

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

том 108

4

апрель



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 108

№ 4

MOSCOW
2023

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. V. Markov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 T. A. Mikhaylova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
A. A. Oskolski (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia; Johannesburg, RSA),
 Z. Palice (PhD., Prùhonice, Czech Republic),
 A. A. Pautov (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 M. G. Pimenov (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
A. N. Sennikov (Candidate of Sciences (Biology), Helsinki, Finland),
 R. E. Romanov (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 D. D. Sokoloff (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
I. V. Sokolova (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
M. J. Tikhodeeva (Candidate of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 A. C. Timonin (Doctor of Sciences (Biology), Moscow, Russia),
 V. S. Shneyer (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia),
 G. P. Yakovlev (Doctor of Sciences (Biology), St. Petersburg, Russia)

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

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

Moscow

2023

СОДЕРЖАНИЕ

Том 108, номер 4, 2023

СООБЩЕНИЯ

Мхи западной части Чукотского нагорья. 2. Число видов и проективное покрытие на градиентах экологических факторов <i>С. С. Холод, О. М. Афонина</i>	315
Строение пыльника у <i>Crassula ericoides</i> , <i>C. intermedia</i> и <i>C. multicava</i> (Crassulaceae) <i>Г. М. Анисимова, И. И. Шамров</i>	334
Структура мезофилла хвои у видов рода <i>Larix</i> (Pinaceae) <i>Г. К. Зверева</i>	349
Реакция <i>Pinus sylvestris</i> (Pinaceae) на инбридинг и ее характеристика как элемента системы несовместимости <i>Н. Ф. Кузнецова</i>	360

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Новые виды пресноводных Phaeophyta в Перми и Триасе Сибири <i>Г. Н. Садовников</i>	371
---	-----

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Находки новых видов сосудистых растений в Северной Корее (Камчатский край) <i>К. И. Скворцов, В. Ю. Нешатаева, В. В. Якубов</i>	380
Новые виды чужеродных растений во флоре острова Сахалин <i>О. О. Ложникова, Н. Д. Сабирова, Р. Н. Сабиров</i>	383
<i>Viola reischenbachiana</i> (Violaceae) — новый вид для флоры Средней России <i>Н. М. Решетникова</i>	388

Методика ботанических исследований

Постеры по филогении растений как инструмент для научных исследований и образования <i>В. Н. Годин, Т. К. Г. Коул</i>	392
--	-----

ХРОНИКА

Всероссийский научный семинар “Возрастная структура популяций растений и анализ онтогенетических спектров” (20 февраля 2023 г., Москва) <i>Л. А. Животовский, Г. О. Османова, В. П. Упелниек, С. А. Сенатор</i>	395
Указатель новых названий растений	398

Contents

Vol. 108, No. 4, 2023

COMMUNICATIONS

Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 2. Number of species and cover on gradients of environmental factors <i>S. S. Kholod, O. M. Afonina</i>	315
Anther structure in <i>Crassula ericoides</i> , <i>C. intermedia</i> and <i>C. multicava</i> (Crassulaceae) <i>G. M. Anisimova, I. I. Shamrov</i>	334
Structure of needle mesophyll in the genus <i>Larix</i> species (Pinaceae) <i>G. K. Zvereva</i>	349
Response of <i>Pinus sylvestris</i> (Pinaceae) to inbreeding, and its characterization as an element of incompatibility system <i>N. F. Kuznetsova</i>	360

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

New species of freshwater Phaeophyta in Permian and Triassic of Siberia <i>G. N. Sadovnikov</i>	371
--	-----

FLORISTIC RECORDS

Records of new species of vascular plants in the Northern Koryakia, Kamchatka Territory <i>K. I. Skvortsov, V. Yu. Neshataeva, V. V. Yakubov</i>	380
New species of alien plants in the flora of Sakhalin Island <i>O. O. Lozhnikova, N. D. Sabirova, R. N. Sabirov</i>	383
<i>Viola reischenbachiana</i> (Violaceae) – a new species to the flora of Central Russia <i>N. M. Reshetnikova</i>	388

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH

The “Plant Phylogeny Posters” (PPP) – useful tools for scientific research and education <i>V. N. Godin, T. C. H. Cole</i>	392
---	-----

CHRONICLES

All-Russian scientific seminar "Age structure of plant populations and analysis of ontogenetic spectra" (February 20, 2023, Moscow) <i>L. A. Zhivotovsky, G. O. Osmanova, V. P. Upelnik, S. A. Senator</i>	395
Index to new plant names	398

МХИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЧУКОТСКОГО НАГОРЬЯ. 2. ЧИСЛО ВИДОВ И ПРОЕКТИВНОЕ ПОКРЫТИЕ НА ГРАДИЕНТАХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

© 2023 г. С. С. Холод^{1,*}, О. М. Афонина^{1,**}¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

*e-mail: sergeikhodol@yandex.ru

**e-mail: stereodon@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 26.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

На основании проведенных геоботанических исследований летом 1989 г. в западной части Чукотского нагорья было установлено, что число видов мхов изменяется в зависимости от абсолютной высоты, экспозиции и угла уклона склона. С учетом выборок разного объема для разных показателей выявлено, что: наибольшее число видов (35) характерно для диапазона высот 250–300 м, наименьшее (14) — для высот выше 400 м, на склонах северной экспозиции — наибольшее число видов (22), юго-восточной и северо-восточной — наименьшее (18), тенденция к уменьшению числа видов проявляется при увеличении угла уклона склона: на слабо покатых склонах (до 5°) — 37 видов, на крутых (более 25°) — 23. По признаку положения оптимума вида на шкале почвенного увлажнения установлено 7 групп видов: ксеротопы, мезоксеротопы, ксеромезотопы, мезотопы, гигромезотопы, мезогигротопы, гигротопы. Суммарное проективное покрытие мхов по-разному изменяется на склонах разной экспозиции (на щебнисто-мелкокаменистых субстратах): на склонах северной оно возрастает до высоты 400 м, затем — резко уменьшается, на склонах юго-западной — только увеличивается до высоты 450 м, на всех остальных — монотонно уменьшается с высоты 230–250 м до высоты 370–600 м. На разных высотных уровнях максимум суммарного проективного покрытия мхов также связан с экспозицией склона: в нижнем высотном диапазоне он приурочен к склонам юго-восточной экспозиции, в среднем — смещается на склоны северо-восточной, а в самом верхнем — юго-западной. С увеличением крутизны склонов суммарное проективное покрытие мхов уменьшается на склонах всех экспозиций, причем, с наибольшей интенсивностью — на склонах восточной.

Ключевые слова: мхи, число видов, проективное покрытие, шкала почвенного увлажнения, группы видов, высота над уровнем моря, экспозиция склона, угол уклона склона, Чукотское нагорье

DOI: 10.31857/S000681362304004X, EDN: OZZCTE

В предыдущей публикации (Kholod, Afonina, 2023) была дана подробная характеристика местообитаний ключевого участка района среднего течения р. Паляваам, расположенного в западной части Чукотского нагорья. Было выявлено 12 бриоцено-типов на основе 322 геоботанических описаний, отмечено видовое богатство каждого бриоцено-типа. Последний рассматривается как набор видов мхов, присущих одному типу местообитания; бриоцено-тип в то же время является частью (чаще всего — ярусом) тундрового сообщества (фитоценоза).

Ниже указаны основные виды мхов, диагностирующие тот или иной бриоцено-тип и основные характеристики местообитания: 1 (Sf)¹ — *Racomitrium lanuginosum*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylo-*

comium splendens, *Rhytidium rugosum* на горных склонах с движущейся осыпью, террасах на склонах, щебнисто-каменистых; 2 (Co) — *Rhytidium rugosum*, *Abietinella abietina*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Syntrichia ruralis* на хорошо прогреваемых, сухих склонах, относительно закрепленных, в нижнем поясе гор, щебнисто-суглинистых; 3 (Cr) — *Rhytidium rugosum*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum* на сухих склонах и террасах в нижнем поясе гор, мелкоземисто-щебнистых; 4 (Es) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum* на плоских вершинах невысоких гряд, краевых частях нагорных террас, мелкощебнистых, с примесью песка; 5 (Dp) — *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum acutifolium*, *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum* на склонах или нагорных террасах, слабоувлажненных, щебни-

¹См. с. 312.

сто-суглинистых; 6 (Ld) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Dicranum elongatum* на низких горных и надпойменных террасах, нижних, выположенных частях склонов, покатых водоразделах, дренируемых, щебнисто-мелкоземистых; 7 (Cl) — *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens* на покатых ложбинах склонов, террасах, иногда со слабым пластовым стоком, щебнисто-суглинистых; 8 (Ev) — *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum warnstorffii* на террасах склонов, шлейфах, водоразделах, щебнисто-суглинистых с застойным увлажнением; 9 (Cs) — *Brachythecium cirrosum*, *Bryum cryophilum*, *Myurella julacea*, *Scorpidium revolvens*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *Sarmentypnum sarmentosum* на террасах, в т.ч. пойменных, ложбинах стока на шлейфах и предгорных равнинах; 10 (Ct) — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum* на верхних частях склонов в нижнем поясе гор, перегибах террас с относительно долго лежащим снегом; 11 (Sp) — *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens* в тыловых частях террас, нижних частях склонов с долго лежащим снегом; 12 (Sl) — *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, *Bryum pseudotriquetrum* на покатых склонах, шлейфах с проточным увлажнением, пойменных террасах, с долго лежащим снегом.

Мхи, встреченные в геоботанических описаниях (всего 122 вида), были отнесены к 5 классам активности (показатель рассчитывался на основе 3 параметров — числа освоенных видом типов местообитаний, постоянства вида в одном типе местообитаний, проективного покрытия вида): особо активным (5), высокоактивным (11), среднеактивным (24), малоактивным (30), неактивным (52).

¹ Здесь и далее в скобках указана аббревиатура вида сосудистых растений, служащего для диагностики местообитания: Sf — *Saxifraga firma*, Co — *Carex obtusata*, Cr — *Carex rupestris*, Es — *Empetrum subholarcticum*, Dp — *Dryas punctata*, Ld — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, Cl — *Carex lugens*, Ev — *Eriophorum vaginatum*, Cs — *Carex aquatilis* subsp. *stans*, Ct — *Cassiope tetragona*, Sp — *Salix polaris*, Sl — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. Латинские названия сосудистых растений приведены по: Sekretareva, 2004, мхов — по: Ignatov et al., 2006, с учетом последних монографических обработок отдельных систематических групп (Fedosov et al., 2021; Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022).

