждают исследования в районах воздействия атмосферных выбросов предприятий цветной металлургии (Trubina et al., 2014; Vorobeichik et al., 2014; Vorobeychik, Kaigorodova, 2017; Kashulina, 2017, 2018; Lyanguzova et al., 2018).

Результаты настоящей работы также свидетельствуют о негативном воздействии аэротехногенного загрязнения, хотя и сниженной интенсивности, на напочвенный покров средневозрастных сосновых лесов. При увеличении уровня загрязнения местообитаний тяжелыми металлами уменьшаются запасы надземной биомассы всех компонентов напочвенного покрова (табл. 1, рис. 3, 4). Ранее установлена значимая линейная зависимость общего запаса надземной биомассы напочвенного покрова от уровня загрязнения почв тяжелыми металлами, т. е. с увеличением индекса техногенной нагрузки существенно снижается общий запас надземной биомассы, на территории импактной зоны это снижение достигает 4–7 крат (Lyanguzova, Belyaeva, 2022). В то же время проведенные исследования показали, что на ПП2, где зарегистрировано минимальное значение индекса техногенной нагрузки, в запас биомассы мохово-лишайникового яруса входят мхи, доля которых не превышает 15%, что свидетельствует о наименьшем нарушении напочвенного покрова. На ПП3, где уровень загрязнения подстилки в 2 раза больше, чем на ПП2, мхи полностью выпали из напочвенного покрова, и запас биомассы мохово-лишайникового яруса сформирован только лишайниками. В условиях экспериментального загрязнения верхнего органогенного горизонта почв полиметаллической пылью было установлено пороговое значение индекса техногенной нагрузки равное 10 отн. ед., превышение которого приводит к нарушению структуры напочвенного покрова и снижению его продуктивности (Gorshkov et al., 2013, Lyanguzova et al., 2015; Bondarenko et al., 2018).

Хорошо известно, что под воздействием аэротехногенного загрязнения из состава

растительных сообществ выпадают наиболее чувствительные виды мхов и лишайников, изменяется видовой состав и структура мохово-лишайникового яруса, в то время как травяно-кустарничковый ярус наиболее устойчив к действию стрессового фактора (Dynamic..., 2009; Gorshkov et al., 2013, Lyanguzova et al., 2015; Lyanguzova et al., 2018). Результаты настоящей работы также подтверждают полученные ранее выводы. По мере приближения к источнику загрязнения, прежде всего выпадает доминант мохового покрова средневозрастных сосновых лесов *Pleurozium schreberi*, а затем и остальные виды мохообразных. В лишайниковом покрове происходит замена кустистых лишайников р. *Cladonia* на раннесукцессионные виды с накипной и чешуйчато-накипной формой роста, что приводит к снижению запаса биомассы лишайников вплоть до полного его исчезновения (см. рис. 3). В результате изменяется соотношение запасов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов (см. рис. 7), и общий запас надземной биомассы сформирован практически только кустарничками. Как уже отмечалось выше, напочвенный покров – неотъемлемая часть экосистем северотаежных лесов, одной из основных функций которого является выравнивание теплового и водного режима верхних биологически активных горизонтов почвы и обеспечение стабильных условий для разложения органического вещества и поглощения минеральных веществ корнями растений. В сосновых лесах главную средообразующую функцию на всех этапах постпирогенной сукцессии выполняет мохово-лишайниковый ярус (Gorshkov et al., 2013). В фоновых сосновых лесах северной тайги наиболее быстро восстанавливаются параметры травяно-кустарничкового яруса, а наиболее длительный период занимает процесс восстановления мохово-лишайникового яруса (Dynamic..., 2009). Результаты многолетнего полевого эксперимента по искусственному загрязнению местообитаний полиметаллической пылью показали, что при индексе техногенной нагрузки ~15 отн. ед. наблюдается незначительное угнетение мохово-лишайникового яруса, проявляющееся в снижении общего проективного покрытия лишайников с 84 до 72%. В интервале индекса техногенной нагрузки 20–30 отн. ед. мохово-лишайниковый ярус по общему проективному покрытию соответствует таковому при давности

пожара 10–15 лет, а по суммарному проективному покрытию видов рода *Cladonia* — давности пожара 30–50 лет. При индексе техногенной нагрузки >30 отн. ед. состояние яруса соответствует начальному этапу послепожарного восстановления покрова (давность пожара 5 лет) (Gorshkov et al., 2013, Lyanguzova et al., 2015). На территории буферной зоны при совместном воздействии газообразных (сернистый ангидрид) и твердых (тяжелые металлы) загрязнителей уже регистрируется существенная потеря средообразующей функции мохово-лишайникового яруса, выражающаяся в значительном вплоть до полного исчезновения снижении мохообразных, изменении видового состава и запаса лишайников, смещении соотношения запасов биомассы нижних ярусов (Lyanguzova et al., 2020). В пределах импактной зоны запас надземной биомассы практически полностью сформирован видами травяно-кустарничкового яруса, который наиболее устойчив к воздействию аэротехногенного загрязнения, в этих условиях ход постпирогенной сукцессии полностью нарушен, и восстановление яруса будет зависеть от скорости самоочищения почвы от тяжелых металлов, который может занять более 100 лет (Dynamic..., 2009; Gorshkov et al., 2013).

Согласно нашим предыдущим исследованиям (Lyanguzova et al., 2020, 2021, Lyanguzova, Belyaeva, 2022) аэротехногенное загрязнение оказывает существенное влияние на средообразующую функцию эдификаторов фитоценоза — древесных растений *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, которые перестают выполнять функцию “экосистемных инженеров”. Показано, что закономерности распределения биомассы компонентов напочвенного покрова и мортмассы в тессерах принципиально различаются в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. В фоновых сосновых лесах запас надземной биомассы возрастает, а мортмассы убывает от приствольных к межкрупным пространствам; под воздействием аэротехногенного загрязнения различия в трендах нивелируются (Lyanguzova, Belyaeva, 2022). В условиях загрязнения распределение биомассы лишайников по микросайтам несколько выравнивается по сравнению с фоновыми сообществами, а контрастность распределения биомассы мхов, надземных органов кустарничков и массы опада существенно возрастает (Lyanguzova et al., 2021). Кроме того, возрастает степень гетерогенности

распределения органического вещества по территории фитоценоза (Lyanguzova, Belyaeva, 2022), что подтверждают и результаты настоящей работы (табл. 2). Наиболее вероятной причиной столь значительного увеличения гетерогенности распределения запасов биомассы напочвенного покрова является высокая степень неоднородности уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами (Vorobeichik, Pishchulin, 2009, 2016; Ginocchio et al., 2004; Watmough, Dickinson, 1995; Vorobeichik, Pozolotina, 2003; Kashulina, 2017, 2018; Lyanguzova et al., 2020, 2023). В результате формируются микролокусы или “микросайты выживания” с меньшим уровнем токсичности почвы, где могут сохраняться и выживать растения (Vorobeichik, Pishchulin, 2016; Ginocchio et al., 2004; Watmough, Dickinson, 1995).

В противоположность закономерному снижению запасов надземной биомассы компонентов напочвенного покрова по мере приближения к источнику загрязнения, запасы мортмассы (растительного опада и лесной подстилки) на загрязненной территории достоверно возрастают по сравнению с их фоновыми значениями (см. табл. 1, рис. 5, 6), что хорошо согласуется с выводами других исследователей (Ivanova et al., 2017, 2019). В сосновых лесах Финноскандии среднегодовая продукция древесного опада варьирует в пределах 590–3160 кг/га, в фоновых сосновых лесах Кольского полуострова запас древесного опада (хвоя, кора, ветви, шишки сосны) в 2014–2015 гг. в среднем составил (940 ± 188) кг/га, в дефолилирующих лесах его значение было в 1.2 раза больше, а в техногенном редколесье запас не отличался от его величины в фоновых сосняках (Ivanova et al., 2017). Аэротехногенное загрязнение тормозило процессы разложения крупных древесных остатков: вблизи медеплавильного завода в елово-пихтовых лесах в 3–4 раза увеличивается доля фрагментов крупных древесных остатков на начальных этапах разложения, период полураспада стволов ели и пихты возрастает соответственно на 5 и 16 лет, что свидетельствует о сильном торможении их деструкции (Bergman, Vorobeichik, 2017; Dulya et al., 2019). Увеличение мортмассы опада в условиях аэротехногенного загрязнения обусловлено более медленным его разложением: в техногенном редколесье потеря массы образцов активной фракции опада (листья, хвоя) доминирующих видов сосудистых растений после двухлетнего экспери-

мента составила в среднем 17%, а в фоновом сосновом лесу – 27% (Ivanova et al., 2019).

Подводя итог, можно заключить, что аэротехногенное загрязнение, хотя и при сниженной его интенсивности, негативно влияет на средообразующую функцию напочвенного покрова средневозрастных сосновых лесов, тормозит разложение растительных остатков, что приводит к увеличению запасов опада и лесной подстилки. Наши выводы полностью согласуются с мнением других исследователей об отрицательном влиянии атмосферного промышленного загрязнения на состояние лесных экосистем, которое варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с уровнем концентраций основных металлов-загрязнителей в почвах (Koptsik et al., 2016; Kashulina, 2017, 2018). Интенсивность и длительность антропогенного воздействия сопровождается серьезными повреждениями растительности, вплоть до полного исчезновения, что, в свою очередь, оборачивается целым комплексом дополнительных к экстремальному загрязнению негативных экологических факторов: нарушением водного режима экосистем и ландшафтов, изменением микроклимата, деградацией почв с изменением их базовых свойств и морфологии, количественными и качественными изменениями биологического круговорота (Kashulina, 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова, позволило выявить изменение средообразующей функции почвенно-растительного покрова по градиенту загрязнения в зонах воздействия атмосферных выбросов медно-никелевого комбината в сравнении с фоновыми растительными сообществами.

Несмотря на 5–9-кратное сокращение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель”, произошедшее в последнее 25-летие, уровень загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов на территории буферной зоны по-прежнему превышает порог (индекс техногенной нагрузки ≥ 15 отн. ед.), при котором наблюдается существенное нарушение состава и структуры нижних ярусов. В пределах импактной зоны наблюдается более чем 100-кратное превышение фоновых концентраций кислоторастворимых форм Ni, Cu, Co в лес-

ной подстилке, что не позволяет даже начаться процессу восстановления напочвенного покрова на этой территории.

Распределение запасов органического вещества, заключенного в надземной биомассе напочвенного покрова и мортмассе (растительном опаде и лесной подстилке), принципиально различается в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. В фоновых сосняках основную средообразующую функцию выполняет мохово-лишайниковый ярус, надземные части мхов и лишайников составляют более 80% от общего запаса биомассы. По мере приближения к источнику загрязнения достоверно снижается запас надземной биомассы всех компонентов напочвенного покрова и общего запаса в целом; мохообразные, как наиболее чувствительные виды к аэротехногенному загрязнению, выпадают из состава растительных сообществ; изменяется видовой состав лишайников, что приводит к уменьшению запаса их биомассы. В условиях экстремального загрязнения (импактная зона) общий запас биомассы сформирован практически полностью надземными частями кустарничков – наиболее устойчивыми видами травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов. В пределах импактной зоны резко возрастает гетерогенность и контрастность распределения запасов биомассы напочвенного покрова, что может быть обусловлено высокой степенью неоднородности уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами. В результате средообразующая функция напочвенного покрова утрачивает свое значение, равно как отдельные деревья и древесный полог в целом перестают выполнять свои функции “экосистемных инженеров”, что говорит в пользу смены биотического регулирования на абиотический.

Аэротехногенное загрязнение тормозит скорость разложения растительных остатков, в том числе процессы разложения крупных древесных остатков, что приводит к увеличению мортмассы опада и возрастанию запасов лесной подстилки. В этих условиях главным фактором в формировании мозаичности почвенно-растительного покрова в северотаежных лесах становится уровень токсичности загрязненных почв, особенно их верхних горизонтов, где расположена основная масса подземных побегов и корней кустарничков, а лесная подстилка служит субстратом для напочвенных мхов и лишайников.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность П.А. Примак, Ф.С. Салиховой и Е.Н. Волковой за помощь в сборе полевого материала, а также А.И. Беляевой за помощь в проведении химических анализов.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Akhmetova] Ахметова Г.В. 2022. Пространственная неоднородность химического состава лесных подстилок сосновых насаждений средней тайги Восточной Фенноскандии. — Лесоведение. 3: 250–261. <https://doi.org/10.31857/S0024114822030020>
- [Artemkina et al.] Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В. 2018. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Лесоведение. 2: 97–106.
- [Bakhmet et al.] Бахмет О.Н., Медведева М.В., Мошкина Е.В., Ткаченко Ю.Н., Мамай А.В., Новиков С.Г., Мошников С.А., Тимофеева В.В., Карпечко А.Ю. 2022. Пространственная вариабельность свойств подзолов в зависимости от растительных микрогруппировок в сосняке брусничном. — Лесоведение. 1: 47–60. <https://doi.org/10.31857/S002411482105003X>
- Basova E.V., Lukina N.V., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Tikhonova E.V., Geraskina A.P., Braslavskaya T.Yu., Tebenkova D.N., Lugovaya D.L. 2023. Quality of tree litter as an informative indicator of functional classification of forests. — Forest Science Issues. 6(3). Article 133. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202363-133>
- [Bazilevich, Titlyanova] Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск. 381 с.
- Berg B., McClaugherty C. 2020. Plant Litter. 4th ed. Switzerland, Cham: Springer. 332 p.
- [Bergman, Vorobeichik] Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л. 2017. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах. — Лесоведение. 1: 24–38.
- [Bondarenko et al.] Бондаренко М.С., Лянгузова И.В., Горшков В.В., Баккал И.Ю. 2018. Изменение фитомассы нижних ярусов северотаежных сосновых лесов при экспериментальном загрязнении почв тяжелыми металлами. — Растит. ресурсы. 1: 59–74.
- [Classification...] Классификация и диагностика почв России. 2004. Смоленск. 342 с.
- [Demianov] Демьянов В.А. 1982. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности. — Бот. журн. 62(4): 500–507.
- Dulya O.V., Bergman I.E., Kukarskih V.V. et al. 2019. Pollution induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species. — Forest Ecology and Management. 448: 312–320.
- [Dynamics...] Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. 2009. СПб. 276 с.
- Ginocchio R., Carvallo G., Toro I. et al. 2004. Micro-spatial variation of soil metal pollution and plant recruitment near a copper smelter in central Chile. — Environ. Pollut. 127: 343–352.
- [Gorshkov et al.] Горшков В.В., Ставрова Н.И., Баккал И.Ю. 2005. Динамика восстановления лесной подстилки в бореальных сосновых лесах после пожаров. — Лесоведение. 3: 37–45.
- [Gorshkov et al.] Горшков В.В., Баккал И.Ю., Лянгузова И.В., Баркан В.Ш. 2013. Прогноз восстановления напочвенного покрова в сосновом лесу с давностью пожара 65 лет при искусственном загрязнении полиметаллической пылью. — Живые и биокосные системы. 3. <http://www.jbks.ru/archive/issue-3/article-14>
- [Ipatov] Ипатов В.С. 2007. Фитогенные поля одиночных деревьев некоторых пород в одном экотопе. — Бот. журн. 92(8): 1186–1192.
- [Ipatov et al.] Ипатов В.С., Журавлева Е.Н., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. 2009. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 94 (4): 558–568.
- [Ivanova, Lukina] Иванова Е.А., Лукина Н.В. 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. — Лесоведение. 5: 47–58. <https://doi.org/10.7868/S0024114817050059>
- [Ivanova et al.] Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В., Исаева Л.Г. 2019. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения. — Лесоведение. 6: 533–546. <https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
- [Ivanova et al.] Иванова Е.А., Данилова М.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В. 2023. Сравнительная оценка скорости разложения растительного опада в еловых и сосновых лесах на северном пределе распространения. — Вопросы лесной науки. 6 (3): 1–30. Статья № 132. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202363-132>

- [Karpachevsky] Карпачевский Л.О. 1981. Лес и лесные почвы. М. 264 с.
- [Karpachevsky] Карпачевский Л.О. 1983. Подстилка — особый биогоризонт лесного биогеоценоза. — В кн.: Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М. С. 88–89.
- [Karpachevsky et al.] Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташнинова Л.Н., Руденко Р.Н. 2007. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза. — Лесоведение. 6: 107–113.
- Kashulina G.M. 2017. Extreme pollution of soils by emission of the copper-nickel industrial complex in the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 50 (7): 837–849. <https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
- Kashulina G.M. 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper-nickel smelter on the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 51 (4): 467–478. <https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
- Kashulina G.M. 2022. Multi-medium environmental monitoring in the impact zone of the Copper-Nickel industrial complex in the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 55 (5): 573–586. <https://doi.org/10.1134/S1064229322050027>
- [Koptsik et al.] Копцик Г.Н., Копцик С.В., Смирнова И.Е., Кудрявцева А.Д., Турбабина К.А. 2016. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных промышленных выбросов в Кольской Субарктики. — *Журнал общей биологии*. 77(2): 145–163.
- Koptsik G.N., Koptsik S.V., Smirnova I.E., Sinichkina M.A. 2021. Remediation of technogenic barren soils in the Kola Subarctic: current state and long-term dynamics. — *Eurasian Soil Science*. 54 (4): 619–630. <https://doi.org/10.1134/S1064229321040098>
- Krishna M.P. 2017. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. — *Energy, Ecology and Environment*. 2(4): 236–249.
- [Kryshen] Крышень А.М. 2000. Фитогенное поле: теория и проявление в природе. — *Изв. РАН. Сер. Биологическая*. 4: 437–443.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2005. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном. — *Бот. журн.* 90 (3): 400–410.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Ипатов В.С., Тиходеева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — *Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология*. 2: 32–46.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2006. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном. — *Бот. журн.* 91 (2): 176–192.
- [Lebedeva et al.] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2016. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. — *Бот. журн.* 101(4): 358–376.
- [Lugovaya et al.] Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В. и др. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника. — *Экология*. 1: 3–10.
- [Lukina et al.] Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В. и др. 2018. Оценка состава почвенных вод северо-таежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона. — *Почвоведение*. 3: 284–296.
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Tebenkova D.N., Gornova M.V. 2021. Biodiversity and climate-regulating functions of forests: current issues and research prospects. — *Forest Science Issues*. 4 (1): 1–59. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202141k-60>
- Lyanguzova I.V., Belyaeva A.I. 2022. Mosaic Pattern of Soil and Vegetation Cover Stocks in Pine Forests under Conditions of Aerotechnogenic Pollution. — *Russian Journal of Ecology*. 53 (2): 68–82. <https://doi.org/10.1134/S1067413622020060>
- [Lyanguzova et al.] Лянгузова И. В., Горшков В. В., Баккал И. Ю., Бондаренко М. С. 2015. Воздействие почвенного загрязнения тяжёлыми металлами на напочвенный покров сосняка лишайниково-зеленомошного в условиях полевого эксперимента — *Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование*. 3 (27): 74–86.
- [Lyanguzova, Primak] Лянгузова И.В., Примак П.А. 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — *Растит. ресурсы*. 4: 473–489.
- [Lyanguzova et al.] Лянгузова И.В., Примак П.А., Волкова Е.Н., Салихова Ф.С. 2020. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в фоновых и дефолирующих сосновых лесах Кольского полуострова. — *Растит. ресурсы*. 56(4): 335–350. <https://doi.org/10.31857/S0033994620040068>
- [Lyanguzova et al.] Лянгузова И.В., Примак П.А., Салихова Ф.С., Волкова Е.Н., Беляева А.И. 2021. Воздействие загрязнения почв тяжелыми металлами на пространственное распределение биомассы напочвенного покрова и запаса лесной подстилки в сосновых лесах Кольского полуострова. — *Растит. ресурсы*. 57(4): 340–358. <https://doi.org/10.31857/S0033994621040087>
- [Lyanguzova et al.] Лянгузова И.В., Беляева А.И., Катаева М.Н., Волкова Е.Н. 2023. Запасы потенциально токсичных элементов в напочвенном покрове сосновых лесов северной тайги при аэротехногенном загрязнении. — *Бот. журн.* 108 (11): 1001–1014.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakkal I. 2018. Impact of heavy metals on forest eco-

- systems of the European North of Russia. — In: Heavy Metals. London. P. 91.
- [Methods...] Методы изучения лесных экосистем. 2002. СПб. 240 с.
- Munn R.E. 1973. Global Environmental Monitoring System (GEMS). — SCOPE. Report 3. Toronto: IC-SU-SCOPE. 130 p.
- [Nadporozhskaya et al.] Надпорожская М.А., Зубкова Е.В., Фролов П.В., Быховец С.С., Чертов О.Г. 2018. Соподчиненность почвенных условий и растительных сообществ в сосняках как следствие действия комплекса факторов. — Вестник ТвГУ. Серия. Биология и экология. 2: 122–138.
- [Nagimov et al.] Нагимов З.Я., Артемьева И.Н., Шевелина И.В., Нагимов В.З. 2022. Видовой состав и запасы живого напочвенного покрова в сосняках лишайниковых ХМАО — ЮГРЫ. — Леса России и хозяйство в них. 1: 48–56.
- [Nikonov et al.] Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. — Бот. журн. 87(8): 107–119.
- [Odintsov et al.] Одинцов П.Е., Караванова Е.И., Степанов А.А. 2018. Трансформация водорастворимых органических веществ подстилок подзолов фоновых и техногенных территорий Кольского полуострова. — Почвоведение. 8: 1022–1032. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
- [Orlova et al.] Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О. и др. 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв. — Лесоведение. 6: 39–48.
- [Orlova et al.] Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367.
- [Pereverzev] Переверзев В.Н. 2011. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова. — Вестн. КНЦ РАН. 2: 74–82.
- [Rozenberg] Розенберг Г.С. 2022. Инженеры экосистем: “старые песни о главном” или концепция, которую у нас практически не заметили (Обзор проблемы). — Журнал общей биологии. 83 (3): 220–234. <https://doi.org/10.31857/S0044459622030071>
- [Semenyuk et al.] Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
- [Smirnova et al.] Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А. и др. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике. — Лесоведение. 6: 67–78.
- [Telesnina et al.] Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И. 2018. Особенности напочвенного покрова и лесных подстилок в искусственных липовых насаждениях в зависимости от характера ухода. — Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 2: 3–11.
- [Trefilova et al.] Трефилова О.В., Беланов И.П., Уфимцев В.И., Ефимов Д.Ю. 2021. Эффекты фитогенного поля сосны в различных климатических условиях. — Лесоведение. 2: 156–172. <https://doi.org/10.31857/S0024114821020091>
- [Trubina et al.] Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е., Кайгородова С.Ю. 2014. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? — Доклады Академии наук. 458 (6): 721–725. <https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
- [Uranov] Уранов А.А. 1965. Фитогенное поле. — Проблемы современной ботаники. 1: 251–254.
- [Vorobeychik, Kaigorodova] Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. 2017. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов. — Экология. 8: 1009–1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2009. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения. — Почвоведение. 8: 927–937.
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2011. Влияние деревьев на скорость деградации целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения. — Почвоведение. 5: 597–610.
- [Vorobeichik, Pishchulin] Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2016. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке. — Экология. 5: 323–334.
- [Vorobeichik, Pozolotina] Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н. 2003. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки. — Экология. 6: 420–427.
- [Vorobeichik et al.] Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. 2014. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода. — Экология. 6: 448–458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
- Watmough S.A., Dickinson N.M. 1995. Dispersal and mobility of heavy metals in relation to tree survival in an aerially contaminated woodland soil. — Environ. Pollut. 90: 135–142.
- [Zhuravleva et al.] Журавлева Е.Н., Ипатов В.С., Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. 2012. Изменение растительности на лугах под влиянием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Вест. СПбГУ. Сер. 3. 2: 3–12.

- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — *J. Ecol.* 92 (2): 288–296.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — *Environ. Exp. Bot.* 60(2): 170–176.

ENVIRONMENT-FORMING FUNCTION OF SOIL AND VEGETATION COVER OF PINE FORESTS OF THE KOLA PENINSULA UNDER CONDITIONS OF AEROTECHNOGENIC POLLUTION

I. V. Lyanguzova^{1, *}

¹*V.L. Komarov Botanical Institute of RAS
Prof. Popov Str., 2, Saint-Petersburg, 197022, Russia*

**e-mail: ilyanguzova@binran.ru*

The paper presents the results of studying the habitat-forming function of soil and vegetation cover of medium-aged pine forests of the Kola Peninsula, both background ones and at different levels of aerotechnogenic environmental pollution by emissions of the “Severonickel” copper-nickel complex (Murmansk Region). The objectives were set: to estimate the total aboveground biomass stock of ground cover, plant waste and forest litter along the gradient of aerotechnogenic pollution; to characterise the ratio of biomass stocks of herb-dwarf-shrub and moss-lichen layers of middle-aged pine forests in the background area of the Kola Peninsula and in the polluted area; to reveal intracenetotic heterogeneity of biomass stock of shrubs, mosses and lichens, as well as stocks of plant waste and forest litter. It was found that as the pollution source is approached, the biomass stocks of all components of the pine forest ground cover decrease; mosses, the most sensitive species to the stress factor, drop out of the plant communities; the species composition of lichens changes, leading to a decrease in the stock of their aboveground biomass; the share of moss-lichen layer in the total biomass stock decreases, down to complete disappearance in the impact zone; intracenetotic heterogeneity and contrast in the distribution of biomass stocks of all components of the ground cover increase, which may be due to a high degree of heterogeneity in the level of pollution of the upper horizon of podzol by heavy metals. As a result, there is a significant loss of the environment-forming function of the ground cover, which equalises the hydrothermal regime of habitats in pine forests. The impact of aerotechnogenic pollution affects the processes of decomposition of plant residues, which leads to an increase in the stocks of plant waste and forest litter.

Keywords: environment-forming function, ground cover, biomass stock, mort-mass, forest litter, plant waste, northern taiga, heavy metals, aerotechnogenic pollution, Kola Peninsula

ACKNOWLEDGEMENTS

The author expresses her sincere gratitude to P.A. Primak, F.S. Salikhova and E.N. Volkova for help in collecting field material, and to A.I. Belyaeva for assistance in chemical analyses.

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

REFERENCES

- Akhmetova G.V. 2022. Spatial heterogeneity of the forest litter’s chemical composition in pine stands of the Eastern Fennoscandia’s middle taiga. — *Russian Journal of Forest Science.* 3: 250–261.
<https://doi.org/10.31857/S0024114822030020>
- Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V. 2018. Micromosaic structure of vegetation and variability of the chemical composition of L-layer of the litter in dwarf-shrubs-green moss spruce forests of the northern taiga. — *Russian Journal of Forest Science.* 2: 97–106.
- Bakhmet O.N., Medvedeva M.V., Moshkina Ye.V., Mamyay A.V., Novikov S.G., Moshnikov S.A., Timofeeva V.V., Karpechko A.Yu. 2022. Spatial variability of podzol properties depending on the plant microgroups on the example of the cowberry pine forests. — *Russian Journal of Forest Science.* 1: 47–60.
<https://doi.org/10.31857/S002411482105003X>
- Basova E.V., Lukina N.V., Kuznetsova A.I., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Tikhonova E.V., Geraskina A.P.,

- Braslavskaya T.Yu., Tebenkova D.N., Lugovaya D.L. 2023. Quality of tree litter as an informative indicator of functional classification of forests. — *Forest Science Issues*. 6(3). Article 133.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202363-133>
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A. 2008. Biotic circulation on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems. Novosibirsk. 381 p. (In Russ.).
- Berg B., McClaugherty C. 2020. *Plant Litter*. 4th ed. Switzerland, Cham: Springer. 332 p.
- Bergman I.Ye., Vorobeichik Ye.L. 2017. Vliyaniye vybrosov medeplavil'nogo zavoda na formirovaniye zapasa i razlozheniye krupnykh drevesnykh ostatkov v yelovo-pikhtovykh lesakh [The influence of copper smelter emissions on the formation of reserves and decomposition of large woody debris in spruce-fir forests]. — *Lesovedeniye*. 1: 24–38.
- Bondarenko M.S., Lyanguzova I.V., Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu. 2018. Changes in the phytomass of the lower layers of northern taiga pine forests under experimental pollution by heavy metals. — *Plant Resources*. 1: 59–74 (In Russ.).
- Classification and diagnostic of soils of Russia. 2004. Smolensk. 342 p. (In Russ.).
- Dem'yanov V.A. 1982. Effect of *Larix gmelinii* (Pinaceae) on the structure of vegetation at the upper treeline. — *Bot. Zhurn.* 62 (4): 500–507 (In Russ.).
- Dulya O.V., Bergman I.E., Kukarskih V.V. et al. 2019. Pollution induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species. — *Forest Ecology and Management*. 448: 312–320.
- Dynamics of forest communities in the Nord-West of Russia. 2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russ.).
- Ginocchio R., Carvallo G., Toro I. et al. 2004. Micro-spatial variation of soil metal pollution and plant recruitment near a copper smelter in central Chile. — *Environ. Pollut.* 127: 343–352.
- Gorshkov V.V., Stavrova N.I., Bakkal I.Yu. 2005. Post-fire restoration of forest litter in Boreal pine forests. — *Russian Journal of Forest Science*. 3: 37–45.
- Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu., Lyanguzova I.V., Barcan VSh. 2013. Prognosis of Dwarf-shrub and Lichen Layers Development in Northern Taiga Pine Forests under Artificial Pollution by Polymetallic Dust. — *Living and Biocosm systems*. 3.
<http://www.jbks.ru/archive/issue-3/article-14>
- Ipatov V.S. 2007. Fitogennye polya odinochnykh derev'ev nekotorykh porod v odnom ekotipe (Phytogenic areas of single trees of some species in the same ecotipe). — *Bot. Zhurn.* 92 (8): 1186–1192 (In Russ.).
- Ipatov V.S., Zhuravleva E.N., Lebedeva V.K., Tikhodeeva M.Y. 2009. Fitogennoe pole *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae) (Ecological field of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae)). — *Bot. Zhurn.* 94 (4): 558–568 (In Russ.).
- Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation in the mass and fractional composition of woody debris in dwarf shrub–lichen pine forests exposed to industrial air pollution. — *Russian Journal of Forest Science*. No. 5. P. 47–58.
- Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., et al. 2019. Effect of industrial air pollution on plant denris decomposition rate in pine forests at the northern limit of their distribution. — *Russian Journal of Forest Science*. 6: 533–546.
- Ivanova E.A., Danilova M.A., Smirnov V.E., Ershov V.V. 2023. Comparative assessment of the decomposition rate of plant litterfall in spruce and pine forests at the northern distribution limit. — *Voprosy lesnoi nauki*. 6 (3): 1–30. Article No. 132 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-202363-132>
- Karpachevsky L.O. 1981. *Forest and forest soils*. Moscow. 264 p. (In Russ.).
- Karpachevsky L.O. 1983. The litter is a special biohorizon of the forest biogeocenosis. — In: *The role of litter in forest biogeocenoses*. Moscow. P. 88–89 (In Russ.).
- Karpachevsky L.O., Zubkova T.A., Tashninova L.N., Rudenko R.N. 2007. Soil cover and parcel structure of forest biogeocenosis. — *Russian Journal of Forest Science*. 6: 107–113 (In Russ.).
- Kashulina G.M. 2017. Extreme pollution of soils by emission of the copper-nickel industrial complex in the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 50 (7): 837–849.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
- Kashulina G.M. 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper-nickel smelter on the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 51 (4): 467–478.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
- Kashulina G.M. 2022. Multi-medium environmental monitoring in the impact zone of the Copper-Nickel industrial complex in the Kola peninsula. — *Eurasian Soil Science*. 55 (5): 573–586.
<https://doi.org/10.1134/S1064229322050027>
- Krishna M.P. 2017. Litter decomposition in forest ecosystems: a review. — *Energy, Ecology and Environment*. 2(4): 236–249.
- Koptsik G.M., Koptsik S.V., Smirnova I.E., Kudryavsteva A.D., Turbabina K.A. 2016. Response of forest ecosystems to reduction of industrial emissions to the atmosphere in the Kola Subarctic. — *Zh. Obshch. Biol.* 77(2): 145–163 (In Russ.).
- Koptsik G.N., Koptsik S.V., Smirnova I.E., Sinichkina M.A. 2021. Remediation of technogenic barren soils in the Kola Subarctic: current state and long-term dynamics. — *Eurasian Soil Science*. 54 (4): 619–630.
<https://doi.org/10.1134/S1064229321040098>
- Kryshen' A.M. 2000. The phytogenic field: theory and manifestations in nature. — *Biology Bulletin*. 27(4): 364–369.
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2005. The influence of the canopy on the types of ground cover in the blueberry-green moss spruce forest. — *Bot. Zhurn.* 90 (3): 400–410 (In Russ.).
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2006. Assessment of the influence of trees on the species of grass-

- dwarf shrub and moss layers in a blueberry-green moss pine forest. — Bot. Zhurn. 91 (2): 176–192 (In Russ.).
- Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu. 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities. — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 32–46 (In Russ.). <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
- Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2016. On the heterogeneity of the vegetation cover of meadows and forests. — Bot. Zhurn. 101 (4): 358–376 (In Russ.).
- Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. 2013. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora–Ilych state nature reserve. — Russian J. of Ecology. 44(1): 1–8. <https://doi.org/10.1134/S1067413613010086>
- Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N. 2018. Assessment of soil water composition of the North taiga coniferous forests of the background territories of the industrially developed region. — Eurasian Soil Science. 3: 284–296 (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Tebenkova D.N., Gornova M.V. 2021. Biodiversity and climat-regulating functions of forests: current issues and research prospects. — Forest Science Issues. 4 (1): 1–59. <https://doi.org/10.31509/2658-607x-202141k-60>
- Lyanguzova I.V., Gorshkov V.V., Bakkal I.Yu., Bondarenko M.P. 2015. Impact of polymetallic dust on ground vegetation layer in lichen–moss pine forest. — 2015. Vestn. Povolzh. Gos. Tech. Univ., Ser.: Les. Ekol. Prirodopol'z. 3: 74–86 (In Russ.).
- Lyanguzova I.V., Primak P.A. 2019. Spatial distribution of ground vegetation and forest litter in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. — Plant Resources. 4: 473–489.
- Lyanguzova I.V., Belyaeva A.I. 2022. Mosaic Pattern of Soil and Vegetation Cover Stocks in Pine Forests under Conditions of Aerotechnogenic Pollution. — Russian Journal of Ecology. 53 (2): 68–82. <https://doi.org/10.1134/S1067413622020060>
- Lyanguzova I.V., Primak P.A., Volkova E.N., Salikhova F.S. 2020. Spatial distribution of ground vegetation and forest litter in background and defoliating pine forests of the Kola Peninsula. — Plant Resources. 4: 335–350 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994620040068>
- Lyanguzova I.V., Primak P.A., Salikhova F.S., Volkova E.N., Belyaeva A.I. 2021. Effect of aerotechnogenic pollution on spatial distribution of stocks of overground cover, forest litter and heavy metals in pine forests on the Kola Peninsula. — Plant Resources. 57 (4): 340–358. <https://doi.org/10.31857/S0033994621040087>
- Lyanguzova I.V., Belyaeva A.I., Kataeva M.N., Volkova E.N. 2023. Stocks of potentially toxic elements in the ground cover of northern taiga pine forests under aerotechnogenic pollution. — Bot. Zhurn. 108 (11): 1001–1014.
- Lyanguzova I., Yarmishko V., Gorshkov V., Stavrova N., Bakkal I. 2018. Impact of heavy metals on forest ecosystems of the European North of Russia. — In: Heavy Metals. London. P. 91.
- Methods for forest community studies. 2002. Saint-Petersburg. 240 p. (In Russ.).
- Munn R.E. 1973. Global Environmental Monitoring System (GEMS). — SCOPE. Report 3. Toronto: IC-SU-SCOPE. 130 p.
- Nadporozhskaya M.A., Zubkova E.V., Frolov P.V., Bykhovest S.S., Chertov O.G. 2018. Factors of soil and ground vegetation formation in pine forests. — Vestnik of Tver' University. Ser. of Biology and Ecology. 2: 122–138 (In Russ.).
- Nagimov Z.Ya., Artem'eva I.N., Shevelina I.V. Nagimov Z.Z. 2022. Species composition and reserves of phytomass of live ground cover in lichen pine forests of KHMAO — YUGRA. — Forests of Russia and economy in them. 1: 48–56 (In Russ.).
- Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G. 2002. The influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* on primary productivity of lower layers of coniferous forests in Kola Peninsula. — Bot. Zhurn. 87(8): 107–119 (In Russ.).
- Odintsov P.E., Karavanova E.I., Stepanov A.A. 2018. Transformation of water soluble organic substances in litters of podzols in the background and technogenic areas of the Kola Peninsula. — Eurasian Soil Science. 51 (8): 955–964. <https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
- Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O. et al. 2011. Patchiness of forest biogeocenoses and soil productivity. — Russian Journal of Forest Science. 6: 39–48.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A. 2016. The Influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of northern taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. — Euras. Soil Sci. 49(11): 1276–1288.
- Pereverzev V.N. 2011. Soils and soil cover of Kola Peninsula: history and modern condition of researches. — Vestnik of the Kola scientific center of RAS. 2: 74–82 (In Russ.).
- Rozenberg G.S. 2022. Ecosystem engineers: “Old songs about the first things” or the concept we have never noticed (overview of the problem). — Zh. Obshch. Biol. 83 (3): 220–234. <https://doi.org/10.31857/S0044459622030071>
- Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D. 2020. Assessment of intrabiogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. — Eurasian Soil Science. 53 (1): 27–38. <https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
- Smirnova O.V., Aleinikov A.A., Semikolennykh A.A. et al. 2011. Spatial heterogeneity of soil–plant cover in dark

- taiga forests of the Pechora–Ilych Nature Reserve. — Russian Journal of Forest Science. 6: 67–78.
- Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I. 2018. Features of a ground cover and forest litter of artificial lime plantations depending on the nature of care. — Moscow University Soil Science Bulletin. 2: 3–11.
- Trefilova O.V., Belanov I.P., Ufimtsev V.I., Efimov D.Yu. 2021. Pine's Phytogenic Field's Effects in Different Climate Conditions. — Russian Journal of Forest Science. 2: 156–172 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0024114821020091>
- Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Kaigorodova S.Y. 2014. Dynamics of forest vegetation after industrial emissions decline: rapid recovery or continued degradation? — Doklady Biological Sciences. 458 (6): 721–725 (In Russ.).
<https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
- Uranov A.A. 1965. Fitogennoe pole (Phytogenic field). — Problemy sovremennoi botaniki (Challenges of modern botany). 1: 251–254 (In Russ.).
- Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E. 2014. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions. — Rus. J. Ecol. 45 (6): 498–507.
- Vorobeychik E.L., Kaigorodova S.Y. 2017. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission. — Eurasian Soil Science. 50 (8): 977–990.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2009. Effect of individual trees on the pH and the content of heavy metals in forest litters upon industrial contamination. — Eurasian Soil Sci. 42 (8): 861–873.
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2011. Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution. — Eurasian Soil Sci. 44(5): 547–560.
- Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G. 2016. Industrial pollution reduces the effect of trees on forming the patterns of heavy metal concentration fields in forest litter. — Russ. J. Ecol. 47 (5): 431–441.
- Vorobeichik E.L., Pozolotina V.N. 2003. Microscale spatial variation in forest litter phytotoxicity. — Russ. J. Ecol. 34 (6): 381–388.
- Watmough S.A., Dickinson N.M. 1995. Dispersal and mobility of heavy metals in relation to tree survival in an aerially contaminated woodland soil. — Environ. Pollut. 90: 135–142.
- Zhuravleva E.N., Ipatov V.S., Lebedeva V.Kh., Tikhodeva M.Yu. 2012. Vegetation changes in meadows under the influence of Scotts pine (*Pinus sylvestris* L.). — Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology. 2: 3–12 (In Russ.).
<https://biocomm.spbu.ru/article/view/3842/3439>
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — J. Ecol. 92 (2): 288–296.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — Environ. Exp. Bot. 60 (2): 170–176.

СООБЩЕНИЯ

ГИНОДИЭЦИЯ *THYMUS PANNONICUS* (LAMIACEAE)
В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

© 2024 г. Н. И. Гордеева^{1,*}, Е. К. Комаревцева^{1,**}

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

*e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

Получена после доработки 04.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Изучена гинодиэция у *Thymus pannonicus* All. в 5 ценопопуляциях в степных и остепненных луговых сообществах Алтайского края. В ценопопуляции 1 установлены статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников (в стаминодиях пыльники могут отсутствовать) между обоеполыми и пестичными цветками ($p < 0.05$). Обнаружено, что 11% женских особей в этой ценопопуляции формируют исключительно цветки с короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм дл. без пыльников. Выявлен высокий коэффициент вариации размеров стаминодиев у пестичных цветков: 44.2 и 42.7% (соответственно, для длины стаминодиев и стерильных пыльников) и низкий коэффициент вариации размеров тычинок у обоеполых цветков: 7.8 и 3.1% (соответственно, для длины тычинок и пыльников). Во всех 5 исследованных ценопопуляциях женские особи составляют подавляющее большинство: 69–90% от всех генеративных особей. Анализ собственных исследований и литературных данных показывает, что для *T. pannonicus* характерна высокая частота встречаемости женских особей в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида: от 38 до 90%.