Hereinafter, in parentheses there are abbreviations of vascular plant species used for habitat diagnostics: Sf — *Saxifraga firma*, Co — *Carex obtusata*, Cr — *Carex rupestris*, Es — *Empetrum subholarcticum*, Dp — *Dryas punctata*, Ld — *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, Cl — *Carex lugens*, Ev — *Eriophorum vaginatum*, Cs — *Carex aquatilis* subsp. *stans*, Ct — *Cassiope tetragona*, Sp — *Salix polaris*, Sl — *Salix lanata* subsp. *richardsonii*. Latin names of vascular plants are given according to Sekretareva, 2004, of mosses according to Ignatov et al., 2006, taking into account the latest monographic treatments of some taxonomic groups (Fedosov et al., 2021; Ignatov et al., 2017, 2018, 2020, 2022).

Настоящее (второе) сообщение посвящено установлению зависимости числа и проективного покрытия видов мхов от ряда абиотических факторов: высоты над уровнем моря, экспозиции и угла уклона склона, почвенного увлажнения. Распределение видов (экоклин) по градиенту почвенного увлажнения получено на основе шкал Л.Г. Раменского (Ramenskii, 1971; Sobolev, Utekhin, 1973; Sobolev, 1978), модифицированных в более поздних работах (Ipatov et al., 1974; Kholod, Konogeva, 2022). Группы видов по признаку сходного отношения к фактору увлажнения устанавливались как собрание видов с модой в одном классе градиента (Mirkin, Naumova, 2012). Мода определялась как средневзвешенная напряженность фактора. Для обозначения принадлежности видов к той или иной группе по признаку ее отношения к фактору увлажнения использовалось окончание “топы” (Ipatov, Kirikova, 1997). Для анализа взаимосвязи между числом видов мхов и их проективным покрытием — с одной стороны, и параметрами среды — с другой, использовали регрессии разного вида (линейную, степенную, полиномиальную, логарифмическую и экспоненциальную).² При построении и анализе экологической шкалы использовали ряд статистических показателей: средневзвешенную напряженность фактора (оптимум экологической амплитуды вида), силу влияния фактора (тесноту связи), достоверность силы влияния фактора, эвритопность вида (показатель экологической амплитуды вида — H ; Vasilevich, 1972). Более подробно все эти показатели, а также методика построения экологических шкал и установления групп видов по отношению к фактору среды рассмотрены в разделе Материал и методика (Kholod, Afonina, 2023).

При размещении бриоценофитов в пространстве экологических факторов подбирали 2 группы факторов, из которых одна характеризует климатические условия, другая — климато-орографические. В первом случае — это высота над уровнем моря и общий характер увлажнения местообитания, во втором — экспозиция склона, влияющая на теплообеспеченность местообитания, и крутизна склона, которая определяет подвижность грунтов.

Приводимые в данной работе зависимости числа видов и проективного покрытия от ряда абиотических параметров установлены для склонов, сложенных осыпным материалом сходного

² В данной статье и в следующей из этой серии, которая находится в печати, на всех сериях диаграмм с регрессиями линейного вида приведены уравнения регрессии, которые позволяют проводить сравнительный анализ, ориентируясь на показатель угла наклона прямой — коэффициент b_1 .

In the communications 2 and 3, regression equations are presented on all series of diagrams with linear regressions, which allow the comparative analysis, focusing on the parameter of the angle of inclination of the straight line — the coefficient b_1 .

гранулометрического и породного состава — щебнисто-мелкокаменистым коллювио-делювиом эффузивов (липаритов, туфо-липаритов, дацитов, андезито-дацитов, туфов (Geologiya..., 1970).

Число видов — высота над уровнем моря

Зависимость изменения числа видов с высотой рассмотрена нами отдельно для склонов разной экспозиции (рис. 1а–h). В этих условиях по-разному происходит и изменение числа видов, аппроксимируемое разными функциями. Три случая (северная, южная и юго-западная экспозиции) описываются полиномиальной функцией (рис. 1а, g, h) — с первоначальным возрастанием числа видов до некоторой критической точки, после которой следует убывание величины этого показателя. Эта точка на склонах разных экспозиций имеет разную высоту. Самое низкое гипсометрическое положение у нее — на склонах южной экспозиции — 320 м, выше (350 м) она расположена на склонах юго-западной, и еще выше (400 м) — северной. Во всех этих случаях расчетное число видов в соответствии с полиномиальной функцией — 8.

На склонах всех других экспозиций наблюдается монотонное снижение числа видов с высотой. Здесь эта тенденция так же, как и в предыдущих случаях, проявляется по-разному. Отмечено лавинообразное уменьшение числа видов на склонах западной экспозиции (степенная функция: рис. 1е), где точка “перелома” находится на высоте 300 м: число видов здесь резко уменьшается — с 8 до 2–3. Так же резко уменьшается число видов на склонах северо-западной экспозиции (степенная функция: рис. 1с): смена тенденции заметна на высоте 250 м. Во всех остальных случаях (склоны северо-восточной, восточной и юго-восточной экспозиций) уменьшение числа видов происходит более постепенно. Наибольшее число видов здесь — 12 — отмечено на склонах восточной экспозиции на высотах 230–280 м (полиномиальная функция: рис. 1d), на склонах юго-восточной максимальное число видов — 10 — зафиксировано на высотах 270–280 м (линейная функция: рис. 1f).

Число видов разных геоморфологических позиций, приведенное к числу пробных площадей

Прогнозируемые величины числа встреч видов в разных категориях геоморфологических параметров отражены в табл. 1, соотношение “число видов—число пробных площадей” и распределение числа видов на разных геоморфологических позициях — на рис. 2.

а) высотные диапазоны

Зависимость числа видов (линейная функция) от числа пробных площадей для разных высотных

диапазонов ($R^2 = 0.8414$) приведена на рис. 2а₁. Число видов в диапазоне 230–250 м составляет 27, затем, в диапазоне высот 251–300 м оно возрастает до максимального значения — 35, после чего начинает постепенно уменьшаться до значений 14 и 15 в диапазонах 401–450 м и >450 м соответственно (рис. 2а₂). Изменение числа встреч в разных диапазонах для ряда видов, отмеченных во всех шести диапазонах, показывает такую же тенденцию. Эти виды — *Abietinella abietina*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens* (табл. 1). Намечается группа видов, которых нет на высотах выше 400 м, это — *Aulacomnium palustre*, *Campylium stellatum*, *Orthothecium chryseon*, все виды рода *Sphagnum* и др.

б) экспозиция склона

Линейная зависимость ($R^2 = 0.2542$) числа видов от числа пробных площадей для разных экспозиций склонов отражена на рис. 2б₁. Число видов в данном случае не проявляет какой-либо тенденции при изменении экспозиции склонов и варьирует от 18 до 22. Наибольшее число видов — 22 — отмечено на склонах северной экспозиции, наименьшее — 18 — северо-восточной и юго-восточной (рис. 2б₂). Отчетливое варьирование показателя “число встреч” на склонах разной экспозиции прослежено для видов *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sphagnum warnstorffii*, *Tomentypnum nitens*. Для этих мхов максимальная встречаемость отмечена на склонах северной экспозиции, затем она резко падает на склонах северо-восточной, варьирует по величине на склонах северо-западной, восточной и западной, опускается до минимальных значений на склонах юго-восточной, вновь возрастает на склонах южной и падает на склонах юго-западной экспозиции (табл. 1).

в) угол уклона склона

Линейная зависимость числа видов от числа пробных площадей ($R^2 = 0.5531$) приведена на рис. 2с₁. По этому геоморфологическому параметру (угол уклона или крутизна) можно видеть отчетливую тенденцию к уменьшению числа видов при увеличении угла уклона склона: на слабо покатых склонах (0–5°) оно максимально — 37; затем — при увеличении крутизны до 6–15° — уменьшается до 27, а при дальнейшем увеличении уклона склона — более 15° — до 22–23 (рис. 2с₂). Подобное распределение — с монотонным уменьшением числа видов — характерно и для показателя “число встреч”. Такая тенденция намечается для ряда видов, которые есть во всех пяти града-