Ключевые слова: *Thymus pannonicus* All., гинодиэция, соотношение половых форм особей, ценопопуляция

DOI: 10.31857/S0006813624100041, **EDN:** OLCJYU

Для многих видов рода *Thymus* L. (Lamiaceae) характерна гинодиэция – система размножения, при которой в популяциях совместно произрастают особи с обоеполыми цветками (гермафродитные особи) и особи с пестичными цветками (женские особи) (Darwin, 1877; Dem'yanova, 1985; Gogina, 1990; Manicacci et al., 1998; Godin, 2011, 2020). По литературным данным во флоре Азиатской России 17 видов (31%) *Thymus* из 55 относятся к гинодиэчным видам (Godin, 2011; Doron'kin, 2012). Основные вопросы при исследовании гинодиэции в настоящее время – возникновение, поддержание и распространение женских особей в популяциях. Известно, что встречаемость женских особей в популяциях одного вида в разных местообитаниях может значительно различаться: либо быть относительно постоянной, либо варьировать в широком диапа-

зоне от 0 до 90% (Dommée et al., 1978; Dem'yanova, Ronomarev, 1979; Bailey, Delph, 2007). К настоящему времени выявлены две главные генетические системы, лежащие в основе возникновения гинодиэции, которые связаны с генами, вызывающими мужскую стерильность: 1) мутации ядерных генов и 2) мутации митохондриальных и хлоропластных генов (гены цитоплазматической мужской стерильности) (Couvet et al., 1990, 1998; Charlesworth, Laporte, 1998; Chase, 2007; Dufay, Billard, 2012). Гены мужской стерильности нарушают процесс образования пыльников с фертильной пылью, в результате чего формируются пестичные цветки. Исследованиями показано, что гены цитоплазматической мужской стерильности могут взаимодействовать с ядерными генами-реставраторами, что приводит к восстановлению мужской функции, т. е. производству

фертильной пыльцы и, соответственно, формированию обоеполого цветка (Couvret et al., 1990, 1998; Chase, 2007). Один из основных механизмов, позволяющих женским особям сохраняться в популяциях, — их более высокая семенная продуктивность по сравнению с гермафродитными особями (так называемая женская компенсация), что наблюдается у ряда гинодиэцичных видов: *Origanum vulgare* L., *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae); *Geranium asiaticum* Serg., *G. maculatum* L. (Geraniaceae); *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (Caryophyllaceae) (Darwin, 1877; Charlesworth, Charlesworth, 1978; McCauley, Brock, 1998; Chang, 2006; Dufay, Billard, 2012; Gordeeva, 2022). Следует отметить, что любой фактор, влияющий на приспособленность женских особей, может способствовать их сохранению в популяции (Dufay, Billard, 2012). Например, установлено, что в условиях с низким содержанием минеральных веществ в субстрате преимущество получают женские особи *Geranium sylvaticum* L. (Asikainen, Mutikainen, 2005). Обнаружено, что на поддержание женских особей *Silene vulgaris* оказывает влияние значительная инбредная депрессия гермафродитных особей вида (Glaettli, Goudet, 2006).

К гинодиэцичным видам *Thymus* относится евроазиатский *Thymus pannonicus* All. (= *Thymus marschallianus* Willd.). Половая дифференциация вида исследована, в основном, в популяциях европейской части ареала (Zlobina, 1967; Dem'yanova, Ponomarev, 1979; Gogina, 1990; Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016a, b). Установлено, что пестичные цветки *T. pannonicus* отличаются меньшими размерами венчика по сравнению с обоеполыми цветками; тычинки пестичных цветков недоразвиты и представлены стаминодиями, иногда очень короткими, полностью без пыльников (Zlobina, 1967; Gogina, 1990). Женские особи имеют более высокую семенную продуктивность по сравнению с гермафродитными (Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016b). В разных местообитаниях европейской части ареала вида доля женских особей в популяциях варьирует от 38 до 76% (Zlobina, 1967; Dem'yanova, 2016a).

Цель работы — выявление особенностей гинодиэции *Thymus pannonicus* в Алтайском крае. Для этого проведен анализ варьирования частей андроеца в цветках разных половых форм особей и соотношения женских и гермафродитных особей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Thymus pannonicus — неподвижный полукустарничек с несколькими или многочисленными моно- и дициклическими генеративными побегами. Взрослое растение представляет собой первичный куст или компактный клон, состоящий из первичного куста и близко расположенных парциальных кустов (Kolegova et al., 2013). Ареал вида — Восточная и Южная Европа, Северный Кавказ, Западная и Средняя Сибирь, Средняя Азия (Klokov, 1954; Doron'kin, 1997). Вид произрастает в луговых, настоящих равнинных и горных степях (Klokov, 1954; Doron'kin, 1997). Соцветие *T. pannonicus* представляет собой открытый тирс с несколькими супротивно расположенными дихазиями, в которых оси более высоких порядков ветвятся по типу монохазия (Gordeeva, Pshenichkina, 2013). Размножение *T. pannonicus* происходит семенами (Kolegova et al., 2013).

Исследования проведены в 5 ценопопуляциях *T. pannonicus* в степных и остепненных луговых сообществах Алтайского края в 2023 г.

1. Злаково-разнотравная луговая степь, по обочине дороги (53°18'17.8" с.ш.; 80°57'30.8" в.д.): общее проективное покрытие фитоценоза составляет (ОПП) 60%, проективное покрытие (ПП) *T. pannonicus* 30% (доминанты фитоценоза: *T. pannonicus*, *Stipa pennata* subsp. *zalesskii* (Wilensky) Freitag, *Artemisia glauca* Krylov, *Helictotrichon desertorum* subsp. *altaicum* (Tzvelev) Holub).

2. Злаково-разнотравная луговая степь, по обочине дороги (53°18'29.5" с.ш.; 80°58'06.1" в.д.): ОПП 80%, ПП *T. pannonicus* 30% (доминанты: *T. pannonicus*, *Stipa capillata* L., *Helictotrichon desertorum* subsp. *altaicum*, *Peucedanum morisonii* Besser ex Schult.).

3. Разнотравно-злаковый остепненный луг на опушке сосняка (52°55'49.9" с.ш.; 81°07'19.3" в.д.): ОПП 60%, ПП *T. pannonicus* 3%. (доминанты: *Poa angustifolia* L., *Bromus inermis* Leyss., *Gelasia ensifolia* (M.Bieb.) Zaika, Sukhor. & N.Kilian, *Fragaria viridis* Weston).

4. Закустаренная разнотравно-злаковая луговая степь (50°49'49.7" с.ш.; 82°10'02.4" в.д.): ОПП 70%, ПП *T. pannonicus* 8%. (доминанты: *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *Stipa pennata* subsp. *zalesskii*, *Sibbaldianthe bifurca* (L.) Kurtto & T.Erikss., *T. pannonicus*, *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin).

5. Выпасаемый закустаренный злаково-разнотравный луг (50°51'08.5" с.ш.; 82°09'28.1" в.д.): ОПП 80%, ПП *T. pannonicus* 5% (доминанты: *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult., *Medicago falcata* L., *Fragaria viridis* Weston, *Spiraea hypericifolia* L.).

Для определения степени развития андроеца у особей *T. pannonicus* исследовали варьирование длины тычинок у обоеполых цветков и стаминодиев у пестичных цветков. Изучение проводили в период массового цветения растений в ценопопуляции ЦП1. Обоеполые цветки протандричные. Андроец обоеполого цветка представлен двумя парами тычинок: коротких верхних и длинных нижних, пыльники содержат визуально хорошо различимую пыльцу. Андроец пестичного цветка представлен стаминодиями, которые имеют короткие стерильные пыльники без пыльцы или пыльники отсутствуют полностью. Выбраны два морфометрических параметра андроеца: длина нижней тычинки или стаминодия (тычиночная нить вместе с пыльником) и длина пыльника или стерильного пыльника. Выбор этих параметров обусловлен тем, что нижние тычинки цветков более длинные и удоб-

нее для учета. Измерение параметров проводили с помощью бинокля МБС-1 при увеличении 8×2 . Выборка составляла 101 особь: 11 гермафродитных (все обнаруженные особи этой половой формы в выборке) и 90 женских особей. У каждой особи исследовали по 5–10 цветков (всего около 700 цветков). Просматривались полностью раскрытые цветки, расположенные в средней части соцветия на оси главного порядка у нескольких генеративных побегов каждой особи. Данные по цветкам одной особи усреднялись. Для анализа вариабельности длины тычинок и стаминодиев мы разделили исследуемую выборку особей по этому показателю на 10 групп с шагом 0.2 мм (рис. 1). Степень варьирования размеров тычинок и стаминодиев у разных типов цветков определяли с использованием коэффициента вариации C_v , % (отношение стандартного отклонения к среднему значению признака). Статистическую значимость различий морфометрических параметров оценивали по t-критерию Стьюдента ($p < 0.05$) (Zaitsev, 1991).

Половую структуру (соотношение половых форм особей) *T. pannonicus* определяли путем подсчета гермафродитных и женских осо-

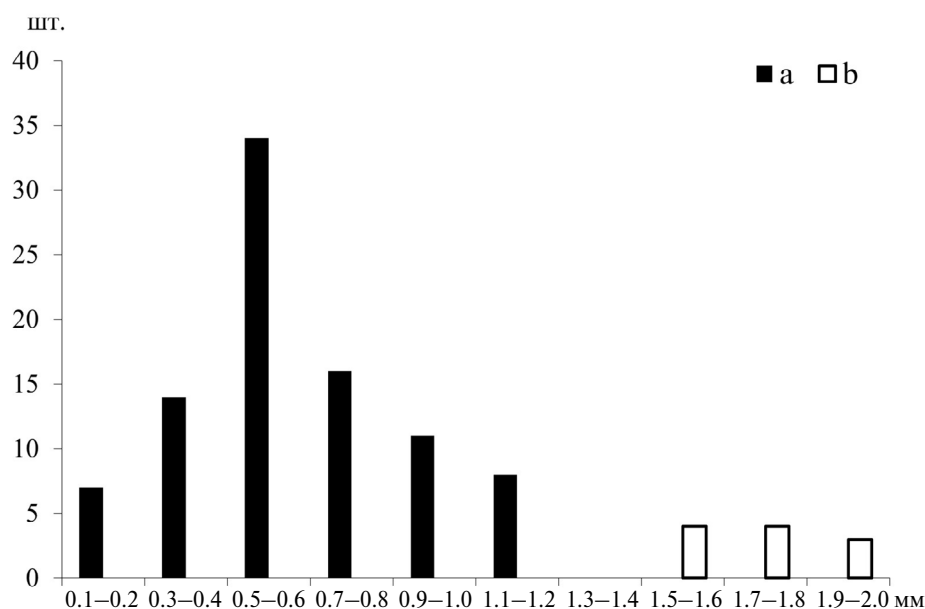


Рис. 1. Распределение особей *Thymus pannonicus* по признаку длины стаминодиев и тычинок. Вертикальная ось — число особей, шт.; горизонтальная ось — длина нижних стаминодиев или тычинок, мм.
а — женские особи; б — гермафродитные особи

Fig. 1. Distribution of individuals of *Thymus pannonicus* according to the length of staminodes and stamens. Vertical axis — number of individuals, pcs; horizontal axis — length of lower staminodes or stamens, mm.
a — females; b — hermaphrodites.

бей в исследуемых ценопопуляциях (Asikainen, Mutikainen, 2003). Для этого в 5 ценопопуляциях в начале массового цветения растений подсчитывали все генеративные особи на площадях размером от 40 до 500 м², которые в зависимости от проективного покрытия *T. pannonicus* в отдельных сообществах разбивали на трансекты шириной от 1 до 2 м. Счетной единицей был первичный куст или компактный клон генеративных особей; число учитываемых особей в разных ценопопуляциях составило 106–227 ед.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение морфометрических параметров частей андроеца у разных половых форм *Thymus pannonicus* в ценопопуляции 1 показало статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников между обоеполыми и пестичными цветками (табл. 1). Обнаружено, что 11% женских особей выборки имеют цветки с очень короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм длиной, у которых полностью отсутствуют пыльники. Все особи выборки отличались между собой значительной вариабельностью по длине тычинок обоеполых цветков и стаминодиев пестичных цветков. При анализе варьирования особей по параметрам тычинок и стаминодиев цветков женские особи были распределены на 6 групп, а гермафродитные только на 3 группы (см. рис. 1). Наибольшая часть женских особей (38% от женских особей выборки) имела диапазон длины стаминодиев цветков 0.5–0.6 мм; меньше всего особей с самыми короткими (4% от жен-

ских особей) и самыми длинными стаминодиями (6% от женских особей). Параметры длины тычинок у обоеполых цветков изменялись в значительно меньшем диапазоне по сравнению с пестичными (см. рис. 1). Использование коэффициента вариации позволило выявить сильную вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников у пестичных цветков (44.2 и 42.7%) и низкую вариабельность длины тычинок и пыльников у обоеполых цветков (7.8 и 3.1%) (см. табл. 1).

Исследование половой структуры *T. pannonicus* показало, что женские особи составляют подавляющее большинство во всех 5 изученных ценопопуляциях в Алтайском крае: 69–90% (табл. 2). Высокая частота женских особей обнаружена как в местообитаниях, в которых вид доминирует и содоминирует (в ЦП1, ЦП2 и ЦП4 проективное покрытие вида составляет 8–30%), так и в местообитаниях с небольшим проективным покрытием вида (в ЦП3 и ЦП5 проективное покрытие вида 3 и 5%). Анализ половой структуры *T. pannonicus* из европейской части ареала по данным Е.И. Демьяновой (Dem'yanova, 2016a) также показывает большую долю женских особей: от 38 до 75% от всех генеративных особей. Это позволяет сделать вывод, что для *T. pannonicus* характерна высокая встречаемость женских особей (до 90% от всех генеративных особей) в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида.

Анализ литературных и собственных данных позволяет предположить, что высокая встречаемость женских особей *T. pannonicus* в природных

Таблица 1. Морфометрические параметры тычинок обоеполых цветков и стаминодиев пестичных цветков *Thymus pannonicus*

Table 1. Morphometric parameters of stamens in bisexual flowers and of staminodes in pistillate flowers of *Thymus pannonicus*

Признак, мм Traits, mm	Тип цветка Type of flower	Min–Max	$M \pm m$	C_v , %
Длина нижней тычинки / стаминодия* (Length of lower stamen / staminode)*	1	1.60–2.00	1.85 ± 0.043	7.8
	2	0.10–1.30	0.63 ± 0.029	44.2
Длина пыльника нижней тычинки / стаминодия* (Length of anther of lower stamen / staminode)*	1	0.39–0.41	0.39 ± 0.004	3.1
	2	0.00–0.35	0.22 ± 0.010	42.7

Примечание. Тип цветка: 1 – обоеполый, 2 – пестичный. Min–Max – минимальное и максимальное значение признака, $M \pm m$ – среднее значение и ошибка среднего, C_v – коэффициент вариации. * – различия статистически значимы ($p < 0.05$).

Note. Type of flower: 1 – bisexual, 2 – pistillate. Min–Max – minimum and maximum values of traits, $M \pm m$ – mean and error of mean, C_v – coefficient of variation. * – statistically significant differences ($p < 0.05$).

популяциях обусловлена, в первую очередь, более высокой семенной продуктивностью женских особей по сравнению с гермафродитными особями (Gordeeva, Pshenichkina, 2013; Dem'yanova, 2016a, b). Нами обнаружено доминирование и содоминирование вида в нарушенных местообитаниях по обочинам дорог (ЦП1 и ЦП2), в которых женские особи составляют подавляющее большинство. Возможно, особенности системы размножения *T. pannonicus*, такие как более высокая семенная продуктивность женских особей, могут способствовать распространению и закреплению в биотопе этого вида при подходящих эколого-ценотических условиях, например, связанных с антропогенными нарушениями (обочины дорог).

В литературе давно обсуждаются механизмы поддержания гинодиэции. Один из главных — более высокая семенная продуктивность у женских особей по сравнению с гермафродитными. Однако наличие только женской компенсации не может объяснить все разнообразие частот женских особей в популяциях гинодиэцичных видов (Charlesworth, Laporte, 1998; Couvet et al., 1998; Bailey, Delph, 2007; Mollion et al., 2018). Среди видов *Thymus* наиболее детально исследована гинодиэция средиземноморского *Thymus vulgaris*, который размножается исключительно семенами и характеризуется более высокой семенной продуктивностью женских особей (Gogina, 1990; Couvet et al., 1990; Charlesworth, Laporte, 1998). J.D. Thompson et al. (2002) обнаружили, что ширина отгиба венчика у пестичных цветков коррелирует со степенью недоразвития их стаминодиев. Так, наименьшая ширина отгиба венчика отмечалась у пестичных цветков без стерильных пыльников, наибольшая ширина — у пестичных цветков со стерильными пыльниками; при этом, ни один из типов пестичных цветков не производил жизнеспособной пыльцы (Thompson et al., 2002). Эти различия обусловлены генетическими причинами: взаимодействием генов цитоплазматической мужской стерильности и ядерных генов-восстановителей (Frank, 1989; Couvet et al., 1990; Charlesworth, Laporte, 1998; Thompson et al., 2002; Chase, 2007). Ядерно-цитоплазматические взаимодействия генов также, возможно, влияют на частоты женских особей *T. vulgaris* в естественных популяциях вида, что проявляется в варьировании их встречаемости в разных местообитаниях от 5 до 95% (Dommée et al., 1978; Couvet et al.,

Таблица 2. Встречаемость женских особей *Thymus pannonicus* в ценопопуляциях Алтайского края

Table 2. Frequency of females of *Thymus pannonicus* in populations of the Altai Territory

ЦП CP	Женские особи, шт. (%) Females, pcs (%)	Генеративные особи, шт. Generative individuals, pcs
1	97 (90%)	108
2	86 (81%)	106
3	94 (69%)	137
4	201 (89%)	227
5	134 (71%)	188

Примечание. ЦП — ценопопуляция. В скобках — % от общего числа генеративных особей.

Note. CP — population. In parentheses — % of the total number of generative individuals.

1990; 1998; Belhassen et al., 1991). Высокая частота встречаемости женских особей *T. vulgaris* в этом случае обусловлена процессом эффекта основателя, при котором в небольших популяциях вида происходит накопление в поколениях частот генов цитоплазматической мужской стерильности (а следовательно, увеличение числа женских особей); накопление совершается до тех пор, пока в популяциях не возникают вследствие мутации и/или миграции ядерные гены-восстановители и происходит снижение числа женских особей (Couvet et al., 1998; Bailey, Delph, 2007).

Наши исследования выявили заметную вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников у пестичных цветков *T. pannonicus*. Степень недоразвитости стаминодиев может сильно варьировать от наличия стерильных пыльников у одних женских особей до их полного отсутствия у других. Мы предполагаем, что высокая частота нарушений в развитии андроеца у особей *T. pannonicus*, т. е. разная степень редукции тычинок, связана с действием цитоплазматических генов мужской стерильности и ядерных генов-восстановителей.

Для выяснения механизмов поддержания гинодиэции на молекулярно-генетическом уровне *T. vulgaris* M. Mollion et al. (2018) исследовали полногеномное нуклеотидное разнообразие с помощью секвенирования транскриптома. В результате установлено значительное генетическое разнообразие нуклеотидов в ядерном геноме, но сниженное разнообразие и избы-

ток редко встречающихся полиморфизмов нуклеотидов в цитоплазматическом (хлоропластном и митохондриальном) геноме. M. Mollion et al. (2018) предположили, что новые гены цитоплазматической мужской стерильности и соответствующие им ядерные гены-восстановители регулярно проникают в популяции *T. vulgaris* посредством мутации и/или миграции и закрепляются в ней. В будущем необходимы дальнейшие молекулярно-генетические исследования такой системы размножения как гинодиэция. Особый интерес в этом отношении представляют виды *Thymus*, так как гинодиэция в этом роде, по предположению D. Manicacci et al. (1998), может быть не столько переходной стадией в эволюции к двудомности, а стабильной половой системой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании гинодиэции *Thymus rannonicus* установлены статистически значимые различия по длине нижних тычинок и стаминодиев и их пыльников между обоеполыми и пестичными цветками. Диапазон длины стаминодиев у пестичных цветков составляет 0.1–1.2 мм; для тычинок обоеполых цветков 1.5–2.0 мм; диапазон длины пыльников 0.00–0.35 мм и 0.39–0.41 мм, соответственно для пестичных и обоеполых цветков. 11% женских особей ценопопуляции 1 формируют только цветки с короткими стаминодиями 0.1–0.3 мм дл. без пыльников. Обнаружена высокая вариабельность длины стаминодиев и стерильных пыльников пестичных цветков: коэффициент вариации составляет 44.2 и 42.7%, соответственно, для стаминодиев и пыльников. Вариабельность длины тычинок и фертильных пыльников у обоеполых цветков значительно ниже: коэффициент вариации составляет 7.8 и 3.1%, соответственно, для тычинок и пыльников.

Исследование соотношения половых форм особей *T. rannonicus* в ценопопуляциях показало, что женские особи составляют подавляющее большинство во всех 5 изученных местообитаниях Алтайского края: 69–90% от всех генеративных особей. Анализ собственных и литературных данных позволяет сделать вывод, что для *T. rannonicus* характерна высокая частота встречаемости женских особей в степных и лесостепных местообитаниях как в европейской, так и азиатской частях ареала вида: от 38 до 90%.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 90(2): 226–234. <https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — American Journal of Botany. 92(3): 487–494. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.487>
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. — Oikos. 116(10): 1609–1617. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
- Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomette D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. — Theoretical and Applied Genetics. 82(2): 137–143. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00226204.pdf>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 93(2): 263–270. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris*. — Genetics. 150(3): 1267–1282. <https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Chase C.D. 2007. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial–nuclear interactions. — TRENDS in Genetics. 23(2): 81–90. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.12.004>
- Couvet D., Atlan A., Belhassen E., Gliddon C., Gouyon P.H., Kjellberg F. 1990. Co-evolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. — Oxford surveys in evolutionary biology. 7: 225–249.
- Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. — The American Naturalist. 152(1): 59–70. <https://doi.org/10.1086/286149>
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. D. Appleton.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 70(10): 1289–1301.

- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2016a. Половая структура популяций некоторых гинодиэичных видов *Thymus* L. (Lamiaceae). — Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 2: 96–101.
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2016b. К изучению гинодиэции у тимьянов (*Thymus* L., Lamiaceae). — Вестник Пермского университета. Серия: Биология. 3: 193–204.
- [Dem'yanova, Ponomarev] Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. 1979. Половая структура природных популяций гинодиэичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. — Бот. журн. 64(7): 1017–1024.
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Botanical Journal of the Linnean Society. 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 1997. *Thymus* L. — тимьян, богородская трава. Флора Сибири. *Pyrolaceae-Lamiaceae* (Labiatae). Новосибирск. Т. 11. С. 205–220.
- [Doron'kin] Доронькин В.М. 2012. Семейство Lamiaceae Martinov или Labiatae Juss. Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения. Новосибирск. С. 413–428.
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — Annals of Botany. 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Frank S.A. 1989. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility. — The American Naturalist. 133(3): 345–376. <https://doi.org/10.1086/284923>
- Glaettli M., Goudet J. 2006. Variation in the intensity of inbreeding depression among successive life-cycle stages and generations in gynodioecious *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae). — Journal of Evolutionary Biology. 19(6): 1995–2005. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01147.x>
- [Godin] Годин В.Н. 2011. Половой полиморфизм видов растений подкласса LAMIIIDAE в Сибири. Обзор литературы. — Растительный мир Азиатской России. 2(8): 49–53.
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэции у цветковых растений. — Бот. журн. 105(3): 236–252. DOI: 10.31857/S0006813620030023.
- [Gogina] Гогина Е.Е. 1990. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М. 208 с.
- [Gordeeva, Pshenichkina] Гордеева Н.И., Пшеничкина Ю.А. 2013. Особенности половой дифференциации *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) в условиях лесостепи Новосибирской области. — Раст. ресурсы. 49(3): 297–303.
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- [Klokov] Клоков М.В. 1954. Род *Thymus* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 21. М.; Л. С. 470–591.
- [Kolegova et al.] Колегова Е.Б., Черёмушкина В.А., Макунина Н.И., Быструшкин А.Г. 2013. Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляции *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) на Южном Урале и на Алтае. — Раст. ресурсы. 49(3): 341–352.
- Manicacci D., Atlan A., Elena Rossello J.A., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). — International Journal of Plant Sciences. 159(6): 948–957. <https://doi.org/10.1086/314085>
- McCauley D.E., Brock M.T. 1998. Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. — Evolution 52(1): 30–36. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb05135.x>
- Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. — Genome Biology and Evolution. 10(1): 239–248. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
- Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. — Journal of Evolutionary Biology. 15(3): 362–372. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
- [Zaitsev] Зайцев Г.Н. 1991. Математический анализ биологических данных. М. 184 с.
- [Zlobina] Злобина Л.М. 1967. Цветение и плодоношение тимьяна (*Thymus marschallianus* Willd.). Ботаника. Исследования. Белорусское отделение ВБО. Минск. Вып. 6. С. 111–117.

GYNODIOECY OF *THYMUS PANNONICUS* (LAMIACEAE) IN THE ALTAI TERRITORY

N. I. Gordeeva^{1,*}, E. K. Komarevceva^{1,**}

¹Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*e-mail: nataly.gordeeva@gmail.com

**e-mail: elizavetakomarevceva@yandex.ru

The research of gynodioecy of *Thymus pannonicus* All. was conducted in 5 populations (CPs) in steppe and meadow-steppe communities of the Altai Territory. Statistically significant differences between bisexual and pistillate flowers in the length of lower stamens or staminodes and their anthers ($p < 0.05$) were revealed in the population CP1. The range of staminode length in pistillate flowers is 0.1–1.2 mm; the range of stamen length in bisexual flowers is 1.5–2.0 mm; the range of anthers length was 0.00–0.35 mm and 0.39–0.41 mm, respectively, for pistillate and bisexual flowers. 11% of females in the sample develop exclusively flowers with small (0.1–0.3 mm long) staminodes without anthers. A high coefficient of variation of staminode parameters in the females was detected: 44.2 and 42.7% (for staminodes and anthers, respectively), and a low coefficient of variation of stamen parameters in hermaphrodites: 7.8 and 3.1% (for stamens and anthers, respectively). A high frequency of androecium developmental disorders may indicate the instability of the genome of *T. pannonicus*. The females were found to make a prevailing majority in all 5 studied coenopopulations of the Altai Territory: 69–90% of all generative individuals. In general, *T. pannonicus* is characterized by a high frequency of females in steppe and forest-steppe habitats in both the European and Asian parts of the species range: 38–90%.

Keywords: *Thymus pannonicus* All., gynodioecy, sex ratio, population

ACKNOWLEDGEMENTS

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

REFERENCES

- Asikainen E., Mutikainen P. 2003. Female frequency and relative fitness of females and hermaphrodites in gynodioecious *Geranium sylvaticum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 90(2): 226–234.
<https://doi.org/10.3732/ajb.90.2.226>
- Asikainen E., Mutikainen P. 2005. Pollen and resource limitation in a gynodioecious species. — American Journal of Botany. 92(3): 487–494.
<https://doi.org/10.3732/ajb.92.3.487>
- Bailey M.F., Delph L.F. 2007. A field guide to models of sex-ratio evolution in gynodioecious species. — Oikos. 116(10): 1609–1617.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15315.x>
- Belhassen E., Dommée B., Atlan A., Gouyon P.H., Pomente D., Assouad M.W., Couvet D. 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L.: genetic and molecular analysis. — Theoretical and Applied Genetics. 82(2): 137–143.
<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00226204.pdf>
- Charlesworth D., Laporte V. 1998. The male-sterility polymorphism of *Silene vulgaris*: analysis of genetic data from two populations and comparison with *Thymus vulgaris* — Genetics. 150(3): 1267–1282.
<https://doi.org/10.1093/genetics/150.3.1267>
- Chase C.D. 2007. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial–nuclear interactions. — TRENDS in Genetics. 23(2): 81–90.
<https://doi.org/10.1016/j.tig.2006.12.004>
- Chang S.M. 2006. Female compensation through the quantity and quality of progeny in a gynodioecious plant, *Geranium maculatum* (Geraniaceae). — American Journal of Botany. 93(2): 263–270.
<https://doi.org/10.3732/ajb.93.2.263>
- Couvet D., Atlan A., Belhassen E., Gliddon C., Gouyon P.H., Kjellberg F. 1990. Co-evolution between two symbionts: the case of cytoplasmic male-sterility in higher plants. — Oxford surveys in evolutionary biology. 7: 225–249.
- Couvet D., Ronce O., Gliddon C. 1998. The maintenance of nucleocytoplasmic polymorphism in a metapopulation: the case of gynodioecy. — The American Naturalist. 152(1): 59–70.
<https://doi.org/10.1086/286149>
- Darwin C. 1897. The different forms of flowers on plants of the same species. D. Appleton.
- Dem'yanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 70(10): 1289–1301 (In Russ.).

- Dem'janova E.I. 2016a. Sexual structure of populations of some gynodioecious species of *Thymus* L. (Lamiaceae). — Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya: Biologia. 2: 96–101 (In Russ.).
- Dem'janova E.I. 2016b. To the study of gynodioecy in thymes (*Thymus* L., Lamiaceae). — Vestnik Permskogo Universiteta. Seriya: Biologia. 3: 193–204 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I., Ponomarev A.N. 1979. The sex structure of natural populations gynodioecious and dioecious plants of forest-steppe of Zauralye. — Botanicheskii Zhurnal. 64(7): 1017–1024 (In Russ.).
- Dommeé B., Assouad M.W., Valdeyron G. 1978. Natural selection and gynodioecy in *Thymus vulgaris* L. — Botanical Journal of the Linnean Society. 77(1): 17–28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1978.tb01369.x>
- Doron'kin V.M. 1997. *Thymus* L. — In: Flora of Siberia. *Pyrolaceae-Lamiaceae (Labiatae)*. Novosibirsk: Vol. 11. P. 205–220 (In Russ.).
- Doron'kin V.M. 2012. Family Lamiaceae Martinov or Labiatae Juss. — In: Synopsis of the flora of Asian Russia: vascular plants. Novosibirsk. P. 413–428 (In Russ.).
- Dufay M., Billard E. 2012. How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. — Annals of Botany. 109(3): 505–519. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr062>
- Frank S.A. 1989. The evolutionary dynamics of cytoplasmic male sterility. — The American Naturalist. 133(3): 345–376. <https://doi.org/10.1086/284923>
- Glaettli M., Goudet J. 2006. Variation in the intensity of inbreeding depression among successive life-cycle stages and generations in gynodioecious *Silene vulgaris* (Caryophyllaceae). — Journal of Evolutionary Biology. 19(6): 1995–2005. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01147.x>
- Godin V.N. 2011. Sexual polymorphism in LAMIIDAE in Siberia. Review publications. — Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii. 2(8): 49–53 (In Russ.).
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 105(3): 236–252. DOI: 10.31857/S0006813620030023 (In Russ.).
- Gogina E.E. 1990. [Variability and morphogenesis in the genus Thyme.] Moscow. 208 p. (In Russ.).
- Gordeeva N.I., Pshenichkina Yu.A. 2013. Features of sexual differentiation of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) in the conditions of forest-steppe of the Novosibirsk region. — Rastitelnye resursy. 49(3): 297–303 (In Russ.).
- Gordeeva N.I. 2022. Mating systems and seed reproduction in gynodioecious *Geranium asiaticum* (Geraniaceae). — Dokl. Biol. Sciences. 506: 179–183. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050039>
- Klokov M.V. 1954. Genus *Thymus* L. — In: Flora SSSR. T. 21. Moscow; Leningrad Vol. 21. P. 470–591 (In Russ.).
- Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A., Makunina N.I., Bystrushkin A.G. Ontogenetic structure and estimate of state of coenopopulation of *Thymus marschallianus* (Lamiaceae) in the Southern Urals and Altai. — Rastitelnye resursy. 49(3): 341–352 (In Russ.).
- Manicacci D., Atlan A., Elena Rossello J. A., Couvet D. 1998. Gynodioecy and reproductive trait variation in three *Thymus* species (Lamiaceae). — International Journal of Plant Sciences. 159(6): 948–957. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/314085>
- McCauley D. E., Brock M. T. 1998. Frequency-dependent fitness in *Silene vulgaris*, a gynodioecious plant. — Evolution 52(1): 30–36. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb05135.x>
- Mollion M., Ehlers B.K., Figuet E., Santoni S., Lenormand T., Maurice S., Galtier N., Bataillon T. 2018. Patterns of genome-wide nucleotide diversity in the gynodioecious plant *Thymus vulgaris* are compatible with recent sweeps of cytoplasmic genes. — Genome Biology and Evolution. 10(1): 239–248. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx272>
- Thompson J.D., Rolland A.G., Prugnolle F. 2002. Genetic variation for sexual dimorphism in flower size within and between populations of gynodioecious *Thymus vulgaris*. — Journal of Evolutionary Biology. 15(3): 362–372. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00407.x>
- Zaitsev G.N. 1991. Matematicheskiy analiz biologicheskikh dannyykh [Mathematical analysis of the biological data]. Moscow. 184 p. (In Russ.).
- Zlobina L.M. 1967. Tsvetenie i plodonoshenie tim'yana (*Thymus marschallianus* Willd.) [Flowering and fruiting of thyme (*Thymus marschallianus* Willd.)]. — In: Botanica. Issledovaniya. Belorusskoe otdelenie VBO. Minsk. T. 6. P. 111–117 (In Russ.).

СООБЩЕНИЯ

ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ТРИХОМЫ ЛИСТЬЕВ И ЦВЕТКОВ У ТРЕХ ВИДОВ *PELARGONIUM* (GERANIACEAE)

© 2024 г. У. А. Рябуха^{1,*}, Л. Е. Муравник¹

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: URyabukha@binran.ru

Поступила в редакцию 29.08.2024 г.

Получена после доработки 30.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Исследовано опушение вегетативных и репродуктивных органов у трех видов рода *Pelargonium* (Geraniaceae): *P. odoratissimum*, *P. exstipulatum* и *P. vitifolium*. У всех изученных растений на поверхности присутствуют железистые трихомы (ЖТ) и простые волоски. В работе изучен характер опушения листьев, цветоножек, чашелистиков и завязей, морфология и анатомия ЖТ, динамика частоты встречаемости трихом при формировании листа, а также межвидовые различия этих признаков. Железистые трихомы формируются лишь на начальном этапе растяжения листовой пластинки. Наибольшая частота их встречаемости характерна для *P. odoratissimum*. Выделено пять типов ЖТ, различающихся строением, размерами и числом клеток. Впервые обнаружено формирование железистых трихом с многорядной ножкой. Наиболее распространенными являются трихомы 1-го типа. Каждый из изученных видов *Pelargonium* обладает специфическим сочетанием типов трихом. Наибольшее разнообразие ЖТ характерно для растений *P. exstipulatum*, наименьшее — для *P. vitifolium*. Полученные данные о межвидовых различиях секреторных структур на поверхности листьев и элементов цветка могут быть использованы в таксономических целях.

Ключевые слова: *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, *P. vitifolium*, Geraniaceae, морфология, анатомия, характер распределения трихом, световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, морфометрия

DOI: 10.31857/S0006813624100058, EDN: OKWDBC

Растения семейства Geraniaceae Juss. распространены повсеместно, но в большей степени представлены в южной Африке, где издавна используются в качестве лекарственного сырья. Они содержат биологически активные вещества, которые обладают антибактериальным (Bautista et al., 2015; El Aanachi et al., 2020; Seker et al., 2021), противовоспалительным (Ilyina, Antsupova, 2016¹), иммуностимулирующим (Jurkstiene et al., 2007), фунгицидным (Kujur et al., 2020) и инсектицидным (Yohana et al., 2022) действием, могут применяться в качестве природных антиоксидантов (Radulović et al., 2012; Sharopov et al., 2017) и гепатопротекторов (Bautista et al., 2015).

По составу биологически активные вещества растительного происхождения можно отнести к нескольким группам химических соединений: терпенам, фенолам, алкалоидам и производным жирных кислот (Wagner, 1991; Dudareva, Pichersky, 2000; Maffei, 2010; Muhlemann et al., 2014; Abbas et al., 2017; Huchelmann et al., 2017; Bergman et al., 2020). Они синтезируются в наружных и внутренних секреторных структурах. Такими образованиями на поверхности листьев и цветков обычно являются железистые трихомы (ЖТ) (Fahn, 1988; Duke et al., 2000; Lange, 2015). У представителей сем. Geraniaceae секреторные структуры изучались в работах исследователей разного профиля (Ercil et al., 2005; Bautista et al., 2015; Ilyina, Antsupova, 2016; Jeiter et al., 2017; Sharopov et al., 2017; Seker et al., 2021).

Род *Pelargonium* L'Hér. занимает второе место по числу видов (более 250) после рода *Geranium*.

¹ [Ilyina, Antsupova] Ильина Л.П., Ансупова Т.П. 2016. Дубильные вещества представителей семейства Geraniaceae Бурятии. — Международный научно-исследовательский журнал. 5 (47): 73–74. <https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>

Пеларгонии широко применяются в народной и традиционной медицине (Lis-Balchin, Roth, 2000; Bussmann, Sharon, 2006; Zambrana et al., 2020) и в качестве натуральных противомоскитных средств (Song et al., 2022; Yohana et al., 2022). Исследователями была установлена высокая антибактериальная активность веществ, полученных из экстрактов представителей рода (Lis-Balchin, Roth, 2000; Singh et al., 2008; Bussmann et al., 2011; Boukhatem et al., 2013), а также их антиоксидантное (Ćavar, Maksimović, 2012; El Aanachi et al., 2020) и фунгицидное (Kujur et al., 2020) действие. Лечебные свойства экстрактов *Pelargonium* обусловлены присутствием в их составе биологически активных веществ, которые относятся к терпеноидам (Boukhatem et al., 2013; Yohana et al., 2022), фенольным соединениям и алкалоидам (Lis-Balchin, 1996; Bergman et al., 2020). Несмотря на то что натуральные продукты вторичного метаболизма имеют большую коммерческую ценность, информация о морфологии, анатомии и ультраструктуре ЖТ у разных видов пеларгоний, об их развитии и внутриклеточных механизмах биосинтеза биологически активных веществ, ограничена. Так, существуют работы, посвященные изучению морфологии листьев (Romitelli, Martins, 2012) и нектарников *Pelargonium* (Tsai, 2016; Tsai et al., 2017), выращиванию растений в культуре тканей (Arshad et al., 2011; Moyo et al., 2014). Исследования ЖТ касаются их строения (Tahir et al., 1994; Cho et al., 1999; Romitelli, Martins, 2012; Boukhris et al., 2013) и развития (Li, Yao, 2005; Ko et al., 2007). Авторами были обнаружены ЖТ различных типов и предложены их классификации (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013). ЖТ, наряду с простыми волосками, часто рассматривают как один из диагностических признаков при описании таксона (Tahir et al., 1994; Aedo et al., 2007; Romitelli, Martins, 2012).

Актуальными вопросами остаются: разработка единой классификации для всего многообразия морфологических типов трихом, встречающихся в рамках рода, поиск корреляции между типом ЖТ и их локализацией на определенных органах, возможность инициации трихом на зрелом органе. Задачами данной работы стали: 1) исследование морфологии и анатомии ЖТ у ряда видов *Pelargonium*, у которых эти секреторные структуры до сих пор практически не изучались; 2) выявление локализации и частоты встречаемости ЖТ на поверхности вегетативных и репродуктивных

органов; 3) анализ различий этих признаков у разных видов рода.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы вегетативных и репродуктивных органов у растений трех видов *Pelargonium* из сем. Geraniaceae: *P. odoratissimum* [Soland.], *P. exstipulatum* L'Hér. и *P. vitifolium* (L.) L'Hér. Материал собран с растений, культивируемых в оранжереях Ботанического сада БИН им. В.Л. Комарова РАН, в 2022–2024 гг.

Род *Pelargonium* включает многолетние полукустарниковые растения с коротким одревесневающим главным стеблем и травянистыми цветущими ветвями. Высота растения, в зависимости от вида, может достигать 1–2 м. Ветви у *P. odoratissimum* стелющиеся, у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – прямостоячие. Листья простые, округлые, сердцевидные или яйцевидные, пальчатолопастные, диаметром 30–40 мм у *P. odoratissimum*, до 80 мм у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* (рис. 1а). Листья имеют заметное опушение. Цветки зигоморфные, пятичленные, у *P. odoratissimum* до 10 мм в диаметре, у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – до 20 мм (рис. 1б). Чашелистики сростаются в основании, имеют опушение с абаксиальной стороны. Лепестки бледно-розовые или белые, два верхних – с бордово-фиолетовыми жилками у основания. Завязь верхняя. В цветках формируется один нектарник в основании длинной нектароносной трубки, вытянутой вдоль цветоножки с верхней (адаксиальной) стороны цветка (Tsai, 2016; Tsai et al., 2017).

Изучение морфологии поверхности вегетативных и репродуктивных органов проводилось на прижизненных препаратах листа, цветоножки, чашелистика и завязи с использованием бинокулярной лупы SteREO Lumar.V12 (Carl Zeiss, Germany), оснащенной цифровой фотокамерой AxioCam MRc5 и программным обеспечением AxioVision 4.8 (Carl Zeiss, Germany).

Для сканирующей электронной микроскопии фрагменты листа и частей цветка размером 2 × 5 мм были фиксированы в растворе 1.5% глутарового альдегида и 2% параформальдегида на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением 2% сахарозы при 0°C (Karnovsky, 1965). Затем материал промывали фосфатным буфером 4 раза с интерва-

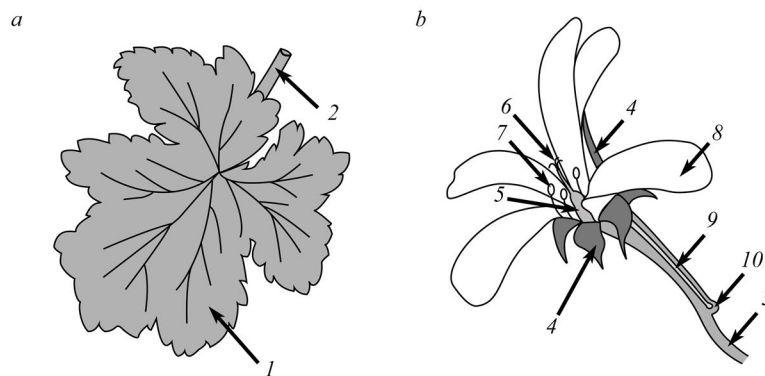


Рис. 1. Схемы листа и цветка у видов рода *Pelargonium*: *a* – лист, *b* – цветок; 1 – листовая пластинка, 2 – черешок, 3 – цветоножка, 4 – чашелистики, 5 – завязь, 6 – пестик, 7 – тычинки, 8 – лепестки, 9 – нектароносная трубка, 10 – нектарник.

Fig. 1. Leaf and flower schemes in *Pelargonium* species: *a* – leaf, *b* – flower; 1 – leaf blade, 2 – petiole, 3 – pedicel, 4 – sepals, 5 – ovary, 6 – pistil, 7 – stamens, 8 – petals, 9 – nectar tube, 10 – nectary.

лом 15 мин и помещали в 1%-ный раствор тетраоксида осмия на 0.1М фосфатном буфере (pH 7.2) с добавлением 2% сахарозы при 0°C в течение 14 ч (Glauert, Reid, 1984). Образцы обезвоживали в серии спиртов восходящей концентрации (30°, 50°, 70°, 85° и 96°) с интервалом 20 мин, затем заливали смесью изоамилацетата и этанола в соотношении 1 : 1, после чего помещали в чистый изоамилацетат на 60 мин при 20°C (Meek, 1976). Впоследствии образцы высушивали при критической точке с использованием прибора Hitachi Critical Point Dryer HCP-2 (Hitachi, Japan), помещали на столики для сканирующей электронной микроскопии и напыляли тонкий слой золота. Исследование проводили в микроскопе JSM-6390 (JEOL, Japan) с напряжением 6 кВ.

Для исследования методом световой микроскопии материал был зафиксирован так же, как и для сканирующей микроскопии. После 70° спирта образцы помещали в 2% -ный раствор уранилацетата на 70° спирте на 2.5 ч при комнатной температуре и продолжали обезвоживание в спиртах восходящей концентрации (85°, затем 96° – 3 смены с интервалом 30 мин), смеси этилового спирта с ацетоном (1 : 1) и чистом ацетоне (2 смены с интервалом 30 мин). Материал заливали в эпоксидные смолы (Fluka, Switzerland) (Mollenhauer, 1964). Полутонкие срезы для анатомического исследования были получены на приборе Reichert Ultracut R (Reichert-Jung GmbH, Austria) с использованием стеклянных ножей. Препараты окрашивали в течение 1 мин в 1% -ном растворе толуидиново-

го синего О на 1% буре и изучали с помощью светового микроскопа AxioScore.A1 с программным обеспечением для обработки изображений ZEN 2012 (Carl Zeiss, Germany).

Число ЖТ в единице площади листовой пластинки (1 мм²) подсчитывали на случайных высечках листа разных стадий развития (молодой лист, лист в период растяжения, зрелый лист). Соотношение трихом разных типов определяли на поперечных срезах листа, цветоножки, чашелистика и завязи. Частота встречаемости трихом каждого типа выражалась в процентах от общего числа трихом, попавших на срез.

Морфометрические данные о размерах ЖТ каждого типа получены с использованием программы с открытым исходным кодом для анализа и обработки изображений ImageJ 1.37v (Wayne Rasband, National Institutes of Health, USA). Статистическая обработка проводилась в программе Microsoft Office Excel 2019 (Microsoft Corporation, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характер опушения поверхности листьев и частей цветка у трех видов *Pelargonium*

Анализ поверхности листа (рис. 2), цветоножки, чашелистиков (рис. 3) и завязи (рис. 4) показал, что на этих органах встречаются железистые и нежелезистые трихомы. При этом отмечают характерные особенности, присущие опушению разных органов, а также межвидовые различия по этому признаку.

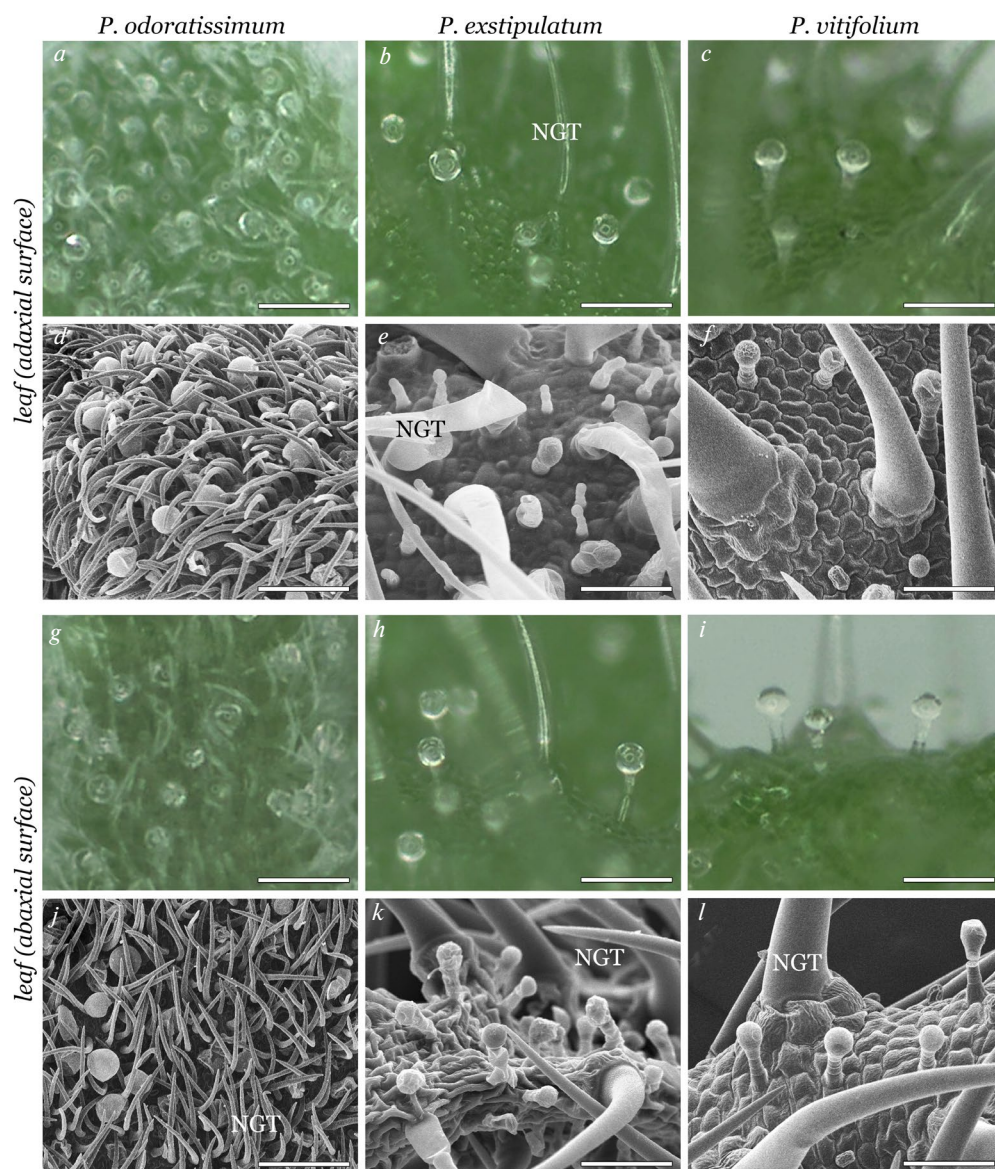


Рис. 2. Морфология и распределение трихом на поверхности у *Pelargonium*: *a–c, g–i* – данные световой микроскопии, *d–f, j–l* – данные сканирующей электронной микроскопии; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*; *a–f* – общий вид железистых трихом и простых волосков, или нежелезистых трихом (NGT) на адаксиальной поверхности листовой пластинки; *g–l* – общий вид железистых трихом и простых волосков на абаксиальной поверхности листовой пластинки.

Масштабная линейка – 100 мкм.

Fig. 2. Morphology and arrangement of trichomes on the leaf surface in *Pelargonium*: *a–c, g–i* – light microscopy, *d–f, j–l* – scanning electron microscopy. *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*. *a–f* – overview of glandular and simple hairs known as non-glandular trichomes (NGT) on the adaxial surface of the leaf blade; *g–l* – overview of glandular and non-glandular trichomes on the abaxial surface of the leaf blade.

Scale bar – 100 µm.

Лист

Частота встречаемости ЖТ различается на разных сторонах листовой пластинки: у *P. odoratissimum* она выше на абаксиальной поверхности,

тогда как у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* – на адаксиальной (рис. 5).

Показатель частоты встречаемости ЖТ меняется в онтогенезе листа. При этом наиболь-

шее количество трихом в 1 мм² было обнаружено у *P. odoratissimum* на абаксиальной поверхности молодого листа (1/3 часть окончательного размера). По мере растяжения листовой пластин-

ки частота уменьшается с 45 до 30 единиц в 1 мм² на зрелом листе. Наименьшие показатели частоты встречаемости трихом были получены для обеих поверхностей листьев *P. exstipulatum*.

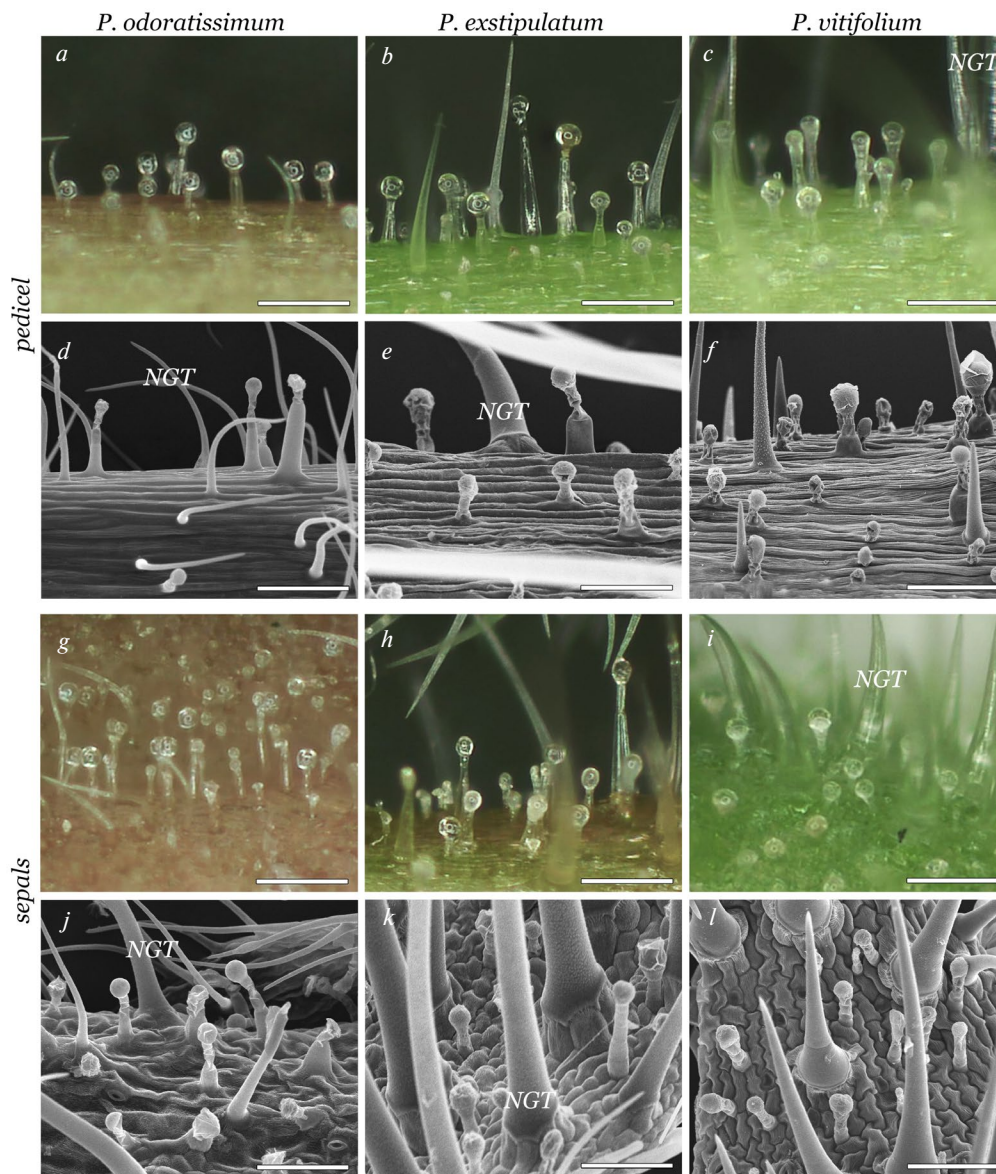


Рис. 3. Морфология и распределение трихом на цветоножке и чашелистике у *Pelargonium*: *a–c, g–i* — данные световой микроскопии, *d–f, j–l* — данные сканирующей электронной микроскопии. *a, d, g, j* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* — *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* — *P. vitifolium*. *a–f* — общий вид железистых трихом и простых волосков на цветоножке; *g–l* — общий вид железистых трихом и простых волосков на абаксиальной поверхности чашелистика.

Масштабная линейка — 100 мкм.

Fig. 3. Morphology and arrangement of trichomes on the pedicel and sepal surface in *Pelargonium*: *a–c, g–i* — light microscopy, *d–f, j–l* — scanning electron microscopy. *a, d, g, j* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* — *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* — *P. vitifolium*. *a–f* — overview of glandular and non-glandular trichomes on the pedicel; *g–l* — overview of glandular and non-glandular trichomes on the abaxial side of sepal.

Scale bar — 100 μm.

Рис. 4. Морфология и распределение трихом на завязи у *Pelargonium odoratissimum*: *a* — данные световой микроскопии, *b* — данные сканирующей электронной микроскопии. Железистые трихомы (стрелки) располагаются среди простых волосков. Масштабные линейки — 100 мкм.

Fig. 4. Morphology and arrangement of trichomes on the ovary in *Pelargonium odoratissimum*: *a* — light microscopy, *b* — scanning electron microscopy. Glandular trichomes (arrows) are located between non-glandular trichomes. Scale bars — 100 μ m.

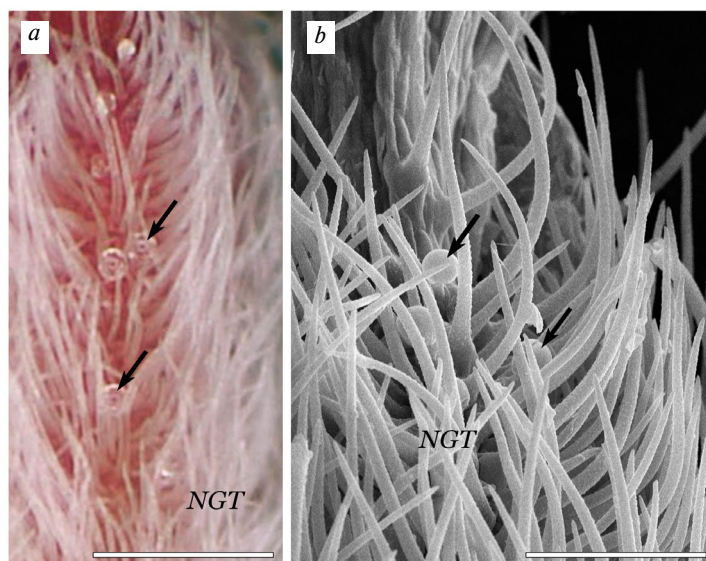
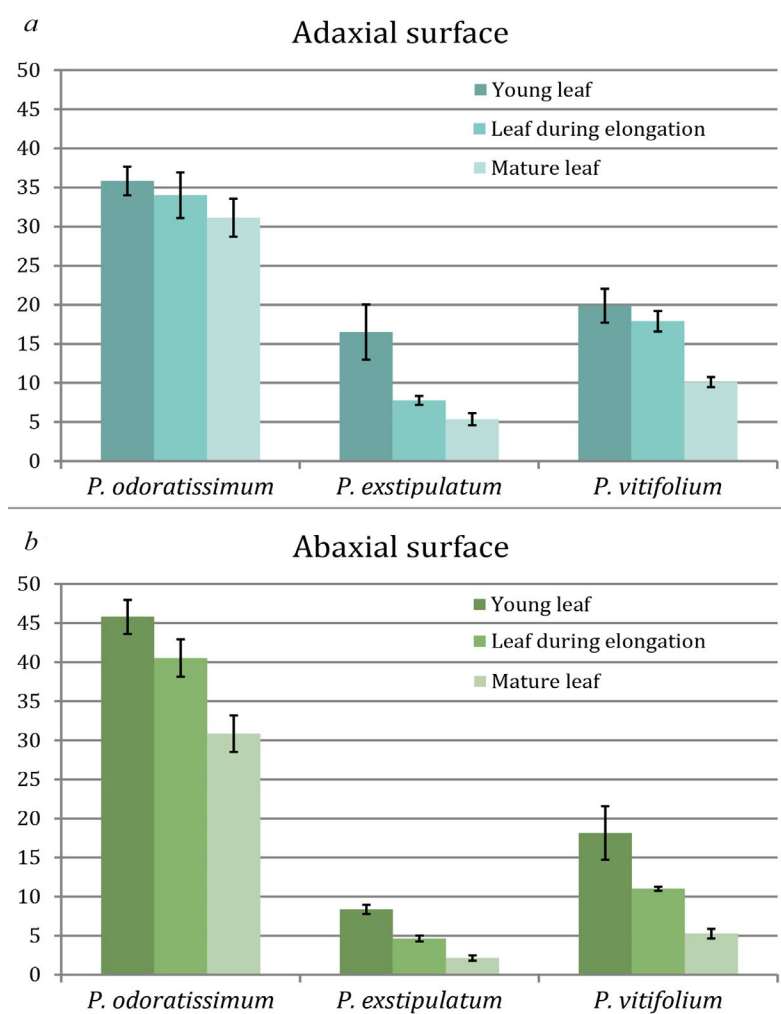


Рис. 5. Плотность распределения железистых трихом на листьях разных стадий развития (молодой лист, лист в период растяжения, зрелый лист): *a* — адаксиальная поверхность листовой пластинки, *b* — абаксиальная поверхность листовой пластинки. По горизонтали — виды *Pelargonium*, по вертикали — число железистых трихом на 1 мм². Значения представляют собой средние арифметические $\pm$ ошибки среднего, число измерений $n = 7-15$.

Fig. 5. Distribution density of glandular trichomes on leaves of different stages of differentiation (young leaf, leaf during elongation, mature leaf): *a* — adaxial surface of the leaf blade, *b* — abaxial surface of the leaf blade. X-axis — *Pelargonium* species, Y-axis — number of glandular trichomes in 1 mm². Values are presented as means $\pm$ SE, $n = 7-15$.



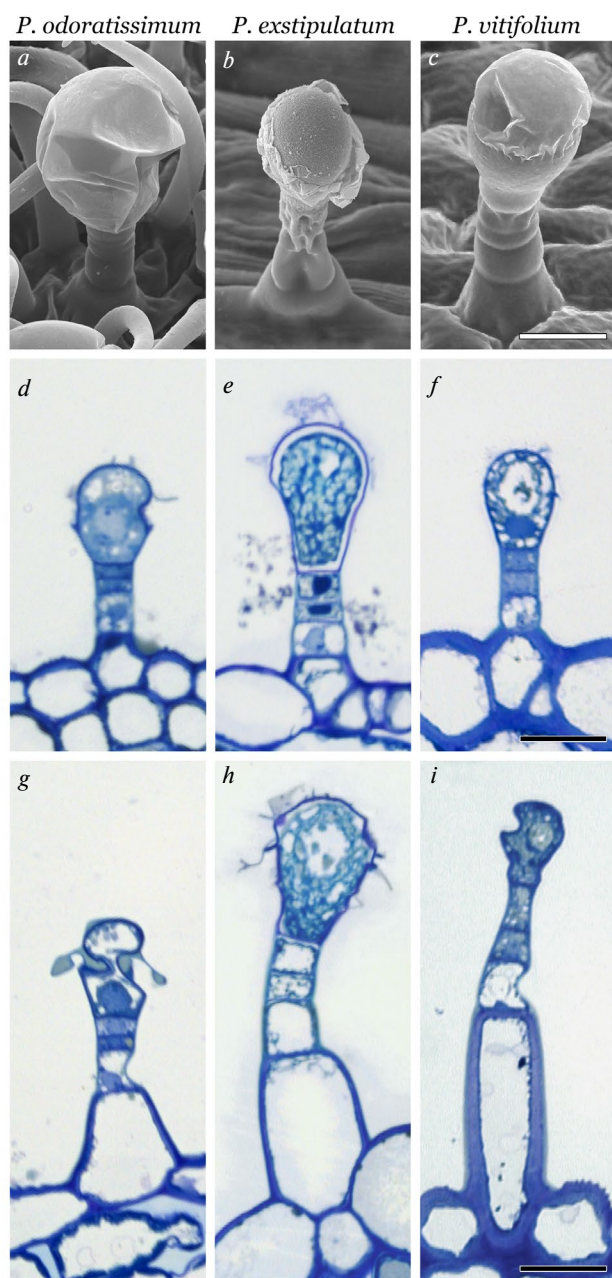


Рис. 6. Морфология и анатомия железистых трихом 1-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a–c* — сканирующая электронная микроскопия, *d–i* — световая микроскопия; *a, d, g* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h* — *P. exstipulatum*, *c, f, i* — *P. vitifolium*.

Масштабная линейка — 20 мкм.

Fig. 6. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 1st type (according to scanning electron and light microscopy data): *a–c* — scanning electron microscopy, *d–i* — light microscopy. *a, d, g* — *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h* — *P. exstipulatum*, *c, f, i* — *P. vitifolium*.

Scale bar — 20 μ m.

Простые волоски формируют густое опушение по всей поверхности листа. У *P. odoratissimum* они обычно короткие (рис. 2, *a, d, g, j*), тогда как у *P. exstipulatum* (рис. 2, *b, e, h, k*) и *P. vitifolium* (рис. 2, *c, f, i, l*) длина и диаметр волосков значительно больше.

Цветоножка и чашелистики

Железистые и нежелезистые трихомы на цветоножке располагаются равномерно, а на чашелистиках они формируются только на абаксиальной стороне. ЖТ морфологически различаются между собой (см. рис. 3). Основное их количество относится к головчатому типу. На поверхности головок присутствуют капли секрета. Изображения, полученные в сканирующем электронном микроскопе и с использованием бинокулярной лупы, демонстрируют разброс размеров секреторных структур в широких пределах. Простые волоски расположены значительно реже, чем на листе.

Завязь

ЖТ завязи у всех исследованных растений маскируются длинными простыми волосками, которые представляют собой густое опушение (см. рис. 4).

Морфология и анатомия железистых трихом

Проведенное нами исследование поверхности вегетативных и репродуктивных органов позволило установить, что ЖТ морфологически различаются. У трех изученных видов *Pelargonium* можно выделить пять типов ЖТ, отличающихся друг от друга особенностями строения (рис. 6–10), размерами (рис. 11) и частотой встречаемости (рис. 12).

Tun 1

Наиболее распространенными являются ЖТ 1-го типа (см. рис. 6). Они представляют собой многоклеточную структуру, состоящую из пяти клеток, образованных в результате периклиналильных делений. Апикальная клетка может быть овальной (*P. odoratissimum*) или грушевидной (*P. exstipulatum* и *P. vitifolium*) формы (рис. 6, *d–i*). В центральной части клетки видны округлые ядра. У трихом 1-го типа формируется крупная субкутикулярная полость в апикальной части клетки головки (рис. 6, *a, c*). Клетки 2-го и 3-го

яруса обычно одинакового размера и очень похожи друг на друга, они могут быть уплощены (*P. odoratissimum*), либо их высота приблизительно равна диаметру. Клетка 4-го яруса обычно крупнее клеток 2-го и 3-го яруса, она часто сильно вакуолизирована. Клетка 5-го яруса — базальная — обладает утолщенными латеральными стенками и может существенно растягиваться перпендикулярно оси органа (рис. 6, *g–i*). Размеры всех типов ЖТ, локализованных на разных органах, приведены на гистограммах (см. рис. 11). Трихомы 1-го типа встречаются у всех исследованных видов на всех органах (см. рис. 12). Наименьшее их число обнаруживается на завязи *P. vitifolium* (рис. 12, *l*), а наибольшее — на цветоножке *P. odoratissimum* (рис. 12, *d*).

Tun 2

ЖТ 2-го типа однорядные и головчатые (см. рис. 7, рис. 10, *a*). Апикальная клетка обычно грушевидной формы. Число клеток ножки различается и составляет от 4 до 6. Наблюдаются межвидовые различия размеров трихом (см. рис. 7, рис. 11): у *P. odoratissimum* длина трихом 2-го типа на всех органах приблизительно соответствует этому показателю у трихом 1-го типа, а у *P. exstipulatum* такая картина наблюдается только на листе, тогда как на элементах цветка трихомы 2-го типа более чем в 2 раза длиннее трихом 1-го типа. ЖТ 2-го типа встречаются редко (см. рис. 12), наибольшее их количество локализовано на чашелистиках у *P. odoratissimum*, наименьшее — на листе *P. exstipulatum*. На завязи *P. exstipulatum* они отсутствуют. У *P. vitifolium* трихомы данного типа не обнаружены.

Tun 3

Трихомы 3-го типа мелкие, состоят из 3–5 клеток, расположенных в один ряд (см. рис. 8). Все клетки трихомы обычно цилиндрической формы и приблизительно одинакового размера, однако клетка головки может вытягиваться и округляться (рис. 8, *b, d*). Над апикальной клеткой образуется небольшая субкутикулярная полость, которая разрушается при высвобождении секретированных веществ (рис. 8, *b*). Размеры трихом представлены на гистограммах (см. рис. 11). ЖТ 3-го типа у *P. odoratissimum* не обнаружены, тогда как на завязи *P. vitifolium* их доля составляет более половины и превосходит количество ЖТ 1-го типа (см. рис. 12).

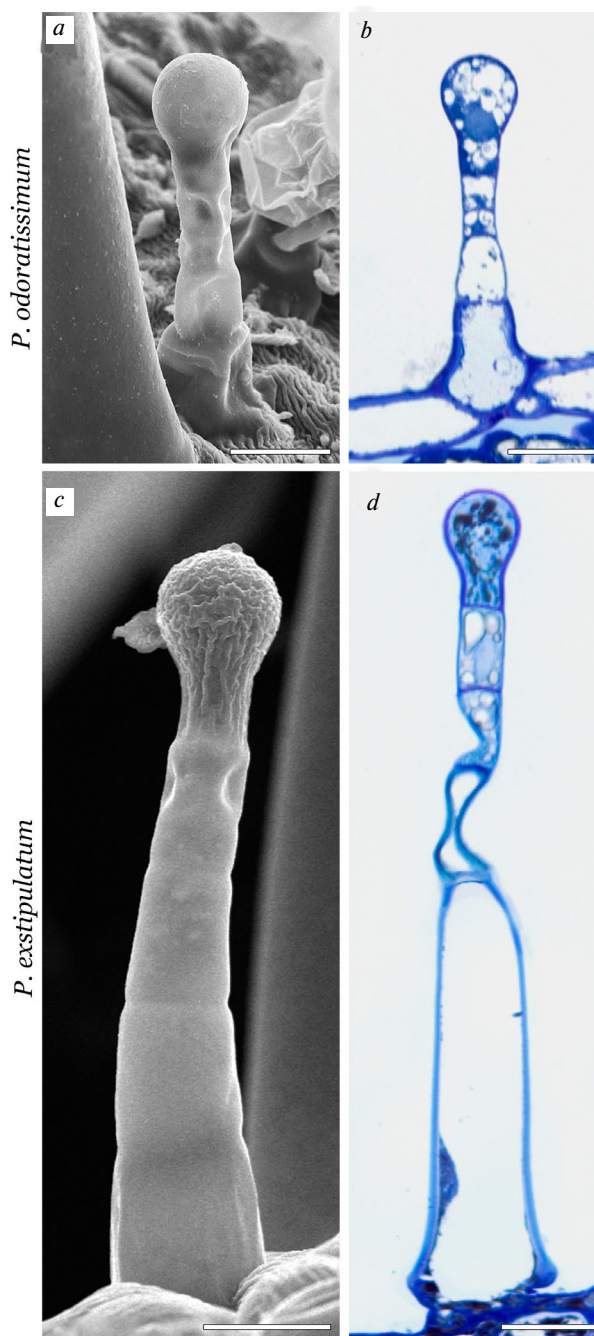


Рис. 7. Морфология и анатомия железистых трихом 2-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, c* — сканирующая микроскопия; *b, d* — световая микроскопия; *a, b* — *Pelargonium odoratissimum*; *c, d* — *P. exstipulatum*.

Масштабная линейка — 20 мкм.

Fig. 7. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 2nd type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, c* — scanning electron microscopy, *b, d* — light microscopy; *a, b* — *Pelargonium odoratissimum*; *c, d* — *P. exstipulatum*.

Scale bar — 20 μm.

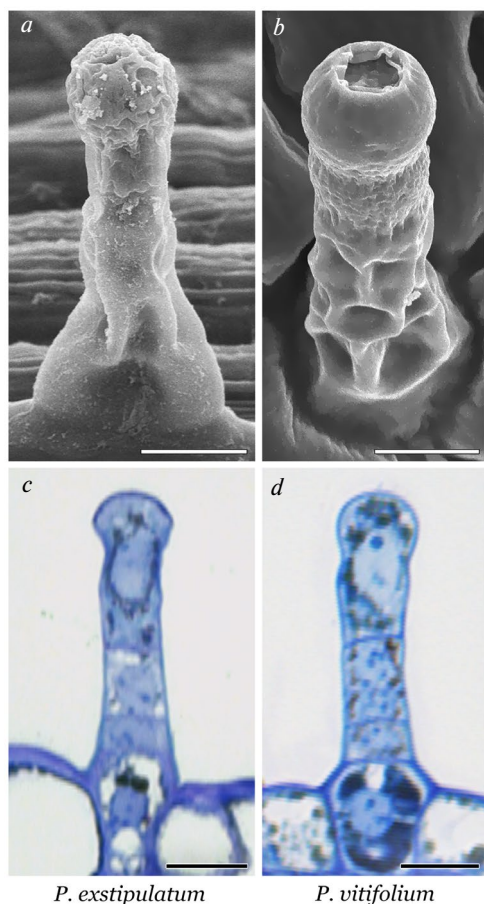


Рис. 8. Морфология и анатомия железистых трихом 3-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, b* — сканирующая микроскопия, *c, d* — световая микроскопия; *a, c* — *Pelargonium exstipulatum*, *b, d* — *P. vitifolium*.

Масштабные линейки: *a, c, d* — 10 μm , *b* — 5 μm .

Fig. 8. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 3rd type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, b* — scanning electron microscopy, *c, d* — light microscopy; *a, c* — *Pelargonium exstipulatum*, *b, d* — *P. vitifolium*.

Scale bars: *a, c, d* — 10 μm , *b* — 5 μm .

Tun 4

Трихомы 4-го типа (см. рис. 9) характеризуются асимметрией апикальной клетки, причем у *P. odoratissimum* головка имеет округлую скошенную форму (рис. 8, *c*), а у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* она слегка вытянута и наклонена вбок (рис. 8, *d, e*). Клетки 2-го и 3-го яруса похожи друг на друга, базальная клетка (4-го яруса) располагается на одном уровне с эпидермой и обычно не растягивает-

ся перпендикулярно оси органа. Средняя длина ЖТ и диаметр апикальной клетки представлены в виде гистограмм (см. рис. 11). ЖТ 4-го типа встречаются у всех исследованных видов, однако они отсутствуют на завязи (рис. 12, *j-l*).

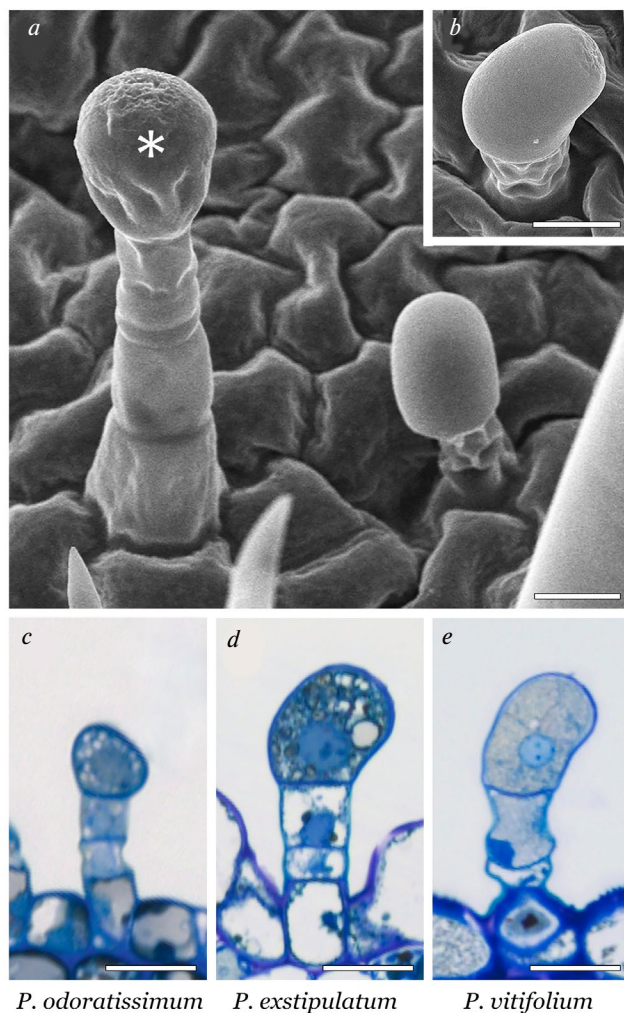


Рис. 9. Морфология и анатомия железистых трихом 4-го типа (по данным сканирующей электронной и световой микроскопии): *a, b* — сканирующая микроскопия, *c-e* — световая микроскопия; *a, b, e* — *Pelargonium vitifolium*, *c* — *P. odoratissimum*, *d* — *P. exstipulatum*. *a, b* — железистые трихомы 4-го типа рядом с железистой трихомой 1-го типа (*).

Масштабная линейка — 20 μm .

Fig. 9. Morphology and anatomy of glandular trichomes of the 4th type (according to scanning electron and light microscopy data): *a, b* — scanning electron microscopy, *c-e* — light microscopy; *a, b, e* — *Pelargonium vitifolium*, *c* — *P. odoratissimum*, *d* — *P. exstipulatum*; *a, b* — glandular trichomes of the 4th type compared with a glandular trichome of the 1st type (*). Scale bar — 20 μm .

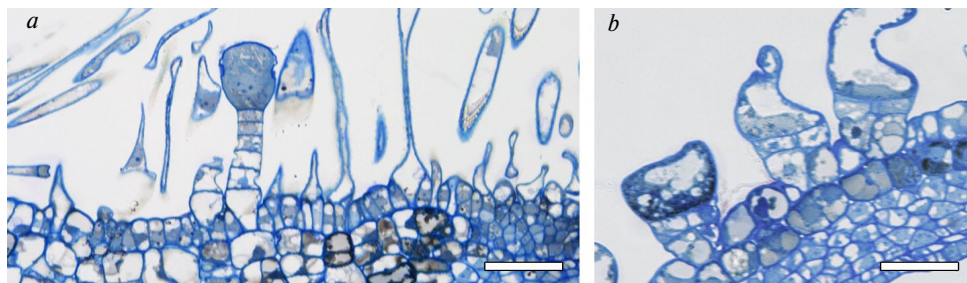


Рис. 10. Железистые трихомы на завязи *Pelargonium odoratissimum*: *a* – трихома 2-го типа, *b* – трихомы 5-го типа. Масштабная линейка – 20 мкм.

Fig. 10. Glandular trichomes on the ovary of *Pelargonium odoratissimum*: *a* – 2nd type, *b* – 5th type. Scale bar – 20 μ m.

Tun 5

Трихомы 5-го типа, в отличие от других типов трихом, обнаруженных в нашем исследовании, обладают многоярдной ножкой, состоящей из 2–5 ярусов клеток с неравномерным делением (рис. 10, *b*). Овальная головка сильно вакуолизирована и потому часто деформируется при фиксации материала для исследования. Длина и диаметр трихом указаны на гистограммах (см. рис. 11). ЖТ 5-го типа встречаются исключительно на завязи у *P. odoratissimum* (см. рис. 12).

Межвидовые различия в характере распределения железистых трихом

Морфологически отличающиеся типы ЖТ встречаются на листьях и элементах цветка в разном соотношении (см. рис. 12). Выявленные различия характерны не только для разных органов, но и для разных видов *Pelargonium*. У *P. odoratissimum* формируются четыре типа ЖТ. Из них на поверхности всех исследованных органов преобладают трихомы 1-го типа (65–75%). Доля ЖТ 2-го типа составляет от 9% на завязи до 27% на чашелистиках. Трихомы 3-го типа у *P. odoratissimum* не обнаружены. Частота встречаемости трихом 4-го типа составляет до 14% на листе и меньше на элементах цветка; на завязи этот тип отсутствует. Трихомы 5-го типа являются уникальными, они появляются только на завязи у *P. odoratissimum* и составляют 24% от общего числа ЖТ на этом органе.

На вегетативных и репродуктивных органах у *P. exstipulatum* также преобладают ЖТ 1-го типа (58–63% от общего числа трихом). Реже все-

го у этого вида встречаются трихомы 2-го типа (менее 11%). На завязи часто (42%) встречаются трихомы 3-го типа, тогда как на поверхности остальных органов их доля не велика (около 20% на цветоножке и чашелистике, а на листе лишь 4%). Доля трихом 4-го типа на листе составляет 25%, а на репродуктивных органах (за исключением завязи, где они не обнаруживаются) – лишь 6–7%.

На поверхности надземных органов у *P. vitifolium* присутствуют ЖТ трех морфологических типов. Доля 1-го типа составляет от 41 до 55% от общего числа ЖТ. На завязи у этого вида преобладают трихомы 3-го типа (53%), причем на чашелистике их встречаемость составляет всего 4%, а на остальных органах 23–37%. В то же время на чашелистике обнаруживается максимальное (среди всех видов) количество трихом 4-го типа (42%), который на остальных органах составляет 22–27% от общего числа ЖТ. Трихомы 2-го и 5-го типов у *P. vitifolium* не образуются.

ОБСУЖДЕНИЕ

У изученных нами видов *Pelargonium* на поверхности надземных органов (листьев и частей цветка) присутствует опушение, представленное железистыми трихомами и простыми волосками. Для других растений из сем. Geraniaceae также характерно формирование опушения (Fiz et al., 2006; Aedo et al., 2007; Aedo, 2012).

Известно, что трихомы выполняют у растений ряд важных экологических функций (Duke et al., 2000; Lange, 2015; Muravnik et al., 2021). Они участвуют в защите от неблагоприятных абиотиче-

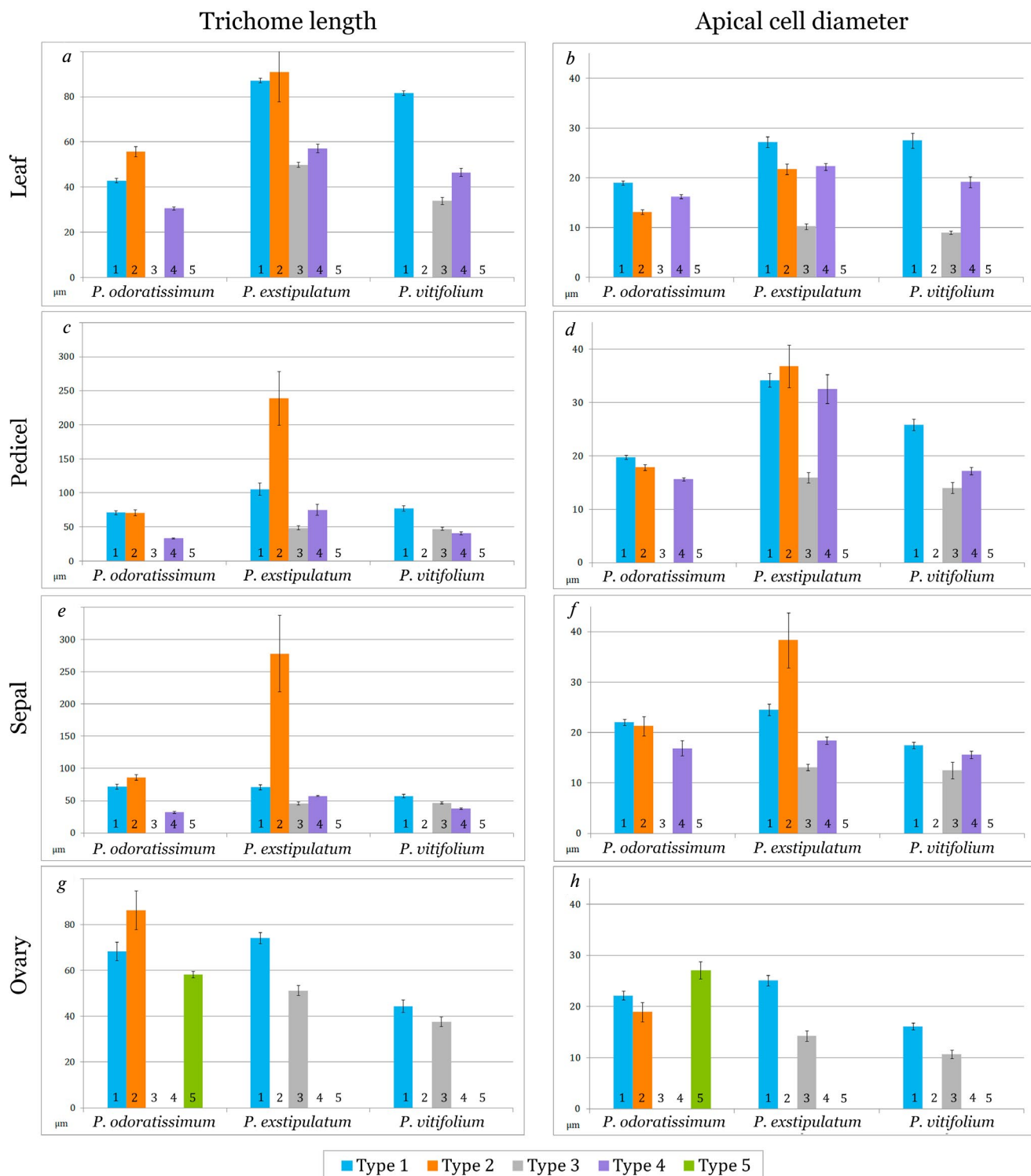


Рис. 11. Длина железистых трихом и диаметр секреторной клетки головки у трех видов *Pelargonium*: *a, b* – лист, *c, d* – цветоножка, *e, f* – чашелистик, *g, h* – завязь. По горизонтали – виды *Pelargonium*, по вертикали – длина (*a, c, e, g*) и диаметр (*b, d, f, h*), μm. Значения представляют собой средние арифметические ± ошибка среднего, число измерений *n* = 10–75.

Fig. 11. Length of glandular trichomes and diameter of the secretory cell in three *Pelargonium* species: *a, b* – leaf, *c, d* – pedicel, *e, f* – sepals, *g, h* – ovary. *X*-axis – *Pelargonium* species, *Y*-axis – length (*a, c, e, g*) and diameter (*b, d, f, h*), μm. Values are presented as means ± SE, *n* = 10–75.