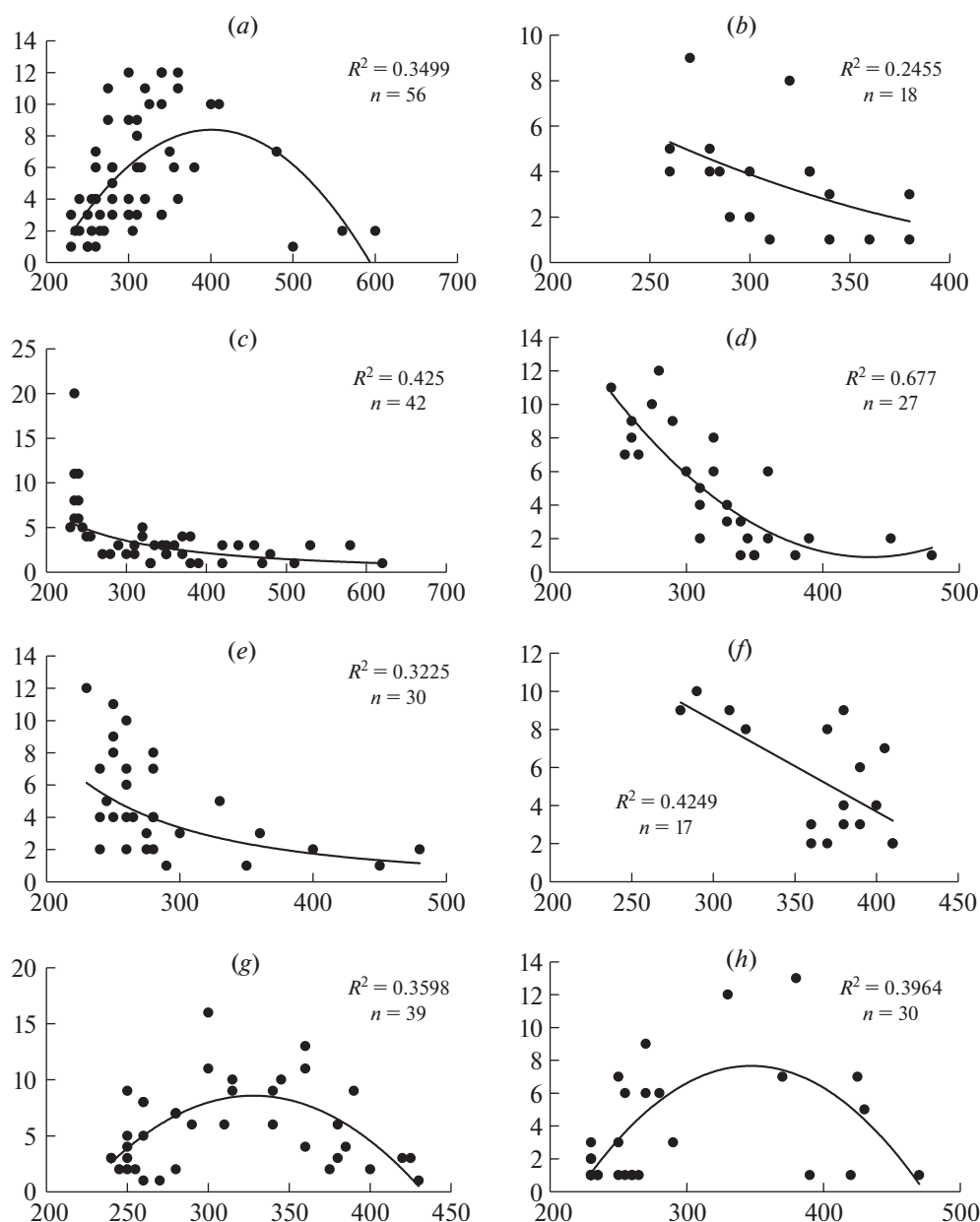


Рис. 1. Зависимость между числом видов мхов и высотой над уровнем моря на склонах разной экспозиции: *a* – северной, *b* – северо-восточной, *c* – северо-западной, *d* – восточной, *e* – западной, *f* – юго-восточной, *g* – южной, *h* – юго-западной. По оси ординат – число видов, по оси абсцисс – высота над уровнем моря, м.

Fig. 1. Relationship between the number of moss species and the altitude above sea level on the slopes of different exposures: *a* – northern, *b* – north-eastern, *c* – north-western, *d* – eastern, *e* – western, *f* – south-eastern, *g* – southern, *h* – south-western. Y-axis – the number of species, X-axis – altitude above sea level, m.

циях уклона склона: *Dicranum elongatum*, *Distichium capillaceum*, *Hylocomium splendens*, *Pohlia schimperi*, *Polytrichum piliferum*, *P. strictum*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Sanionia uncinata*, *Tomentypnum nitens*. Большая часть видов имеет усеченное распределение: их нет на склонах, имеющих уклон более 15° или 25°: *Cinclidium arcticum*, *Dicranum spadiceum*, *Philonotis tomentella*, все виды рода *Sphagnum* и др. (табл. 1).

Проективное покрытие видов – экологические факторы

а) шкала почвенного увлажнения, группы видов по отношению к фактору почвенного увлажнения

В шкале почвенного увлажнения – 30 стандартов, диапазон оптимумов экологических амплитуд (X_i) составляет 26.9 балла (*Bryoerythrophyllum recurvirostrum* – 2.3, *Sarmentypnum sarmentosum* –

Таблица 1. Число встреч видов мхов в зависимости от абсолютной высоты и позиции в рельефе
Table 1. The occurrence of moss species depending on the absolute height and position in the relief

Параметр Parameter	а. Высотный диапазон, м a. Altitude range, m						б. Экспозиция склона b. Slope exposure						в. Уклон склона, град c. Slope angle, degrees						
	200– 250	251– 300	301– 350	351– 400	401– 450	>450	С	СВ	СЗ	В	З	ЮВ	Ю	ЮЗ	0–5	6–15	16–25	26– 35	>36
Величина параметра Parameter value	64	97	82	47	15	18	66	18	46	28	38	18	57	31	159	73	29	31	30
Число пробных площадей Number of sample plots	64	97	82	47	15	18	66	18	46	28	38	18	57	31	159	73	29	31	30
Число видов Number of species	28	32	32	29	13	11	23	19	22	22	21	15	18	15	35	35	27	20	16
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal. <i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	4	6	5	3	2	2	3			2	7	2	6	2	3	6	2	5	4
	17	31	25	10			17	5	12	8	10	5	15	9	49	19	4	5	5
	35	56	47	24	4	6	43	6	28	14	21	6	37	16	90	46	13	12	10
<i>A. turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.																			
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.															3	2	1		
<i>Campyllum stellatum</i> (Hedw.) C.E.O. Jensen	4	5	3	2			3			2	7	2	6	2	3	6	2	5	4
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.															8	3	1		
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weimn.	7	11	9	5	2		1	2	4	4	4	3	10	4	4	15	6	4	3
<i>D. elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	13	19	16	9	2	3	17	3	10	5	8	2	18	5	33	14	5	5	5
<i>D. fuscescens</i> Turn.		6	4	1					1	1	4	1	2		6	3	1	1	
<i>D. laevidens</i> R.S. Williams	5	2	1				4	1	3	1					7	1			
<i>D. spadiceum</i> J.E. Zetterst.		4	3	2											3	5	2		
<i>Distichum capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	9	15	12	6	1	1	12	2	8	4	6	2	9	4	24	10	3	4	3
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	39	62	51	26	4	6	44	10	30	17	23	10	38	19	96	43	16	17	16
<i>Isopterygiella pulchella</i> (Hedw.) Ignatov et Ignatova																3	1	1	
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.	3	4	4	3			7		1	1	1		4	1	12	2			
<i>Brideliella wahlenbergii</i> Fed- osov, M. Stech et Ignatov	2	3	3				6	1	1	1	1				5	2	1	1	

Таблица 1. Продолжение

Параметр Parameter	а. Высотный диапазон, м a. Altitude range, m					б. Экспозиция склона b. Slope exposure							в. Уклон склона, град c. Slope angle, degrees			
	2	4	3	1	1								7	2	1	
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.																
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo																
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.																
<i>Pohlia schimperi</i> (Brid.) Mitt.	4	3	1	1	1											1
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.																1
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.																
<i>P. juniperinum</i> Hedw.	1	3	4	3												
<i>P. piliferum</i> Hedw.	3	4	4	2	1	1										2
<i>P. strictum</i> Brid.	4	6	5	3	1											1
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	12	15	14	10	8	8										8
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop.	1	3	2	1												
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	23	36	30	16	4	4										17
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	7	11	9	5	2	2										4
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers	3	7	5	2												
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson																
<i>S. girgensohnii</i> Russow	2	3	2	1												
<i>S. lenense</i> H. Lindb. ex Pohle	3	5	6	2												
<i>S. rubellum</i> Wilson	1	2	1													
<i>S. squarrosum</i> Crome	1	2	2	1												
<i>S. subsecundum</i> Nees		1	2	1												
<i>S. warnstorffii</i> Russow	10	16	14	8												
<i>Stramineogon stramineum</i> (Dicks. et Brid.) Hedenäs																
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	2	3	2	1		2										
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	18	32	26	12	2	1										10

Примечание. Приведены только виды, имеющие статистически значимые распределения.
Note. Only the species with statistically significant distributions are listed.

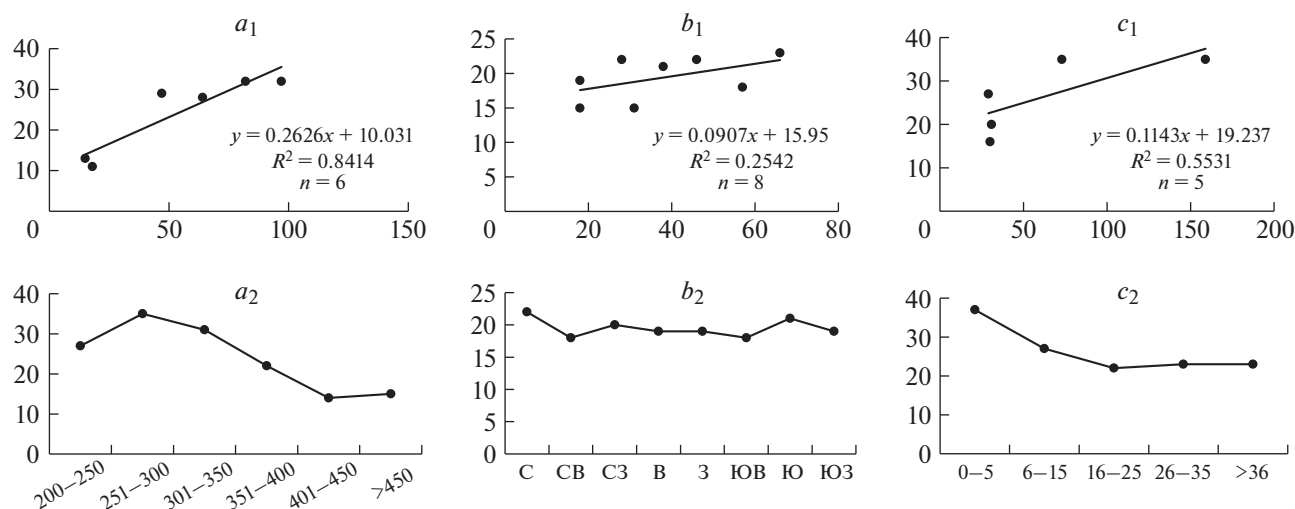


Рис. 2. Зависимость числа видов от числа пробных площадей (a_1 – c_1) и прогнозируемое число видов на градиентах геоморфологических параметров (a_2 – c_2) для разных: высотных диапазонов (a_1 , a_2), экспозиций склона (b_1 , b_2), углов уклона склона (c_1 , c_2). По оси ординат – число видов, по оси абсцисс – число пробных площадей (a_1 – c_1), величины параметров: высотных диапазонов, м (a_2), экспозиции склонов (b_2), угла уклона склона, град (c_2).

Fig. 2. Dependence of the number of species on the number of sample plots (a_1 – c_1) and the predicted number of species on the gradients of geomorphological parameters (a_2 – c_2) for different: altitude ranges (a_1 , a_2), slope exposure (b_1 , b_2), slope angles (c_1 , c_2). Y-axis – the number of species, X-axis – the number of sample plots (a_1 – c_1); parameter values: altitude ranges, m (a_2); slope exposure (b_2): C – northern, CB – north-eastern, C3 – north-western, B – eastern, 3 – western, ЮВ – south-eastern, Ю – southern, ЮЗ – south-western; slope angle, degrees (c_2).

29.2), величина силы связи с фактором среды изменяется от 0.12 до 0.85, диапазон экологической амплитуды по показателю H_1 – 0.29–0.95 (табл. 2). При разделении данного диапазона на 3 части были получены следующие градации этого показателя: 0.29–0.51 – узкий, 0.52–0.73 – средний, 0.74–0.95 – широкий.