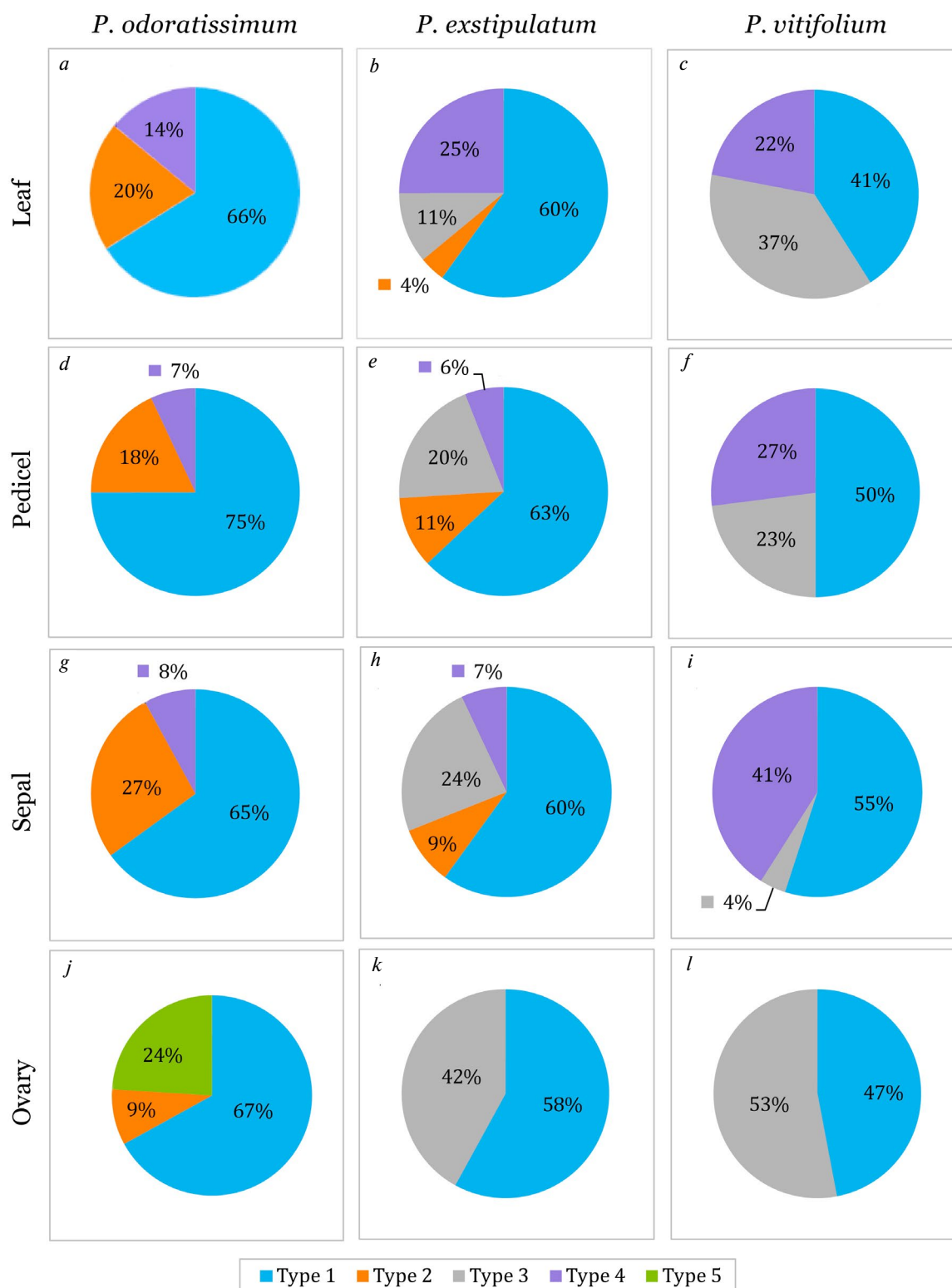


Рис. 12. Процентное соотношение железистых трихом разных типов, локализованных на разных органах: *a–c* – лист, *d–f* – цветоножка, *g–i* – чашелистик, *j–l* – завязь; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*.

Fig. 12. Percentage of different types of glandular trichomes on different organs: *a–c* – leaf, *d–f* – pedicel, *g–i* – sepal, *j–l* – ovary; *a, d, g, j* – *Pelargonium odoratissimum*, *b, e, h, k* – *P. exstipulatum*, *c, f, i, l* – *P. vitifolium*.

ских факторов среды (Tattini et al., 2000; Xiao et al., 2017), способствуют выведению избытков солей (Barhoumi et al., 2008; Chen et al., 2023; Koteyeva et al., 2023), препятствуют поеданию растений травоядными насекомыми (Agren, Schemske, 1994; Løe et al., 2006), оказывают фунгицидное (Kujur et al., 2020) и инсектицидное действие (El Aanachi et al., 2020). У насекомоядных растений ЖТ обеспечивают выработку ферментов для переваривания добычи (Vassilyev, Muravnik, 1988; Freund et al., 2022). Кроме того, одной из важнейших функций секреторной ткани является привлечение опылителей (Wagner, 1991; Werker, 2000; Muravnik et al., 2021). ЖТ отличаются способностью синтезировать биологически активные вещества, которые обеспечивают выполнение вышеперечисленных функций (Wagner, 1991; Lis-Balchin, 1996; Tattini et al., 2000; Schillmiller et al., 2008; Abbas et al., 2017; Bergman et al., 2020).

По нашим данным, при формировании отдельных листьев *Pelargonium* не происходило увеличения частоты встречаемости ЖТ, из чего мы сделали вывод об их заложении лишь на ранних этапах развития листовой пластинки. Такая же картина наблюдалась у представителей других таксонов: на стадии растяжения плотность распределения трихом по поверхности органа снижалась (Werker et al., 1993).

Нами было установлено, что частота встречаемости ЖТ на абаксиальной поверхности листа у *P. odoratissimum* выше, чем на адаксиальной, а у *P. exstipulatum* и *P. vitifolium* зависимость обратная. В работе Ko et al. (2007) были выявлены различия морфологических типов трихом, расположенных на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа. Большее разнообразие структурных элементов абаксиальной поверхности является обычным явлением для представителей разных таксонов (Babosha et al., 2023). В том числе у гибрида *Pelargonium capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* обнаружено, что ЖТ локализируются преимущественно на абаксиальной стороне листовой пластинки (Eiasu et al., 2012). У *P. peltatum* и некоторых других видов пеларгоний авторы отмечали приуроченность секреторных структур к жилкам листа (Tahir et al., 1994; Cho et al., 1999).

У изученных нами трех видов *Pelargonium* опушение оказалось весьма неоднородным: оно включает как простые волоски, так и морфологически различающиеся ЖТ. Мы выделили пять

типов трихом, которые отличаются друг от друга числом клеток, размерами, локализацией, а также формированием субкутикулярной полости. Из работ, опубликованных ранее, известно несколько морфологических типов трихом у видов *Pelargonium*. Tahir et al. (1994) выделяют три типа ЖТ у *P. trifidum* и два типа у *P. pulverulentum*; по два типа ЖТ обнаружено у *P. peltatum* (Cho et al., 1999), у *P. fragrans* (Ko et al., 2007) и у гибрида *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* (Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012). Romitelli и Martins (2012) описали у *P. graveolens* лишь один тип ЖТ, тогда как Boukhris et al. (2013) выделили три типа головчатых и один тип пельтатных трихом у этого вида. В каждой из перечисленных выше публикаций авторы рассматривают лишь конкретные виды и выделяют небольшое число типов трихом, поэтому распространить эти классификации на всех представителей рода не представляется возможным. В связи с этим нами была предложена другая классификация, в которую вошли пять морфологических типов трихом, встречающихся у трех исследованных видов *Pelargonium*.

Трихомы первых четырех типов являются одноклеточными с одноклеточной головкой. Это совпадает с литературными данными, полученными ранее Tahir et al. (1994) для 11 видов *Pelargonium*, а также другими авторами, изучавшими поверхностные секреторные структуры у разных представителей рода (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Romitelli, Martins, 2012; Boukhris et al., 2013). У *P. odoratissimum* на завязи присутствует уникальный 5-й тип трихом с многорядной ножкой, который до настоящего времени не был описан у других видов *Pelargonium*. Формирование многорядной ножки у ЖТ растений этого рода нами было обнаружено впервые и требует подтверждения в дальнейших исследованиях и более детального изучения.

Трихомы 1-го типа наиболее распространены и встречаются у всех исследованных нами видов на всех органах. Морфологически они напоминают головчатые трихомы, представленные в работах других авторов (Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013).

Одной из структурных особенностей ЖТ 1-го и 3-го типов у изученных нами видов является формирование субкутикулярной полости. При этом у 1-го типа она большая и охватывает более половины секреторной клетки, а у 3-го типа субкутикулярная полость обычно локализуется

лишь в апикальной части головки. Другие авторы также отмечают присутствие секреторной полости у видов *Pelargonium* (Ko et al., 2007; Boukhris et al., 2013).

При разделении ЖТ на типы авторы часто опираются на признак высоты (длины) трихом (Cho et al., 1999; Ko et al., 2007; Eiasu et al., 2012) либо объясняют различия в высоте разными стадиями развития каждой трихомы (Ko et al., 2007). По нашим наблюдениям, высота ЖТ может существенно различаться в зависимости от их морфологического типа и локализации (рис. 11). У *P. exstipulatum* трихомы 2-го типа хотя и варьируют по этому признаку, тем не менее, являются самыми длинными ЖТ. С другой стороны, самыми короткими среди всех изученных оказались трихомы 4-го типа, обнаруженные у *P. odoratissimum*.

Трихомы 3-го типа в нашей классификации представляют собой один ряд клеток цилиндрической формы, верхняя из которых имеет слегка округлую форму. В литературе, посвященной видам *Pelargonium*, такой тип трихом встречается на электронно-микроскопических снимках листа гибрида *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* (Eiasu et al., 2012), однако словесное описание, предложенное в тексте статьи для этих трихом, соответствует нашему 4-му типу, который авторы не выделяют. Также ЖТ 4-го типа встречаются на иллюстрациях в работах других исследователей, однако рассматриваются они как стадии развития трихом других типов и не описаны в качестве отдельного типа (Ko et al., 2007; Boukhris et al., 2013).

В отличие от других авторов (Eiasu et al., 2012; Boukhris et al., 2013) мы не обнаружили у исследованных видов пельтатных трихом. Согласно описанию, представленному в работе Feng et al. (2021), такие ЖТ характеризуются наличием короткой ножки из 1 или 2 клеток, а также крупной многоклеточной секреторной головки. В исследовании Eiasu et al. (2012) трихомы, названные пельтатными, описаны как структуры, состоящие из 5 клеток, из которых одна является базальной, три — клетками ножки, и одна апикальная клетка — секреторной. В исследовании Boukhris et al. (2013) авторы указывают, что трихомы, которые они относят к пельтатным, имеют длинную ножку и крупную уплощенную головку, клетки которой не видны отчетливо. Опираясь на приня-

тые в литературе описания пельтатных трихом (Werker, 2000; Muravnik, Shavarda, 2011; Feng et al., 2021), мы можем предположить, что употребление этого термина в отношении ЖТ у *Pelargonium* не обосновано, а их присутствие нуждается в подтверждении на примере разных представителей рода.

Сведения о размерах железистых трихом *Pelargonium* в литературе приводятся редко. Ko et al. (2007) выделяли два типа ЖТ у *Pelargonium* × *fragrans*, высотой около 90 мкм и более 280 мкм, с диаметром головки около 30 мкм в обоих случаях. У крупных трихом *P. capitatum* × *P. radens* cv. *Rose* диаметр составлял около 50 мкм (Eiasu et al., 2012). Наши измерения показали, что максимальный диаметр секреторной клетки составляет 35–40 мкм у трихом 2-го типа *P. exstipulatum*. Согласно полученным данным, этот признак достаточно стабилен в рамках каждого морфологического типа трихом, а различия, вероятнее всего, обусловлены стадией развития отдельной трихомы (Ko et al., 2007).

Литературных данных о приуроченности разных типов трихом к определенным органам у представителей Geraniaceae в настоящее время недостаточно, так как исследователи обычно обращали внимание на трихомы листа, а элементы цветка упоминались только в единичных работах (Cho et al., 1999; Boukhris et al., 2013).

Различия в характере опушения связаны с локализацией его на разных органах. У трех исследованных видов *Pelargonium* листья и элементы цветка различаются между собой, однако на них обычно присутствуют все морфологические типы трихом, характерные для данного вида. Минимальное разнообразие морфологических типов ЖТ характерно для завязей. В литературе известны случаи, когда у растений присутствует четкое разделение типов ЖТ по органам (Giuliani, Maleci Bini, 2008; Kostina, Muravnik, 2014; Muravnik et al., 2021) либо, напротив, трихомы разного строения соседствуют на одном органе (Mehra, Kulkarni, 1989; Werker et al., 1993; Cho et al., 1999). Это может быть обусловлено как особенностями формирования секреторных структур, так и различием в выполняемых ими функциях.

В ходе исследования мы обнаружили межвидовые различия по признаку морфологии ЖТ и состава их типов на разных органах у изученных видов. Так, вид *P. exstipulatum* показывает наи-

большее разнообразие типов ЖТ (представлены четыре типа трихом на всех органах, кроме завязи), в отличие от *P. odoratissimum* (на большинстве органов представлено три типа) и *P. vitifolium* (отсутствуют третий и пятый типы трихом) (рис. 12). На межвидовые различия указывают также работы наших предшественников (Tahir et al., 1994; Romitelli, Martins, 2012). Таким образом, межвидовые различия морфологических типов ЖТ, а также их локализация на поверхности листьев и частей цветка являются таксоноспецифичными признаками на уровне вида и могут быть использованы в качестве диагностического признака при описании таксона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Так же как у многих видов цветковых растений на поверхности листьев и частей цветка у трех представителей рода *Pelargonium* присутствует опушение. Оно состоит из простых волосков и железистых трихом пяти морфологических типов. Нами начата разработка классификации типов железистых трихом у растений *Pelargonium*, которая нуждается в уточнении на большем числе видов этого рода. Выделено пять типов ЖТ, среди которых все, за исключением 3-го типа, головчатые однорядные, тогда как трихомы 3-го типа являются цилиндрическими однорядными. Трихомы 5-го типа представляют собой головчатые структуры с многорядной ножкой. Для того, чтобы понять особенности функционирования железистых трихом разных морфологических типов, необходимо установить ультраструктурную характеристику клеток, входящих в состав этих секреторных структур, и идентифицировать химический состав выделяемого ими секрета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Гос. задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (№ 124020100138-4). Растительный материал для исследования предоставлен сотрудниками оранжереи Ботанического сада им. Петра Великого БИН РАН. Работа выполнялась на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН. Авторы благодарят анонимного рецензента за комментарии к рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbas F., Ke Y., Yu R., Yue Y., Amanullah S., Jahangir M.M., Fan Y. 2017. Volatile terpenoids: multiple functions, biosynthesis, modulation and manipulation by genetic engineering. — *Planta*. 246 (5): 803–816. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2749-x>
- Aedo C. 2012. Revision of *Geranium* (Geraniaceae) in the New World. — *Syst. Bot. Monographs*. 95: 1–550.
- Aedo C., García M.Á., Alarcón M.L., Aldasoro J.J., Navarro C. 2007. Taxonomic revision of *Geranium* subsect. *Mediterranea* (Geraniaceae). — *Syst. Bot.* 32 (1): 93–128.
- Agren J., Schemske D.W. 1994. Evolution of trichome number in a naturalized population of *Brassica rapa*. — *Am. Nat.* 143 (1): 1–13.
- Arshad M., Silvestre J., Merlina G., Dumat C., Pinelli E., Kallerhoff J. 2011. Thidiazuron-induced shoot organogenesis from mature leaf explants of scented *Pelargonium capitatum* cultivars. — *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 108 (2): 315–322. <https://doi.org/10.1007/s11240-011-0045-1>
- Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Kumachova T.K. 2023. Micromorphology of the Leaf Epidermis Surface in Some *Pyrinae* Species (Rosaceae). — *Bot. Zhurn.* 108 (1): 23–36. <https://doi.org/10.31857/s0006813623010027>
- Barhoumi Z., Djebali W., Abdelly C., Chaibi W., Smaoui A. 2008. Ultrastructure of *Aeluropus littoralis* leaf salt glands under NaCl stress. — *Protoplasma*. 233 (3–4): 195–202. <https://doi.org/10.1007/s00709-008-0003-x>
- Bautista M., Madrigal-Santillan E., Morales-Gonzalez A., Gayosso-De-Lucio J.A., Madrigal-Bujaidar E., Chamorro-Cevallos G., Alvarez-Gonzalez I., Benedi J., Aguilar-Faisal J.L., Morales-Gonzalez J.A. 2015. An alternative hepatoprotective and antioxidant agent: the *Geranium*. — *Afr. J. Tradit. Complement. Altern. Med.* 12 (4). <https://doi.org/10.4314/ajtcam.v12i4.15>
- Bergman M.E., Chavez A., Ferrer A., Phillips M.A. 2020. Distinct metabolic pathways drive monoterpenoid biosynthesis in a natural population of *Pelargonium graveolens*. — *J. Exp. Bot.* 71 (1): 258–271. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz397>
- Boukhatef M.N., Kameli A., Saidi F. 2013. Essential oil of Algerian rose-scented geranium (*Pelargonium graveolens*): Chemical composition and antimicrobial activity against food spoilage pathogens. — *Food Control*. 34 (1): 208–213. <https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2013.03.045>
- Boukhris M., Ben Nasri-Ayachi M., Mezghani I., Bouaziz M., Boukhris M., Sayadi S. 2013. Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). — *Ind. Crops Prod.* 50: 604–610. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.08.029>

- Busmann R.W., Glenn A., Sharon D., Chait G., Díaz D., Pourmand K., Jonat B., Somogy S., Guardado G., Aguirre C. 2011. Antibacterial activity of northern Peruvian medicinal plants. — *Ethnobot. Res. Appl.* 9: 67–96.
- Busmann R.W., Sharon D. 2006. Traditional medicinal plant use in Loja province, Southern Ecuador. — *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 2: 44.
<https://doi.org/10.1186/1746-4269-2-44>
- Ćavar S., Maksimović M. 2012. Antioxidant activity of essential oil and aqueous extract of *Pelargonium graveolens* L'Her. — *Food Control.* 23 (1): 263–267.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.07.031>
- Chen X., Wegner L.H., Gul B., Yu M., Shabala S. 2023. Dealing with extremes: insights into development and operation of salt bladders and glands. — *Crit. Rev. Plant Sci.* 43 (3): 158–170.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2023.2285536>
- Cho B.-S., Ko K.-N., Kim E.-S. 1999. Ultrastructural study of glandular trichomes in *Pelargonium peltatum*. — *Appl. Microsc.* 29 (1): 125–136.
- Dudareva N., Pichersky E. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. — *Plant Physiol.* 122 (3): 627–633.
- Duke S., Canel C., Rimando A., Telle M., Duke M., Paul R. 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. — *Adv. Bot. Res.* 31: 121–151.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31008-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31008-4)
- Eiasu B.K., Steyn J.M., Soundy P. 2012. Physiomorphological response of rose-scented geranium (*Pelargonium* spp.) to irrigation frequency. — *S. Afr. J. Bot.* 78: 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.013>
- El Aanachi S., Gali L., Nacer S.N., Bensouici C., Dari K., Aassila H. 2020. Phenolic contents and in vitro investigation of the antioxidant, enzyme inhibitory, photoprotective, and antimicrobial effects of the organic extracts of *Pelargonium graveolens* growing in Morocco. — *Bio-catal. Agric. Biotechnol.* 29: 101819.
- Ercil D., Kaloga M., Radtke O.A., Sakar M.K., Kiderlen A.F., Kolodziej H. 2005. O-galloyl flavonoids from *Geranium pyrenaicum* and their *in vitro* antileishmanial activity. — *Turk. J. Chem.* 29 (4): 437–443.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. — *New Phytol.* 108: 229–257.
- Feng Z., Bartholomew E.S., Liu Z., Cui Y., Dong Y., Li S., Wu H., Ren H., Liu X. 2021. Glandular trichomes: new focus on horticultural crops. — *Hortic. Res.* 8 (1): 158.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00592-1>
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M.L., Aldasoro J.J. 2006. Phylogenetic relationships and evolution in *Erodium* (Geraniaceae) based on trnL-trnF sequences. — *Syst. Bot.* 31 (4): 739–763.
- Freund M., Graus D., Fleischmann A., Gilbert K.J., Lin Q., Renner T., Stigloher C., Albert V.A., Hedrich R., Fukushima K. 2022. The digestive systems of carnivorous plants. — *Plant Physiol.* 190 (1): 44–59.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac232>
- Giuliani C., Maleci Bini L. 2008. Insight into the structure and chemistry of glandular trichomes of Labiatae, with emphasis on subfamily Lamioideae. — *Plant Syst. Evol.* 276: 199–208.
- Glauert A., Reid N. 1984. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. — *Pract. Methods Electron Microsc.* 3 (part 1).
- Huchelmann A., Boutry M., Hachez C. 2017. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. — *Plant Physiol.* 175 (1): 6–22.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.00727>
- Ilyina L.P., Antsupova T.P. 2016. Tannins representatives family Geraniaceae of Buryatia. — *International Research Journal.* 5 (47): 73–74.
<https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>
- Jeiter J., Hilger H.H., Smets E.F., Weigend M. 2017. The relationship between nectaries and floral architecture: a case study in Geraniaceae and Hypseocharitaceae. — *Ann. Bot.* 120 (5): 791–803.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx101>
- Jurkstiene V., Kondrotas A., Kevelaitis E. 2007. Immunostimulatory properties of bigroot geranium (*Geranium macrorrhizum* L.) extract. — *Medicina (Kaunas).* 43: 60–64.
<https://doi.org/10.3390/medicina43010008>
- Karnovsky J.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 27 (1): 137–138.
- Ko K.N., Lee K.W., Lee S.E., Kim E.S. 2007. Development and ultrastructure of glandular trichomes in *Pelargonium* × *fragrans* 'Mabel Grey' (Geraniaceae). — *J. Plant. Biol.* 50 (3): 362–368.
<https://doi.org/10.1007/BF03030668>
- Kostina O., Muravnik L. 2014. Structure and chemical content of the trichomes in two *Doronicum* species (Asteraceae). — *Modern phytomorphology 3rd international conference on plant morphology.* 5: 167–171.
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Berim A., Gang D.R., Edwards G.E. 2023. Structural diversity in salt excreting glands and salinity tolerance in *Oryza coarctata*, *Sporobolus anglicus* and *Urochondra setulosa*. — *Planta.* 257 (1): 9.
- Kujur A., Kumar A., Yadav A., Prakash B. 2020. Antifungal and aflatoxin B1 inhibitory efficacy of nanoencapsulated *Pelargonium graveolens* L. essential oil and its mode of action. — *LWT.* 130: 109619.
- Lange B.M. 2015. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity. — *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 139–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>
- Li D., Yao L. 2005. Structure and development of glandular trichomes in *Pelargonium fragrans*. — *J. Shanghai Jiaotong Univ. (Agric. Sci.).* 23: 217–222.

- Lis-Balchin M.T. 1996. A chemotaxonomic reappraisal of the Section *Ciconium Pelargonium* (Geraniaceae). — S. Afr. J. Bot. 62 (5): 277–279.
[https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30657-8](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30657-8)
- Lis-Balchin M., Roth G. 2000. Composition of the essential oils of *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, and *P. × fragrans* (Geraniaceae) and their bioactivity. — Flavour Fragr. J. 15.
[https://doi.org/10.1002/1099-1026\(200011/12\)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/1099-1026(200011/12)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W)
- Løe G., Toräng P., Gaudeul M., Ågren J. 2006. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. — Oikos. 116 (1): 134–142.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15022.x>
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. — S. Afr. J. Bot. 76 (4): 612–631.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Meek G.A. 1976. Practical electron microscopy for biologists.
- Mehra K.R., Kulkarni A.R. 1989. Floral trichomes in some members of Bignoniaceae. — Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.). 99 (2): 97–105.
- Mollenhauer H.H. 1964. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. — Stain Technol. 39: 111.
- Moyo M., Koetle M.J., Van Staden J. 2014. Photoperiod and plant growth regulator combinations influence growth and physiological responses in *Pelargonium sidoides* DC. — In Vitro Cell Dev. Biol. Plant. 50 (4): 487–492.
- Muhlemann J.K., Klempien A., Dudareva N. 2014. Floral volatiles: from biosynthesis to function. — Plant Cell Environ. 37 (8): 1936–1949.
- Muravnik L.E., Mosina A.A., Zaporozhets N.L., Bhat-tacharya R., Saha S., Ghissing U., Mitra A. 2021. Glandular trichomes of the flowers and leaves in *Millingtonia hortensis* (Bignoniaceae). — Planta. 253:13.
<https://doi.org/10.1007/s00425-020-03541-9>
- Muravnik L.E., Shavarda A.L. 2011. Pericarp Peltate Trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: Histochemistry, Ultrastructure, and Chemical Composition. — Int. J. Plant Sci. 172 (2): 159–172.
<https://doi.org/10.1086/657646>
- Radulović N.S., Stojković M.B., Mitić S.S., Randjelović P.J., Ilić I.R., Stojanović N.M., Stojanović-Radić Z.Z. 2012. Exploitation of the Antioxidant Potential of *Geranium macrorrhizum* (Geraniaceae): Hepatoprotective and Antimicrobial Activities. — Nat. Prod. Commun. 7 (12).
<https://doi.org/10.1177/1934578x1200701218>
- Romitelli I., Martins M.B.G. 2012. Comparison of leaf morphology and anatomy among *Malva sylvestris* ("gerânio-aromático"), *Pelargonium graveolens* ("falsa-malva") and *Pelargonium odoratissimum* ("gerânio-de-cheiro"). — Rev. Bras. Plantas Med. 15: 91–97.
<https://doi.org/10.1590/S1516-05722013000100013>
- Schilmiller A.L., Last R.L., Pichersky E. 2008. Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds. — Plant J. 54 (4): 702–711.
- Seker M.E., Ay E., Akta S.K.A., R H.U., Efe D. 2021. First determination of some phenolic compounds and antimicrobial activities of *Geranium ibericum* subsp. *juba-tum*: A plant endemic to Turkey. — Turk. J. Chem. 45 (1): 60–70.
<https://doi.org/10.3906/kim-2005-38>
- Sharopov F., Ahmed M., Satyal P., Setzer W.N., Wink M. 2017. Antioxidant activity and cytotoxicity of methanol extracts of *Geranium macrorrhizum* and chemical composition of its essential oil. — Journal of Medicinally Active Plants. 5 (2): 53–58.
- Singh P., Srivastava B., Kumar A., Kumar R., Dubey N.K., Gupta R. 2008. Assessment of *Pelargonium graveolens* oil as plant-based antimicrobial and aflatoxin suppressor in food preservation. — J. Sci. Food Agric. 88 (14): 2421–2425.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.3342>
- Song C., Ma L., Zhao J., Xue Z., Yan X., Hao C. 2022. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to Volatiles from a Non-host Plant, *Geranium, Pelargonium × hortorum* (Geraniaceae). — J. Agric. Food Chem. 70 (20): 5982–5992.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c08165>
- Tahir S.S., Liz-Balchin M., Husain S.Z., Rajput M.T.M. 1994. SEM studies of trichomes types in representative species of the sect. *Polyactium* and sect. *Ligularia* in the genus *Pelargonium* L'Hérit., (Geraniaceae). — Pak. J. Bot. 26: 397–407.
- Tattini M., Gravano E., Pinelli P., Mulinacci N., Romani A. 2000. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation. — New Phytol. 148 (1): 69–77.
- Tsai T. 2016. The receptacular nectar tubes of *Pelargonium* (Geraniaceae): A study of development, length variation, and histology. Master's Theses. 950 p.
- Tsai T., Diggle P., Frye H., Jones C. 2017. Contrasting lengths of *Pelargonium* floral nectar tubes result from late differences in rate and duration of growth. — Ann. Bot. 121.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx171>
- Vassilyev A., Muravnik L. 1988. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) relative to their function. I. The changes during maturation. — Ann. Bot. 62 (4): 329–341.
- Wagner G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. — Plant Physiol. 96 (3): 675–679.
- Werker E. 2000. Trichome diversity and development. — Adv. Bot. Res. 31: 1–35.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Werker E., Putievsky E., Ravid U., Dudai N., Katzir I. 1993. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae). — Ann. Bot. 71 (1): 43–50.

- Xiao K., Mao X., Lin Y. 2017. Trichome, a Functional Diversity Phenotype in Plant. — *Mol. Biol.* 6: 183.
<https://doi.org/10.4172/2168-9547.1000183>
- Yohana R., Chisulumi P.S., Kidima W., Tahghighi A., Maleki-Ravasan N., Kweka E.J. 2022. Anti-mosquito properties of *Pelargonium roseum* (Geraniaceae) and *Juniperus virginiana* (Cupressaceae) essential oils against dominant malaria vectors in Africa. — *Malar. J.* 21 (1): 1–15.
- Zambrana N., Bussmann R., Romero C. 2020. *Pelargonium odoratissimum* (L.) L'Hér. *Pelargonium roseum* Willd. *Pelargonium zonale* (L.) L'Hér. Geraniaceae. — In: *Ethnobotany of the Andes*. P. 1385–1390.

GLANDULAR TRICHOMES OF LEAVES AND FLOWERS IN THREE *PELARGONIUM* SPECIES (GERANIACEAE)

U. A. Ryabukha^{1,*}, L. E. Muravnik¹

¹Komarov Botanical Institute RAS
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: URyabukha@binran.ru

We investigated glandular trichomes located on leaves and flowers of three *Pelargonium* (Geraniaceae) species: *P. odoratissimum*, *P. exstipulatum* and *P. vitifolium*. The aim of our research was to study the morphology and anatomy of the secretory structures located on aboveground parts of these plants, to specify their localization and frequency of occurrence, and to identify interspecific differences in their structure and distribution. The plant material was collected from greenhouses of the Komarov Botanical Institute RAS and examined using the methods of light microscopy and scanning electron microscopy. Glandular trichomes and simple hairs occur on the surface of leaves and flower elements. The glandular trichomes are the most frequent on the leaves of *P. odoratissimum*. According to our data, there is no *de novo* formation of trichomes during the leaf elongation. Five morphological types of glandular trichomes were described. Most of them are uniseriate and capitate (except for the third and fifth types). The trichomes of the third type are straight, while the trichomes of the fifth type are biseriate. The first type is the most frequent, as it can be found on the surface of all organs in every of the investigated species. The trichomes of the first and the third types can form a subcuticular secretory cavity. We have also revealed a unique fifth type of glandular trichomes with a multiseriate stalk that was not described before. The length of glandular trichomes can vary widely (especially in the second type), and the diameter of the secretory cell is a stable character within each morphological type. The largest diversity of trichomes is found in *P. exstipulatum*, the least in *P. vitifolium*. We also described interspecific differences in the morphology and localization of certain trichome types. This feature can be used for taxonomical purposes.

Keywords: *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, *P. vitifolium*, Geraniaceae, glandular trichomes, morphology, anatomy, trichome arrangement, scanning electron microscopy, light microscopy, morphometry

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (No. 124020100138-4) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. The plant material for the study was provided by the staff of the greenhouse of the Peter the Great Botanical Garden (BIN RAS). We appreciate the Core Centre “Cell and Molecular Technology in the Plant Science” at the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg) for provision of equipment for light and electron microscopy. We also thank the anonymous reviewer for their work on this manuscript.

REFERENCES

- Abbas F., Ke Y., Yu R., Yue Y., Amanullah S., Jahan-gir M.M., Fan Y. 2017. Volatile terpenoids: multiple functions, biosynthesis, modulation and manipulation by genetic engineering. — *Planta*. 246 (5): 803–816.
<https://doi.org/10.1007/s00425-017-2749-x>
- Aedo C. 2012. Revision of *Geranium* (Geraniaceae) in the New World. — *Syst. Bot. Monographs*. 95: 1–550.
- Aedo C., García M.Á., Alarcón M.L., Aldasoro J.J., Navarro C. 2007. Taxonomic revision of *Geranium* subsect. *Mediterranea* (Geraniaceae). — *Syst. Bot.* 32 (1): 93–128.
- Agren J., Schemske D.W. 1994. Evolution of trichome number in a naturalized population of *Brassica rapa*. — *Am. Nat.* 143 (1): 1–13.

- Arshad M., Silvestre J., Merlina G., Dumat C., Pinelli E., Kallerhoff J. 2011. Thidiazuron-induced shoot organogenesis from mature leaf explants of scented *Pelargonium capitatum* cultivars. — *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 108 (2): 315–322.
<https://doi.org/10.1007/s11240-011-0045-1>
- Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Kumachova T.K. 2023. Micromorphology of the Leaf Epidermis Surface in Some *Pyrinae* Species (Rosaceae). — *Bot. Zhurn.* 108 (1): 23–36.
<https://doi.org/10.31857/s0006813623010027>
- Barhoumi Z., Djebali W., Abdelly C., Chaibi W., Smaoui A. 2008. Ultrastructure of *Aeluropus littoralis* leaf salt glands under NaCl stress. — *Protoplasma.* 233 (3–4): 195–202.
<https://doi.org/10.1007/s00709-008-0003-x>
- Bautista M., Madrigal-Santillan E., Morales-Gonzalez A., Gayosso-De-Lucio J.A., Madrigal-Bujaidar E., Chamorro-Cevallos G., Alvarez-Gonzalez I., Benedi J., Aguilar-Faisal J.L., Morales-Gonzalez J.A. 2015. An alternative hepatoprotective and antioxidant agent: the *Geranium*. — *Afr. J. Tradit. Complement. Altern. Med.* 12 (4).
<https://doi.org/10.4314/ajtcam.v12i4.15>
- Bergman M.E., Chavez A., Ferrer A., Phillips M.A. 2020. Distinct metabolic pathways drive monoterpenoid biosynthesis in a natural population of *Pelargonium graveolens*. — *J. Exp. Bot.* 71 (1): 258–271.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erz397>
- Boukhatem M.N., Kameli A., Saidi F. 2013. Essential oil of Algerian rose-scented geranium (*Pelargonium graveolens*): Chemical composition and antimicrobial activity against food spoilage pathogens. — *Food Control.* 34 (1): 208–213.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2013.03.045>
- Boukhris M., Ben Nasri-Ayachi M., Mezghani I., Bouaziz M., Boukhris M., Sayadi S. 2013. Trichomes morphology, structure and essential oils of *Pelargonium graveolens* L'Hér. (Geraniaceae). — *Ind. Crops Prod.* 50: 604–610.
<https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2013.08.029>
- Bussmann R.W., Glenn A., Sharon D., Chait G., Díaz D., Pourmand K., Jonat B., Somogy S., Guardado G., Aguirre C. 2011. Antibacterial activity of northern Peruvian medicinal plants. — *Ethnobot. Res. Appl.* 9: 67–96.
- Bussmann R.W., Sharon D. 2006. Traditional medicinal plant use in Loja province, Southern Ecuador. — *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 2: 44.
<https://doi.org/10.1186/1746-4269-2-44>
- Čavar S., Maksimović M. 2012. Antioxidant activity of essential oil and aqueous extract of *Pelargonium graveolens* L'Her. — *Food Control.* 23 (1): 263–267.
<https://doi.org/10.1016/j.foodcont.2011.07.031>
- Chen X., Wegner L.H., Gul B., Yu M., Shabala S. 2023. Dealing with extremes: insights into development and operation of salt bladders and glands. — *Crit. Rev. Plant Sci.* 43 (3): 158–170.
<https://doi.org/10.1080/07352689.2023.2285536>
- Cho B.-S., Ko K.-N., Kim E.-S. 1999. Ultrastructural study of glandular trichomes in *Pelargonium peltatum*. — *Appl. Microsc.* 29 (1): 125–136.
- Dudareva N., Pichersky E. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. — *Plant Physiol.* 122 (3): 627–633.
- Duke S., Canel C., Rimando A., Telle M., Duke M., Paul R. 2000. Current and potential exploitation of plant glandular trichome productivity. — *Adv. Bot. Res.* 31: 121–151.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31008-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31008-4)
- Eiasu B.K., Steyn J.M., Soundy P. 2012. Physiomorphological response of rose-scented geranium (*Pelargonium* spp.) to irrigation frequency. — *S. Afr. J. Bot.* 78: 96–103.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.05.013>
- El Aanachi S., Gali L., Nacer S.N., Bensouici C., Dari K., Aassila H. 2020. Phenolic contents and in vitro investigation of the antioxidant, enzyme inhibitory, photoprotective, and antimicrobial effects of the organic extracts of *Pelargonium graveolens* growing in Morocco. — *Bio-catal. Agric. Biotechnol.* 29: 101819.
- Ercil D., Kaloga M., Radtke O.A., Sakar M.K., Kiderlen A.F., Kolodziej H. 2005. O-galloyl flavonoids from *Geranium pyrenaicum* and their *in vitro* antileishmanial activity. — *Turk. J. Chem.* 29 (4): 437–443.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. — *New Phytol.* 108: 229–257.
- Feng Z., Bartholomew E.S., Liu Z., Cui Y., Dong Y., Li S., Wu H., Ren H., Liu X. 2021. Glandular trichomes: new focus on horticultural crops. — *Hortic. Res.* 8 (1): 158.
<https://doi.org/10.1038/s41438-021-00592-1>
- Fiz O., Vargas P., Alarcón M.L., Aldasoro J.J. 2006. Phylogenetic relationships and evolution in *Erodium* (Geraniaceae) based on trnL-trnF sequences. — *Syst. Bot.* 31 (4): 739–763.
- Freund M., Graus D., Fleischmann A., Gilbert K.J., Lin Q., Renner T., Stigloher C., Albert V.A., Hedrich R., Fukushima K. 2022. The digestive systems of carnivorous plants. — *Plant Physiol.* 190 (1): 44–59.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiac232>
- Giuliani C., Maleci Bini L. 2008. Insight into the structure and chemistry of glandular trichomes of Labiatae, with emphasis on subfamily Lamioideae. — *Plant Syst. Evol.* 276: 199–208.
- Glauert A., Reid N. 1984. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. — *Pract. Methods Electron Microsc.* 3 (part 1).
- Huchelmann A., Boutry M., Hachez C. 2017. Plant Glandular Trichomes: Natural Cell Factories of High Biotechnological Interest. — *Plant Physiol.* 175 (1): 6–22.
<https://doi.org/10.1104/pp.17.00727>
- Ilyina L.P., Antsupova T.P. 2016. Tannins representatives family Geraniaceae of Buryatia. — *International Research Journal.* 5 (47): 73–74.
<https://doi.org/10.18454/IRJ.2016.47.083>
- Jeiter J., Hilger H.H., Smets E.F., Weigend M. 2017. The relationship between nectaries and floral architecture:

- a case study in Geraniaceae and Hypseocharitaceae. — *Ann. Bot.* 120 (5): 791–803.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx101>
- Jurkstiene V., Kondrotas A., Kevelaitis E. 2007. Immunostimulatory properties of bigroot geranium (*Geranium macrorrhizum* L.) extract. — *Medicina* (Kaunas). 43: 60–64.
<https://doi.org/10.3390/medicina43010008>
- Karnovsky J.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. — *J. Cell Biol.* 27 (1): 137–138.
- Ko K.N., Lee K.W., Lee S.E., Kim E.S. 2007. Development and ultrastructure of glandular trichomes in *Pelargonium* × *fragrans* 'Mabel Grey' (Geraniaceae). — *J. Plant. Biol.* 50 (3): 362–368.
<https://doi.org/10.1007/BF03030668>
- Kostina O., Muravnik L. 2014. Structure and chemical content of the trichomes in two *Doronicum* species (Asteraceae). — *Modern phytomorphology 3rd international conference on plant morphology*. 5: 167–171.
- Koteyeva N.K., Voznesenskaya E.V., Berim A., Gang D.R., Edwards G.E. 2023. Structural diversity in salt excreting glands and salinity tolerance in *Oryza coarctata*, *Sporobolus anglicus* and *Urochondra setulosa*. — *Planta*. 257 (1): 9.
- Kujur A., Kumar A., Yadav A., Prakash B. 2020. Antifungal and aflatoxin B1 inhibitory efficacy of nanoencapsulated *Pelargonium graveolens* L. essential oil and its mode of action. — *LWT*. 130: 109619.
- Lange B.M. 2015. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity. — *Annu. Rev. Plant Biol.* 66: 139–159.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>
- Li D., Yao L. 2005. Structure and development of glandular trichomes in *Pelargonium fragrans*. — *J. Shanghai Jiaotong Univ. (Agric. Sci.)*. 23: 217–222.
- Lis-Balchin M.T. 1996. A chemotaxonomic reappraisal of the Section *Ciconium Pelargonium* (Geraniaceae). — *S. Afr. J. Bot.* 62 (5): 277–279.
[https://doi.org/10.1016/s0254-6299\(15\)30657-8](https://doi.org/10.1016/s0254-6299(15)30657-8)
- Lis-Balchin M., Roth G. 2000. Composition of the essential oils of *Pelargonium odoratissimum*, *P. exstipulatum*, and *P. × fragrans* (Geraniaceae) and their bioactivity. — *Flavour Fragr. J.* 15.
[https://doi.org/10.1002/1099-1026\(200011/12\)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W](https://doi.org/10.1002/1099-1026(200011/12)15:6<391::AID-FFJ929>3.0.CO;2-W)
- Løe G., Toräng P., Gaudeul M., Ågren J. 2006. Trichome production and spatiotemporal variation in herbivory in the perennial herb *Arabidopsis lyrata*. — *Oikos*. 116 (1): 134–142.
<https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.15022.x>
- Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. — *S. Afr. J. Bot.* 76 (4): 612–631.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.003>
- Meek G.A. 1976. Practical electron microscopy for biologists.
- Mehra K.R., Kulkarni A.R. 1989. Floral trichomes in some members of Bignoniaceae. — *Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.)*. 99 (2): 97–105.
- Mollenhauer H.H. 1964. Plastic embedding mixtures for use in electron microscopy. — *Stain Technol.* 39: 111.
- Moyo M., Koetle M.J., Van Staden J. 2014. Photoperiod and plant growth regulator combinations influence growth and physiological responses in *Pelargonium sidoides* DC. — *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant*. 50 (4): 487–492.
- Muhlemann J.K., Klempien A., Dudareva N. 2014. Floral volatiles: from biosynthesis to function. — *Plant Cell Environ.* 37 (8): 1936–1949.
- Muravnik L.E., Mosina A.A., Zaporozhets N.L., Bhattacharya R., Saha S., Ghising U., Mitra A. 2021. Glandular trichomes of the flowers and leaves in *Millingtonia hortensis* (Bignoniaceae). — *Planta*. 253:13.
<https://doi.org/10.1007/s00425-020-03541-9>
- Muravnik L.E., Shavarda A.L. 2011. Pericarp Peltate Trichomes in *Pterocarya rhoifolia*: Histochemistry, Ultrastructure, and Chemical Composition. — *Int. J. Plant Sci.* 172 (2): 159–172.
<https://doi.org/10.1086/657646>
- Radulović N.S., Stojković M.B., Mitić S.S., Randjelović P.J., Ilić I.R., Stojanović N.M., Stojanović-Radić Z.Z. 2012. Exploitation of the Antioxidant Potential of *Geranium macrorrhizum* (Geraniaceae): Hepatoprotective and Antimicrobial Activities. — *Nat. Prod. Commun.* 7 (12).
<https://doi.org/10.1177/1934578x1200701218>
- Romitelli I., Martins M.B.G. 2012. Comparison of leaf morphology and anatomy among *Malva sylvestris* ("gerânio-aromático"), *Pelargonium graveolens* ("falsa-malva") and *Pelargonium odoratissimum* ("gerânio-de-cheiro"). — *Rev. Bras. Plantas Med.* 15: 91–97.
<https://doi.org/10.1590/S1516-05722013000100013>
- Schilmiller A.L., Last R.L., Pichersky E. 2008. Harnessing plant trichome biochemistry for the production of useful compounds. — *Plant J.* 54 (4): 702–711.
- Seker M.E., Ay E., Akta S.K.A., R H.U., Efe D. 2021. First determination of some phenolic compounds and antimicrobial activities of *Geranium ibericum* subsp. *jubatum*: A plant endemic to Turkey. — *Turk. J. Chem.* 45 (1): 60–70.
<https://doi.org/10.3906/kim-2005-38>
- Sharopov F., Ahmed M., Satyal P., Setzer W.N., Wink M. 2017. Antioxidant activity and cytotoxicity of methanol extracts of *Geranium macrorrhizum* and chemical composition of its essential oil. — *Journal of Medicinally Active Plants*. 5 (2): 53–58.
- Singh P., Srivastava B., Kumar A., Kumar R., Dubey N.K., Gupta R. 2008. Assessment of *Pelargonium graveolens* oil as plant-based antimicrobial and aflatoxin suppressor in food preservation. — *J. Sci. Food Agric.* 88 (14): 2421–2425.
<https://doi.org/10.1002/jsfa.3342>
- Song C., Ma L., Zhao J., Xue Z., Yan X., Hao C. 2022. Electrophysiological and Behavioral Responses of *Plute-*

- Ila xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) to Volatiles from a Non-host Plant, *Geranium*, *Pelargonium* × *hortorum* (Geraniaceae). — J. Agric. Food Chem. 70 (20): 5982–5992.
<https://doi.org/10.1021/acs.jafc.1c08165>
- Tahir S.S., Liz-Balchin M., Husain S.Z., Rajput M.T.M. 1994. SEM studies of trichomes types in representative species of the sect. *Polyactium* and sect. *Ligularia* in the genus *Pelargonium* L'Hér. (Geraniaceae). — Pak. J. Bot. 26: 397–407.
- Tattini M., Gravano E., Pinelli P., Mulinacci N., Romani A. 2000. Flavonoids accumulate in leaves and glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* exposed to excess solar radiation. — New Phytol. 148 (1): 69–77.
- Tsai T. 2016. The receptacular nectar tubes of *Pelargonium* (Geraniaceae): A study of development, length variation, and histology. Master's Theses. 950 p.
- Tsai T., Diggle P., Frye H., Jones C. 2017. Contrasting lengths of *Pelargonium* floral nectar tubes result from late differences in rate and duration of growth. — Ann. Bot. 121.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx171>
- Vassilyev A., Muravnik L. 1988. The ultrastructure of the digestive glands in *Pinguicula vulgaris* L. (Lentibulariaceae) relative to their function. I. The changes during maturation. — Ann. Bot. 62 (4): 329–341.
- Wagner G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. — Plant Physiol. 96 (3): 675–679.
- Werker E. 2000. Trichome diversity and development. — Adv. Bot. Res. 31: 1–35.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(00\)31005-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(00)31005-9)
- Werker E., Putievsky E., Ravid U., Dudai N., Katzir I. 1993. Glandular hairs and essential oil in developing leaves of *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae). — Ann. Bot. 71 (1): 43–50.
- Xiao K., Mao X., Lin Y. 2017. Trichome, a Functional Diversity Phenotype in Plant. — Mol. Biol. 6: 183.
<https://doi.org/10.4172/2168-9547.1000183>
- Yohana R., Chisulumi P.S., Kidima W., Tahghighi A., Maleki-Ravasan N., Kweka E.J. 2022. Anti-mosquito properties of *Pelargonium roseum* (Geraniaceae) and *Juniperus virginiana* (Cupressaceae) essential oils against dominant malaria vectors in Africa. — Malar. J. 21 (1): 1–15.
- Zambrana N., Bussmann R., Romero C. 2020. *Pelargonium odoratissimum* (L.) L'Hér. *Pelargonium roseum* Willd. *Pelargonium zonale* (L.) L'Hér. Geraniaceae. — In: Ethnobotany of the Andes. P. 1385–1390.