Анализ экоклин, приведенных на рис. 3, показывает, что ряд видов характеризуется двух- и трехвершинным распределением. Яркое выраженное двухвершинное распределение имеют *Polytrichum alpinum* (рис. 3b), *Dicranum fuscescens*, *Sphagnum girgensohnii* (рис. 3c), *Hylocomium splendens* (рис. 3h), трехвершинное – *Dicranum elongatum*, *Racomitrium lanuginosum* (рис. 3g), *Rhytidium rugosum*, *Tomentypnum nitens* (рис. 3h). У многих из этих видов – широкий диапазон экологической амплитуды (например, *Racomitrium lanuginosum* и *Tomentypnum nitens*). Для видов с 2-х-вершинным распределением пики отмечены в центральной и краевой частях шкалы, причем, в последней встречается и усеченное распределение. У видов с 3-х-вершинным распределением обычно – 2 смежных крупных пика и один, несколько отстоящий от первых двух, и тяготеющий к краевой части шкалы. Так, у *Dicranum elongatum* намечается 2 пика в центре шкалы (области ксеро-мезотопов и гигро-мезотопов) и один, небольшой – в области гигротопов, *Tomentypnum nitens* имеет по одному пику в области гигротопов и мезо-гигротопов и один (также небольшой) – ксеро-мезото-

пов. У видов с одним пиком распределения этот оптимум приурочен к краевым частям шкалы. В частности, это группа видов, оптимум которых находится в левой, сухой части шкалы (области ксеротопов и ксеро-мезотопов): *Bartramia pomiformis*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Polytrichum hyperboreum*, *P. piliferum*, *Syntrichia ruralis* (рис. 3a), *Timmia austriaca* (рис. 3b). Также выделяется группа видов, имеющих оптимум в правой, влажной части градиента (области мезо-гигротопов и гигротопов): *Sphagnum warnstorffii* (рис. 3d), *S. lenense*, *S. rubellum* (рис. 3e), *Drepanocladus sendtneri*, *Scorpidium revolvens* (рис. 3f). Только у одного вида – *Dicranum flexicaule* – пик распределения приходится на центр шкалы (область мезотопов) (рис. 3c). В краевых частях шкалы есть несколько видов, имеющих только усеченное распределение, где подъем линии проективного покрытия обрывается границей шкалы: в сухой части шкалы – это *Roaldia revoluta* (рис. 3a), во влажной – *Calliergon giganteum* (рис. 3f). Из ряда диаграмм следует, что пики распределения некоторых видов совпадают, причем, часто – с различными величинами проективного покрытия, хотя – и с разными величинами средневзвешенной напряженности фактора. Так, в области ксеротопов совпадающие пики (оба – около 9.0 баллов по шкале) – у *Syntrichia ruralis* и *Encalypta rhaptocarpa* ($X_i = 2.7$ и 8.1 соответственно) (рис. 3a), то же самое прослеживается для *Dicranum groenlandicum* и *Polytrichum juniperinum* (9.0–10.0 баллов по шкале, $X_i = 11.5$ и 12.6

Таблица 2. Статистические параметры видов шкалы почвенного увлажнения
Table 2. Statistical parameters of the species of soil moisture scale

Species	X_i	η_x^2	H_i
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C. Chen	2.3	0.71	0.42
<i>Roaldia revoluta</i> (Mitt.) P.E.A.S. Câmara et Carv.-Silva	2.3	0.22	0.42
<i>Buckia vaucheri</i> (Lesq.) D. Ríos, M.T. Gallego et J. Guerra	2.7	0.56	0.48
<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	2.7	0.33	0.52
<i>Eurhynchiastrum pulchellum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	3.6	0.26	0.44
<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	5.6	0.28	0.66
<i>Polytrichum hyperboreum</i> R. Br.	6.3	0.35	0.72
<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	6.9	0.19	0.63
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P. Beauv.	7.2	0.35	0.71
<i>Bartramia pomiformis</i> Hedw.	7.3	0.15	0.70
<i>Encalypta rhaptocarpa</i> Schwägr.	8.1	0.32	0.60
<i>Abietinella abietina</i> Müll. Hal.	8.1	0.35	0.73
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	8.3	0.27	0.72
<i>Niphotrichum canescens</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	8.5	0.45	0.71
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	8.7	0.70	0.73
<i>Dicranum acutifolium</i> (Lindb. et Arnell) C.E.J. Jensen ex I.J. Weinm.	9.8	0.59	0.71
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	10.0	0.38	0.90
<i>Timmia austriaca</i> Hedw.	10.3	0.43	0.90
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	10.7	0.39	0.71
<i>Tortella fragilis</i> (Hook. et Wilson) Limpr.	11.1	0.16	0.69
<i>Dicranum groenlandicum</i> Brid.	11.5	0.34	0.71
<i>D. spadiceum</i> J.E. Zetterst.	11.7	0.85	0.85
<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	11.9	0.48	0.89
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.	13.0	0.61	0.83
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	13.3	0.30	0.72
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (Hedw.) Bedn.-Ochyra et Ochyra	13.8	0.42	0.63
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	13.8	0.67	0.71
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwägr.	14.4	0.52	0.95
<i>Aquilonium plicatum</i> (Lindb.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	14.6	0.21	0.68
<i>Conostomum tetragonum</i> (With.) Lindb.	14.8	0.47	0.53
<i>Flexitrichum gracile</i> (Mitt.) Ignatov et Fedosov	15.1	0.32	0.91
<i>Flexitrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Ignatov et Fedosov	15.2	0.27	0.90
<i>Dicranum elongatum</i> Schleich. ex Schwägr.	15.5	0.31	0.91
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	16.1	0.29	0.93
<i>Stereodon subimponens</i> (Lesq.) Broth.	17.1	0.27	0.72
<i>Polytrichum strictum</i> Brid.	17.5	0.38	0.69
<i>Hymenoloma crispulum</i> (Hedw.) Ochyra	17.5	0.19	0.65
<i>Dicranum fuscescens</i> Turn.	17.6	0.29	0.72
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	18.1	0.32	0.89
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	18.2	0.44	0.73
<i>Campylium bambergeri</i> (Schimp.) Hedenäs, Schlesak et D. Quandt	18.8	0.25	0.72
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) Bruch et Schimp.	19.0	0.32	0.80
<i>Stereodon holmenii</i> (Ando) Ignatov et Ignatova	19.1	0.32	0.66
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	19.5	0.35	0.80

Таблица 2. Окончание

Species	X_i	η_x^2	H_i
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams	19.8	0.36	0.67
<i>Tomenthypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	19.9	0.37	0.88
<i>Andrea rupestris</i> var. <i>sparsifolium</i> (J.E. Zetterst.) Sharp	20.1	0.16	0.67
<i>Polytrichum jensenii</i> I. Hagen	20.1	0.39	0.73
<i>Dicranum majus</i> Sm.	20.3	0.24	0.84
<i>Aulacomnium acuminatum</i> (Lindb. et Arnell) Kindb.	20.3	0.49	0.62
<i>A. palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	20.4	0.51	0.88
<i>Rhizomnium andrewsianum</i> (Steere) T.J. Kop.	21.7	0.43	0.72
<i>Symblepharis elongata</i> (I. Hagen) Fedosov, M. Stech et Ignatov	22.6	0.67	0.73
<i>Sphagnum warnstorffii</i> Russow	22.8	0.78	0.72
<i>Fissidens osmundoides</i> Hedw.	23.0	0.36	0.42
<i>Sphagnum lenense</i> H. Lindb. ex Pohle	23.1	0.29	0.61
<i>Dicranum laevidens</i> R.S. Williams	23.2	0.13	0.73
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	23.2	0.12	0.69
<i>S. rubellum</i> Wilson	23.4	0.21	0.58
<i>Campylium stellatum</i> C.E.O. Jensen	23.7	0.71	0.71
<i>Loeskympnum badium</i> (C. Hartm.) H.K.G. Paul	24.1	0.47	0.66
<i>Scorpidium scorpioides</i> (Hedw.) Limpr.	24.4	0.62	0.49
<i>Sphagnum squarrosum</i> Crome	24.5	0.32	0.57
<i>Brachythecium turgidum</i> (Hartm.) Kindb.	24.6	0.70	0.67
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.	24.8	0.12	0.66
<i>Sphagnum platyphyllum</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.	25.3	0.20	0.53
<i>Brachythecium cirrosum</i> (Schwägr.) Schimp.	25.4	0.16	0.58
<i>Orthothecium chryseon</i> (Schwägr.) Schimp.	25.6	0.52	0.52
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw.	25.9	0.49	0.66
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	26.0	0.22	0.61
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Schmp.) Hedenäs	26.1	0.39	0.46
<i>Paludella squarrosa</i> (Hedw.) Brid.	26.2	0.32	0.35
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.	26.3	0.12	0.61
<i>Cinclidium arcticum</i> (Bruch et Schimp.) Schimp.	26.4	0.72	0.72
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo	26.5	0.43	0.62
<i>Bryum cryophilum</i> Mårtensson	26.9	0.21	0.61
<i>Scorpidium cossoni</i> (Schimp.) Hedenäs	27.3	0.40	0.38
<i>Sarmentypnum exannulatum</i> (Bruch, Schimp. et Gümmbel) Hedenäs	27.4	0.23	0.55
<i>Sphagnum fimbriatum</i> Wilson	27.6	0.42	0.54
<i>Calliergon giganteum</i> (Schimp.) Kindb.	27.7	0.25	0.59
<i>Meesia triquetra</i> (L. ex Lolycl.) Ångstr.	27.9	0.41	0.55
<i>Scorpidium revolvens</i> (Sw. ex anon.) Rubers	28.1	0.70	0.49
<i>Drepanocladus sendtneri</i> (Schimp. ex H. Müll) Warnst	29.0	0.33	0.36
<i>Sarmentypnum sarmentosum</i> (Wahlenb.) Tuom. et T.J. Kop.	29.2	0.30	0.29

Примечание. В столбцах приведены статистические параметры: X_i — средневзвешенная напряженность фактора, η_x^2 — сила влияния фактора, H_i — эвриотопность вида.

Note. Statistical parameters given in the columns: X_j — weighted average intensity of the factor, η_x^2 — strength of the factor influence, H_i — eurytopicity of the species.

соответственно) (рис. 3b). Особенно характерны такие совпадения для области гигротопов: здесь сразу 3 вида — *Sphagnum fimbriatum*, *Scorpidium revolvens*, *Drepanocladus sendtneri* — имеют распределение с пиком, соответствующим 27–29 баллам ($X_i = 27.6, 28.2, 29.0$ соответственно) (рис. 3f).

Положение оптимума вида на шкале почвенного увлажнения позволило установить 7 групп видов по признаку их отношения к этому фактору:

1. Ксеротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 2.3–5.6$, $\eta_x^2 = 0.22–0.71$, $H_i = 0.42–0.66$): *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*³, *Roaldia revoluta*, *Buckia vaucheri*, *Syntrichia ruralis*, *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Lewinskya speciosa* (рис. 3a).⁴

2. Мезо-ксеротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 6.3–8.7$, $\eta_x^2 = 0.15–0.70$, $H_i = 0.60–0.73$): *Polytrichum hyperboreum*, *Hypnum cupressiforme*, *Pogonatum urnigerum*, *Bartramia pomiformis*, *Encalypta rhaptocarpa*, *Abietinella abietina*, *Pohlia cruda*, *Niphotrichum canescens*, *Polytrichum piliferum* (рис. 3a).

3. Ксеро-мезотопы со средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 9.8–11.1$, $\eta_x^2 = 0.16–0.59$, $H_i = 0.69–0.71$): *Dicranum acutifolium*, *Ceratodon purpureus*, *Tortella fragilis* (рис. 3b).

4. Мезотопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 11.5–18.8$, $\eta_x^2 = 0.19–0.75$, $H_i = 0.51–0.73$): *Dicranum groenlandicum*, *Polytrichum juniperinum*, *Bucklandiella microcarpa*, *Sphagnum girgensohnii*, *Aquilonium plicatulum*, *Conostomum tetragonum*, *Dicranum flexicaule*, *Stereodon subimponens*, *Polytrichum strictum*, *Hymenoloma crispulum*, *Dicranum fuscescens*, *Tortella tortuosa*, *Campylium bambergeri* (рис. 3c).

5. Гигро-мезотопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 19.1–23.0$, $\eta_x^2 = 0.16–0.78$, $H_i = 0.42–0.73$): *Stereodon holmenii*, *Dicranum laevidens*, *Andreaea rupestris* var. *sparsifolia*, *Polytrichum jensenii*, *Aulacomnium acuminatum*, *Rhizomnium andrewsianum*, *Brideliella wahlenbergii*, *Sphagnum warnstorffii*, *Fissidens osmundoides* (рис. 3d).

6. Мезо-гигротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 23.1–25.9$, $\eta_x^2 = 0.12–0.71$, $H_i = 0.49–0.73$): *Sphagnum lenense*, *Dicranum laevidens*, *Sphagnum russowii*, *S. rubellum*, *Campylium stellatum*, *Loeskygnum badium*, *Scorpidium*

scorpioides, *Sphagnum squarrosum*, *Brachythecium turgidum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Sphagnum platyphylum*, *Brachythecium cirrosum*, *Orthothecium chryseon*, *Meesia uliginosa* (рис. 3e).

7. Гигротопы с узким и средним диапазоном экологической амплитуды ($X_i = 26.0–29.2$, $\eta_x^2 = 0.12–0.72$, $H_i = 0.29–0.72$): *Sphagnum subsecundum*, *Drepanocladus polygamus*, *Paludella squarrosa*, *Sphagnum teres*, *Cinclidium arcticum*, *Philonotis tomentella*, *Bryum cryophilum*, *Scorpidium cossonii*, *Sarmen typnum exannulatum*, *Sphagnum fimbriatum*, *Calliergon giganteum*, *Meesia triquetra*, *Scorpidium revolvens*, *Drepanocladus sendtneri*, *Sarmen typnum sarmentosum* (рис. 3f).

Минимальное расстояние между оптимумами экологической амплитуды на градиенте почвенного увлажнения — в группе ксеро-мезотопов (0.76 ± 0.15), максимальное — мезотопов (2.63 ± 0.20), промежуточное положение занимают группы, приуроченные к полюсам экологического градиента: ксеротопы (1.39 ± 0.32) и гигротопы (1.27 ± 0.08) (рис. 4).

На градиенте увеличения среднего суммарного проективного покрытия мхов от местообитаний наиболее сухих к наиболее влажным крайнее левое положение занимают бриоценоциты 2 и 1. Проективное покрытие мхов в соответствующих местообитаниях (Co и Sf) составляет 18 и 19% (рис. 5). Наибольшие величины этого показателя — в бриоценоцитах 12 и 9 (местообитания Sl и Cs) — 62 и 64% соответственно. Намечаются 2 группы бриоценоцитов с промежуточными величинами проективного покрытия: группа, состоящая из бриоценоцитов 3, 4 и 5 (варьирование показателя — в диапазоне 31–36%), и вторая группа, включающая 4 бриоценоцита — 6, 8, 10, 11 (величина показателя изменяется от 43 до 47%). Первая из этих групп отвечает относительно сухим условиям, часто — при крутизне склона, превышающем 15° (Cr, Es, Dp), вторая характерна для условий интенсивного снегонакопления и пластового стока в период снеготаяния (местообитания Ct, Sp и частично — Ev), с высокой нормой снегонакопления, или зональных позиций (Ld). Максимальный размах варьирования проективного покрытия мхов отмечен для бриоценоцита 11 (для участков с долго лежащим снегом — Sp), минимальный — для бриоценоцита 7 (на местообитании, соответствующем одному из зональных типов — Cl).

б) высота над уровнем моря

Изменение проективного покрытия с высотой варьирует в зависимости от экспозиции склона. Преобладающая тенденция — монотонное уменьшение проективного покрытия, которое заметно на склонах северо-восточной, восточной, северо-западной, западной и южной экспозиций (на

³ Перечисление видов групп здесь и далее дано по возрастанию величины X_i .

The enumeration of the types of groups here and further is given in ascending order of magnitude X_i .

⁴ На диаграммах помещены только распределения видов, проективное покрытие которых хотя бы в одном из пиков превышает величину 1.0%.

The diagrams show only distributions of species whose percentage cover value exceeds 1.0% in at least one of the peaks.