СООБЩЕНИЯ

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. М. В. Костина^{1,*}, Н. С. Барабанщикова^{2,**},
О. И. Недосеко^{3,***}, М. Н. Стаменов^{4,****}

¹ФГАОУ ВО “Севастопольский государственный университет”
ул. Университетская, 33, Севастополь, 299053, Россия

²ФГБОУ ВО “МПУ”
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

³Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского, Арзамасский филиал ННГУ
ул. К. Маркса, 36, Арзамас, 607220, Россия

⁴Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, г. Тольятти, 445003, Россия

*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

**e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

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

****e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

Поступила в редакцию 25.05.2023 г.

Получена после доработки 13.09.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

Сопоставление структуры побеговых систем лесобразующих видов деревьев умеренной зоны с архитектурными моделями, в том числе и с теми, которые авторы концепции архитектурных моделей и другие исследователи указывают для деревьев умеренного климата — *Rauh, Scarrone, Troll, Noseran, Attims, Koriba, Leeuwenberg*, — показало, что ни по одной модели полного соответствия не наблюдается. Это обусловлено тем, что не совпадает набор признаков, используемых при описании моделей и наблюдаемый у изученных видов, а сами признаки, характеризующие модели, нуждаются в дополнении или в уточнении применительно к условиям сезонного климата, в замене на более четко сформулированные или не пригодны вовсе. Для изученных видов было предложено шесть новых конструктивных комбинаций признаков. Окончательно решить вопрос об архитектурных моделях изученных видов можно после исследования структуры побеговых систем у других видов деревьев, а также кустарников и деревянистых лиан умеренного климата. Это позволит выявить как новые варианты признаков, так и новые их комбинации, а также подтвердить обоснованность уже предложенных шести комбинаций.

Ключевые слова: побеги, скелетные оси, нарастание, ветвление, деревья, архитектурные модели

DOI: 10.31857/S0006813624100065, **EDN:** OKUOVH

Начало разработки концепции архитектурных моделей деревьев было положено F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970). Наиболее полно эта концепция изложена в книге “Tropical Trees and Forests” (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Следует отметить, что, несмотря на название книги, авторы концепции не дали однозначного определения понятию “Дерево” и изучали архитектуру древесных растений — деревьев всех ярусов лесных сообществ и произрастающих на открытых

пространствах, кустарников высотой от 2–3 м, а также лиан, древовидных однодольных.

Концепция архитектурных моделей концентрирует внимание на немногих существенных, качественных, наследственно закрепленных признаках, характеризующих определенные типы деятельности меристем, в результате которых формируется та или иная конструкция побегового тела виргинильных и молодых генеративных рас-

тений, произрастающих в оптимальных условиях. К этим признакам относятся следующие: 1) способ нарастания осей, 2) пазушное или терминальное положение соцветий, 3) плагитропная или ортотропная ориентация осей, 4) ритмичный или непрерывный рост осей, 5) динамика развития боковых осей (силлепсис или пролепсис). Все разнообразие конструктивной организации тропических древесных растений было сведено к 24 архитектурным моделям, которые представляют собой устойчивые, наиболее часто встречающиеся и наиболее стабильные комбинации перечисленных выше признаков. Следует обратить внимание на то, что при выделении архитектурных моделей учитывают структурную организацию надземных побеговых систем и прежде всего, нарастание, ветвление и взаимоположение самых крупных элементов — ствола и отходящих от ствола мощных скелетных осей. Строение подземной побеговой системы указывается только для моделей Tomlinson и McClure.

Концепция архитектурных моделей основывается на изучении прежде всего деревьев экваториального и тропического бессезонного климата. Однако были проанализированы и некоторые древесные виды умеренного климата, произрастающие в основном в Западной Европе и Северной Америке. Было установлено, что в умеренном климате большая часть моделей из-за суровых климатических условий реализоваться не может. Большинство изученных видов деревьев умеренного климата авторы концепции отнесли к моделям *Rauh* (виды родов *Acer*, *Fraxinus*, *Pinus*, *Quercus* и др.) и *Troll* (виды рода *Ulmus*, *Tilia platyphyllos*). По мнению R.A.A. Oldeman (1974) низкая степень дифференциации осей, характерная для моделей *Rauh* и *Troll*, позволяет боковым осям взять на себя физиологические и морфологические функции главной оси в случае ее повреждения. Такая взаимозаменяемость осей является показателем “гибкости” структуры, позволяющей повысить адаптивность архитектуры растений умеренных регионов.

Для *Alnus incana* (L.) Moench. авторы концепции указывают модель *Attims*, которая отличается от модели *Rauh* постоянно (не ритмично) растущим стволом и ветвями кроны. У *Acer pseudoplatanus* L. в процессе онтогенеза модель *Rauh* сменяется моделью *Scarrone* (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978).

В данной работе мы используем не только концепцию архитектурных моделей, но тесно связанную с ней концепцию С. Édelin (1991), в основе которой лежит такой признак, как наличие одной лидирующей на протяжении всего онтогенеза оси или появление в кроне двух, реже большего числа равнозначных осей (Kostina et al., 2024).

Результаты изучения структурной организации побеговых систем у девяти видов деревьев, произрастающих в умеренно-широколиственных лесах юго-западного Квебека, проанализированных с позиций концепции архитектурных моделей и концепции двух планов конструктивной организации кроны С. Édelin (1991), показали, что для *Ulmus americana* L., *Fagus grandifolia* Ehrh., *Tsuga canadensis* (L.) Carr. характерна модель *Troll*, у *Tilia americana* L. — модель *Troll* с элементами модели *Rauh*, у *Carya cordiformis* (Wang.) K. Koch и *Acer saccharum* Marsh. — модель *Rauh* с элементами модели *Koriba*, у *Betula populifolia* Marsh., *Populus tremuloides* Michx и *Fraxinus americana* L. — модель *Rauh* (Millet, Bouchard, Édelin, 1998a, b, 1999, Millet, Bouchard, 2003).

Те или иные аспекты строения побеговых систем лесообразующих видов деревьев умеренной зоны Европейской России рассмотрены в работах отечественных ученых. Особо следует отметить работы И.Г. Серебрякова (Serebryakov, 1962), который изученные нами виды отнес к жизненной форме “одноствольные кронообразующие деревья лесного типа” и описал их онто- и морфогенез. И.Г. Серебряков акцентирует внимание на тех особенностях побеговой организации видов этой жизненной формы, которые позволяют им выходить в первые ярусы лесных фитоценозов.

По отношению к древесным растениям Средней полосы Европейской России комплексный анализ побеговых систем с использованием основных положений концепций зарубежных ученых не проводился за исключением *Salix alba* L., у которой описана модель *Leeuwenberg* (Getmanets, 2008).

Цель исследования состояла в выявлении особенностей структурно-динамической организации побеговых систем у лесообразующих видов деревьев Средней полосы европейской части России с позиций концепции архитектурных моделей.

Были поставлены следующие задачи:

- у изученных видов выявить особенности реализации каждого из признаков, лежащих в основе выделения архитектурных моделей;
- дать комплексную характеристику побеговых систем изученных видов с учетом выявленных особенностей проявления признаков архитектурных моделей;
- решить вопрос о возможности отнесения структурной организации изученных видов к той или иной архитектурной модели;
- предложить подход к решению вопроса об архитектурных моделях изученных видов.

Данная публикация является продолжением цикла статей, посвященных общим вопросам конструктивной организации деревьев умеренной зоны, произрастающих в Средней полосе европейской части России. В предыдущих статьях были рассмотрены особенности конструктивной организации деревьев, обусловленные строением генеративных побегов (Kostina et al., 2022b), и конструктивная организация деревьев с позиции концепции К. Эделина (Kostina et al., 2024).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были виргинильные и генеративные растения *Acer platanoides* L. (Aceraceae), *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula pendula* Roth, *Betula alba* L. (Betulaceae), *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae), *Populus tremula* L., *Salix alba* L., *Salix pentandra* L. (Salicaceae), *Quercus robur* L. (Fagaceae), *Tilia cordata* Mill. (Tiliaceae), *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pall. (Ulmaceae).

Основной метод — сравнительно-морфологический. Выявляли особенности конструктивной организации деревьев с учетом основных признаков, используемых при описании архитектурных моделей. Изучали строение вегетативных годичных побегов, двулетних и многолетних систем вегетативных побегов, принимающих участие в формировании ствола (ось I видимого порядка) и мощных осей II видимого порядка, т. е. осей, отходящих от ствола. Составляли их схемы. Принимали во внимание динамику развития дочерних побегов по отношению к материнскому побегу (силлепсис, пролепсис).

Поскольку после вступления в генеративный период в формировании скелетных осей могут принимать участие еще и резиды генеративных побегов, то принимали во внимание расположение соцветий в системе генеративных побегов (пазушное или терминальное), характер отмирания генеративных побегов после цветения и плодоношения и верхушечное или боковое расположение генеративных почек.

Сопоставляли структуру побеговых систем рассматриваемых видов со всеми архитектурными моделями, но особое внимание уделяли тем из них, которые, по мнению авторов концепции (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) и других исследователей реализуются полностью или частично у древесных растений умеренной зоны — Attims, Rauh, Troll, Scarrone, Koriba, Leeuwenberg. Кроме того, мы сопоставили структуру побеговых систем у регулярно ветвящихся видов (*Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Salix alba*, *S. pentandra*) с моделью Noseran, для которой авторы концепции указывают участие силлептических побегов в формировании ветвей.

Особенности строения метамеров на границе годичных побегов, как морфологического признака, позволяющего судить о наличии или отсутствии ритмичности роста побегов, обусловленной эндогенными факторами, изучали у *A. incana*, относимой авторами концепции к архитектурной модели Attims, а также у *Alnus glutinosa*, *Betula pendula* и *B. pubescens*, у которых по литературным данным может отсутствовать почечное кольцо (Mikhalevskaya, Kostina, 1997; Kostina, 2003; Kostina et al., 2022b).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Ритмичный или постоянный рост побегов

Применительно к изученным нами видам этот признак не работает, поскольку для них характерны сезонные ритмы, и рост побегов в зимний период останавливается. У всех изученных нами видов формируются закрытые почки.

У *Alnus incana* и *A. glutinosa* типичное почечное кольцо между годичными побегами отсутствует. Это обусловлено тем, что функцию почечных чешуй верхушечных почек выполняют прилистники одного-двух самых нижних листовых

примордиев, которые при разворачивании имеют нормально развитую листовую пластинку, хотя и несколько меньшего размера, чем у расположенных выше. При развитии побега из почки все междоузлия, в том числе и самые нижние, вытягиваются. Вместо почечного кольца формируется зона с междоузлиями длиной 0.5–2 см и небольшими листьями срединной формации.

Почечные чешуи пазушных почек у этих видов устроены так же, как и у верхушечных. Почечное кольцо в основании пазушных побегов не образуется. Пазушные почки сидят на ножках, которые представляют собой гипоподий длиной до 0.5 см.

Типичное почечное кольцо не формируется между удлиненными годичными побегами *Betula pendula* и *B. pubescens*. Функцию почечных чешуй верхушечных почек у этих видов, как и у *Alnus glutinosa* и *A. incana*, выполняют прилистники двух-трех самых нижних листовых примордиев. Эти зачатки имеют листовые пластинки и примордии почек в пазухе. Границы между удлиненными побегами определяются по зоне длиной

от одного до трех см. Однако между укороченными побегами у *Betula pendula* и *B. pubescens* почечное кольцо образуется, поскольку у трех нижних листовых примордиев листовые пластинки редуцированы и при распускании почки междоузлия не вытягиваются. Почечное кольцо выражено и у пазушных удлиненных побегов.

Пазушное или терминальное расположение соцветий

Изученные виды по строению генеративных побегов можно разделить на три группы.

1. Односезонные генеративные побеги с терминальными соцветиями. Образуются только из пазушных почек, полностью отмирают после цветения и плодоношения, не влияют на характер нарастания скелетных осей. Характерны для *Populus tremula*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Fraxinus excelsior* (рис. 1а). У *Picea abies* из пазушных почек формируются односезонные генеративные побеги с терминальным микростробилом.

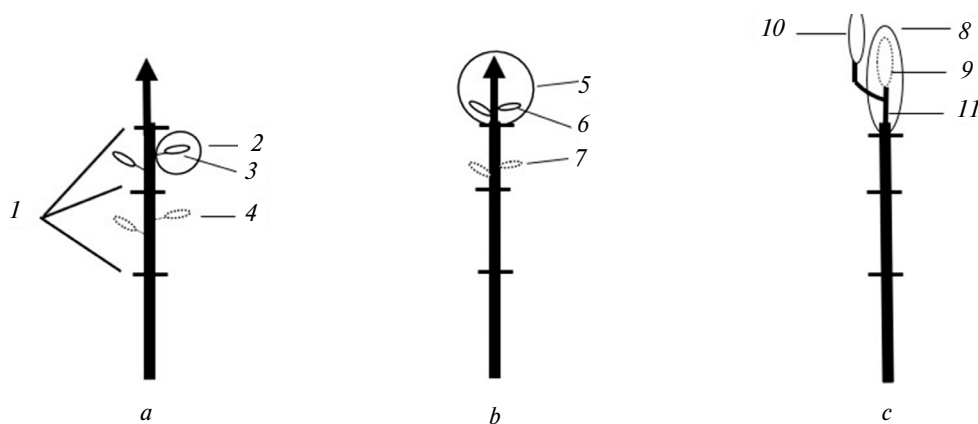


Рис. 1. Расположение генеративных побегов на скелетных осях: а — односезонный генеративный побег с терминальным соцветием. Образуется из пазушной почки; б — генеративный побег с пазушными соцветиями. Образуется из верхушечной почки; в — генеративный побег с терминальным соцветием. Образуется из верхушечной почки.

1 — границы между годичными побегами; 2 — односезонный генеративный побег; 3 — терминальное соцветие; 4 — отмерший односезонный генеративный побег прошлого года; 5 — генеративный побег с пазушными соцветиями; 6 — пазушное соцветие; 7 — отмершее пазушное соцветие; 8 — генеративный побег с терминальным соцветием прошлого года, образовавшееся из верхушечной почки; 9 — отмершее соцветие прошлого года; 10 — резид; 11 — генеративный побег с терминальным соцветием текущего года, образовавшийся из пазушной почки.

Fig. 1. Location of generative shoots on skeletal axes: а — a single-season generative shoot with a terminal inflorescence. It is formed from an axillary bud; б — a generative shoot with axillary inflorescences. It is formed from an apical bud; в — a generative shoot with a terminal inflorescence. It is formed from an apical bud.

1 — borders between annual shoots; 2 — a single-season generative shoot; 3 — a terminal inflorescence; 4 — a dead single-season generative shoot of the past year; 5 — a generative shoot with axillary inflorescences; 6 — an axillary inflorescence; 7 — a dead axillary inflorescence; 8 — a generative shoot with terminal inflorescence of the past year; 9 — a dead inflorescence of the past year; 10 — a resid; 11 — a generative shoot with terminal inflorescence of the current year formed from the axillary bud.

2. Генеративные побеги с пазушными соцветиями (*Quercus robur*, *Tilia cordata*) или с пазушными микростробилами и шишками (*Pinus sylvestris*). После цветения и плодоношения отмирают только генеративные структуры, а ось побега целиком входит в состав многолетней осевой системы и может сохранить способность к дальнейшему моноподиальному нарастанию (рис. 1b). Появление таких побегов не влияет на способ нарастания скелетных осей.

3. Генеративные побеги с терминальными соцветиями и резидами (*Acer platanoides*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*). Появление таких побегов из верхушечных почек вызывает смену моноподиального нарастания скелетных осей на симподиальное. Резид генеративного побега участвует в образовании скелетной оси (рис. 1c). Следует отметить, что у видов третьей группы мощные скелетные оси у виргинильных и молодых генеративных растений формируются из вегетативных побегов, а резиды генеративных побегов включаются в этот процесс у зрелых генеративных особей. У *Picea abies* изменение способа нарастания осей может быть обусловлено формированием из верхушечных почек генеративных односезонных побегов с терминальной шишкой.

Ортотропное или плагиотропное расположение в пространстве основных скелетных осей

Все рассмотренные виды имеют ортотропный ствол и восходящие ветви кроны. Виды различаются по первичной ориентации побегов, в том числе и принимающих участие в образовании ствола и мощных ветвей. У большинства видов, кроме *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*, побег, продолжающий ось I порядка (ствол), растет ортотропно. Отходящие от этого побега мощные, акротонно расположенные боковые побеги, растут под острым углом.

У акросимподиально нарастающих *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* растущий ортотропно побег замещения, участвующий в образовании ствола, начинает изгибаться и отклоняться от вертикального положения. Изгиб молодого побега может произойти в верхней трети побега (рис. 2a), ближе к середине (рис. 2b) или в проксимальной части побега (рис. 2c).

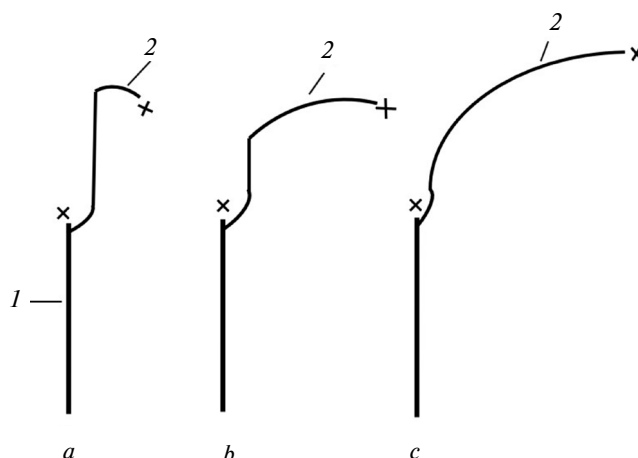


Рис. 2. Локализация изгиба побегов *Tilia cordata*, принимающих участие в формировании ствола: а — изгиб в дистальной части побега; б — изгиб в медианной части побега; в — изгиб в проксимальной части побега.

1 — побег прошлого года; 2 — побег текущего года.

Fig. 2. Localization of bending of *Tilia cordata* shoots involved in trunk formation: а — bend in the distal part of the shoot; б — bend in the median part of the shoot; в — bend in the proximal part of the shoot.

1 — shoot of the past year; 2 — shoot of the current year.

На следующий год новый побег замещения, продолжающий ось I порядка (ствол), также начинает расти ортотропно, а потом направление роста побега меняется на плагиотропное. Одновременно происходит постепенное выпрямление материнского побега (рис. 3).

Таким образом, нарастание ствола у *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* характеризуется тем, что побеги замещения в первый год своего образования имеют более или менее выраженную плагиотропную ориентацию и расположенные в горизонтальной плоскости листья. На следующий год эти побеги полностью выпрямляются и целиком включаются в состав ствола. В образовании ветвей они не участвуют. Ветви кроны, отходящие от ствола под разными углами, развиваются тем же способом, что и ствол (рис. 4a).

Следует также отметить, что изгиб растущих побегов происходит не у всех побегов *T. cordata*. У виргинильных и молодых генеративных деревьев, растущих на открытом пространстве, верхушки мощных побегов, участвующих в формировании ствола, могут не поникать.

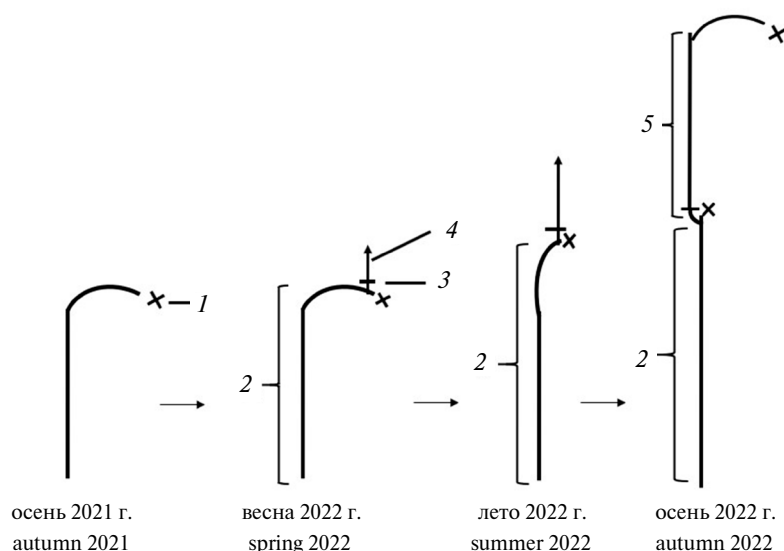


Рис. 3. Этапы выпрямления изгиба, расположенного в дистальной части побега прошлого года, в течение вегетационного периода.

1 – завершение роста побега; 2 – побег прошлого года; 3 – граница между годичными побегами; 4 – растущий побег текущего года; 5 – завершивший рост побег текущего года с поникшей верхушкой.

Fig. 3. The stages of straightening of the bend located in the distal part of the shoot of the past year during the vegetative season. 1 – a completion of the shoot growth; 2 – the shoot of the past year; 3 – the border between annual shoots; 4 – the growing shoot of the current year; 5 – the current year's shoot with a drooping top that has completed its growth.

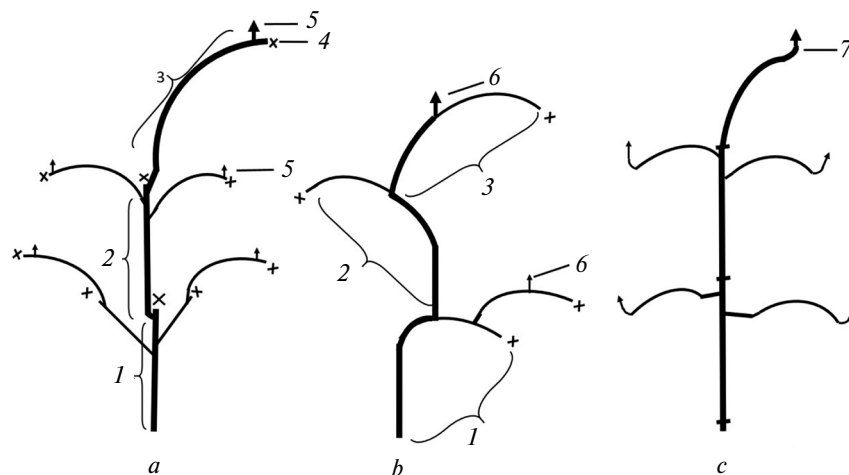


Рис. 4. Строение трехлетней верхушки ствола: *a* – *Tilia cordata*; *b* – архитектурная модель *Troll 2* (симподиальное нарастание); *c* – архитектурная модель *Troll 1* (моноподиальное нарастание).

1 – годичный побег позапрошлого года; 2 – годичный побег предыдущего года; 3 – годичный побег текущего года; 4 – гибель апикальной меристемы; 5 – возобновление акросимподиального нарастания; 6 – возобновление мезосимподиального нарастания; 7 – возобновление моноподиального нарастания.

Толстой линией обозначен ствол, тонкой – оси II порядка.

Fig. 4. The structure of the three-year top of the trunk: *a* – *Tilia cordata*; *b* – architectural model *Troll 2* (sympodial growth); *c* – architectural model *Troll 1* (monopodial growth).

1 – a one-year shoot of the year before last; 2 – a one-year shoot of the past year; 3 – a one-year shoot of the current year; 4 – a death of the apical meristem; 5 – a resumption of acrosympodial growth; 6 – a resumption of mesosympodial growth; 7 – a resumption of monopodial growth.

The trunk is indicated by a thick line, and the axes of the II order are indicated by a thin line.

Динамика развития боковых осей (силлепсис или пролепсис)

У большинства изученных нами лиственных видов можно изредка наблюдать образование небольших недолговечных силлептических побегов. Характерное для *Pinus sylvestris* внутрипочечное силлептическое ветвление ауксибластов лежит в основе формирования недолговечных брахибластов, выполняющих функцию ассимиляции.

У виргинильных и молодых генеративных растений *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Salix alba* и *S. pentandra* мощные побеги длиной более 50 см обычно всегда силлептически ветвятся. Силлептические побеги могут участвовать в формировании скелетных осей.

Можно выделить два основных варианта двухлетних побеговых систем, образующихся в результате силлептического ветвления.

1. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части материнского побега в акропетальной последовательности, образуя зону силлептических побегов. Выше этой зоны в пазухах листьев формируются почки регулярного возобновления (рис. 5a). На следующий год на основе силлептических побегов начинают формироваться оси II порядка. Из почек регулярного возобновления образуются побеги, самые мощные из которых приурочены к дистальной части материнского побега (рис. 5b). В зависимости от способа нарастания из верхушечной почки материнского побега может развиваться побег, продолжающий главную ось (см. рис. 5b), или верхушечная почка отмирает, и нарастание оси происходит акросимподиально.

Анализ строения трех–пятилетних побеговых систем силлептически ветвящихся видов показал, что наиболее сильные и долговечные оси,

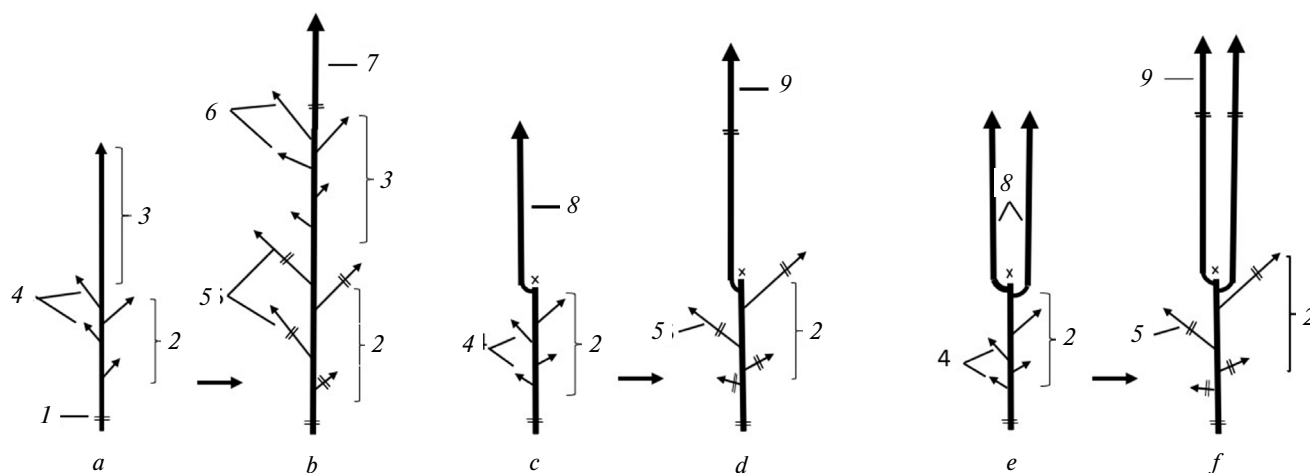


Рис. 5. Формирование двухлетней системы побегов на основе силлептически ветвящегося материнского побега: *a–b* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов и зону почек регулярного возобновления; *c–d* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов, один из которых перевершинивает материнский; *e–f* – формирование двухлетней системы побегов на основе материнского побега, имеющего зону силлептических побегов, два из которых перевершинивают материнский.

1 – граница между годичными приростами; 2 – зона силлептических побегов; 3 – зона с почками регулярного возобновления; 4 – силлептические побеги; 5 – боковые скелетные оси, образовавшиеся на основе силлептических побегов; 6 – побеги из почек регулярного возобновления; 7 – побег из верхушечной почки; 8 – силлептический побег, перевершинивающий материнский; 9 – скелетная ось, образовавшаяся на основе силлептического побега и продолжающая нарастание материнского побега.

Fig. 5. Formation of a two-year shoot system based on a sylleptically branching maternal shoot: *a–b* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot, having a zone of sylleptic shoots and a zone of buds of regular renewal; *c–d* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot, having a zone of sylleptic shoots, one of which overgrows the maternal one; *e–f* – formation of a two-year shoot system based on a maternal shoot having a zone of sylleptic shoots, two of which overgrew the maternal one.

1 – boundary between annual growths; 2 – zone of sylleptic shoots; 3 – zone with buds of regular renewal; 4 – sylleptic shoots; 5 – lateral skeletal axes formed on the basis of sylleptic shoots; 6 – shoots from the buds of regular renewal; 7 – a shoot from the apical bud; 8 – sylleptic shoot, overgrowing a maternal one; 9 – skeletal axis formed on the basis of sylleptic shoot and continuing the growth of the maternal shoot.

отходящие от ствола, могут формироваться как на основе силлептических побегов, так и побегов, образующихся в зоне почек регулярного возобновления. При этом годичный прирост как бы разбивается на две части. Описанные выше особенности формирования побеговых систем приводят к тому, что у силлептически ветвящихся видов отсутствует четко выраженная приуроченность мощных осей, отходящих от ствола, к дистальной части материнского побега, что не характерно для обычно акротонно ветвящихся деревьев первой величины. Ветвление этого вида можно охарактеризовать как мезоакротонное.

2. В процессе образования силлептических побегов происходит абортация верхушки растущего материнского побега. Один или два силлептических побега перевершинивают материнский побег. Если формируется один побег замещения (рис. 5с), то он принимает направление роста материнского побега (рис. 5d) и участвует в формировании ствола. В том случае, когда развивается два побега замещения, то может произойти раздвоение ствола (рис. 5 e–f).

Способы нарастания основных скелетных осей

В образовании ствола и мощных ветвей у рассмотренных видов в основном принимают участие вегетативные побеги. По способу нарастания основных скелетных осей их можно разделить на 3 группы.

К первой группе относятся строго симподиально нарастающие виды — *Tilia cordata*, *Salix alba*, *S. pentandra*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*. Поскольку отмирающая дистальная часть побега обычно включает всего несколько коротких метамеров, то симподиальное нарастание можно охарактеризовать как акросимподиальное.

Ко второй группе относятся виды с неустойчивым моноподиальным нарастанием — *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *B. alba*, *Fraxinus excelsior*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. Переход от моноподиального к акросимподиальному нарастанию может быть вызван абортацией верхушки вегетативного побега, обусловленной как эндогенными, так и экзогенными факторами (рис. 6a), а может произойти и в результате замедления роста побега

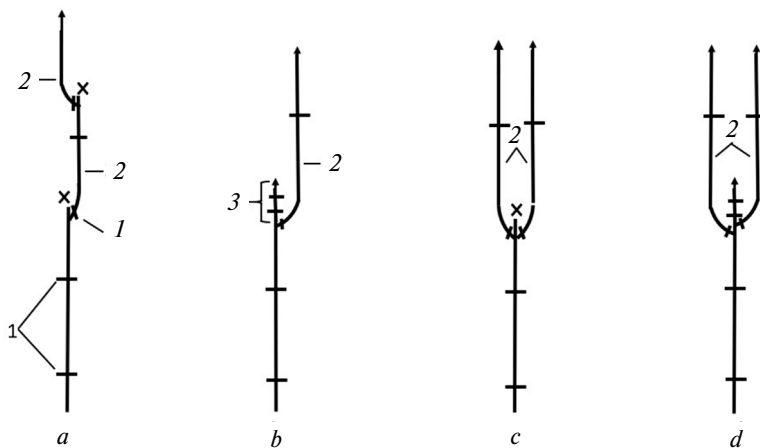


Рис. 6. Варианты перехода от моноподиального к симподиальному нарастанию ствола: *a* — акросимподиальное нарастание обусловлено абортацией верхушки побега; *b* — акросимподиальное нарастание обусловлено замедлением роста побега из верхушечной почки; *c* — ложнодихотомическое нарастание обусловлено абортацией верхушки материнского побега; *d* — ложнодихотомическое нарастание обусловлено замедлением роста материнского побега.

1 — границы между годичными побегами; 2 — побег замещения, образовавшийся из почки, расположенной в дистальной части материнского побега; 3 — побег из верхушечной почки, замедливший темп развития по сравнению с боковым побегом.

Fig. 6. Options for the transition from monopodial to sympodial growth of the trunk: *a* — the acrosympodial growth due to abortion of the top of the shoot; *b* — the acrosympodial growth due to a slowdown in the growth of shoot from the apical bud; *c* — the false dichotomy growth due to abortion of the top of the maternal shoot; *d* — the false dichotomy growth due to a slowdown in the growth of maternal shoot.

1 — borders between annual shoots; 2 — a shoot of replacement formed from a bud located in the distal part of the maternal shoot; 3 — a shoot from the apical bud, slowed down its development compared to the lateral shoot.

из верхушечной почки (рис. 6b). У изученных видов время от времени наблюдается ложнодихотомическое нарастание, обусловленное образованием двух побегов замещения (рис. 6c, d), что может привести к появлению в кроне двух мощных равноценных осей.

К третьей группе относится *Picea abies* с устойчиво моноподиальным нарастанием ствола и ветвей. Однако и у подростка этого вида под пологом лесов различных типов, и у взрослых деревьев на открытых пространствах можно изредка наблюдать отмирание не только верхушечной почки, но и нескольких боковых почек после зимнего периода покоя. Также абортация верхушки побега может произойти и в процессе его роста. В этих случаях происходит переход к акросимподиальному нарастанию.

При моноподиальном, неустойчивом моноподиальном и акросимподиальном нарастании реализуется иерархический план организации дерева (Kostina et al., 2024), а при раздвоении ствола – полиархический конструктивный план. В том случае, когда одна из сестринских осей от-

стает в темпах роста от другой, она начинает отклоняться в сторону и берет на себя функцию оси II порядка, на основе которой может сформироваться мощная долгоживущая ветвь. Вторая более быстрорастущая ось принимает ортотропное направление роста и становится лидирующей. В этом случае восстанавливается иерархический план организации дерева (рис. 7). Исключение представляет *Picea abies*. У этого вида раздвоение ствола и формирование мощных ветвей наблюдается крайне редко.

Комплексная характеристика побеговых систем по рассмотренным признакам

В табл. 1 приведена комплексная характеристика побеговых систем по тем вариантам признаков архитектурных моделей, которые выявлены у изученных видов.

Из приведенной таблицы видно, что виды одного рода сходны по наборам признаков (в родах *Ulmus*, *Salix*, *Alnus*, *Betula*). У видов из разных родов признаки комбинируются в разных сочетаниях.

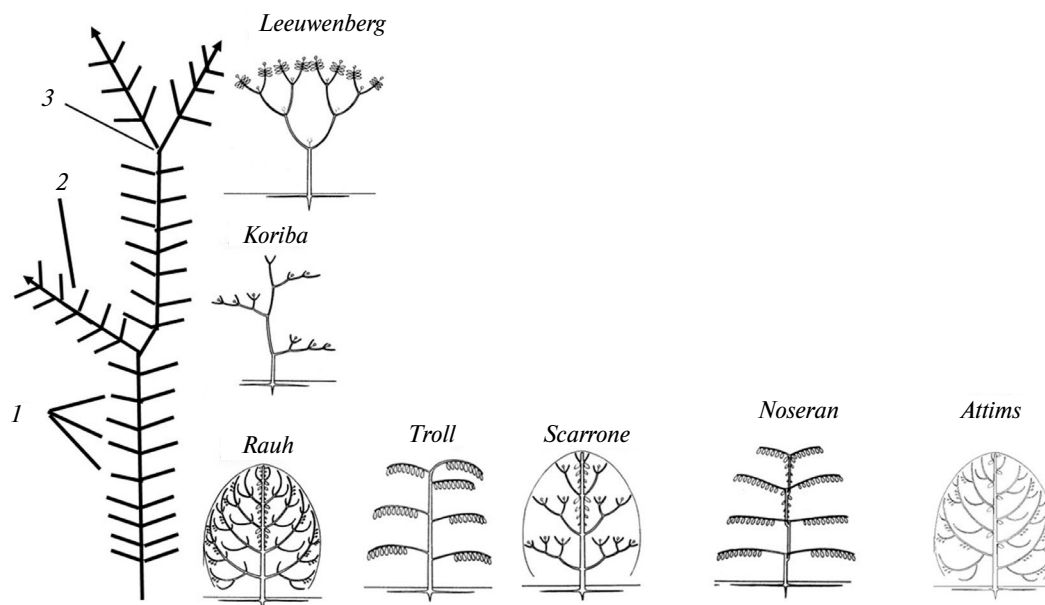


Рис. 7. Комбинированная модель деревьев умеренной зоны, формирующаяся на основе иерархических моделей *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims* с элементами моделей *Koriba* и *Leeuwenberg*

1 – ветви от ствола, образовавшиеся в результате реализации иерархической организации кроны; 2 – мощная ветвь от ствола, образовавшаяся в результате дифференциации осей вилки; 3 – раздвоение ствола.

Fig. 7. A combined model of temperate zone trees, formed on the basis of the *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims* models with the elements of the *Koriba* and *Leeuwenberg* models.

1 – branches from the trunk formed as a result of implementation of hierarchical structural organization of the crown; 2 – a powerful branch from the trunk formed as a result from the differentiation of the axes of the fork; 3 – a trunk bifurcation.