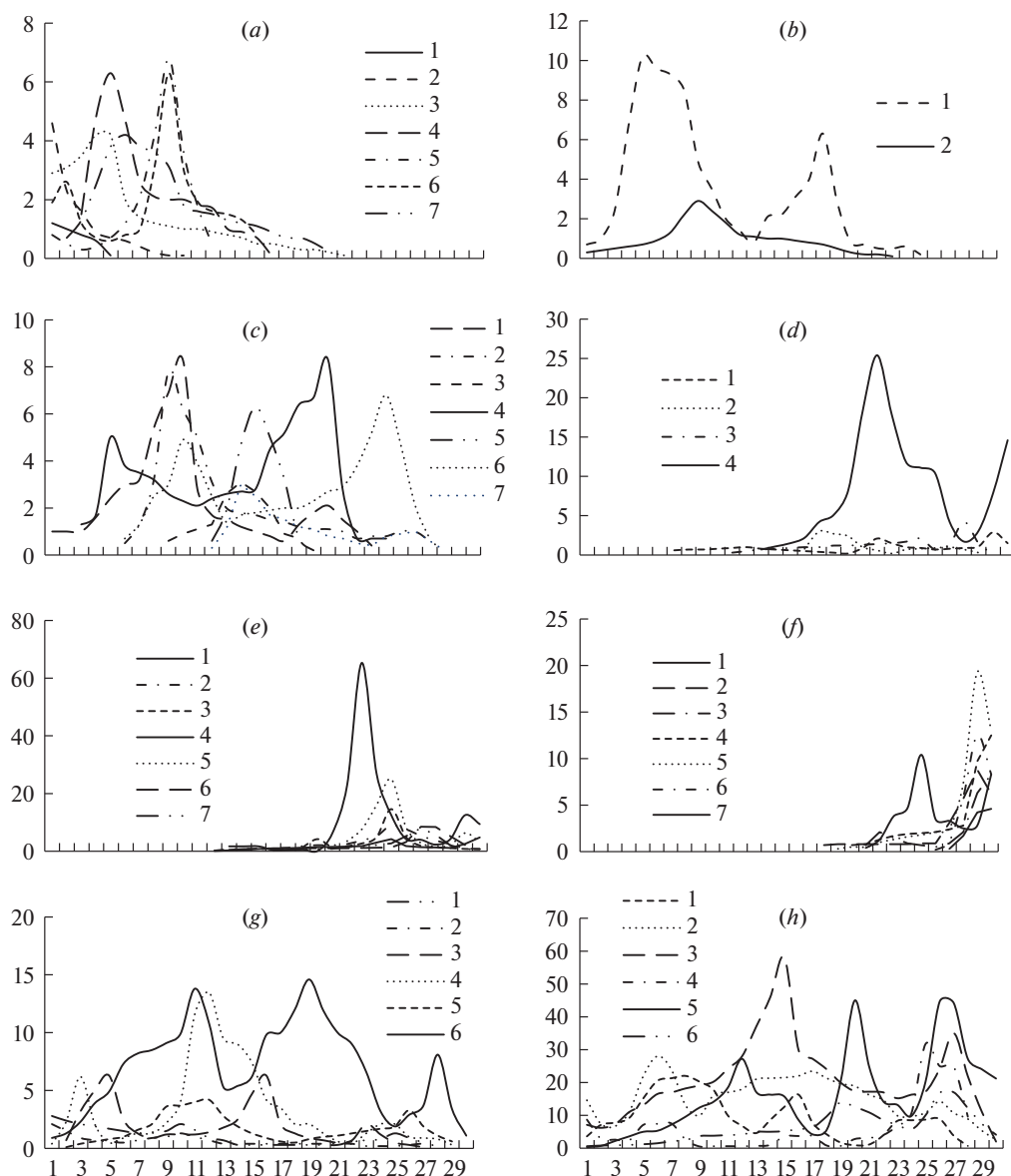


Рис. 3. Экоклины видов на градиенте фактора почвенного увлажнения: ксеротопов и мезо-ксеротопов (1 – *Roaldia revoluta*, 2 – *Syntrichia ruralis*, 3 – *Polytrichum hyperboreum*, 4 – *Bartramia pomiformis*, 5 – *Encalypta raptocarpa*, 6 – *Abietinella abietina*, 7 – *Polytrichum piliferum*) (a); ксеро-мезотопов (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*) (b); мезотопов (1 – *Dicranum groenlandicum*, 2 – *Polytrichum juniperinum*, 3 – *Bucklandiella microcarpa*, 4 – *Sphagnum girgensohnii*, 5 – *Dicranum flexicaule*, 6 – *Dicranum fuscescens*, 7 – *Tortella tortuosa*) (c); гиетро-мезотопов (1 – *Polytrichum jensenii*, 2 – *Aulacomnium acuminatum*, 3 – *Rhizomnium andrewsianum*, 4 – *Sphagnum warnstorffii*) (d); мезо-гигротопов (1 – *Sphagnum lenense*, 2 – *Dicranum laevidens*, 3 – *Sphagnum rubellum*, 4 – *Campylium stellatum*, 5 – *Sphagnum squarrosum*, 6 – *Brachythecium turgidum*, 7 – *Bryum pseudotriquetrum*) (e); гигротопов (1 – *Sphagnum teres*, 2 – *Cinclidium arcticum*, 3 – *Sphagnum fimbriatum*, 4 – *Calliergon giganteum*, 5 – *Scorpidium revolvens*, 6 – *Drepanocladus sendtneri*, 7 – *Sarmentypnum sarmentosum*) (f); видов с широкой экологической амплитудой: с проективным покрытием не более 15% (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*, 3 – *Dicranum spadicum*, 4 – *Racomitrium lanuginosum*, 5 – *Flexitrichum flexicaule*, 6 – *Dicranum elongatum*) (g), с проективным покрытием более 15% (1 – *Rhytidium rugosum*, 2 – *Aulacomnium turgidum*, 3 – *Hylocomium splendens*, 4 – *Sanionia uncinata*, 5 – *Tomentypnum nitens*, 6 – *Aulacomnium palustre*) (h). По оси ординат – проективное покрытие мхов, % (a–h), по оси абсцисс – баллы шкалы увлажнения (a–h).

Fig. 3. Ecoclines of species on the gradient of the soil moisture factor: a – xerotopes and meso-xerotopes (1 – *Roaldia revoluta*, 2 – *Syntrichia ruralis*, 3 – *Polytrichum hyperboreum*, 4 – *Bartramia pomiformis*, 5 – *Encalypta raptocarpa*, 6 – *Abietinella abietina*, 7 – *Polytrichum piliferum*); b – xero-mesotopes (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*); c – mesotopes (1 – *Dicranum groenlandicum*, 2 – *Polytrichum juniperinum*, 3 – *Bucklandiella microcarpa*, 4 – *Sphagnum girgensohnii*, 5 – *Dicranum flexicaule*, 6 – *Dicranum fuscescens*, 7 – *Tortella tortuosa*); d – hygro-mesotopes (1 – *Polytrichum jensenii*, 2 – *Aulacomnium acuminatum*, 3 – *Rhizomnium andrewsianum*, 4 – *Sphagnum warnstorffii*); e – meso-hygrotopes (1 – *Sphagnum lenense*, 2 – *Dicranum laevidens*, 3 – *Sphagnum rubellum*, 4 – *Campylium stellatum*, 5 – *Sphagnum squarrosum*, 6 – *Brachythecium turgidum*, 7 – *Bryum pseudotriquetrum*); f – hygrotopes (1 – *Sphagnum teres*, 2 – *Cinclidium arcticum*, 3 – *Sphagnum fimbriatum*, 4 – *Calliergon giganteum*, 5 – *Scorpidium revolvens*, 6 – *Drepanocladus sendtneri*, 7 – *Sarmentypnum sarmentosum*); species with a wide ecological amplitude: g – with a cover of under 15% (1 – *Polytrichastrum alpinum*, 2 – *Timmia austriaca*, 3 – *Dicranum spadicum*, 4 – *Racomitrium lanuginosum*, 5 – *Flexitrichum flexicaule*, 6 – *Dicranum elongatum*), h – with a cover over 15% (1 – *Rhytidium rugosum*, 2 – *Aulacomnium turgidum*, 3 – *Hylocomium splendens*, 4 – *Sanionia uncinata*, 5 – *Tomentypnum nitens*, 6 – *Aulacomnium palustre*). Y-axis – percent cover value of mosses, % (a–h), X-axis – grades of the moisture scale (a–h).

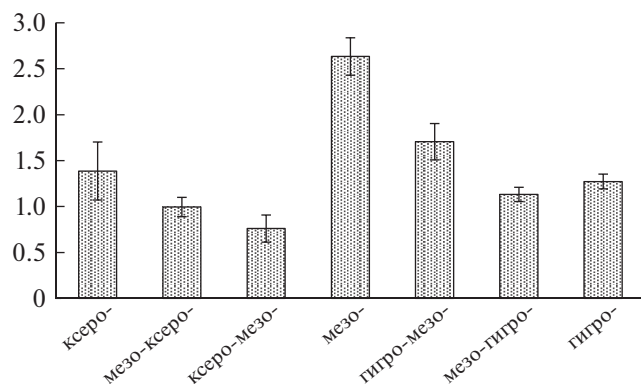


Рис. 4. Среднее расстояние между оптимумами экологической амплитуды (экологическими центрами) в разных группах видов на градиенте почвенного увлажнения. По оси ординат — расстояние между экологическими центрами, по оси абсцисс — группы видов по отношению к фактору почвенного увлажнения. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 4. Average distance between the optima of ecological amplitude (ecological centers) in different groups of species on the gradient of soil moisture. Y-axis — distance between ecological centers, X-axis — groups of species in relation to the soil moisture factor. The standard error is given.

диаграммах эта тенденция отражена с помощью полиномиальной, степенной и логарифмической функций). Эта тенденция может быть выражена или более резко, или менее резко. Так, на склонах северо-западной экспозиции суммарное проективное покрытие мхов довольно резко уменьшается — от 40–60% на высоте 300 м до 20% — на высоте 400 м (рис. 6с), на склонах восточной — от 60–70% на высоте 250 м до 25% на высоте 350 м (рис. 6d), западной — от 40% на высоте 300 м до 10% — 450 м (рис. 6e). Более равномерная тенденция (полиномиальная функция) уменьшения проективного покрытия мхов с высотой — на склонах южной экспозиции (рис. 6g), где она прослеживается до высоты 430 м, а также — северо-восточной (до высоты 360 м) (экспоненциальная функция, рис. 6b). В одном случае намечается точка перелома кривой на диаграмме, до которой проективное покрытие возрастает, а затем резко падает. Такой перелом тенденции изменения числа видов на противоположную заметен на склонах северной (рис. 6a) экспозиции (полиномиальная функция). Здесь проективное покрытие увеличивается до 60% на высоте 400 м, после чего следует резкое падение показателя до 5–15% (на высоте 560–600 м). Тенденция (полиномиальная функция) увеличения проективного покрытия на всем высотном профиле выражена только на склонах юго-западной экспозиции (рис. 6h), причина чего — выпадение площадок с низкими величинами проективного покрытия (до 20%), хотя величины этого показателя, дости-

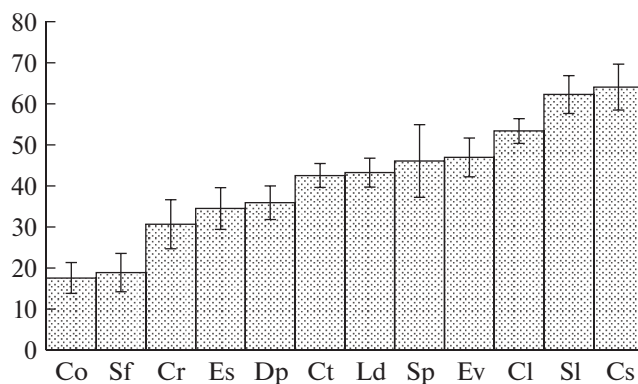


Рис. 5. Среднее суммарное проективное покрытие мхов в разных типах местообитаний. По оси ординат — суммарное проективное покрытие мхов, %; по оси абсцисс — типы местообитаний. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 5. Average total percent cover value of mosses in different types of habitats. Y-axis — total percent cover value of mosses, %; X-axis — types of habitats. The standard error is given.

гающие 80%, есть не только на высотах 420–430 м, но и 250 м.

в) экспозиция склона

В высотном диапазоне 230–300 м наибольшая величина суммарного проективного покрытия мхов отмечена на склонах юго-восточной (77%), несколько меньше эти значения — на склонах северо-восточной (69%) и восточной (67%) экспозиций (рис. 7). Минимальное значение этого показателя — на юго-западных склонах (27%), причем, оно довольно далеко отстоит от ближайшего к нему по величине показателя — 43%, отмеченного на западных склонах. На высотах 305–350 м максимальная величина проективного покрытия мхов смещается на северо-восточные склоны (57%), а минимальная (19%) — на западные. Гипсометрически выше (355–400 м) наиболее высокое проективное покрытие мхов зафиксировано на склонах юго-восточной и северной экспозиций (55 и 52%), самое низкое — 19% — северо-восточной. В последнем высотном диапазоне — >400 м — наибольшая величина показателя — 52% — отмечена для склонов юго-западной экспозиции, а наименьшая — 5% — западной. Только для склонов трех экспозиций — северо-восточной, северо-западной и восточной — прослежена тенденция уменьшения проективного покрытия с высотой. Наиболее интенсивно такое изменение заметно на склонах восточной экспозиции, где перепад значений составляет 54% на высотный диапазон 230–400 м, близкий интервал значений — на склонах северо-восточной экспозиции — 50%. В случаях северной, западной, юго-восточной и южной экспозиций также проявляется тенденция уменьшения проективного покрытия мхов с высотой, но она нарушается в высотном диапазоне