Таблица 1. Комплексная характеристика изученных видов по рассмотренным признакам
Table 1. Complex characteristics of the studied species according to the considered characters

Вид Species	Нарастание Growth			Генеративные побеги Generative shoots			Силлепис в прокси- мально- медианной части матер. побега Syllepsis in the proximal median part of a maternal shoot	Первичное направле- ние роста побегов Primary direction of shoot growth		Раздвоение ствола и мощные ветви Bifurcation of trunk and pow- erful branches	Восход. ориентация молодых ветвей Ascend- ing orienta- tion of young branches	Почеч. кольцо Bud ring
	Монопод. Monopod- ial	Неустойчи- вое моно- под. Unstable monopodial	Акросимп- подial Acrosym- podial	Односе- зонные Single- season	Пазушные Axillary	Термин- al Terminal		Плагiotр. Plagiotropic	Орtoтр. Orthotropic			
<i>Betula pendula</i>		+				+	+		+	+	+	+ –
<i>Betula alba</i>		+				+	+		+	+	+	+ –
<i>Populus tremula</i>		+		+			–		+		+	+
<i>Salix alba</i>			+	+			+		+	+	+	+
<i>Salix pentandra</i>			+	+			+		+	+	+	+
<i>Alnus glutinosa</i>		+				+	+		+	+	+	–
<i>Alnus incana</i>		+				+	+		+	+	+	–
<i>Pinus sylvestris</i>					+		–		+	+	+	+
<i>Quercus robur</i>		+			+		–		+	+	+	+
<i>Acer platanoides</i>		+				+	–		+	+	+	+
<i>Picea abies</i>	+			+			–		+	–	+	+
<i>Ulmus glabra</i>			+	+			–	+		+	+	+
<i>Ulmus laevis</i>			+	+			–	+		+	+	+
<i>Fraxinus excelsior</i>		+				+	–		+	+	+	+
<i>Tilia cordata</i>			+		+		–	+		+	+	+

ОБСУЖДЕНИЕ

Концепция архитектурных моделей F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970), как отмечала Т.В. Кузнецова (Kuznetsova, 1991), является, по существу, типологической. Суть типологического подхода, в том числе и метода архитектурных моделей, состоит в сравнении широкого круга объектов по немногим существенным, качественным (организационным) признакам, связанным с разными аспектами деятельности апикальных меристем. Каждый из таких признаков имеет обычно по два основных альтернативных состояния. На основе комбинации признаков можно создавать абстрактные архитектурные модели. Возможны не все теоретические комбинации признаков и, соответственно не все абстрактные архитектурные модели существуют в природе. Статус архитектурной модели получают ре-

альные комбинации признаков и конструкции побегового тела, которые будут обнаружены у тех или иных видов. В таком понимании архитектурная модель – не зависит от адаптивных свойств жизненной формы, таких как внешний облик, размеры и общая продолжительность жизни растений, длительность жизни побегов и характер их отмирания, положение побегов и почек по отношению к субстрату, способность к вегетативному размножению и т. п. (Serebryakova, 1977; Serebryakova, Bogomolova, 1984).

F. Hallé и R. Oldeman (1970) не разработали общую систему абстрактных архитектурных моделей. Они применили метод архитектурных моделей по отношению к древесным растениям бессезонного тропического климата. Предметом исследования были системы многолетних надземных побегов, на основе которых формируются скелетные оси, при этом основная скелетная

ось (ствол, ось I видимого порядка) ориентирована ортотропно и нарастает в течение длительного времени. Таким образом, был четко очерчен круг объектов, а также почвенно-климатические условия их произрастания. Данный подход привел к тому, что в характеристику архитектурных моделей F. Hallé и R.A.A. Oldeman (1970) априорно ввели признаки типичной древесной жизненной формы, имеющей ортотропно ориентированный ствол.

Типологический подход предполагает возможность выявлять и сопоставлять архитектурные модели у представителей всех жизненных форм и в разных климатических условиях. Но по причине включения F. Hallé и R. Oldeman в характеристику архитектурных моделей признаков древесной жизненной формы попытки других исследователей распространить эти же модели на представителей других жизненных форм представляются не продуктивными. Более интересно сопоставление архитектурных конструкций древесных растений, произрастающих в разных почвенно-климатических условиях.

Соответствие конструктивной организации изученных видов деревьев архитектурным моделям

Все рассмотренные нами виды ветвятся до 6–8 порядков, что исключает соответствие их структурной организации моделям *Holtum* и *Champagnat*. Для изученных видов характерно боковое, а не дихотомическое, как у модели *Schoute*, ветвление. Акросимподиальное, моноподиальное и неустойчивое моноподиальное нарастание не позволяет отнести рассмотренные виды как к мезосимподиально нарастающим моделям *Troll II*, *Mangenot*, *Champagnat*, так и к базитонно нарастающим — *Tomlinson* и *McClure*. Непрерывно (не ритмично) нарастающий ствол и ветви, характерные для моделей *Attims*, *Cook*, *Petit*, *Roux*, *Stone* не могут реализоваться у деревьев умеренного климата. Присущие рассмотренным нами видам восходящие, а не плагиотропные ветви кроны не характерны для моделей *Aubréville*, *Fagerlind*, *Koriba*, *Massart*, *Prevo*, *Noseran*, *Troll II*. Среди изученных видов нет видов, нарастающих исключительно в результате ложнодихотомического ветвления, как это характерно для модели *Leeuwenberg*, а также нет видов, у которых ветви и ствол формируются в результате ложнодихотомического ветвления, как у модели *Koriba*. Таким образом, все рассмотренные нами

виды по одному или нескольким признакам, используемым авторами концепции (Hallé, Oldeman 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) для выделения архитектурных моделей, не соответствуют этим моделям.

Особый интерес представляет сопоставление архитектурных моделей, которые авторы концепции и другие исследователи указывают для деревьев умеренного климата, со структурной организацией побеговых систем рассматриваемых нами видов.

В табл. 2 дана комплексная характеристика архитектурных моделей *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims*, *Koriba*, *Leeuwenberg* по признакам, используемым авторами концепции.

Отнесение авторами концепции (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978) *Alnus incana* к модели *Attims* следует признать ошибочным по целому ряду признаков, из которых наиболее существенным является непрерывный рост ствола и ортотропных ветвей кроны. У этого вида, как и у всех остальных изученных нами видов, сезонные ритмы закреплены на генетическом уровне. Однако отсутствие у *Alnus incana*, а также у *A. glutinosa*, *Betula pendula* и *B. pubescens* типичного почечного кольца, свидетельствует о том, что у данных видов не наблюдаются эндогенные ритмы, обуславливающие ритмичность в изменении длин междоузлий и размеров листьев вдоль оси побега (Mikhalevskaya, Kostina, 1997; Kostina et al., 2022a). По данным К. Koriba (1958), такая структура побегов характерна для неритмично нарастающих деревьев, произрастающих в условиях бессезонного климата тропиков. Нетипичное для растений умеренной зоны строение проксимального участка побегов у *A. glutinosa* и удлинённых побегов *Betula pendula* и *B. pubescens*, а также незащищенные почечными чешуями (голые) у видов рода *Betula* мужские, а у рассмотренных видов рода *Alnus* еще и женские соцветия, свидетельствует о необходимости более глубокого изучения эндогенной и экзогенной природы ритмов роста побегов и их соподчинения сезонной ритмике. На необходимость проведения таких исследований обращала внимание О.Б. Михалевская (Mikhalevskaya, 2002, 2004).

Одной из проблем, возникающих при сопоставлении архитектурных моделей с побеговой организацией изученных видов, является несоответствие вариантов признаков, реализуемых

Таблица 2. Признаки архитектурных моделей *Rauh, Troll, Scarrone, Noseran, Attims, Koriba, Leeuwenberg*
Table 2. Characters of architectural models

Архитектурная модель Architectural model	Нарастание Growth	Соцветия Inflorescence	Ориентация молодых ветвей Orientation of young branches	Первичная плагиотропная ориентация побегов Primary plagiotropic orientation of shoots	Силлепсис в дистальной части матер. побега Syllepsis in the distal part of a maternal shoot	Ритмично нарастающие Ascending rhythmically	Иерархический конструктивный план Hierarchical constructive plan
<i>Rauh</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Восходящая Ascending	—	—	+	+
<i>Troll 1</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Плагиотропная Plagiotropic	+	—	+	+
<i>Troll 2</i>	Мезосимпод. Mesosympodial	Пазушное Axillary	Плагиотропная Plagiotropic	+	—	+	+
<i>Scarrone</i>	Монопод. Monopodial	Терминальное Terminal	Восходящая Ascending	—	—	+	+
<i>Noseran</i>	Акросимпод. Acrosympodial	Терминальное Terminal	Плагиотропная Plagiotropic	—	+	+	+
<i>Attims</i>	Монопод. Monopodial	Пазушное Axillary	Восходящая Ascending	—	—	—	+
<i>Leeuwenberg</i>	Ложная дихотомия False dichotomy	Терминальное Terminal	Восходящая Ascending	—	—	+	—
<i>Koriba</i>	Ложная дихотомия False dichotomy	Терминальное Terminal	Плагиотропная Plagiotropic	—	—	+	—

у исследуемых видов и характеризующих архитектурные модели. Так, F. Hallé, R. Oldeman и P. B. Tomlinson (1978) не оговаривают, является ли моноподиальное нарастание устойчивым и только изредка нарушается под воздействием экзогенных факторов, или моноподиальное нарастание может сменяться на симподиальное по эндогенным причинам. Такая неопределенность понятия затрудняет отнесение изученных нами видов с неустойчивым моноподиальным нарастанием к группе архитектурных моделей, которые характеризуются как моноподиально нарастающие, и требует специальной оговорки.

В рамках концепции архитектурных моделей признак “пазушное или терминальное расположение соцветий” рассматривается с точки зрения влияния соцветий на способ нарастания скелетных осей. Результаты исследования показали, что характер нарастания скелетных осей определяется строением генеративных побегов и особенностями их встраивания в осевую систему. При появлении пазушных соцветий и односезонных генеративных побегов скелетная ось сохраняет возможность нарастать моноподиально. Однако

следует отметить, что хотя и пазушные соцветия, и односезонные генеративные побеги отмирают в конце вегетационного сезона, это не гомологичные структуры, и относить, например, односезонные генеративные побеги *Fraxinus excelsior* к пазушным соцветиям некорректно. Односезонные генеративные побеги у изученных видов встречаются гораздо чаще, чем генеративные побеги с пазушными соцветиями, и характерны для большинства раннецветущих видов. Развитие из верхушечных почек генеративных побегов с терминальными соцветиями и резидами может не только изменить способ нарастания осей, но и привести к образованию специфических систем с участием генеративных побегов, как например у *Acer platanoides*, *Betula pendula* (Kostina et al., 2022b). У изученных нами видов генеративные побеги с терминальными соцветиями участвуют в формировании систем скелетных осей высоких порядков, и относятся к системам, которые И. С. Антонова (Antonova et al., 2023) образно называет “кружевом кроны”, или если и встраиваются в системы осей низших порядков, то на последних этапах их формирования.

Понятие “пролепсис” авторами концепции используется в широком смысле. Под пролептическими побегами понимают побеги, развивающиеся после некоторого периода покоя, причем длительность периода покоя не указывается. Такое широкое понимание пролепсиса затрудняет изучение и описание динамического аспекта формирования побеговых систем деревьев умеренного климата, невозможное без таких понятий как почка регулярного возобновления и спящая почка.

В рамках концепции признак силлептического или пролептического ветвления используется только при выделении мало различающихся моделей *Noseran* и *Prevost*. Для данных моделей характерны силлептические побеги, развивающиеся в пазухах самых верхних листьев материнского побега. На основе этих побегов образуются плагиотропные ветви кроны. Пролептические побеги образуются из почек, расположенных под силлептическими побегами, растут ортотропно и формируют ствол. По отношению к другим моделям динамический аспект образования боковых побегов авторами концепции архитектурных моделей не учитывается (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Более того, для одной и той же модели указываются разные варианты ветвления в умеренном и тропическом климатах. Так, модели *Rauh* и *Leeuwenberg* в умеренном климате формируются в основном в результате пролепсиса, а в тропиках — силлепсиса.

Одной из основных проблем, затрудняющих проведение сопоставления архитектурных моделей и архитектурных конструкций изученных видов, является несоответствие комбинаций признаков. Силлептические побеги регулярно образуются у *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Salix alba* и *S. pentandra*. Однако в отличие от моделей *Noseran* и *Prevost* силлептическое ветвление у этих видов приурочено к проксимально-медианной части материнского побега. Силлептические побеги участвуют не только в образовании восходящих ветвей кроны, а иногда и ствола. Почки регулярного возобновления (зимующие почки) формируются выше зоны силлептических побегов. (Antonova, Rudneva, 2010; Ermolova et al., 2012; Kostina et al., 2015, 2022a). Таким образом, структурная организация изученных нами силлептически ветвящихся видов по комплексу признаков не соответствует моделям *Noseran* и *Prevost*.

Несоответствие комбинации признаков можно также продемонстрировать на примере видов родов *Tilia* и *Ulmus*. Характерное для *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* и *U. laevis* плагиотропное направление роста побегов текущего года с последующим их выпрямлением на следующий год (см. рис. 4a) сближает эти виды с моделями *Troll I* и *Troll II*. Особенности структурной организации модели *Troll II* заключаются в том, что побеги, которые участвуют в построении ствола, выпрямляются только в нижней части. Верхняя часть этих побегов принимает участие в образовании плагиотропных ветвей (см. рис. 4b). Побеги замещения формируются в средней части материнского побега, т. е. ствол нарастает мезосимподиально (рис. 4b). Сходным образом образуются и ветви (см. рис. 4b). Модель *Troll I* характеризуется моноподиальным нарастанием ствола и полным выпрямлением побегов, участвующих в его формировании. В образовании плагиотропных ветвей эти побеги не задействованы. Моноподиально нарастающие ветви развиваются из пазушных почек регулярного возобновления (см. рис. 4c). Таким образом, для структурной организации *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *U. laevis* и архитектурных моделей *Troll I* и *Troll II* характерны поникающие верхушки побегов текущего года, но по другим, принципиально важным признакам, таким как способ нарастания ствола, ориентация ветвей, а в случае модели *Troll II* и способ образования ветвей соответствия не наблюдается.

Явное расхождение по комбинации признаков между реально существующими видами и моделями усугубляется тем, что авторы концепции архитектурных моделей сами отнесли представителей этих родов, произрастающих практически “на каждом шагу” и легко доступных для изучения, к модели *Troll*.

Следует также обратить внимание на то, как структурная организация изученных видов сочетается с концепцией конструктивных планов организации кроны С. Édelin (1991).

Модели *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran* имеют иерархическую организацию. Модель *Leeuwenberg* — полиархична, т.к. материнские оси ветвятся с образованием двух равнозначных осей. Модель *Koriba* сочетает в себе иерархический и полиархический принципы строения кроны (см. рис. 7).

Конструктивную организацию изученных нами видов можно охарактеризовать в целом

как иерархическую, в которую время от времени встраиваются элементы полиархических моделей *Leeuwenberg* и *Koriba*, что наиболее характерно для видов рода *Salix* и проявляется в неоднократном раздвоении ствола и появлении мощных ветвей (см. рис. 7). У *Picea abies* иерархическая организация четко выдерживается на протяжении всего онтогенеза (Kostina et al., 2024).

Для иерархических архитектурных моделей авторы концепции указывают моноподиальный, мезосимподальный и акросимподиальный варианты нарастания скелетных осей. Для большинства изученных видов, в том числе и для *Pinus sylvestris* (Chepik, 1974; Kostina, Barabanshchikova, 2017) характерно неустойчивое моноподиальное и акросимподиальное нарастание. Длительно моноподиально нарастать может только *Picea abies*. Для полиархических моделей характерно ложно-дихотомическое нарастание, обусловленное образованием двух или более побегов замещения. Мезосимподальный вариант нарастания у изученных нами видов не реализуется.

Результаты исследования показали, что соответствие структурной организации изученных видов с архитектурными моделями, в том числе *Rauh*, *Troll*, *Scarrone*, *Noseran*, *Attims*, *Koriba*, *Leeuwenberg* не представляется возможным по следующим причинам:

- характеристика признаков, лежащих в основе выделения архитектурных моделей, не содержит вариантов, реализуемых у исследуемых видов;
- ряд признаков в концепции сформулированы некорректно или нуждаются в уточнении применительно к условиям сезонного климата;
- комбинация признаков структурной организации исследованных видов не соответствует комбинации признаков архитектурных моделей.

Архитектурные модели лесообразующих видов деревьев умеренной зоны

Для решения вопроса об архитектурных моделях изученных нами видов можно предложить несколько подходов.

Ф. Halle, R.A.A. Oldemann (1970) отмечали, что структурная организация деревьев умеренного климата нередко представляет собой комбинацию нескольких моделей. Однако указания на то, что структурная организация таких-то видов име-

ет элементы таких-то моделей, недостаточно, поскольку приходится разъяснять, о каком элементе идет речь и показывать принципиально значимые несоответствия по другим элементам.

Описать структуру побеговых систем изученных видов деревьев с позиций концепции архитектурных моделей можно было бы, используя уже имеющиеся архитектурные модели *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*, *Noseran* и обращая внимание на те признаки моделей, которые являются наиболее специфичными. При таком подходе можно предложить, например, модель *Noseran II*, для которой характерны силлептические побеги. Однако такая модель по большинству признаков будет отличаться от традиционной модели *Noseran*.

Мы предлагаем решить вопрос об архитектурных моделях изученных нами лесообразующих видов деревьев умеренной зоны, группируя выявленные варианты признаков в новые комбинации. Число таких комбинаций можно уменьшить, если рассматривать односезонные генеративные побеги, образующиеся из пазушных почек, и генеративные побеги с пазушными соцветиями как один вариант, не приводящий к изменению способа нарастания осей. Развитие же из верхушечных почек генеративных побегов с терминальными соцветиями и резидями может не только изменить способ нарастания осей, но и привести к образованию специфических систем с участием генеративных побегов, как например у *Acer platanoides* и *Betula pendula* (Kostina et al., 2022b).

С учетом особенностей реализации признаков у изученных нами видов деревьев мы предлагаем следующие конструктивные комбинации.

Конструктивная комбинация 1. Одноствольный поликарпик. Четко выраженный иерархический план организации. Ритмичный рост побегов. Устойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Односезонные генеративные побеги. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представитель — *Picea abies*.

Конструктивная комбинация 2. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Вос-

ходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Односезонные генеративные побеги и генеративные побеги с пазушными соцветиями. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*.

Конструктивная комбинация 3. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Генеративные побеги с верхушечными соцветиями. Резиды генеративных побегов участвуют в формировании ствола и ветвей на заключительных этапах их развития. Представители — *Acer platanoides*.

Конструктивная комбинация 4. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Неустойчивое моноподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части и участвуют в формировании ветвей, а иногда и ствола. Генеративные побеги с верхушечными соцветиями. Резиды генеративных побегов участвуют в формировании ствола и ветвей на заключительных этапах их развития. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Alnus glutinosa*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Betula alba*.

Конструктивная комбинация 5. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Ритмичный рост побегов. Акросимподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги развиваются в проксимально-медианной части и участвуют в формировании ветвей, а иногда и ствола. Генеративные побеги односезонные. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут ортотропно. Представители — *Salix alba*, *Salix pentandra*.

Конструктивная комбинация 6. Одноствольный поликарпик. Иерархический план организации с элементами полиархической организации. Рит-

мичный рост побегов. Акросимподиальное нарастание. Акротонное ветвление. Восходящие молодые ветви кроны. Силлептические побеги регулярно не образуются. Генеративные побеги односезонные или с пазушными соцветиями. Побеги замещения текущего года, принимающие участие в формировании ствола, растут плагиотропно, на следующий год полностью выпрямляются. Представители — *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Ulmus laevis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция архитектурных моделей была разработана для описания и упорядочивания огромного структурного разнообразия побеговых систем древесных растений экваториального и тропического бессезонного климата, путем выявления наиболее ярких комбинаций признаков, отражающих, прежде всего, различные аспекты деятельности апикальных меристем.

Рассмотренные 15 видов лесообразующих деревьев Средней полосы европейской части России по комплексу признаков наиболее близки к моделям *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*. Практически у всех этих видов обнаруживаются отдельные элементы моделей *Leeuwenberg* и *Koriba*, а у силлептически ветвящихся видов и модели *Noseran*. Сопоставление структуры побеговых систем изученных видов с этими моделями показало, что ни по одной из этих моделей полного соответствия не наблюдается. Это обусловлено тем, что не совпадает комбинация признаков, используемых при характеристике моделей и наблюдаемая у изученных видов. Кроме того, признаки, характеризующие структурную организацию деревьев умеренного климата, нуждаются или в дополнении, или в уточнении, или в замене на более четко сформулированные.

С учетом особенностей реализации признаков у изученных нами видов деревьев мы предлагаем шесть новых конструктивных комбинаций, к которым относятся от одного до четырех видов. Такая ситуация, возможно, обусловлена небольшим числом видов лесообразующих деревьев, произрастающих в Средней полосе европейской части России и вовлеченных в наш анализ.

Окончательно решить вопрос об архитектурных моделях изученных нами видов можно только после привлечения большого числа видов

не только деревьев, но и кустарников и древесных лиан умеренного климата, причем произрастающих как в Средней полосе Европейской России, так и в других регионах России и за рубежом. При таком подходе можно будет увеличить или сократить число основных признаков, выявить новые варианты этих признаков и их комбинации. Беглый обзор фактического доступного нам материала показал, что с увеличением числа вовлеченных в такой анализ растений возрастет и число видов, имеющих сходные комбинации признаков. Например, к конструктивной комбинации 1 помимо *Picea abies* можно отнести *Abies sibirica* Ledeb., к конструктивной комбинации 3 — не только *Acer platanoides* но и *Sorbus aucuparia* L., *Aesculus hippocastanum* L., к конструктивной комбинации 5 — помимо *Salix alba*, *Salix pentandra* добавить *Ulmus pumila* L.

После проведения такого полномасштабного исследования выделенным устойчивым комбинациям можно присвоить статус модели и, продолжив традиции F. Halle и R.A.A. Oldeman, назвать их именами выдающихся ученых, в том числе и отечественных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН “Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна” (регистрационный номер 1021060107217-0-1.6.19).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonova, Rudneva] Антонова И.С., Руднева М.В. 2010. Строение побеговых комплексов верхушки дерева *Betula litwinowii* Doluch. и *Betula pendula* Roth на виргинильной стадии развития. — В кн.: Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. Киров. С. 301–307.
- [Antonova et al.] Антонова И.С., Барт В.А., Телевинова М.С. 2023. Современные подходы к изучению структуры крон деревьев. — Систематические и флористические исследования Северной Евразии. М. С. 23–26.
- [Cherik] Чепик Ф.А. 1974. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. — Бот. журн. 3: 321–433.
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier: P. 154–168.
- [Ermolova et al.] Ермолова Л.С., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А. 2012. Морфологические особенности и сезонное развитие березы повислой в молодых древостоях на залежах. — Лесоведение. 6: 30–43.
- [Getmanets] Гетманец И.А. 2008. Подходы к анализу биоморф видов рода *Salix* (на примере из Южного Урала). — Современные подходы к описанию структуры растений. Киров. С. 106–115.
- Hallé F., Oldeman R. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. Berlin. 441 p.
- Koriba K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. — The gardens bulletin Singapore. 17(1): 11–81.
- [Kostina] Костина М.В. 2003. Строение и положение первых филломов на главной и боковых осях у представителей семейства Betulaceae и Salicaceae. — Бюл. Гл. ботан. сада. 185: 78–84.
- Kostina M.V., Barabanshikova N.S., Bityugova G.V., Yasin-skaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597. <https://doi.org/10.1134/S1995425515050091>
- [Kostina, Barabanshchikova] Костина М.В., Барабанщикова Н.С. 2017. Некоторые аспекты формирования кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). — Социально-экологические технологии. 3: 27–42.
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Абакарова С.Г. 2022а. Конструктивная организация *Betula pendula* Roth. — Социально-экологические технологии. 3: 257–283. <https://doi.org/10.31862/2500-2961-2022-12-3-257-283>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Ясинская О.И. 2022б. Особенности конструктивной организации деревьев умеренной зоны, обусловленные строением и ритмом развития генеративных побегов. — Бот. журн. 107(7): 627–651. <https://doi.org/10.31857/S0006813622070067>
- [Kostina et al.] Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Недосеко О.И., Стаменов М. Н. 2024. Конструктивная организация кроны лесобразующих видов деревьев средней полосы Европейской России. — Бот. журн. 109(5): 455–470. <https://doi.org/10.31857/S0006813624050042>
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1991. Морфология соцветий: современное состояние. — Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Ботаника. 12: 51–174.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. М. 66 с.
- [Mikhalevskaya] Михалевская О.Б. 2004. Ритм роста и структура побегов у тропических и субтропических древесных растений. Бюлл. ГБС, Вып. 188. С. 119–128.

- [Mikhalevskaya, Kostina] Михалевская О.Б., Костина И.Б. 1997. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. — Бюл. Гл. бот. сада. 174: 73–79.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — *Acta Biotheor.* 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — *Can. J. Bot.* 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — *Ecoscience.* 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — *Can. J. Bot.* 33: 726–739.
- Oldeman R.A.A. 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. — *Mem. O.R.S.T.O.M.* 73. P. 1–204.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
- [Serebryakova] Серебрякова Т.И. 1977. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и модусах их преобразования. — Бюл. МОИП, отд. биол. 82(2): 112–128.
- [Serebryakova, Bogomolova] Серебрякова Т.И., Богомолова Т.В. 1984. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* (Violaceae). — Бот. журн. 69(6): 729–742.

ARCHITECTURAL MODELS OF FOREST-FORMING TREE SPECIES OF THE TEMPERATE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

M. V. Kostina^{1,*}, N. S. Barabanshchikova^{2,**},
O. I. Nedoseko^{3,***}, M. N. Stamenov^{4,****}

¹*Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Sevastopol State University”
Universitetskaya Str., 33, Sevastopol, 299053, Russia*

²*Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education “Moscow Pedagogical State University” (MPGU)
Kibalchich Str., 6/3, Moscow, 129164, Russia*

³*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod — National Research University (UNN), Arzamas Branch
K. Marks Str., 36, Arzamas, 607220, Russia*

⁴*Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS
10, Komzina Str., Togliatti, 445003*

*e-mail: mv.kostina@mpgu.su

**e-mail: ns.barabanshchikova@mpgu.su

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

****e-mail: mslv-eiksb@inbox.ru

The comparison of the structure of shoot systems of forest-forming species of temperate zone trees with architectural models, including those which the authors of the concept of architectural models and other researchers indicate for the temperate climate trees (namely, *Rauh*, *Scarrone*, *Troll*, *Noseran*, *Attims*, *Koriba*, and *Leewenberg*), has shown that none of the models is in complete compliance. This is due to the fact that the sets of characters used for describing the models and observed in the studied species do not coincide, and the features characterizing the models need to be either supplemented or clarified with regard to seasonal climate conditions, or are to be replaced with more clearly formulated ones, or are not suitable at all. Six new constructive combinations of characters were proposed for the studied species. The issue of architectural models of the studied species can be finally resolved after studying the structure of shoot systems in other tree species as well as shrubs and woody temperate vines. This will make it possible to identify both new variants of characters and their new combinations, as well as to confirm the validity of the already proposed six combinations.

Keywords: shoots, skeletal axes, growth, branching, trees, architectural models

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems of the Volga basin”(No 1021060107217-0-1.6.19).

REFERENCES

- Antonova I.S., Rudneva M.V. 2010. The structure of the shoot complexes of the top of the tree of *Betula litwinowii* Doluch. and *Betula pendula* Roth at the virgin stage of development. — In the book: Biological types of Christen Raunkier and modern botany. Kirov. P. 301–307 (In Russ.).
- Antonova I.S., Bart V.A., Televinova M.S. 2023. Modern approaches to studying the structure of tree crowns. — Systematic and floristic studies of Northern Eurasia. Moscow. P. 23–26 (In Russ.).
- Chepik F.A. 1974. Features of the formation and structure of replacement shoots in *Pinus sylvestris* L. — Bot. Zhurn. 3: 321–433 (In Russ.).
- Édelin C. 1991. Nouvelles donnees sur l'arkitekture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. — L'arbre biologie et développement: Actes du 2 Colloque international sur l'arbre. Montpellier. P. 154–168.
- Ermolova L.S., Gulbe Ya.I., Gulbe T.A. 2012. Morphological features and seasonal development of European birch in young stands of trees on the grassland. — Forest Science. 6: 30–43 (In Russ.).
- Getmanets I.A. 2008. Approaches to the analysis of biomorphs of species of the genus *Salix* (using the example of willows of the Southern Urals). — Modern approaches to the description of plant structure. Kirov. P. 106–115 (In Russ.).
- Hallé F., Oldeman R. 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris. 178 p.
- Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. 1978. Tropical Trees and Forests. Berlin. 441 p.
- Koriba K. 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. — The gardens bulletin Singapore. 17(1): 11–81.
- Kostina M.V. 2003. The structure and position of the first phyllomes on the main and lateral axes in the family representatives of Betulaceae and Salicaceae. — Bulletin of the Main Botanical Garden. 185: 78–84 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Bityugova G.V., Yainsinskaya O.I., Dubach A.M. 2015. Structural Modifications of Birch (*Betula pendula* Roth) Crown in Relation to Environmental Conditions. — Contemporary Problems of Ecology. 8(5): 584–597 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S. 2017. Some aspects of the formation of the crown of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). — Social and environmental technologies. 3: 27–42 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Abakarova S.G. 2022a. Constructive organization of *Betula pendula* Roth. — Social and environmental technologies. 12(3): 257–283 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Yainsinskaya O.I. 2022b. Features of the constructive organization of trees of the temperate zone due to the structure and rhythm of the development of generative shoots. — Bot. Zhurn. 107(7): 627–651 (In Russ.).
- Kostina M.V., Barabanshchikova N.S., Nedoseko O.I., Stamenov M.N. 2024. Structural organization of forest-forming species of trees growing in the middle zone of the European part of Russia. — Bot. Zhurn. 109(5): 455–470.
<https://doi.org/10.31857/S0006813624050042> (In Russ.)
- Kuznetsova T.V. 1991. Morphology of inflorescences: current state. — Results of science and technology. VINITI. Ser. Botany. T. 12. P. 51–174.
- Mikhalevskaya O.B. 2002. Morphogenesis of tree plant shoots. Morphogenesis steps and their regulation. Moscow. 66 p. (In Russ.).
- Mikhalevskaya O.B. 2004. Growth rhythm and shoot structure in tropical and subtropical woody plants. — Bulletin GBS. 188: 119–128.
- Mikhalevskaya O.B., Kostina I.B., 1997. Structure, development and silleptic branching of vegetative shoots of *Betula pendula* Roth. — Bulletin of the Main Botanical Garden. 174: 73–79 (In Russ.).
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998a. Plant succession and tree architecture: an attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics. — Acta Biotheor. 46: 1–22.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1998b. Plagiotropic architectural development of four tree species of the temperate forest. — Can. J. Bot. 76: 2100–2118.
- Millet J., Bouchard B., Edelin C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. — Ecoscience. 6: 187–203.
- Millet J., Bouchard B. 2003. Architecture of silver maple and its response to pruning near the power distribution network. — Can. J. Bot. 33: 726–739.
- Oldeman R.A.A. 1974. L'architecture de la foret guyanaise. — Mem. O.R.S.T.O.M. 73. P. 1–204.
- Serebryakov I.G. 1962. Ecological morphology of plants. Moscow. 378 p. (In Russ.).
- Serebryakova T.I. 1977. On the main “architectural models” of herbaceous perennials and the modes of their transformation. — Bulletin. MOIP, dept. biol. 82(2): 112–128 (In Russ.).
- Serebryakova T.I., Bogomolova T.V. 1984. Patterns of shoot formation and life forms in the genus *Viola* (Violaceae). — Bot. Zhurn. 69(6): 729–742 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ И МОРФОЛОГИЯ ЗОЛОТИСТОЙ ВОДОРΟΣЛИ
UROGLENA KUKKII (OCHROMONADALES, UROGLENACEAE)
В РОССИИ

© 2024 г. Л. В. Снитко^{1,*}, Т. В. Сафронова², И. А. Блинов¹, В. П. Снитко¹

¹Южно-Уральский ФНЦ Минералогии и Геоэкологии УрО РАН
терр. Ильменский заповедник, 1, Миасс, Челябинская обл., 456317, Россия

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

*e-mail: lvs223@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.04.2024 г.
Получена после доработки 02.09.2024 г.
Принята к публикации 08.10.2024 г.

Вторая в России находка вида *Uroglena kukkii* в водоемах Южного Урала свидетельствует о более широком распространении вида. Описанный из Эстонии, этот вид впервые в России был отмечен только в Санкт-Петербурге. Морфология колоний и стоматоцист *U. kukkii* была изучена с помощью световой и электронной микроскопии. В данной работе приводится сравнение морфологических характеристик стоматоцист *U. kukkii* из двух местообитаний в России с образцами из типового местообитания, выявляются условия массового формирования стоматоцист.

Ключевые слова: Chrysophyceae, *Uroglena*, морфология, стоматоцисты, Россия, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0006813624100075, EDN: OKTJLZ

Род *Uroglena* Ehrenb. включает колониальные хризифиты с клетками, погруженными в слизь и объединенными внутри колоний посредством протоплазматических тяжей (Pusztai, Škaloud, 2019, 2022). У морфологически сходных, но эволюционно неродственных родов *Uroglenopsis* Lemmerm. и *Urostipulosphaera* Pusztai et Škaloud клетки либо вообще не соединены между собой (*Uroglenopsis*), либо соединяются толстыми слизистыми тяжами (*Urostipulosphaera*). В настоящее время род *Uroglena* насчитывает 16 видов и разновидностей (Pusztai, Škaloud, 2022). Учитывая, что все виды в пределах рода имеют мало различающиеся по строению клетки и формируют схожие колонии, морфология стоматоцист является важным таксономическим признаком. Стоматоцисты различаются по строению воротничка и орнаментации поверхности, которые могут несколько изменяться в процессе созревания цист (напр., Cronberg, 1992; Cronberg, Laugaste, 2005). Представители *Uroglena* и *Uroglenopsis* часто отмечались в водоемах горно-лесного пояса и лесостепной зоны Южного Урала, но отсутствие стоматоцист не позволяло определить их до вида

(Snit'ko, Snit'ko, 2013, 2014, 2019). Вид *Uroglena kukkii* Cronberg et Laugaste был описан из Эстонии (Cronberg, Laugaste, 2005) и впервые с момента описания недавно был отмечен в водоемах Украины и России (Kapustin et al., 2022).

В данной работе представлены новые данные о распространении редкого вида золотистых водорослей *Uroglena kukkii*, проведено сравнение морфологических признаков стоматоцист двух российских популяций с образцами из типового местообитания, а также обсуждается возможное влияние массового развития видов рода *Synura* на продолжительность вегетации *U. kukkii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили пробы планктона, собранные в водоемах горно-лесного пояса и лесостепной зоны Южного Урала. Пробы отбирали планктонной сетью с ячей 14 мкм в диаметре, круглогодично, уделяя внимание холодноводным периодам. Материал для сравнения вариабельности стоматоцист был взят из Фигурного пруда, расположенно-

го на территории Ботанического сада Петра Великого (г. Санкт-Петербург), где пробы собраны с помощью планктонной сети с ячейкой 20 мкм.

Географические и некоторые гидрохимические характеристики пяти изученных водоемов приведены в табл. 1. Это мелкие слабопроточные водоемы со значениями электропроводности УЭП 140–255 мкСм·см^{–1}, По показателям содержания минерального фосфора изученные водоемы Южного Урала являются мезо-эвтрофными и эвтрофными (см. табл. 1), заросшими макрофитной растительностью.

Живые пробы планктона были изучены с помощью светового микроскопа (СМ) Nikon Eclipse E600 с объективами Nikon 60×, 40×, 10×. Исследование стоматоцист проводили при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Tescan Vega 3Sbu при увеличении в (2–20) × 10³ раз. Для изучения объектов в СЭМ аликвоту концентрированной пробы планктона наносили на токопроводящий скотч на алюминиевом диске и высушивали. Напыление золотом проводили в ионно-плазменном напылителе Quorum Q150R ES.

Измерение гидрохимических показателей и СЭМ-исследования выполнены на базе Южно-Уральского центра коллективного пользования по исследованию минерального сырья (аттестат аккредитации № РОСС RU.001.514536). Исследования проб из пруда г. Санкт-Петербурга проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL JEM 100.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Стоматоцисты *Uroglena kukkii* обнаружены в России в пяти водоемах: на Северо-Западе одна локация — пруд г. С.-Петербург; на Южном Урале четыре локации (12 проб), номера проб с датами

Таблица 1. Географическое положение и физико-химические показатели водоемов-местонахождений *Uroglena kukkii* в России с датами отбора проб

Table 1. Geographical location and physico-chemical parameters of reservoirs, localities of *Uroglena kukkii* in Russia with sampling dates

Водоемы Waterbodies	Площадь, км ² Area, km ²	Средняя и макс. глубина, м Mean and max depth, m	Номера и даты сбора проб, температура воды (T) Sample collection numbers and dates, water temperature (T)	УЭП, мкСм·см ^{–1} Conductivity, μS·cm ^{–1}	pH	$P_{неорг}^3$ мкг·дм ^{–3} / P_{inorg} , mc·g·dm ^{–3}	Координаты Coordinates
Пруд Фигурный, Ботанический сад, С.-Петербург Figurnyi Pond of Peter the Great Botanical Garden, St.-Petersburg	< 0.01	1/2	17 V 2013; 5 V 2016	250	7.5	nd	59°58'12.5" N, 30°19'41.3" E
р. Сорокина Sorokina River	nd	0.2/0.4	1 – 15 V 2020 (T = 12.0°C)	nd	7.3–7.4	nd	54°16'43.0" N 59°59'20.1" E
оз. Кошкуль Koshkul Lake	0.3	2/4	2 – 27 IV 2021 (T = 9.0°C); 3 – 27 IV 2023 (T = 12.0°C); 4 – 15 V 2023 (T = 14.0°C)	190.0	7.2–7.9	10–45	55°01'00.0" N 60°02'07.0" E
Пруд гор. пляжа (дериват оз. Тургойак) City beach pond (Lake Turgoyak derivate)	0.01	1/1.2	5 – 24 IV 2021 (T = 9.0°C); 6 – 04 V 2022 (T = 9.0°C); 7 – 14 V 2022 (T = 12.0°C); 8 – 27 IV 2023 (T = 12.5°C); 9 – 4 V 2023 (T = 13.0°C); 10 – 15 IV 2023 (T = 14.0°C); 11 – 22 VI 2023 (T = 16.0°C)	180.0–255.0	7.2	120	55°09'12.5" N 60°06'58.2" E
оз. Сириккуль Sirikkul Lake	0.86	2/4	12 – 27 IV 2023 (T = 12.5°C)	140.0–243.0	7.0–9.2	10–93	55°20'01.4" N 60°15'16.1" E

Примечание: УЭП – удельная электропроводность, nd – нет данных.

Note: УЭП – electrical conductivity; nd – no data.

сбора и температурой воды приведены в табл. 1. Морфотипы стоматоцист вида *U. kukkii* из изученных водных объектов приведены на рис. 1.

Стоматоцисты *U. kukkii* были отмечены в один и тот же сезон года: южноуральская популяция в конце апреля, сразу после схода льда при температуре воды $+9.0 - +12.5^{\circ}\text{C}$; петербургская популяция в мае при температуре $+16^{\circ}\text{C}$ и $+19^{\circ}\text{C}$. На Южном Урале в мае и июне, при прогреве воды до $+14 - +16^{\circ}\text{C}$, стоматоцисты встречались единично в тех же водоемах (например, рис. 1j).

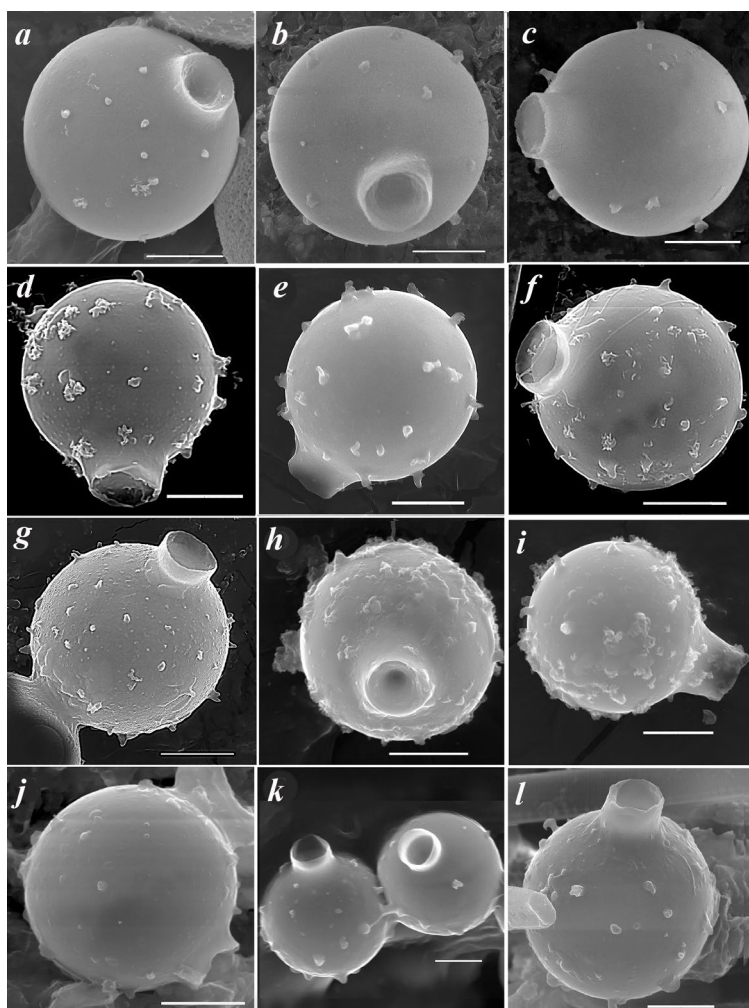
Форма исследованных колоний *U. kukkii* была от сферической до эллипсоидной ($95 - 120 \times 112 - 175$ мкм), наиболее частый размер 110×140 мкм. Клетки имели грушевидную форму, $7 - 10 \times 6 - 7$ мкм, с двумя неравными по длине жгутиками на переднем конце. Задняя часть клетки соединена тонкими разветвленными тяжами, погру-

женными в общую колониальную слизь. Клетки были округлой формы с одним хлоропластом (рис. 2a, b). Колонии петербургской популяции находились в стадии деления (рис. 2c) и имели более крупные размеры (табл. 2).