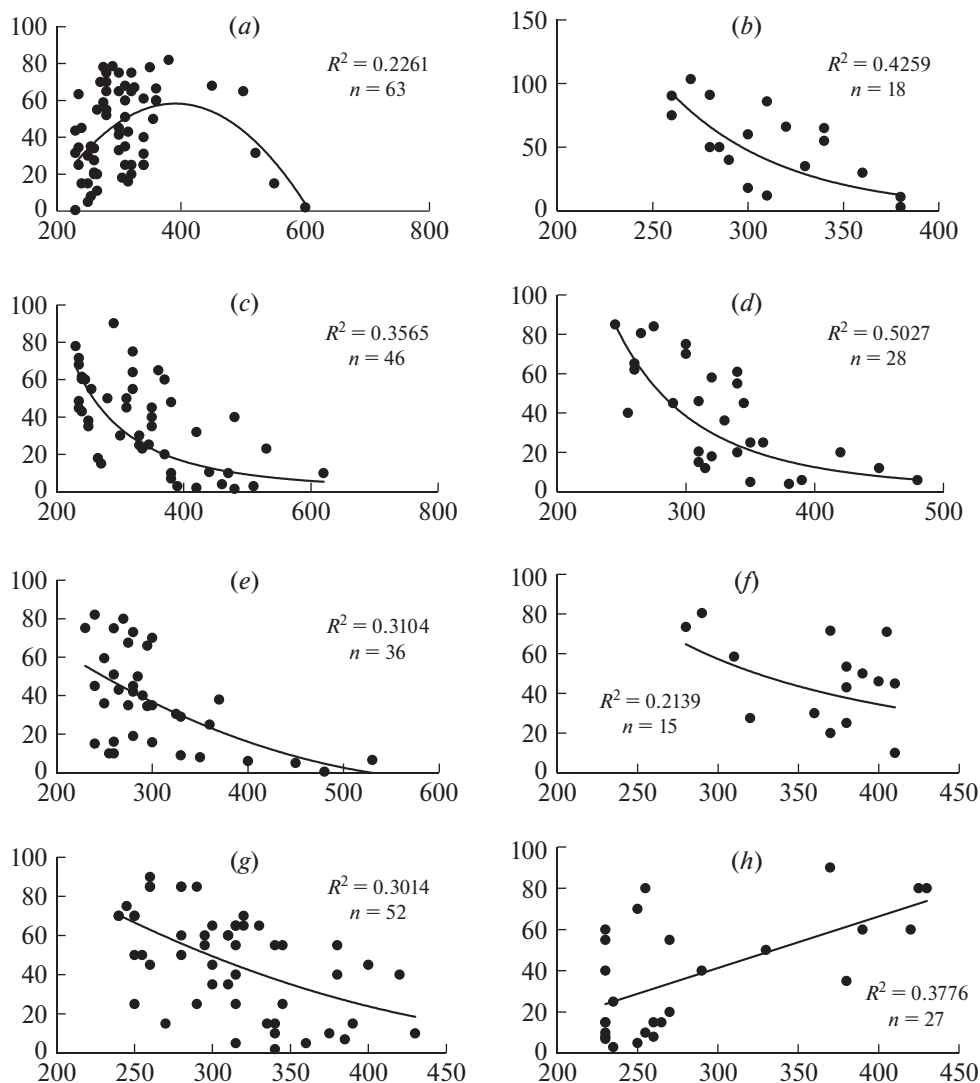


Рис. 6. Зависимость между суммарным проективным покрытием мхов и высотой над уровнем моря на склонах разной экспозиции, м: северной (a), северо-восточной (b), северо-западной (c), восточной (d), западной (e), юго-восточной (f), южной (g), юго-западной (h). По оси ординат – проективное покрытие, % (a–h), по оси абсцисс – высота над уровнем моря, м (a–h).

Fig. 6. The relationship between the total percent cover value of mosses and the height above sea level on the slopes of different exposures, m: northern (a), north-eastern (b), north-western (c), eastern (d), western (e), south-eastern (f), southern (g), south-western (h). Y-axis – percent cover value, % (a–h), X-axis – altitude above the sea level, m (a–h).

355–400 м. Здесь проективное покрытие увеличивается, что особенно заметно на склонах северной экспозиции, где величина показателя превышает таковую высотного диапазона 230–300 м. Обратная отмеченным выше тенденция – увеличение проективного покрытия – есть только на юго-западных склонах. Здесь такая тенденция нарушается в диапазоне 305–350 м, где величина показателя резко увеличивается до 49%.

Наибольшие величины разброса значений проективного покрытия мхов (стандартная ошибка на рис. 7) отмечены для высот более 350 м: такая тенденция проявляется на склонах северной,

юго-восточной и юго-западной экспозиций, для более низких уровней (305–350 м) величина стандартной ошибки максимальна на склонах северо-восточной и юго-восточной экспозиций.

г) уклон (крутизна) склона

Изменение проективного покрытия мхов при увеличении крутизны склона прослежено с помощью линейной функции (рис. 8a–h). Наибольшая интенсивность уменьшения суммарного проективного покрытия мхов отмечена на склонах восточной экспозиции ($b_1 = -2.76$, рис. 8d). Здесь величина этого показателя приближается к нулю при крутизне склона, равной 25° . Менее

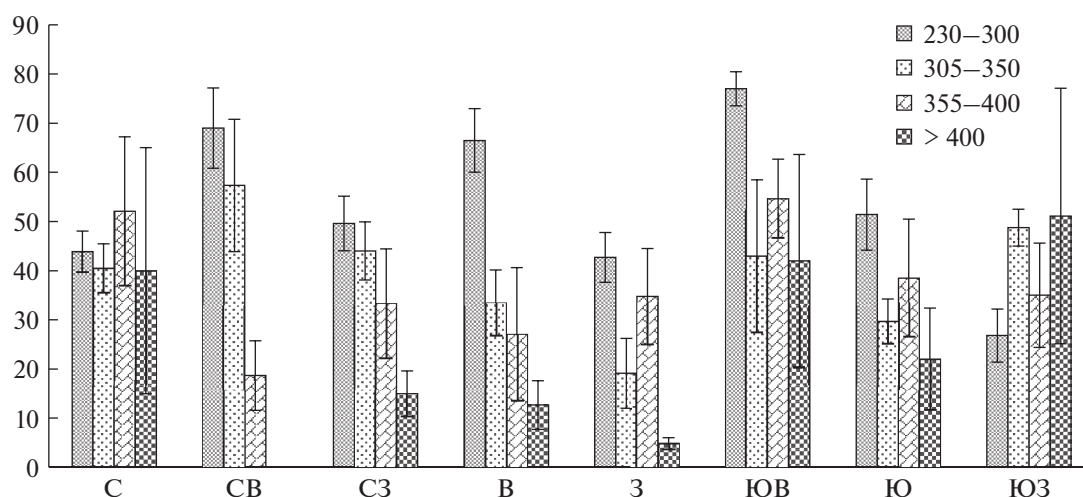


Рис. 7. Среднее суммарное проективное покрытие мхов на склонах разной экспозиции в нескольких высотных диапазонах. По оси ординат – суммарное проективное покрытие мхов, %, по оси абсцисс – экспозиция склона (C–СВ–СЗ–В–З–ЮВ–Ю–ЮЗ), высотные диапазоны, м. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 7. Average total percent cover value of mosses on the slopes of different exposures in several altitude ranges. Y-axis – total cover value of mosses, %, X-axis – slope exposure (N–NE–NW–E–W–SE–S–SW), altitude ranges, m. The standard error is given.

всего выражена интенсивность уменьшения величины проективного покрытия мхов на склонах северной экспозиции ($b_1 = -0.72$, рис. 8a). На остальных склонах показатель b_1 имеет промежуточные значения: он несколько больше на склонах южной и западной экспозиций (-1.92 и -1.42 соответственно: рис. 8g и 8e) и меньше – северо-восточной и северо-западной (-0.83 в обоих случаях: рис. 8b и 8c).

Бриоценоотипы в экологическом пространстве факторов среды

В экологическом пространстве климатических факторов выделяется 3 группы бриоценоотипов (рис. 9a). Позицию, соответствующую относительно теплым и сухим условиям (A), занимают четыре бриоценоотипа: 2, 3, 4 и 5. В них присутствует со средним и высоким постоянством (III–V) и относительно высоким проективным покрытием (10–45%) *Rhytidium rugosum*. Здесь, на низких высотах (до 340 м), часто – в укрытых от ветров горных долинах, создаются наиболее благоприятные условия для формирования небольших ковров ряда других видов: *Abietinella abietina*, *Dicranum acutifolium*, *D. elongatum*, *Encalypta rhabdocarpa*, *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Syntrichia ruralis*. Вторая группа (B), приуроченная, как и первая, к низким высотам, характерна для влажных условий; это бриоценоотипы 7–9, 11, 12. При постоянном или периодическом подтоке влаги получают преобладание в моховом покрове (с постоянством II–IV и проективным покрытием 25–45%) *Dicranum laevidens*, *Meesia uliginosa*, *Sphagnum fimbriatum*, *S. lenense*, *S. warnstorffii*, *Tomentypnum*

nitens. Обособленное положение на диаграмме (правый нижний угол диаграммы) занимает группа C, в которой всего один бриоценоотип – 1. Формирование этой группы происходит в сухих и относительно прохладных условиях (высотный диапазон – 460–480 м). По условиям почвенного увлажнения эта группа занимает примерно такое же положение, как типы 2 и 4. Наиболее характерный вид этого типа – *Racomitrium lanuginosum* (постоянство III, проективное покрытие – до 20%). Переход от бриоценоотипов сухих местообитаний к влажным сопровождается уменьшением амплитуды размаха (стандартной ошибки) по фактору почвенного увлажнения: на сухих местообитаниях варьирование величины проективного покрытия мхов больше, чем на влажных (линейная зависимость ($R^2 = 0.5581$): рис. 10a).

Вне указанных групп остаются еще 2 бриоценоотипа – 6 и 10. Первый из них занимает положение между группами A и B. Местообитания этого типа близки по своим параметрам к плакорным (суглинистые участки с пологой наклонной поверхностью), в бриоценоотипе нет видов, которые бы выделялись среди других групп по величине постоянства и проективного покрытия. Тип 10 занимает позицию между группами A и C, но значительно ближе к первой. В условиях хорошего снегового укрытия этот бриоценоотип довольно далеко отстоит от типа 11, занимающего местообитания с высокой нормой снегонакопления. Так же, как и в бриоценоотипе 6, здесь нет видов, которые выделялись бы на фоне других типов по величине постоянства и проективного покрытия.