Массовое образование стоматоцист в колониях наблюдали 27 IV 2023 в мелководном малом пруду-деривате оз. Тургойяк (см. табл. 1; рис. 2d, e), что позволило идентифицировать вид как *U. kukkii*. В начале мая в водоеме отмечено массовое развитие видов рода *Synura* Ehrenb. (Snit'ko et al., 2021, 2022), вегетация которых отмечена до середины мая при температуре $+14 - +16^{\circ}\text{C}$. В этот период колоний и стоматоцист *U. kukkii* не наблюдали в данном водоеме. Позже в июне отмечены только единичные стоматоцисты *U. kukkii* со сглаженными шипами (рис. 1j).

Рис. 1. Стоматоцисты *Uroglena kukkii* (СЭМ) из российских популяций: a, b, c — из Фигурного пруда ботанического сада г. Санкт-Петербург; южноуральская популяция: d, e, f, i — из оз. Кошкуль; g — из р. Сорokiна; j, k, l — из пруда городского пляжа (дериват оз. Тургойяк); h — из оз. Сириккуль. Масштабные линейки: 5 мкм.

Fig. 1. *Uroglena kukkii* stomatocysts (SEM) from Russia: a, b, c — from Figurnyi Pond of the Peter the Great Botanical Garden, St. Petersburg; the South Ural population: d, e, f, i — from Koshkul Lake; g — from the Sorokina River; j, k, l — from city beach pond (Lake Turgoyak derivate); h — from Sirikkul Lake. Scale bars: 5 μm .



Описание стоматоцисты *Uroglena kukkii*: стоматоциста сферической формы, диам. 12.1–13.4 мкм (южноуральская популяция) и 12–14 мкм (популяция в Санкт-Петербурге). Воротничок снаружи цилиндрический (высота 1.4–3.2 мкм, диам. 3.7–4.1 мкм в южноуральской популяции, и высота 2–2.9 мкм, диам. 4.4–5.0 мкм в популяции из Санкт-Петербурга), внутри воротничок обратноконический, пора вдавленная (диам. 0.8–1.6 мкм в южноуральской популяции, и диам. 0.6–0.98 мкм в популяции из Санкт-Петербурга). Поверхность стоматоцист орнаментирована беспорядочно и редко расположенными выростами неправильной палочковидной формы, с уплощен-

ными и раздвоенными верхушками; встречаются также конические бугорки. Выросты высотой 0.3–1.0 мкм, шириной у основания 0.5–1.0 мкм в южноуральской популяции, и высотой 0.4–1.2 мкм, шириной у основания 0.4–0.85 мкм в популяции в Санкт-Петербурге.

Морфологически стоматоцисты из российских популяций соответствуют описанию типового материала *Uroglena kukkii* (табл. 2). В нашем исследовании размеры колоний с клетками *U. kukkii* были схожими с размерами из типовой локации, а размеры колоний с цистами были больше, чем в типовой локации в Эстонии (Cronberg, Laugaste, 2005): 20 промеров колоний с цистами попада-

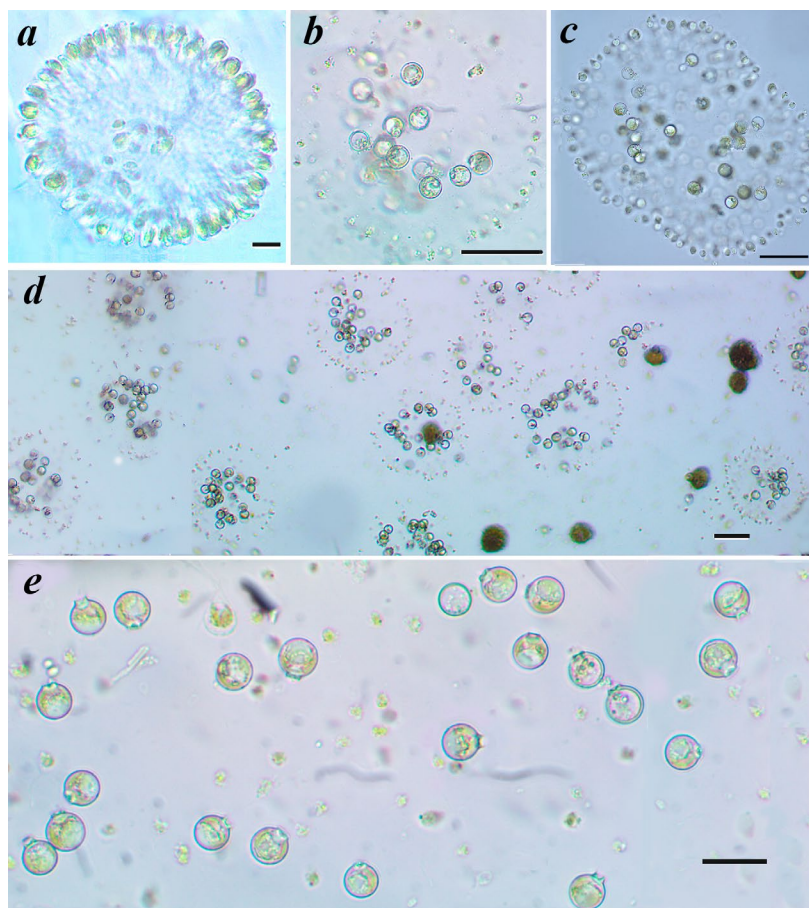


Рис. 2. Колонии *Uroglena kukkii*, СМ. Южноуральская популяция: *a* – колония; *b*, *d* – колонии с формирующимися стоматоцистами; *e* – стоматоцисты. С.-Петербург: *c* – колонии с формирующимися стоматоцистами в стадии деления из Фигурного пруда.

Масштабные линейки: *a* – 10 мкм, *b*, *c*, *d* – 50 мкм, *e* – 20 мкм.

Fig. 2. Colonies of *Uroglena kukkii*, LM. The South Ural population: *a* – colony; *b*, *d* – colonies showing cells in the process of stomatocyst formation; *e* – stomatocysts. St. Petersburg: *c* – colonies showing cells in the process of stomatocyst formation in division stage from Figurnyi Pond of the Peter the Great Botanical Garden.

Scale bars: *a* – 10 μ m, *b*, *c*, *d* – 50 μ m, *e* – 20 μ m.

Таблица 2. Сравнение морфологических признаков *Uroglena kukkii* из локаций в России и типового местонахождения

Table 2. Comparison of morphological features of *Uroglena kukkii* from localities in Russia and the type locality

Характеристики Features	Типовое местонахож- дение Type locality	Локации в России / Localities in Russia				
		St.-Petersburg	Водоемы Южного Урала / Waterbodies of South Urals			
		Фигурный пруд Бот. сада Figurnyi Pond of the Peter the Great Botanical Garden	Пруд гор. пляжа (дериват оз. Тургойак) City beach pond (Lake Turgoyak derivate)	оз. Кошкуль Koshkul Lake	р. Сорокина Sorokina River	оз. Сириккуль Sirikkul Lake
Размеры колоний, мкм Colony dimensions, μm	75–105	197.2–272.4 $\times$ $\times$ 158.9–235.8	80–150 (95–120 $\times$ 112–175)	nd	nd	nd
Длина клетки, мкм Cell length, μm	10–16	7.6–9.7	10–11	nd	nd	nd
Ширина клетки, мкм Cell width, μm	6–8	6.0–7.2	6–8	nd	nd	nd
Диаметр стоматоцисты, мкм Stomatocyst diameter, μm	12.7–15.6	12.0–14.0	12.1–12.5	12.1–12.2	13.0–13.4	11.8–12.9
Высота воротничка, мкм Collar length, μm	2.4–3.9	2.0–3.0	1.4–1.6	1.5–5.0	1.5–2.2	1.9–2.0
Диаметр воротничка, мкм Collar width, μm	3.8–5.6	4.4–5.0	3.2–4.1	3.7–4.0	3.5–3.7	3.3–3.4
Диаметр поры, мкм Pore diameter, μm	0.8–1.3	0.78	0.8	1.6	—	0.8

Примечание: nd — нет данных.

Note: nd — no data.

ли в диапазон 95–120 $\times$ 112–175 мкм (см. рис. 2). Нужно отметить, что размеры колоний не являются диагностическим признаком для разделения видов рода *Uroglena*. Известно, что молодые колонии имеют меньшие размеры, чем зрелые (Cronberg, 1992). В популяции из пруда Санкт-Петербурга колонии *U. kukkii* были значительно крупнее таковых в южноуральской популяции и составляли 197.2–272.4 $\times$ 158.9–235.8 мкм (см. абл. 2), колонии были крупнее, поскольку находились в процессе деления (рис. 2с).

Остальные морфологические показатели соответствовали размерным диапазонам из типовой локации, отмечались лишь незначительные различия в размерах воротничка (см. табл. 2): вариации размеров воротничка выходили за нижнюю границу диапазонов в типовой локации, но соответствовали таковым из популяции в Украине: диаметр 2.7–4.7 мкм, высота 1.6–4.2 мкм (Karpustin et al., 2022).

Несколько меньшие высота и диаметр воротничка могут отражать вариабельность развития стоматоцист в период зрелости: в мае и июне у южноуральской популяции отмечены стоматоцисты с более коротким воротничком, чем в типовом описании (см. рис. 1j). Наибольшая высота воротничка 5.0 мкм (см. рис. 1i) с тонким краем отмечена в период формирования стоматоцист.

Колонии рода *Uroglena* и *Uroglenopsis* отмечены во многих водоемах горно-лесного пояса Южного Урала весной и осенью в холодноводные периоды открытой воды (Snit'ko, Snit'ko, 2013, 2014, 2019). Но отсутствие стоматоцист не позволяло точно определить виды.

В планктоне пруда-деривата оз. Тургойак 27 IV 2023 наблюдали массовое развитие *U. kukkii* (800 колоний/дм³) с формирующимися цистами (рис. 2d). В доминирующем комплексе планктона этого пруда отмечены холодноводные дино-

флагелляты рода *Peridinium* Ehrenb. (см. рис. 2d), зоопланктон встречен единично. Также, в том же водоеме в это время отмечено начало вегетации видов рода *Synura* Ehrenb.: *S. americana* Kynčlova et Škaloud, *S. mammilosa* Takahashi, *S. petersenii* Korshikov emend. Škaloud et Kynčlova (Snit'ko et al., 2021, 2022).

При наблюдении на следующей неделе после массового формирования стоматоцист *U. kukkii*, мы так же, как и в Фигурном пруду Ботанического сада Санкт-Петербурга (Kapustin et al., 2022), не наблюдали колоний с клетками *Uroglena*. При этом зоопланктон продолжал встречаться единично, но резко выросла численность видов *Synura*: с 250 колоний в дм^3 (12.5 тыс. кл./ дм^3) 04 V 2023 до 950 колоний в дм^3 (47.5 тыс. кл./ дм^3) 14 V 2023. При прогреве воды до $+16^\circ\text{C}$ в середине июня и уменьшении вегетации колоний *Synura*, были снова отмечены единичные колонии *Uroglena* размером 80×87 мкм (см. рис. 2a), также встречена стоматоциста *U. kukkii*, при этом колоний с цистами не было обнаружено.

Таким образом, вид *U. kukkii* развивается в течение короткого периода: вегетация составляла одну–две недели.

На протяжении нескольких лет в период 2020–2023 гг. стоматоцисты *U. kukkii* были обнаружены в планктоне четырех южноуральских водоемов, в некоторых из них они отмечены ежегодно. По этой причине мы считаем, что вид *U. kukkii* не относится к редким, как это считалось.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В водоемах горно-лесного пояса Южного Урала стоматоцисты *U. kukkii* отмечены в четырех местообитаниях и с высокой численностью.

Все выявленные местообитания вида *U. kukkii* как в г. Санкт-Петербурге, так и на Южном Урале являются малыми слабопроточными мелководными, заросшими высшей водной растительностью водоемами с нейтральным pH, низкой удельной электропроводностью в диапазоне $140\text{--}255 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$, массовое формирование стоматоцист происходит весной.

Проведенное исследование расширило представления о географическом распространении таксона, известного прежде из единственного местообитания в России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ЮУФНЦ МиГ Ур О РАН по плановой теме № 122040800079-3 и государственного задания БИН РАН по плановой теме № 121021600184-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Cronberg G. 1992. *Uroglena dendracantha* n. sp. (Chrysophyceae) from Central Småland, Sweden. — Nordic Journal of Botany. 12: 507–512.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01829.x>
- Cronberg G., Laugaste R. 2005. New species of *Uroglena* and *Ochromonas* (Chromulinales, Chrysophyceae) from Estonia. — Nova Hedwigia, Beiheft. 128: 43–63.
- Kapustin D.A., Safronova T.V., Kulikovskiy M.S. 2022. New records of a rare chrysophyte species *Uroglena kukkii* (Ochromonadales, Uroglenaceae) outside the type locality. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 56(2): 273–278.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.273>
- Pusztai M., Škaloud P. 2019. Elucidating the evolution and diversity of *Uroglena*-like colonial flagellates (Chrysophyceae): polyphyletic origin of the morphotype. — European Journal of Phycology. 54: 404–416.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1574030>
- Pusztai M., Škaloud P. 2022. Species delimitation within the colonial flagellates *Uroglena*, *Uroglenopsis* and *Urostipulosphaera* (Chrysophyceae). — European Journal of Phycology. 57: 79–95.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1892196>
- Snitko L.V., Snitko V.P. 2013. Phytoplankton of deep-water lakes of Southern Ural (Russia) in high-level water. — International Journal on Algae. 15(1): 26–35.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v15.i1.20>
- Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2014. Phytoplankton as an indicator in assessing long-term variations in water quality of Lakes Bolshoe Miassovo and Turgoyak, the South Urals. — Water Resources. 41(2): 210–217.
<https://doi.org/10.1134/S0097807814020146>
- Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2019. Taxonomic structure and ecology of phytoplankton in small forest lakes in the zone of technogenesis of sulfide deposits (Southern Urals). — Inland Water Biology. 12(4): 393–400.
<https://doi.org/10.1134/S1995082919040151>
- [Snit'ko et al.] Снитько Л.В., Сафронова Т.В., Блинов И.А., Снитько В.П. 2021. Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала. — Бот. журн. 106(4): 1101–1112.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- [Snit'ko et al.] Снитько Л.В., Сафронова Т.В., Снитько В.П. 2022. Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция *Petersenianae*. — Бот. журн. 107(4): 333–349.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>

NEW RECORDS AND MORPHOLOGY OF CHRYSOPHYTE ALGA *UROGLENA KUKKII* (OCHROMONADALES, UROGLENACEAE) IN RUSSIA

L. V. Snitko^{1,*}, T. V. Safronova², I. A. Blinov¹, V. P. Snitko¹

¹South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology of the Ural Branch RAS
Miass, Chelyabinsk Region, 456317, Russia

²Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

*e-mail: lvs223@yandex.ru

A rare chrysophyte species, *Uroglena kukkii*, was recorded in the waterbodies of the mountain forest zone of the South Urals. Described from Estonia, this species was first recorded in Russia in St. Petersburg. The second Russian discovery of the species *U. kukkii* indicates a wider distribution of the species. The morphology of the colonies and stomatocysts of *U. kukkii* was studied using light and electron microscopy. This paper compares the morphological characteristics of *U. kukkii* stomatocysts from the two habitats in Russia with samples from the type locality, and specifies the conditions for the mass formation of the stomatocysts.

Keywords: Chrysophyceae, *Uroglena*, morphology, stomatocysts, Russia, South Urals

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment according to the planned projects of South Ural Scientific Centre of Mineralogy and Environmental Geology of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences No. 22040800079-3, and of the Komarov Botanical Institute RAS No. 121021600184-6.

REFERENCES

- Cronberg G. 1992. *Uroglena dendracantha* n. sp. (Chrysophyceae) from Central Småland, Sweden. — Nordic Journal of Botany. 12: 507–512.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01829.x>
- Cronberg G., Laugaste R. 2005. New species of *Uroglena* and *Ochromonas* (Chromulinales, Chrysophyceae) from Estonia. — Nova Hedwigia, Beiheft. 128: 43–63.
- Kapustin D.A., Safronova T.V., Kulikovskiy M.S. 2022. New records of a rare chrysophyte species *Uroglena kukkii* (Ochromonadales, Uroglenaceae) outside the type locality. — Novosti Sist. Nizsh. Rast. 56(2): 273–278.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2022.56.2.273>
- Pusztai M., Škaloud P. 2019. Elucidating the evolution and diversity of *Uroglena*-like colonial flagellates (Chrysophyceae): polyphyletic origin of the morphotype. — European Journal of Phycology. 54: 404–416.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2019.1574030>
- Pusztai M., Škaloud P. 2022. Species delimitation within the colonial flagellates *Uroglena*, *Uroglenopsis* and *Urostipulosphaera* (Chrysophyceae). — European Journal of Phycology. 57: 79–95.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1892196>
- Snitko L.V., Snitko V.P. 2013. Phytoplankton of deep-water lakes of Southern Ural (Russia) in high-level water. — International Journal on Algae. 15(1): 26–35.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v15.i1.20>
- Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2014. Phytoplankton as an indicator in assessing long-term variations in water quality of Lakes Bolshoe Miassovo and Turgoyak, the South Urals. — Water Resources. 41(2): 210–217.
<https://doi.org/10.1134/S0097807814020146>
- Snit'ko L.V., Snit'ko V.P. 2019. Taxonomic structure and ecology of phytoplankton in small forest lakes in the zone of technogenesis of sulfide deposits (Southern Urals). — Inland Water Biology. 12(4): 393–400.
<https://doi.org/10.1134/S1995082919040151>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Blinov I.A., Snitko V.P. 2021. New species of *Synura* section *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) in waterbodies of the South Urals. — Bot. Zhurn. 106(11): 1101–1112 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Snitko V.P. 2022. Chrysophyte algae (Chrysophyceae) in waterbodies of the South Urals and Transural Plateau. Genus *Synura* (Synuraceae) Section Petersenianae. — Bot. Zhurn. 107(4): 333–349 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>

LEPTOCHIDIUM ALBOCILIATUM (LICHENIZED ASCOMYCOTA), THE FIRST RECORD OF THE SPECIES AND THE GENUS FOR THE CAUCASUS

© 2024 г. A. B. Ismailov^{1,*}, G. P. Urbanavichus^{2,**}

¹Mountain Botanical Garden of DFRC RAS
M. Gadzhieva Str., 45, Makhachkala, 367000, Russia

²Ural Federal University
Mira Str., 19, Ekaterinburg, 620062, Russia

*e-mail: i.aziz@mail.ru

**e-mail: g.urban@mail.ru

Received 04.09.2024

Revised 23.09.2024

Accepted 08.10.2024

None species of the genus *Leptochidium* was previously known within the Caucasus. In the mountain pine forest of Dagestan on siliceous rock outcrops we found a first species of this genus – *Leptochidium albociliatum*. In the lichen flora of Russia, *L. albociliatum* was known only from northern and arctic regions of the European part with the latest record dates back more than 100 years ago. Description of the genus *Leptochidium* and the species *L. albociliatum* with information of its habitat, distribution and comparison with *L. crenatum* are given.

Keywords: Dagestan, highland, floristic studies, new findings, pine forest

DOI: 10.31857/S0006813624100083, **EDN:** OKLKXU

In August 2024, during the fieldwork in the mountain pine forest of Highland Dagestan, we found a lichenized fungus with blue-green photobiont visually resembled a small *Leptogium* (Ach.) Gray s.l. or *Collema* F. H. Wigg. s.l. species. However, very distinctive under a magnifying glass white marginal hairs of the specimen doubt our suggestion. Further study of the specimen revealed a new species *Leptochidium albociliatum* (Desm.) M. Choisy belonging to the genus *Leptochidium* M. Choisy previously unknown within the Caucasus.

French lichenologist M. Choisy described the genus *Leptochidium* in 1952 as monotypic with *Leptochidium albociliatum* as a type species (Choisy, 1952). The genus *Leptochidium* was previously long-assigned to the family Placynthiaceae Å. E. Dahl (Eriksson, 2006). In 2007, as a result of molecular phylogenetic studies, this genus, along with the genera *Massalongia* Körb. and *Polychidium* (Ach.) Gray, was separated into a distinct family, the Massalongiaceae Wedin, P.M. Jørg. et E. Wiklund, within the order Peltigerales Walt. Watson (Wedin et al., 2007).

Norwegian lichenologist P.M. Jørgensen in 2006 transferred in this genus a species originally named *Leptogium rivulare* var. *crenatum* Nyl. with a new combination *Leptochidium crenatum* (Nyl.) P.M. Jørg. (Jørgensen, 2006). The genus currently comprises two species worldwide – *L. albociliatum* and *L. crenatum*, predominantly with mountain or arctic-alpine distribution. Both species are known in Russia from northern and arctic regions of European part and Far East (Urbanavichus, 2010).

First report of *Leptochidium albociliatum* for Russia dates back to the specimen collected in 1859 from the Ladoga Karelia by W. Nylander (Nylander, 1861). In 1863 this species was found in the Ponoï Lapland of Murmansk Region, with the specimen being deposited in the Herbarium of Helsinki (Urbanavichus et al., 2008). Deposited in the Herbarium of Oslo, there are two specimens of *L. albociliatum* (O-L-124063, O-L-124070), collected by B. Lyngé in 1921 from Novaya Zemlya (The Lichen Herbarium, 2024). These specimens are latest known records of the species from Russia. Thus, our finding of *Leptochidium albociliatum*

in Dagestan is the first one in Russia after more than 100 years of interruption.

The specimen identification was based on standard morphological and anatomical procedures with light microscopy (LOMO MSP-2 and Mikmed-6). The geographical coordinates are given in system WGS 84. The specimens are deposited in the herbarium of the Mountain Botanical Garden DFRC RAS (DAG), Altai State University (ALTB) and personal herbarium of G. Urbanavichus.

Leptochidium M. Choisy, Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon 21: 165 (1952).

Thallus squamulose to foliose, dark brownish blackish to olive-green, gelatinous, mainly without proper cortex, in one species with short glassy hairs along the margin. Apothecia laminal (not seen in our material), reddish brown, convex at maturity, often with hairy margin. Spores colourless, narrowly ellipsoid, one-septate. Pycnidia rare (not seen in our material) semiimmersed, punctiform; conidia bacilliform, simple. Photobiont cyanobacterial (nostocoid), in short chains, individual cells 4–6 μm wide. No secondary substances.

Leptochidium albociliatum (Desm.) M. Choisy, Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon 21: 165 (1952) (fig. 1).

Description: Thallus foliose, to 3 cm diam. Lobes erect, 1–3 mm wide, blackish-olive-green, not pruinose, 80–100 μm thick, with rounded ends and undulate to crenulate, often ascending margins bearing abundant, thin, transparent hairs (about 0.1 mm long). Rhizines sparse, white, fasciculate, 0.35–0.7 mm long. Isidia sometimes present in center of mature lobes, black, globose, to 0.1 mm diam. Upper and lower cortex only partly developed, paraplectenchymatous, formed by 1–3 layers of cells. Medulla present between two photobiont layers. Apothecia not seen in Dagestan material, their description is provided according to literature (Arcadia, 2023): 0.7–1.6 mm diam., slightly concave to slightly convex, not pruinose with hairy proper margin. Disc brown. Thalline margin present, persistent but very thin, smooth; in section: 100 μm wide, with distinct cellular cortex. Exciple sometimes visible externally as a thin ring, darker brown than disc; in section: 50–70 μm wide, colourless except at surface which is orange-brown, of prominent large cells, 5–14 $\times$ 5–10 μm , long axis oriented in outward direction. Epithecium orange-brown, K–. Hymenium 90–100 μm tall, colourless, KI+ blue. Hypothecium 50 μm tall, colourless, lower part distinctly cellular, long axis of cells horizontal, cellular layer continuous with exciple. Paraphyses simple, with conspicuous septa, expanding gradually from 1.5 μm at base to 3 μm at apex, not capitate, sometimes slightly

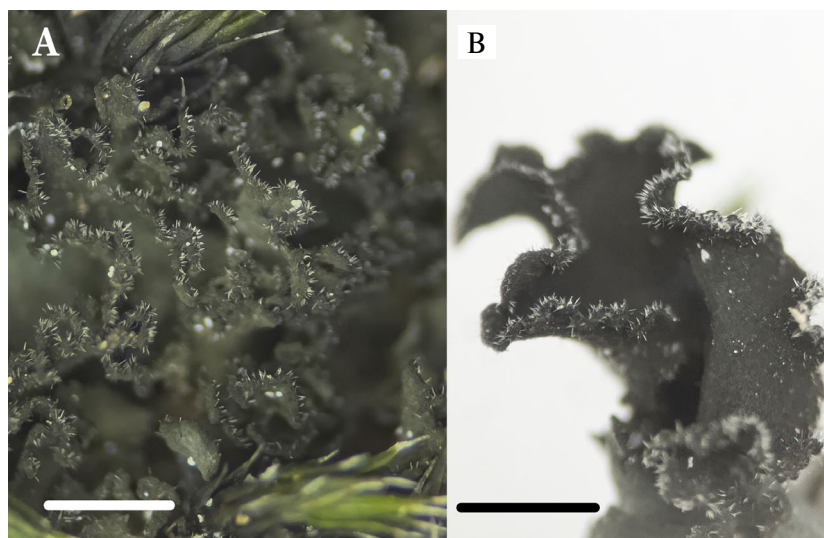


Fig. 1. *Leptochidium albociliatum*: A – habitus, B – single lobe with transparent hairs. Scale bars – 0.5 mm.

Рис. 1. *Leptochidium albociliatum*: А – внешний вид, В – отдельная лопасть с прозрачными волосками. Шкалы – 0.5 мм.

moniliform. Asci $60 \times 20 \mu\text{m}$, variable in shape, cylindrical, narrowly clavate, or bulging at the middle, KI+ blue in a narrow arc at the tip (without obvious structure). Ascospores colourless, 1-septate, constricted at septum, $\pm$ narrowly ellipsoid though ends sometimes slightly pointed $25\text{--}30 \times 8\text{--}10 \mu\text{m}$, 8 per ascus. Photobiont blue-green (nostocoid), cells globose, $5\text{--}8 \mu\text{m}$ diam., sometimes in chains, forming two distinct but $\pm$ identical layers separated by a layer with no or few photobiont cells. Both photobiont layers continuous and regular.

Habitat: the specimen is found in the pine forest of the **Pinetum kochianae myrtillosum** association (Abdurakhmanova et al., 2018) on the spurs of Kyabyaktepe Ridge in the upper reaches of the Khynekhchay River (natural landmark Khynekhdere). This territory refers to the Highland Dagestan and is located in the zone of temperate climate. Main climatic features of the studied locality: annual precipitation – 600 mm, air humidity – 65%, snow cover thickness – 30–40 cm, average temperature – 8°C , average temperature of cold season – 0.1°C , average temperature of warm season – 13.6°C (Fizicheskaya..., 1996).

Substrate and ecology: on wet, shaded siliceous rocks among mosses under pine forest canopy. Predominantly a cool-temperate mountain species with several arctic localities. Mainly found among bryophytes over siliceous rock, rarely on soil of basic siliceous substrata or tree bases (Burgaz, Martínez, 2001; Nimis, 2022; Arcadia, 2023).

Specimen examined: Republic of Dagestan, Rutul'skiy district, vicinity of the Luchek village, upper reach of the Khynekhchay River, pine forest with siliceous rock outcrops on western slope, on lower shaded part of wet siliceous rocks among mosses, 1885 m a.s.l. $41^{\circ}35'44''\text{N}$, $47^{\circ}17'51''\text{E}$. 27 VIII 2024. G.P. Urbanavichus (DAG 1524; ALTB; herb. G. Urbanavichus).

Distribution: New species and genus for the Caucasus. The nearest locality is known from Bitlis Province in Turkey from 1425 m a.s.l. (Yazıcı et al., 2020). Within Russia is known from northern and arctic regions of the European part (Karelia, Murmansk Region, Novaya Zemlya) (Fadeeva et al., 2007; Urbanavichus et al., 2008; Urbanavichus, 2010). World distribution: North America (widespread), Central America (Mexico), Macaronesia, Europe (Northern, Western and Southern, except for the British Isles), Western Asia (Turkey, Syria), North Africa (Morocco, Algeria) (Arcadia, 2023).

Note: *Leptochidium albociliatum* is superficially similar to *Leptogium* spp. The former is usually easily recognizable by the presence of short, glassy hairs on the lobe-margins. Hairs of some *Leptogium* species are different and usually are not confined to lobe-margins. In addition, *Leptochidium* lacks a regular upper cortex, and has different apothecia and spores (Jørgensen, 2007). *Leptochidium crenatulum* differs by squamulose thallus, non-isidiate lobes without marginal hairs.

Species of the genus *Leptochidium* have different ecology and distribution but same substrate preferences. *Leptochidium albociliatum* probably is a mountain lichen, rather than arctic-alpine. Its main range covers cool-temperate mountainous regions of North America, Eurasia and Africa, with only several arctic localities. In North America, the species occurs in forest belt of the western mountain regions (Brodo et al., 2001), in the Iberian Peninsula – in humid localities in the meso-, supra-, oromediterranean and montane belts (550–1700 m a.s.l.) (Burgaz, Martínez, 2001), in Italy is very rare in humid submediterranean, oromediterranean and subalpine belt (Nimis, 2022), in Greece – at altitudes 920–1300 m (Arcadia, 2023), in North Africa – up to 1400 m (Amrani et al., 2018), in the Alps – from submediterranean to alpine belt (Nimis et al., 2018), in the Caucasus – in the belt of the mountain pine forest (1885 m). Thus, the known altitudinal range of *Leptochidium albociliatum* distribution within its main range is 500–1900 m a.s.l. Conversely, *Leptochidium crenatulum* is predominantly found in northern and arctic regions, with several localities in mountains. It is most frequently observed in Scandinavia and is considered an extremely rare species in the Alps (Nimis, 2022). It is found growing on mossy, wet siliceous rocks, though is less frequently observed on sand by rivers or in wet tundra (Jørgensen, 2007). The known localities outside Scandinavia provide compelling evidence that the species has arctic-alpine distribution. These localities include Iceland, Greenland, and Baffin Island in Canada (Jørgensen, 2006).

ACKNOWLEDGEMENTS

The work of A.B. Ismailov was carried out within the framework of the research project of Mountain Botanical Garden of DFRC RAS (No. 122032300227-8).

REFERENCES

- Abdurakhmanova Z.I., Neshataev V.Yu., Neshataeva V.Yu. 2018. Pine forests (*Pineta kochianae*) in the Republic

- of Daghestan. — Vegetation of Russia. 34: 3–46.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.34.3
- Amrani S., Seaward M.R.D., Sipman H.J.M., Feuerer T. 2018. Lichenological exploration of Algeria II: checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi. — Herzogia. 31 (2): 817–892.
https://doi.org/10.13158/heia.31.2.2018.817
- Arcadia L. 2023. The lichens and lichenicolous fungi of Greece. Online draft version 16 May 2024. 720 p.
https://www.lichensofgreece.com/flora.pdf
- Brodo I.M., Sharnoff S.D., Sharnoff S. 2001. Lichens of North America. New Haven and London. 795 p.
- Burgaz A.R., Martínez I. 2001. The genera *Koerberia*, *Leptochidium*, *Massalongia* and *Polychidium* (Peltigerales sensu lato) in the Iberian Peninsula. — Nova Hedwigia. 73 (3): 381–392
https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/73/2001/381
- Choisy M. 1952. Catalogue des Lichens de la region lyonnaise. Fasc. 9. — Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon. 21: 165–180.
https://doi.org/10.3406/linly.1952.7511
- Eriksson O.E. 2006. Outline of Ascomycota. — Myconet. 12: 1–82.
- Fadeeva M.A., Golubkova N.S., Vitikainen O., Ahti T. 2007. Konspekt lishainikov i likhenofil'nykh gribov Respubliki Kareliya [Conspectus of lichens and lichenicolous fungi of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk. 194 p. (In Russ.).
- Fizicheskaya geografiya Dagestana. 1996 [Physical geography of Dagestan]. Makhachkala. 382 p. (In Russ.).
- Jørgensen P.M. 2006. *Leptochidium crenulatum*, a misunderstood arctic-alpine lichen. — Graphis Scripta. 18 (1): 19–22.
- Jørgensen P.M. 2007. Massalongiaceae. — In: Nordic Lichen Flora. 3. Uddevalla. P. 87–90.
- Nimis P.L. 2022. ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 7.0. University of Trieste, Dept. of Biology.
https://italic.units.it/index.php (Accessed: 03 September 2024)
- Nimis P.L., Hafellner J., Roux C., Clerc P., Mayrhofer H., Martellos S., Bilovitz P.O. 2018. The lichens of the Alps — an annotated checklist. — MycoKeys. 31: 1–634.
https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23568
- Nylander W. 1861. Lichenes Scandinaviae. — Not. Sällsk. F. Fl. Fennica. 5 (2): 1–312.
- The Lichen Herbarium 2024.
https://nhm2.uio.no/lav
- Urbanavichus G.P. 2010. Spisok likhenoflory Rossii [A checklist of the lichen flora of Russia]. St. Petersburg. 194 p. (In Russ.).
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. 2008. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. — Norrlinia. 17: 1–80.
- Wedin M., Jørgensen P.M., Wiklund E. 2007. Massalongiaceae fam. nov., an overlooked monophyletic group among the cyanobacterial lichens (Peltigerales, Lecanoromycetes, Ascomycota). — The Lichenologist. 39 (1): 61–67.
https://doi.org/10.1017/S002428290700655X
- Yazıcı K., Aslan A., Aptroot A., Etayo J., Karahan D., Sipman H. 2020. Lichens and lichenicolous fungi from Bitlis province in Turkey. — Lindbergia 43: linbg.01126.
https://doi.org/10.25227/linbg.01126

LEPTOCHIDIUM ALBOCILIATUM (ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ АСКОМИЦЕТЫ) — ПЕРВАЯ НАХОДКА ВИДА И РОДА ДЛЯ КАВКАЗА

А. Б. Исмаилов^{1,*}, Г. П. Урбанавичюс^{2,**}

¹Горный ботанический сад Дагестанского федерального исследовательского центра РАН
ул. М. Гаджиева, 45, Махачкала, 367000, Россия

²Уральский федеральный университет
ул. Мира, 19, Екатеринбург, 620062, Россия

*e-mail: i.aziz@mail.ru

**e-mail: g.urban@mail.ru

Виды рода *Leptochidium* ранее не были известны на Кавказе. В Дагестане, в поясе горных сосновых лесов, на выходах силикатных скал нами найден вид *Leptochidium albociliatum*. В лихенофлоре России *L. albociliatum* известен только из северных и арктических районов европейской части, последняя находка которого датируется более чем 100-летней давностью. Приводится описание рода *Leptochidium* и вида *L. albociliatum* с информацией о местообитании, распространении и сравнение с *L. crenulatum*.

Ключевые слова: высокогорья, Дагестан, новые находки, сосновые леса, флористические исследования

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа А.Б. Исмаилова выполнена в рамках плановой темы ГорБС ДФИЦ РАН “Геоклиматические особенности распространения и описание сообществ с участием популяций редких и ресурсных древесных видов Северного Кавказа” (№ 122032300227-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abdurakhmanova et al.] Абдурахманова З.И., Нешатаев В.Ю., Нешатаева В.Ю. 2018. Сосновые леса (*Pineta kochiana*) в Республике Дагестан. — Растительность России. 34: 3–46.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2018.34.3>
- Amrani S., Seaward M.R.D., Sipman H.J.M., Feuerer T. 2018. Lichenological exploration of Algeria II: checklist of lichenized, lichenicolous and allied fungi. — *Herzogia*. 31 (2): 817–892.
<https://doi.org/10.13158/heia.31.2.2018.817>
- Arcadia L. 2023. The lichens and lichenicolous fungi of Greece. Online draft version 16 May 2024. 720 p.
<https://www.lichensofgreece.com/flora.pdf>
- Brodo I.M., Sharnoff S.D., Sharnoff S. 2001. Lichens of North America. New Haven and London. 795 p.
- Burgaz A.R., Martínez I. 2001. The genera *Koerberia*, *Leptochidium*, *Massalongia* and *Polychidium* (Peltigerales sensu lato) in the Iberian Peninsula. — *Nova Hedwigia*. 73 (3): 381–392
<https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/73/2001/381>
- Choisy M. 1952. Catalogue des Lichens de la region lyonnaise. Fasc. 9. — *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*. 21: 165–180.
<https://doi.org/10.3406/linly.1952.7511>
- Eriksson O.E. 2006. Outline of Ascomycota. — *Myconet*. 12: 1–82.
- [Fadeeva et al.] Фадеева М.А., Голубкова Н.С., Витикайнен О., Аhti Т. 2007. Конспект лишайников и лихенофильных грибов Республики Карелия. Петрозаводск. 194 с.
- [Fizicheskaya...] Физическая география Дагестана. 1996. Махачкала. 382 с.
- Jørgensen P.M. 2006. *Leptochidium crenulatum*, a misunderstood arctic-alpine lichen. — *Graphis Scripta*. 18 (1): 19–22.
- Jørgensen P.M. 2007. Massalongiaceae. — In: *Nordic Lichen Flora*. 3. Uddevalla. P. 87–90.
- Nimis P.L. 2022. ITALIC — The Information System on Italian Lichens. Version 7.0. University of Trieste, Dept. of Biology.
<https://italic.units.it/index.php> (Accessed: 03 September 2024)
- Nimis P.L., Hafellner J., Roux C., Clerc P., Mayrhofer H., Martellos S., Bilovitz P.O. 2018. The lichens of the Alps — an annotated checklist. — *MycKeys*. 31: 1–634.
<https://doi.org/10.3897/mycokeys.31.23568>
- Nylander W. 1861. Lichenes Scandinaviae. — *Not. Sällsk. F. Fl. Fennica*. 5 (2): 1–312.
- The Lichen Herbarium 2024.
<https://nhm2.uio.no/lav>
- [Urbanavichus] Урбанавичус Г.П. 2010. Список лихенофлоры России. СПб. 194 с.
- Urbanavichus G., Ahti T., Urbanavichene I. 2008. Catalogue of lichens and allied fungi of Murmansk Region, Russia. — *Norrlinia*. 17: 1–80.
- Wedin M., Jørgensen P.M., Wiklund E. 2007. Massalongiaceae fam. nov., an overlooked monophyletic group among the cyanobacterial lichens (Peltigerales, Lecanoromycetes, Ascomycota). — *The Lichenologist*. 39 (1): 61–67.
<https://doi.org/10.1017/S002428290700655X>
- Yazıcı K., Aslan A., Aptroot A., Etayo J., Karahan D., Sipman H. 2020. Lichens and lichenicolous fungi from Bitlis province in Turkey. — *Lindbergia* 43: linbg.01126.
<https://doi.org/10.25227/linbg.01126>

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

К 90-ЛЕТИЮ УКТАМА ПРАТОВА (1934–2017)

© 2024 г. Д. М. Тажетдинова¹*, Х. Мавлянов³, М. М. Махмудова²,
Н. Ю. Бешко¹, Д. А. Имомова³, Х. Д. Мирзакаримова⁴

¹Институт ботаники Академии наук Республики Узбекистан
ул. Дурмон йули, 32, Ташкент, 100125, Узбекистан

²Национальный университет Республики Узбекистан им. М. Улугбека
ул. Университетская, 4, Ташкент, 100174, Узбекистан

³Джизакский государственный педагогический университет
ул. Ш. Рашидова, 4, Джизак, 130100, Узбекистан

⁴Ташкентский ботанический сад имени академика Ф.Н. Русанова
ул. Богишамол, 232Б, Ташкент, 100140, Узбекистан

*e-mail: t-dilyia@mail.ru

Поступила в редакцию 22.08.2024 г.

Получена после доработки 03.10.2024 г.

Принята к публикации 08.10.2024 г.

DOI: 10.31857/S0006813624100091, EDN: OKKNTTE

Представлены биография и научные достижения известного ученого, флориста, систематика, ботанико-географа, педагога, Заслуженного деятеля науки Республики Узбекистан, знатока семейства Chenopodiaceae Vent. в Средней Азии.

Уктам Пратов родился 18 августа 1934 г. в селе Хумсан Бостанлыкского района Ташкентской области. В селах Хумсан и Сайлык окончил среднюю школу, в 1954 г. поступил на биолого-почвенный факультет Среднеазиатского государственного университета (САГУ).

В 1959 г. после окончания университета поступил в Институт ботаники АН РУз. младшим научным сотрудником. Здесь он окончил аспирантуру и защитил кандидатскую диссертацию на тему “Маревые Ферганской долины и их роль в растительном покрове”.

В 1977–1980 гг. работал в Северной Африке (Ливийской Республике), обследовал флору Северной Африки и Сахары. Несмотря на тяжелые условия, собрал большие материалы по флоре этого региона. В результате флористических исследований установил перечень видов Центральной Ливии, насчитывающий 306 видов. Список этой флоры опубликовал в соавторстве с профессором Ливийского университета Абдулло Гадий на английском языке.



Уктам Пратов

Uktam Pratov

Следует отметить, что из собранных в Ливии 16000 листов гербарных образцов около 6000 листов, относящихся к 1000 видам, привез в Ташкент (в Институт Ботаники АН РУз).

В 1984–1985 гг. был в докторантуре Ботанического института им. В.Л. Комарова. В 1987 г. в Ботаническом институте защитил докторскую диссертацию на тему “Маревые (*Chenopodiaceae*) Средней Азии и Северной Африки”. С 1985 по 1993 г. работал директором Института Ботаники АН РУз.

Уктам Пратов активно участвовал в издании 10-томного “Определителя растений Средней Азии”. Написал ряд работ по охране природы и уделял большое внимание экологическому просвещению населения. Под его редакцией и активном участии опубликованы 2–3–4-е издания “Красной книги Республики Узбекистан” на узбекском, русском и английском языках.

В годы руководства Институтом ботаники АН РУз Уктам Пратов особое внимание уделял фундаментальным исследованиям по экологии, охране природы и др. В 1987 г. при активном участии ученого при Институте ботаники были объединены имеющиеся гербарные материалы ТашГУ (УзМУ), Музея природы, Института ботаники АН РУз, Института химии растительных веществ АН РУз и создан самый крупный в Средней Азии Центральный гербарий. Почти 30 лет У. Пратов руководил этим гербарием. В настоящее время в гербарии имеются более 1 млн 400 тыс образцов растений, собранных из различных уголков Земного шара. Общее количество видов в коллекции составляет около 10 тыс.

В 1993 г. на состоявшейся в Санкт-Петербурге первой международной конференции, организованной ЮНЕСКО, Центральный Гербарий Узбекистана был объявлен гербарием международного значения. Следует отметить, что на базе Центрального Гербария написаны все Среднеазиатские флоры, 6-томная “Флора Узбекистана”, 10-томный “Определитель растений Средней Азии”, учебники по ботанике и многочисленные работы, связанные с систематикой растений.

Педагогическую работу Уктам Пратов начал в 1962 г. в Ташкентском педагогическом институте им. Низами. Потом продолжил читать лекции по ботанике в ТашГУ (УзМУ), Андижане, Джизаке и др. Также он написал учебник “Botanika” для вузов страны. Для школьников и студентов в соавторстве написал “Определитель растений Узбекистана” на узбекском языке. Позже также в соавторстве написал учебник “Botanika” для 5–6 классов.

Уктам Пратов кроме научно-педагогической деятельности выполнял большую общественную работу. В Госкомприроде РУз был членом редколлегии в журнале “Фан ва турмуш”, членом Спецсовета при Институте Ботаники АН РУз., Институте генофонда растительного и животного мира.

У. Пратов описал несколько новых таксонов, более 20 видов, 13 секций, 20 подсекций, одну подтрибу, включающую 9 родов.

СПИСОК ТАКСОНОВ, ОПИСАННЫХ У. ПРАТОВЫМ (ПО ДАННЫМ IPNI, 2024)

1971

Kochia prostrata subsp. *grisea* U.P. Pratov, Bot. Mater. Gerb. Inst. Bot. Akad. Nauk Uzbeksk. S.S.R. 8 (1971).

Kochia prostrata subsp. *Virescens* (Fenzl) U.P. Pratov, Bot. Mater. Gerb. Inst. Bot. Akad. Nauk Uzbeksk. S.S.R. 8 (1971).

1974

Rosularia vvedenskyi U.P. Pratov, Bot. Mater. Gerb. Inst. Bot. Akad. Nauk Uzbeksk. S.S.R. 19: 56 (1974).

1976

Anabasis sect. *Ebracteolatae* U.P. Pratov, Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1976(3): 49 (1976).

1982

Atriplex tianschanica U.P. Pratov, Bot. Mater. Gerb. Inst. Bot. Akad. Nauk Uzbeksk. S.S.R. 20: 36 (1982).

Nanophyton grubovii U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 67(11): 1525 (1982).

Nanophyton iliense U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 67(11): 1527 (1982).

Nanophyton mongolicum U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 67(11): 1526 (1982).

Nanophyton narynense U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 67(11): 1525 (1982).

Nanophyton pulvinatum U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 67(11): 1527 (1982).

1985

Climacoptera iranica U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 70(5): 682 (1985).

Climacoptera botschantzevii U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 70(5): 683 (1985).

Climacoptera chorassanica U.P. Pratov, Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad) 70(5): 681 (1985).

Nanophyton sect. *Montana* U.P. Pratov, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 86 (1985).

Nanophyton erinaceum subsp. *Karataviense* U.P. Pratov, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 85 (1985).

Nanophyton erinaceum subsp. *subulifolium* U.P. Prato, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 22: 86 (1985).

1986

subtrib. *Physandreae* U.P. Pratov, Rod *Climacoptera* Botsch. 61 (1986), without basionym ref. (1986).

Climacoptera sect. *Amblyostegia* U.P. Pratov, Rod *Climacoptera* Botsch. 25 (1986).

Climacoptera sect. *Brachyphylla* Iljin ex U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 23 (1986).

Climacoptera subsect. *Crassae* U.P. Pratov, Rod *Climacoptera* Botsch. 38 (1986).

Climacoptera subsect. *Glabrae* U.P. Pratov, Rod *Climacoptera* Botsch. 46 (1986).

Climacoptera sect. *Heterotricha* Iljin ex U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 24 (1986).

Climacoptera subsect. *Lanatae* U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 43 (1986).

Climacoptera subsect. *Oppositifoliae* U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 26 (1986).

Climacoptera sect. *Oxyphyllae* U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 47 (1986).

Climacoptera subsect. *Transoxanae* U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 29 (1986).

Climacoptera sect. *Ulotricha* U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 19 (1986).

Climacoptera czelekenica U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 21 (1986).

Climacoptera narynensis U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 36 (1986).

Climacoptera oxyphylla U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 47 (1986).

Climacoptera pjataevae U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 26 (1986).

Climacoptera ptiloptera U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 44 (1986).

Climacoptera susamyrica U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 34 (1986).

Climacoptera tyshchenkoi U.P. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 32 (1986).

Climacoptera vachschi Kinz. & U.P. Prato, in U. Prato, Rod *Climacoptera* Botsch. 30 (1986).

1988

Halimocnemis subsect. *Brachyphylla* U.P. Prato, Aktualnye Voprosi Bot. v. SSSR: Tezisi Dokladov VIII Sezda Vses. Bot. Obshch. 28 (1988), without latin descr (1988).

Halimocnemis subsect. *Dolichophyllae* U.P. Prato, Aktualnye Voprosi Bot. v. SSSR: Tezisi Dokladov VIII Sezda Vses. Bot. Obshch. 28 (1988), without latin descr. or type (1988).

Halimocnemis sect. *Pentameræ* U.P. Prato, Aktualnye Voprosi Bot. v. SSSR: Tezis Dokladov VIII Sezda Vses. Bot. Obshch. 28 (1988), without latin descr. or type (1988).

1989

Anabasis sect. *Annuae* U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):71(70) (1989).

Anabasis subsect. *Aphyllae* (Iljin ex A.N. Vassiljeva) U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):69 (1989).

Anabasis subsect. *Brachiatae* (A.N. Vassiljeva) U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):70 (1989).

Anabasis sect. *Caudicinae* U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1): 70 (1989).

Anabasis subsect. *Eriopodae* (C.A. Mey.) U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):70 (1989).

Anabasis subsect. *Genuinae* (C.A. Mey.) U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):70 (1989).

Anabasis sect. *Suffruticulosae* U.P. Prato & Machm., Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1989(1):70 (1989).

1990

Chondrilla tenuiramosa U.P. Prato & Tagaev, Uzbeksk. Biol. Zhurn. 1990(3):70 (1990).

1993

Artemisia aflatunensis Poljakov ex U.P. Prato & Bakanova, Opred. Rast. Sred. Azii 10:634 (1993).

Inula britannica subsp. *latifolia* U.P. Pratov & R.M. Nabiev, *Opred. Rast. Sred. Azii* 10:632 (1993) (1993).

2003

Halimocnemis subsect. *Brachyphylla* U.P. Pratov & Imomova, *Uzbeksk. Biol. Zhurn.* 2002(4):40 (2003).

Halimocnemis subsect. *Longibracteolatae* U.P. Prato & Imomova, *Uzbeksk. Biol. Zhurn.* 2002(4):40(2003).

Halimocnemis sect. *Pentameræ* U.P. Prato & Imomova, *Uzbeksk. Biol. Zhurn.* 2002(4):40 (2003).

Результаты научных и научно-популярных исследований У. Пратова освещены в 300 трудах. Среди них 6 монографий, 4 учебника “Ботаника”, 7 учебных пособий, 3 словаря и 20 учебных плакатов по школьному курсу ботаники и др.

ВАЖНЕЙШИЕ ОПУБЛИКОВАННЫЕ РАБОТЫ У. ПРАТОВА

1959

Дикорастущие яблоки Западного Тянь-Шаня как источник для отбора. — Тезисы докл. 2-й Всесоюзной науч. конф. студентов-биологов. М. С. 54–67.

1963

Ценное кормовое растение из семейства Маревых. — Вопросы биологии и краевой медицины. 3: 31–36.

Краткий толковый русско-узбекский ботанических терминов (Под ред. К.З. Закирова.). Ташкент. 160 с. (Соавторы Закиров К.З., Набиев М.М., Жамолханов Х.А.).

1967

Виды, установленные на территории Киргизии. — В кн.: Флора Киргизской ССР. Фрунзе. С. 63–66.

1968

Редкие растения Узбекистана и их охрана. Ташкент. 29 с. (Соавтор Набиев М.М.).

1969

Чудеса в растительном покрове Узбекистана (на узб. яз.). Ташкент. 240 с. (Соавторы Набиев М.М., Адылов Т.А.).

1970

Маревые (Chenopodiaceae) Ферганской долины. Ташкент. 168 с.

Кейреук, чоган и терескен — корм для животноводства. Ташкент. 31 с. (Соавтор Алимжанов А.Г.).

Школьный определитель растений (на узб. яз.). Ташкент. 200 с. (Соавтор Холиков С.).

Ўзбекистоннинг нодир ўсимликлари ва уларни муҳофаза қилиш. Тошкент. 32 б. (Соавторы Набиев М.М., Одилов Т.О.).

Редкие дикые цветы Узбекистана. Ташкент. 28 с. (Соавтор Набиев М.М.).

1971

Вопросы внутривидовой систематики *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — В кн.: Изень. Ташкент. С. 67–81.

1972

Сем. Chenopodiaceae. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. III. Ташкент. С. 29–137.

Дикые яблоки и груши Узбекистана (на узб. яз.). Ташкент. 24 с. (Соавтор Шерматов Г.М.).

1974

Новый вид рода *Rosularia* (DC) stapf. из Средней Азии. — Ботанические материалы Гербария Института ботаники АН УзССР. 3: 42.

Семейство Grassulaceae. В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 4. Ташкент. С. 219–232.

Sedum berunii Prat. (Диаг. нов. вида). — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 4. Ташкент. С. 245–246.

Rosularia borisova Prat. (Диаг. нов. вида). — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 4. Ташкент. С. 246.

1975

Ўзбекистон Совет Энциклопедиясидаги маколалар. — В кн.: Ўзбекистон Совет Энциклопедияси. Т. I, II, III, IV. Тошкент.

Занимательная ботаника (на узб. яз.). Ташкент. 240 с. (Соавторы Набиев М.М., Одилов Т.А., Шерматов Г.М.).

Второй вид рода *Nannophyton* Less. (Chenopodiaceae). — Бот. журн. 60(8): 1164.

1976

Роды *Cydonia*, *Pyrus*, *Malus*, *Sorbus*, *Mespilus*. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 5. Ташкент. С. 143–149.

Anabasis ebracteolata Korov. ex Botsch. и его положение в системе рода. — Узбекский биол. журнал. 3: 23–34.

1977

О систематике и филогении рода *Nannophyton* Less. (Chenopodiaceae). — Материалы совещания по филогении центросеменных. 3: 44–46.

1978

Ўзбекистоннинг нодир ўсимликлари ва уларни муҳофаза қилиш. Тошкент. 32 б. (Набиев М.М., Одилов Т.О.).

1980

Soil and Geobotanical studies in the pasture zone the Socialist people's Libyan Arid Jamahirya. — Vegetation and ecology. Tripoli. 2: 67–78. (Co-author Kharin N.G. et al.).

On Floral composition of the pasture. Department of Botany. Faculty of Science, Al-Faateh University. Tripoli. 67 p. (Co-author Gadi A.El.).

1981

Растительность Центральной зоны Ливии. — Проблемы освоения пустынь. 3: 44–49. (Соавторы Харин Н.Г., Каленов Г.С.).

Морфолого-анатомическое строение прицветных листьев и прицветничков *Sal-sola orientalis* S.C. Gmel, *S. dzungarica* Iljin. — Узбекский биол. журнал. 2: 34–37. (Соавторы Нигматова Р.Н., Пайзиева С.А.).

Роды *Vicia*, *Astragalus*, *Stipitella*, *Pelta*, *Cenatrum*, *Lithophilus*, *Leptophysa*, *Robusti*, *Sesbanella*, *Macropodium*, *Scheremetoviana*, *Grossheimia*, *Coluteocarpus*, *Hemiphragmium*, *Hemiphaca*, *Komaroviella*, *Kuschakewiczia*, *Phyllolobium*, *Theiochrus*, *Paraphaca*, *Brachycarpus*, *Hypoglottis*, *Malacothrix*, *Stereotrix*. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. VI. Ташкент. 297 с.

1982

Роль сем. Chenopodiaceae в растительном покрове Центральной зоны Ливии. — Доклады Академии наук Узбекистан. 3: 31–36 (Соавтор Азимов Х.).

Новый вид рода *Atriplex* из Средней Азии. — Ботанические материалы гербария Инс-та Ботаники АН УзССР.

1984

Химический состав и питательная ценность растений семейства Chenopodiaceae пастбищного массива Ливии. — Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 4: 38–45 (Соавторы Крищенко В.П., Ротарь А.И., Заднипрый, М.Л. Косоруков М.Л., Анофрина Н.Д.).

1985

Формация на Устюрте и Северных Кызылкумах. — Проблемы освоения пустынь. — Ылым. 5: 27–33 (Соавтор Сапаров К.).

Дополнение к флоре Казахской ССР по роду *Climacoptera* Botsch. — Ботанические материалы гербария института Ботаники АН КазССР. 14: 37–38.

1986

Род *Climacoptera* Botsch. (систематика, география, филогения и вопросы охраны. Ташкент. 26 с.

Род *Lonicera*. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 9. Ташкент. С. 328–338.

1987

Оролни саклаш бурчимиз. — Фан ва турмуш. 12: 32–35 (Соавтор Хасанов Ў.Х.).

1988

Авлодлар ўпкаланмасин. — Фан ва турмуш. 6: 12–16 (Соавтор Шерматов М.Г.).

1989

Новые таксоны рода флоры Средней Азии. — Узб. биол. журн. 1: 17–19 (Соавтор Махмудова М.А.).

Опыт создания песконакопительных бороздв Кызылкумах и возможность его применения в пустынях Африки. — Проблемы освоения пустынь. 3: 34–38 (Соавторы Момотов И.Ф., Насриддинов Ф. Беркович Б.В.).

1990

Определитель растений (на каракалп. яз.). Нукус. 204 с. (Соавтор Сейдеметов Д.).

1991

Охрана природа — всенародное дело (Научно-популярные брошюры). Ташкент. 95 с. (Соавтор Шерматов Г.М.).

1992

Ўсимликларни муҳофаза қилиш умумхалқиши. Тошкент. 115 б. (Соавтор Шерматов Г.М.).

1993

Краткий русско-узбекский словарь ботанических терминов. Ташкент. 67 с.

Junula britannica subsp. *latifolia* Prato et R. Nabiev. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 10. Ташкент. С. 634 (Соавтор Набиев Р.).

Ключ для определения видов *Artemisia* L. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 10. Ташкент. С. 536–591 (Соавтор Баканова В.).

Artemisia aflatunensis Poljak ex Prato et Bakanova. — В кн.: Определитель растений Средней Азии. Т. 10. Ташкент. С. 634 (Соавтор Баканова В.).

1994

Ўрта мактаблар учун Ботаникадан дастур. Тошкент. 111 б. (Соавтор Тошмухамедов У.).

1995

Ўзбекистон юксак ўсимликлари оилаларининг замонавий тизими ва ўзбекча номлари. Тошкент. 39 б. (Соавтор Одилов Т.).

The lipids of *Hibiscus* seeds. — Chemistry of Natural Compounds. 31: 29–32 (Co-authors Chernenko T.V., Ul'chenko N.T., Glushenkova A.I., Erkenovab E.M.).

1996

The Central Herbarium of the Botanical Institute, Academy of Sciences of the Republic Uzbekistan. — Taxon. 45: 143–144 (Co-author Adylov T.).

1997

Ўзбекистоннинг ботаник олимлари. Тошкент. 79 б. (Соавторы Маркова Л.Е., Холмухамедова Р.А.).

Лолалар (Тюльпаны). — В кн: Ўзбек миллий энциклопедияси. Тошкент. 143 б. (Соавтор Шарипов А.).

2001

Tabiat ajoyibotlari. T. 1. Toshkent. 79 б.

2003

К систематике рода *Halimocnemis* Bunge. Средней Азии. — Узбекский биол. журнал. 4: 40–44 (Соавтор Имомова Д.).

Морфология плодов и некоторые вопросы систематики видов рода *Elaeagnus* L. — Узбекский биол. журнал. 3–4: 63–68 (Соавтор Хайдаров Х.К.).

Botanikani o'qitish metodikasi. Toshkent. 223 б. (Соавторы Tolipova J.O., To'xtayev A.).

Юксак ўсимликлар систематикаси. Тошкент. 146 б. (Соавтор Жумаев Қ.).

Ўзбекистон бегона ўсимликларининг замонавий тизими ва қўш (бинар) номлари. Тошкент. — 95 б. (Соавторы Арслонов М.Т., Набиев М.).

2004

Асоратсиз дори-дармонлар. Тошкент. 207 б. (Холматов Х.Х., Махсумов М.Н.).

Ботаника дарсликларида қўлланиладиган юксак ўсимликларнинг систематикасига оид категория ва таксонлар (қўлланма). Тошкент. 58 б. (Соавтор Худайберганов Х.М.).

Угом-Чоткол табиат давлат миллий боғи ҳудудидаги муҳофазага муҳтож ўсимликлар. — Марказий Осиёда ботаника фанининг ривожланиши ва унинг ишлаб чиқаришга интеграцияси. Халқаро илмий конференция материаллари. Тошкент. Б. 31–36 (Соавтор Набиев М.М.).

2005

Камёб тур Каролков мармарагининг ареали ва айрим биологик хусусиятлари ҳақида. — Узбекский биол. журнал. 1: 39–42 (Соавтор Мирзакаримова Х.Д.).

2006

Тюльпаны Западного Тянь-Шаня. Ташкент. 95 с. (Соавторы Шарипов А.Х., Ашурметов О.А., Тожибаев К.Ш.).

Асоратсиз дори-дармонлар. Тошкент. 207 б. (Соавторы Халматов Х.Х., Махсумов М.Н.).

2007

Современная систематика высших растений Узбекистана. Ташкент. 62 с. (Соавтор Набиев М.М.).

О генезисе флоры пустынь Средней Азии. — Ботаника, экология, охрана растений: Материалы Междунар. науч. конф. Андижан. С. 114–117.

Экологическая особенность Каркаса кавказского (*Celtis caucasica* Willd.) в Узбекистане. — Биоразнообразие, Экология, адаптация, эволюция. III Междунар. конф. Молод. Учен. Посвящ. 100-летию со дня рожд. Лихенолога М.Ф. Макаревич. Одесса. С. 9 (Соавторы Хайдаров Х.Х., Ахунов Б.Х.).

2008

Создание базы данных типовых гербарных образцов хранящихся в центральном гербарии. — Экологические проблемы опустынивания в Узбекистане: Матер. межд. науч. конф. посвященной 80-летию проф. О.Х. Хасанова. Ташкент. С. 207–209.

2009

Ugam-Chotqol tabiat davlat milliy bog'idagi relikт *Nanophyton botschantzevi* Pratov haqida. — Узбекский биол. журнал. Ташкент. 5: 30–34 (Соавтор Мирзакаримова Х.Д.).

Красная книга Республики Узбекистан: Редкие и исчезающие виды растений и животных: в 2 т. — 3-е изд. Ташкент. Т. 1: Растения и грибы. 356 с.

2010

Маданий ўсимликларнинг ёввойи аجدодлар. Тошкент. 34 б. (Соавторы Юлдашев А.С, Мирзакаримова Х.Д.).

Botanika (Morfologiya, anatomiya, sistematika, geobotanika) (Oliy o'quv yurtlarining talabalari uchun darslik). Toshkent. 288 b. (Соавторы Shamsuvaliyeva L., Sulaymonov E, Oxunov X., Ibodov K., Maxmydov B.).

Указатель латинских, русских, местных названий семейств, родов растений промышленных в I–X томах “Определителя растений Средней Азии”. Ташкент. 36 б. (Соавтор Тажетдинова Д.М.).

2011

Yashil dunyo mo'jizalari. Toshkent. 120 b. (Соавтор Yuldashev A.S.).

O'zbekiston tabiati. ATLAS. Toshkent. 192 b. (Соавторы Yuldashev A.S, Bahromov A.).

O'zbekistonning noyob o'simliklari. Toshkent. 47 b. (Соавторы Madumarov T.A., Naraliyeva N.M.).

Biologiya (Botanika). Toshkent. 210 b. (Соавтор Yuldashev A.S.).

2012

O'tkir zexnlilar kitobi. Toshkent. 160 b. (Соавторы Akbarov B., Primqulova M., G'oirpov N., Husanov O').

2013

Ботаника, учебник для 6-го класса. Ташкент. 144 с. (Соавторы Тухтаев А., Азимова Ф.).

2014

Краткий русско-узбекский словарь ботанических терминов. Ташкент. 67 с.

2015

Classification of plants in the south drying bottom of the Aral Sea. — Вестник СПбГУ. 3(4): 39–50 (Co-author Sherimbetov S.G., Mukhamedov R.).

2016

Taxonomical and ecological plant characterization of the drying bottom of the Aral Sea. — Advances in Environmental Biology. 10(10): 1–5 (Co-author Sherimbetov S.G., Mukhamedov R.).

Под его руководством подготовлены 3 доктора и 15 кандидатов биологических наук.

Тайжанов Каримжан. Алкалоидоносная флора горной Средней Азии / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 1994. 51 с.

Мавлянов Хударган. Янтарники Узбекистана и пути их оптимизации / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Ташкент, 1998. 50 с.

Тулаганова Мархамат. Подтрибы Carduinae O. Hoffm. и Asterinae O. Hoffm. Сем. Asteraceae Dumort. Средней Азии (систематика, морфология, география, филогения) / Автореф. дис. докт. биол. наук. Ташкент, 2002. 48 с.

Сапаров Шпраз Шарапович. Маревые (Chenopodiaceae Vent.) Устюрта и перспективы их использования / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1986. 22 с.

Мальцев Иван Иванович. Лекарственные растения бассейна р. Тупаланг (Сурхандарьинская обл. УзССР) / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1989. 20 с.

Умаров Т.А. Дикорастущие пищевые растения горной части Ташкентской области / Автореф. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1992. 25 с.

Вахидов Юсупбай Спартакович. Использование аэрокосмических методов для изучения современной растительности Ташкентского Ала-Тау (На примере бассейна р. Башкызыл-сай) / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1993. 22 с.

Газыбаев Арапжан Хашимжанович. Флора бассейна реки Исфара (её рациональное использование и охрана) / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1994. 21 с.

Буриев Хамракул Кормишович. Биоэкологические особенности некоторых редких и эндемичных видов растений и их охрана / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1995. 27 с.

Ходжиматов Олимжон Каххарович. Лекарственные растения бассейна р. Пскем (Ташкентская область Республики Узбекистан) / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1998. 24 с.

Сихымбаев Амирбек Елтаевич. Флора горы Казыкурт / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1999. 23 с.

Бешко Наталья Юрьевна. Флора Нуратинского Заповедника / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2000. 26 с.

Наралиева Насибохон Мамановна. Тропические и субтропические растения в комнатных условиях Узбекистана / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2005. 23 с.

Мирахмедова Мамлакат Мирғаниевна. Ўзбекистон ғозпан-жалари / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2005. 22 с.

Имомова Дилфуза Аноровна. Род *Halimocnemis* С.А. Меу Средней Азии / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2008. 21 с.

Тажетдинова Диларом Мнажетдиновна. Виды рода полыни (*Artemisia* L.) Каракалпакстана и их роль в растительном покрове / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2008. 22 с.

Шеримбетов Санжар Гулмирзоевич. Флора и растительность юго-западного Аралкума / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2009. 22 с.

Мирзакаримова Хурриятхон Даминжоновна. Дендрофлора Угам-Чаткальского Государственного природного национального парка / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2012. 23 с.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Наботот олами сохиби ва жонкуяри Ўктам Пратович Пратов 80 ёшда. Тошкент. 2014. Б. 34.

IPNI (2024). International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Herbarium [Retrieved 02 July 2024].

ON THE 90TH ANNIVERSARY OF UKTAM PRATOV (1934–2017)

**D. M. Tajetdinova^{1,*}, Kh. Mavlyanov³, M. M. Makhmudova², N. Yu. Beshko¹,
D. A. Imomova³, Kh. D. Mirzakarimova⁴**

¹*Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan
Durmon yuli Str., 32, Tashkent, 100125, Uzbekistan*

²*National University of Uzbekistan named after M. Ulugbek
University Str., 4, Tashkent, 100174, Uzbekistan*

³*Jizzakh State Pedagogical University
Sharof Rashidov Str., 4, Jizzakh, 130100, Uzbekistan*

⁴*Tashkent Botanical Garden named after Academician F.N. Rusanov
Bogishamol Str., 232B, Tashkent, 100140, Uzbekistan*

*e-mail: t-dilyia@mail.ru

REFERENCES

Nabotot olami sohibi va jonkuyari O'ktam Pratovich Prатов 80 yoshda. Tashkent. 2014. P. 34.

IPNI. 2024. International Plant Names Index. Published on the Internet <http://www.ipni.org>, The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria & Libraries and Australian National Herbarium [Retrieved 02 July 2024].

**МЕЖДУНАРОДНАЯ БРИОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
И ПОЛЕВАЯ ШКОЛА ДЛЯ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ “МОХООБРАЗНЫЕ:
СИСТЕМАТИКА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, РОЛЬ
В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ, ОХРАНА”, ПОСВЯЩЕННАЯ
300-ЛЕТИЮ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
(23–29 АВГУСТА 2024 Г., АПАТИТЫ, МУРМАНСКАЯ ОБЛ.)**

© 2024 г. Н. А. Константинова¹*, Е. А. Боровичев¹

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина
Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская обл., 184209, Россия

*e-mail: nadya50@list.ru

Поступила в редакцию 09.09.2024 г.
Получена после доработки 20.09.2024 г.
Принята к публикации 08.10.2024 г.

Международная бриологическая конференция и полевая школа для молодых ученых “Мохообразные: систематика, распространение, экология, роль в растительном покрове, охрана”, посвященная 300-летию Российской академии наук, состоялась 23–29 августа 2024 г. в г. Апатиты Мурманской обл., на базе Кольского научного центра РАН. В работе конференции приняли участие 50 бриологов, в том числе студенты, аспиранты и молодые ученые из 13 городов России, а также из Кореи и Филиппин. Всего было заслушано и обсуждено девять пленарных докладов, 23 доклада в рамках трех секций: “Филогения и систематика мхов и печеночников”, “Экология и фитоценология”, “Флоры и биогеография”, и шесть постерных сообщений.

Ключевые слова: мхи, печеночники, интегративная систематика, конференция, школа для молодых бриологов

DOI: 10.31857/S0006813624100105, **EDN:** OKKIER

23–29 августа 2024 г. в Апатитах (Мурманская обл.) состоялась Международная бриологическая конференция “Мохообразные: систематика, распространение, экология, роль в растительном покрове, охрана”, посвященная 300-летию Российской академии наук, после которой была проведена вторая в России полевая школа для молодых ученых. В работе конференции приняли участие 50 бриологов из России, Кореи и Филиппин. География российских участников охватывает Калининград, Уфу, Самару, Тулу, Нижний Новгород, Москву, Санкт-Петербург, Петрозаводск, Архангельск, Сыктывкар, Якутск, Новосибирск, Владивосток. Участники конференции и полевой школы разместились в Доме ученых “Тиэтта” на живописном берегу оз. Имандра в 20 км от г. Апатиты. На втором этаже здания, где проживали все участники в просторном зале с большими столами, были установле-

ны несколько микроскопов и биноклей для определения мохообразных. Туда же привезли определители и необходимые для приготовления препаратов предметные и покровные стекла, иглы и пр. Конференция проходила в Апатитах в зале заседаний президиума Кольского научного центра РАН, в котором была возможность заслушать в том числе и доклады, сделанные on-line.

В первой половине дня 24 августа были представлены семь пленарных докладов, отражающих основные направления бриологических исследований в России. Первые четыре доклада были посвящены проблемам систематики мохообразных. В.А. Бакалин в совместном с К.Г. Климовой докладе “Современные проблемы в систематике печеночников (с особым вниманием к семейству Lepidoziaceae в притихоокеанской Азии)” показал, что две существенные новации,



Рис. 1. Участники бриологической конференции и полевой школы для молодых ученых у здания Президиума и геологического института КНЦ РАН.

Верхний ряд: М.А. Шорохова, Е.В. Кушневская, М.С. Гольдштейн, А.Д. Потемкин, Г.С. Гольцверт, Н.Н. Гончарова, Я.А. Богданова, К.Г. Климова, Н.А. Константинова, А.А. Вильнет, Ю.Д. Мальцева, А.К. Штанг, А.О. Скрыбина, Е.А. Боровичев, Д.А. Афонин; средний ряд: Г.Л. Фрейдин, В.О. Хайретдинова, Е.И. Иванова, О.А. Белкина, И.В. Черныдьева, М.А. Бойчук, Т.Н. Отнюкова, Seung Se Choi; нижний ряд: Е.В. Смирнова, О.Ю. Писаренко, А.В. Шкурко, В.Э. Федосов, Б.А. Новиков, О.И. Рябенко, А.А. Колонтаева, А.С. Карташева, Hyun Min Bum, Р.П. Обабко.

Fig. 1. Participants of the Conference and Field school for young scientists at the building of the Presidium and the Geological Institute of the Kola Science Center RAS.

Top row: M.A. Shorokhova, E.V. Kushnevskaya, M.S. Goldshtein, A.D. Potemkin, G.S. Goltzvert, N.N. Goncharova, Ya.A. Bogdanova, K.G. Klimova, N.A. Konstantinova, A.A. Vilnet, Yu.D. Maltseva, A.K. Shtang, A.O. Skryabina, E.A. Borovich, D.A. Afonin; middle row: G.L. Freydin, V.O. Khairtdinova, E.I. Ivanova, O.A. Belkina, I.V. Czernyadjeva, M.A. Boychuk, T.N. Otnyukova, Seung Se Choi; bottom row: E.V. Smirnova, O.Yu. Pisarenko, A.V. Shkurko, V.E. Fedosov, B.A. Novikov, O.I. Ryabenko, A.A. Kolontaeva, A.S. Kartasheva, Hyun Min Bum, R.P. Obabko.

в частности, широкое распространение и применение молекулярно-генетических методов, а также развитие цифровой фотографии, имеющее особенно большое значение для печеночников, перевели таксономические исследования на новый уровень, однако, не только не решили многих проблем таксономии, но и “поставили перед систематиками новые проблемы, которые можно и должно решать с помощью интегративной таксономии”. В докладе **Н.А. Константиновой** “Современное состояние и основные тренды в систематике печеночников” были рассмотрены пять основных направлений исследований в систематике печеночников и обсуждены проблемы,

возникающие при работе по этим направлениям, в частности плохая сохранность образцов печеночников, быстрое разрушение структур, необходимых для идентификации; типовые образцы без необходимых для определения структур, часто с измененной от хранения окраской и, вообще, плохо сохранившиеся, иногда в виде куртин, смешанных с другими видами; низкая информативность первоописаний, особенно выполненных в XVIII–XIX вв. **В.Э. Федосов** в докладе “О результатах изучения филогении и таксономии Дикранид” рассказал о выявленной полифелии некоторых таксонов Dicranidae и ряде филогенетически изолированных древних

линий среди них, многочисленных древних ретикуляциях в эволюционной истории в модельной группе сем. *Rhabdoweisiaceae*, а также о массовой гибридизации, во многом ответственной за современное разнообразие отдельных родов. **А.Д. Потемкин** в докладе “Род *Scapania* в России: распространение, экология, определение” подробно рассмотрел ключевые признаки для определения видов рода. В докладе “Современное состояние бриосинтаксономических исследований в России”, представленном on-line, **Э.З. Баишева** показала, насколько еще мало известно о сообществах мохообразных в стране. Из 27 классов моховой и лишайниковой растительности, выделенных в Европе, в России известно только восемь. **О.Ю. Писаренко** обсудила существенные отличия по составу и обилию мхов в двух биоклиматических секторах Западного Саяна — гумидном, к северу от водораздела и семигумидном, к югу от водораздела (Писаренко, “Биоклиматический рубеж: отображение в бриофлоре”). Завершил пленарную секцию доклад **Е.В. Кушневской** “Связь состава бриофитных группировок с характеристиками субстрата”, в котором она показала, как различаются состав и видовая насыщенность в группировках мохообразных на различных субстратах.

Секционные заседания начались с работы секции “Филогения и систематика мхов и печеночников”. В ее рамках были заслушаны и обсуждены девять докладов, из которых три были сделаны on-line. В основном обсуждались проблемы филогении и систематики отдельных родов в целом, например, *Schistidium* (**Е.М. Рыжова** с соавторами “Новые данные о мхах рода *Schistidium* по результатам морфологического и молекулярно-генетического анализа”), *Bazzania* (**Ю.Д. Мальцева** и **В.А. Бакалин** “Вклад в познание филогении *Bazzania* по материалам из при тихоокеанской Азии”), *Porella* (**Bum Hyun Min** с соавторами “Taxonomy of the genus *Porella* (Porellaceae, Marchantiophyta) in Korean Peninsula”), *Nyholmia* и *Zygodon* (**Т.Н. Отнюкова** “Об изучении родов *Nyholmia* и *Zygodon* (Orthotrichaceae, Bryophyta) в коллекциях IRK, LE”), а также отдельных групп, например, доклад **А.В. Шкурко** с соавторами о комплексе *Sphagnum fimbriatum* в России или доклад **Б.А. Новикова** с соавторами “Экологические предпосылки морфологической изменчивости *Sphagnum fallax* (H.Klinggr.)

H.Klinggr.”. В докладе “Зачем секвенировать хлоропластные и митохондриальные геномы печеночников?” **А.А. Вильнет** сделала обзор современных исследований хлоропластных и митохондриальных геномов и рассмотрела более информативные генетические маркеры для исследования разных групп печеночников. Новые данные о палеозойских мхах России были представлены **У.Н. Спириной** совместно с **М.С. Игнатовым** и **Т.В. Воронковой**). И завершил первый день работы конференции пленарный доклад **М.С. Игнатова** и **Е.А. Игнатовой** с интригующим названием “Интересные находки мхов; где ждать неожиданное?”. В первой половине второго дня проведения конференции (25 августа) работала секция “Экология и фитоценология”. На ней были доложены и обсуждены 9 докладов. В большинстве из них рассматривались мохообразные разных типов растительности (**Н.Н. Гончарова** и **М.В. Дулин** “Мхи и печеночники болот Республики Коми”, **О.И. Рябенко** “Мхи листовичных лесов хребта Тукурингра”), или группировки мохообразных (**Хайретдинова В.О** и **Е.В. Кушневская** “Пионерные растительные группировки на ранних стадиях зарастания отвалов глины в Юнтоловском заказнике (Санкт-Петербург)”, **Р.П. Обабко**, **А.М. Крышень** “Структура эпифитных сообществ с доминированием мхов на *Populus tremula* в среднетаежном ельнике”, **Г.Л. Фрейдин**, **Е.В. Кушневская** “Эпиксильные бриосинузии на валеже листовичных пород бореальных и неморальных лесных сообществ”, **М.А. Шорохова**, **Е.В. Кушневская** “Влияние экологической реставрации на эпиксильные группировки по материалам эксперимента EVO”). Результаты изучения продукционно-ростовых особенностей сфагновых мхов и сезонной динамики содержания хлорофилла в них в лесоболотных местообитаниях Архангельской области были доложены **А.К. Штанг** (в соавторстве с **Н.Ю. Шмаковой**), а в докладе **А.С. Карташевой** с соавторами обсуждалось, как дифференциация клеток на хлороцисты и гиалоцисты у видов *Leucobryum* и *Octoblepharum* связана с адаптацией к эпифитному произрастанию в условиях горных тропических лесов Юго-Восточной Азии. Об опыте клонального размножения мхов, характерных для обнажений осадочных пород Ленинградской области рассказала **Е.В. Смирнова** (соавтор **Е.В. Кушневская**).

Секционное заседание “Флоры и биогеография” открылось пленарным докладом **Е.А. Боровичева** “Печеночники мурманской части Зеленого пояса Фенноскандии”, в котором обсуждались высокое видовое богатство печёночников и эволюционная значимость этой территории. Затем были заслушаны и обсуждены шесть докладов о флорах мхов и/или печеночников различных территорий: архипелага Новая Земля (**И.В. Чернядьева**), Макаровского хребта в Приморском крае (**К.Г. Климова** и **В.А. Бакалин**), Baekdudaegan Mountain Range в Корее (**S.S. Choi** с соавторами), Mount Labo and vicinity на Филиппинах (**E.L.R. Logatoc** с соавторами), острова Большой Соловецкий (**А.О. Скрябина**), биосферного заповедника Метсола (**М.А. Бойчук**), полуострова Крильон на Сахалине (**О.В. Яценко** с соавторами). Несколько докладов были посвящены охраняемым видам. О редких видах мхов Якутии рассказала **Е.И. Иванова**, о редких и интересных видах сфагнов на территории Нижегородской области доложила **Д.К. Алексеева**. **Н.А. Константинова** сравнила подходы к подготовке Красных списков мохообразных в России и Европе.

В рамках проведенного круглого стола “Проблемы современной интегративной систематики и пути их решения” состоялась активная дискуссия. Обсуждение началось с поставленного **Н.А. Константиновой** вопроса о том, как разрешать проблему несоответствия молекулярных данных морфологическим, в частности полной идентичности традиционно используемых у печеночников информативных локусов у растений с очень сильно различающейся морфологией. Обсуждение модерировал **В.Э. Федосов**, активно участвовали **В.А. Бакалин**, **А.А. Вильнет**, **Е.В. Кушневская**, **Т.Н. Отнюкова**, **А.Д. Потемкин** и высказали мнения о применении различных молекулярных методов.

Сессия стендовых докладов прошла вечером, в последний день проведения школы. На ней были представлены семь докладов: “Экологические группы бриофлоры Самарской области” (**Я.А. Богданова**), “Мхи с обнажений Девонских песчаников на реке Оредеж (Ленинградская область)” (**Э.Г. Гинзбург**, **Г.Я. Дорошина**), “Опыт описания состава и структуры ключевого болота на западном склоне Ижорской возвышенности (Ленинградская область)” (**М.С. Гольдштейн**, **Е.В. Кушневская**), “*Campylopus itroflexus* (Hedw.)

Brid. в растительных сообществах нарушенных торфяников” (**Г.С. Гольцверт**, **М.Г. Напреенко**), “Оценка устойчивости химического состава *Nyholmia obtusifolia* к воздействию диоксида азота” (**А.А. Колонтаева**, **У. Н. Спирина**), “Типовой гербарий мхов БИН РАН: цифры и факты” (**Г.Л. Фрейдин**, **Л.Е. Курбатова**).

Подавляющее большинство участников остались на последующую сразу после конференции школу для молодых ученых. Полевые школы давно и прочно вошли в практику научных мероприятий Европы и Северной Америки. Полевая школа — это возможность не только перенять опыт у старших или более опытных коллег. Это шанс собрать под руководством известных специалистов образцы разных видов, которые всегда востребованы как для пополнения гербария, так и для лабораторных исследований, в том числе молекулярно-генетических, для которых желателен свежий материал.

График работы школы был очень плотным. Каждый день проходили полевые экскурсии, по вечерам — определение собранных образцов под руководством квалифицированных специалистов. Четыре дня экскурсий в Хибинских горах и предгорье, на которых опытные бриологи показывали места обитаний различных видов и сами виды и обращали внимание на признаки, по которым в поле можно определять мхи и печеночники, а также методы сбора и записи условий местообитаний. Одной из задач полевых экскурсий было подготовить списки видов территорий, где проводились экскурсии. Не все собранные коллекции определены, но после идентификации собранных большим коллективом бриологов образцов, планируется публикация списков мохообразных обследованных районов.

По результатам работы конференции издан сборник тезисов докладов в электронном и бумажном вариантах (International Bryological Conference..., 2024), видеозапись заседаний конференции транслировалась в интернет и доступна для просмотра (<https://www.youtube.com/...>, 2024a, b).

БЛАГОДАРНОСТИ

Участники конференции выражают признательность Проектному офису развития Арктики за поддержку в организации конференции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[International Bryological Conference..., 2024] Международная бриологическая конференция и полевая школа для молодых ученых “Мохообразные: систематика, распространение, экология, роль в растительном покрове, охрана”, посвященной 300-летию

Российской академии наук. Апатиты, Мурманская область, 23–29 августа 2024 г.: тезисы докладов / редакторы Н.А. Константинова, Е.А. Боровичёв, А.А. Вильнет. Апатиты, 2024. 65 с.

https://rio.ksc.ru/data/documents/34_Bryological_2024.pdf

https://youtu.be/loNt1_9Gujo (a)

<https://youtu.be/lhkMwrqja1w> (b)

INTERNATIONAL BRYOLOGICAL CONFERENCE AND FIELD SCHOOL FOR YOUNG SCIENTISTS “BRYOPHYTES: SYSTEMATICS, DISTRIBUTION, ECOLOGY, PROTECTION”, DEDICATED TO THE 300TH ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES (AUGUST 23–29, 2024, APATITY, MURMANSK REGION)

N. A. Konstantinova¹, *, E. A. Borovichev¹

¹*Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute of Kola Science Center of the RAS
Akademgorodok Str., 18A, Apatity, Murmansk Region, 184209, Russia*

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

International Bryological Conference and field school for young scientists “Bryophytes: systematics, distribution, ecology, protection”, dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences took place on August 23–29, 2024 in Apatity of Murmansk Region at Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences. Fifty bryologists, including students, graduate and post graduate students from 13 cities of Russia and 2 countries abroad participated in the conference. In total, nine plenary presentations were submitted and discussed, as well as 23 presentations within the framework of 3 sections: “Phylogeny and systematics of mosses and liverworts”, “Ecology and phytocenology”, “Flora and biogeography”, and six posters.

Keywords: mosses, liverworts, integrative taxonomy, conference, school for young bryologists

ACKNOWLEDGMENTS

The Conference participants express their gratitude to the Project Office for Arctic Development for support in organizing the Conference.

REFERENCES

International Bryological Conference and field school for young scientists “Bryophytes: systematics, distribution,

ecology, protection”, dedicated to the 300th anniversary of the Russian Academy of Sciences. Apatity, Murmansk Region, August 23–29, 2024. Abstracts / editors: N.A. Konstantinova, E.A. Borovichev, A.A. Vilnet. Apatity, 2024. 65 p.

https://rio.ksc.ru/data/documents/34_Bryological_2024.pdf

https://youtu.be/loNt1_9Gujo (a)

<https://youtu.be/lhkMwrqja1w> (b)

УКАЗАТЕЛЬ ОБОЗНАЧЕННЫХ ТИПОВ
INDEX TO DESIGNATED TYPES
(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2024. Т. 109. № 10)

Potentilla davurica Nestl. 980