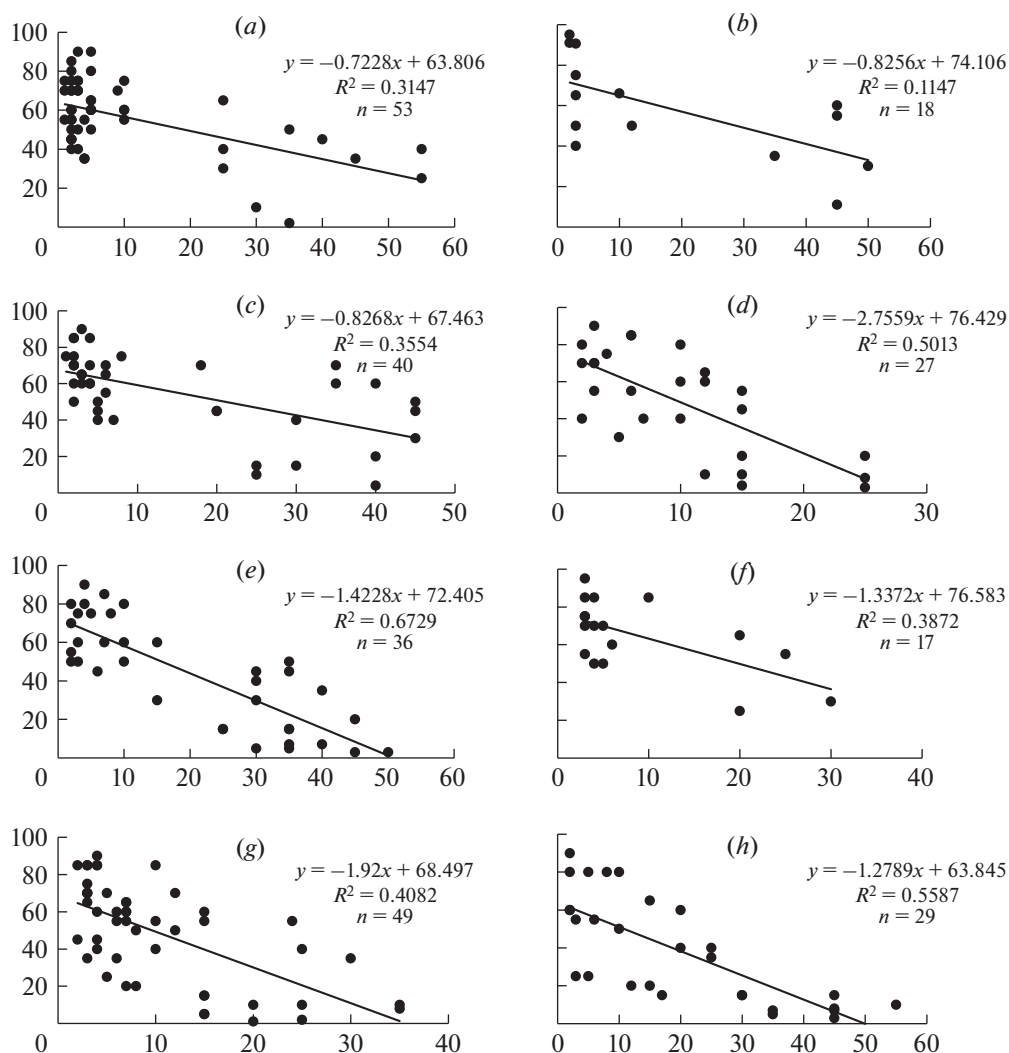


Рис. 8. Зависимость между суммарным проективным покрытием мхов и крутизной поверхности на склонах разной экспозиции: северной (а), северо-восточной (б), северо-западной (с), восточной (д), западной (е), юго-восточной (ф), южной (г), юго-западной (h). По оси ординат – проективное покрытие мхов, % (а–h), по оси абсцисс – крутизна склона, град (а–h).

Fig. 8. Relationship between the total percent cover value of mosses and the surface steepness on the slopes of different exposures: northern (a), north-eastern (b), north-western (c), eastern (d), western (e), south-eastern (f), southern (g), south-western (h). Y-axis – value of the percent cover of mosses, % (a–h), X-axis – slope steepness, degrees (a–h).

В пространстве климатического (экспозиция склона) и геоморфологического (крутизна склона) факторов также выделяется 3 группы (рис. 9b). Первая группа бриоценоотипов – А (1, 3, 4, 5) – занимает на диаграмме позицию, соответствующую промежуточным по теплообеспеченности (восточным, западным, юго-восточным) и существенно более крутым (от 12 до 24°) склонам. Для местообитаний этой группы характерна большая амплитуда уклона склона, достигающая 7° в местообитаниях бриоценоотипов 1 и 3. С увеличением крутизны склона увеличивается и амплитуда варьирования суммарного проективного покрытия мхов, что получило отражение в линейной за-

висимости ($R^2 = 0.9369$) (рис. 10b). Вторая группа бриоценоотипов (В) включает 5 бриоценоотипов (7–12) и приурочена к наиболее пологим (2–5°) склонам западных, северо-западных, северо-восточных и восточных экспозиций. Во всех местообитаниях данной группы близко к поверхности залегает мерзлота, поэтому надмерзлотный горизонт здесь – наиболее холодный. У всех бриоценоотипов этой группы – довольно большое варьирование по фактору экспозиции склона. Так, бриоценоотип 11 имеет подобную амплитуду, составляющую почти 2 единицы условной шкалы (от 2 до 4): он активно формируется на склонах от северо-западной до восточной (минуя строго се-

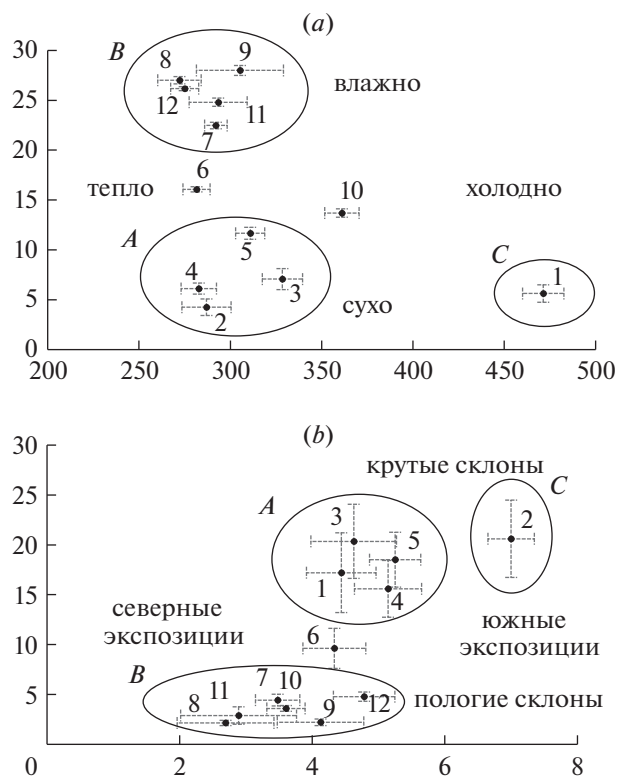


Рис. 9. Бриоценоотипы в пространстве параметров среды. По оси ординат — почвенное увлажнение (баллы шкалы) (a), угол уклона склона, град. (b), по оси абсцисс — высота над уровнем моря, м (a), экспозиция (баллы шкалы) (b). Цифры на обеих диаграммах — номера бриоценоотипов, А, В, С — обозначения групп (см. в тексте). Баллы оси абсцисс на рис 9b соответствуют следующим экспозициям: 1 — С, 2 — СВ, 3 — СЗ, 4 — В, 5 — З, 6 — ЮВ, 7 — Ю, 8 — ЮЗ. Приведена стандартная ошибка.

Fig. 9. Bryocenotypes in the space of environmental parameters. Y-axis — soil moisture (scale grades) (a), slope angle, degrees (b), X-axis — altitude above sea level, m (a), exposure (scale grades) (b). The numbers on both diagrams are the numbers of bryocenotypes, A, B, C — group designations (see the text). The grades on the X-axis in Fig. 9b correspond to the following exposures: 1 — C, 2 — SE, 3 — NE, 4 — E, 5 — W, 6 — SW, 7 — S, 8 — SW. The standard error is given.

верную) экспозиций. Несколько меньше (около 1 балла) амплитуда по экспозиционному фактору — у бриоценоотипов 8 и 9, где моховые ковры обычны для условий слабого пластового стока при небольшой крутизне склона. Обращает на себя внимание крайне малая величина стандартной ошибки по этому признаку, не превышающая 1°. Крайне правое положение на диаграмме занимает группа С, в состав которой входит только один бриоценоотип — 2. Местообитания его — наиболее теплые склоны южной и юго-западной экспозиций (7 и 8 по шкале экспозиций склона) и, в то же время, — достаточно крутые (среднее значение — 20°). Здесь крутизна склона значительно варьирует от

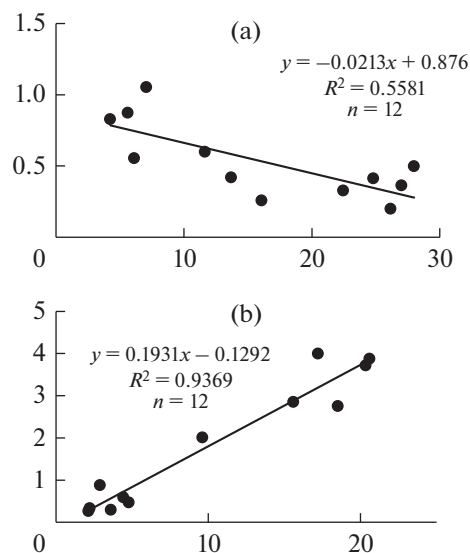


Рис. 10. Зависимость ошибки среднего значения проективного покрытия мхов от величины параметров местообитания. По оси ординат — ошибка среднего (a, b), по оси абсцисс — шкала почвенного увлажнения (слева направо — по увеличению степени увлажнения), баллы (a), крутизна склона, град. (b).

Fig. 10. Dependence of the error of the mean value of the moss percent cover on the habitat parameters. Y-axis — mean error (a, b), X-axis — scale of soil moisture (from left to right — by the increasing degree of moisture), grades (a), slope steepness, degrees (b).

носителем среднего (16–25°), что соответствует тенденции увеличения амплитуды этого показателя при общем увеличении угла уклона склона. Промежуточное положение между группами А и В занимает бриоценоотип 6. Местообитания этого типа — средние по теплообеспеченности (балл 4.3 — восточно-западные экспозиции) и с относительно небольшими величинами уклона склона (9–10°), что соответствует их положению на позициях, близких к зональным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использованные в данной работе регрессии разного вида (линейная, степенная, полиномиальная, логарифмическая и экспоненциальная) позволили выявить основные зависимости между факторами абиотической среды, такими, как высота над уровнем моря, экспозиция и уклон склона, и параметрами мхов в тундровых сообществах (число видов, суммарное проективное покрытие). Наиболее общая тенденция, которая прослеживается на склонах разной экспозиции — уменьшение числа видов при увеличении абсолютной высоты. Та же тенденция проявляется и для показателя суммарного проективного покрытия мхов. Этот показатель уменьшается и при увеличении угла уклона склона. Уменьшение значе-

ний этих двух показателей при увеличении абсолютной высоты и крутизны склона связано, с одной стороны, с уменьшением летних температур по мере подъема в горы, а с другой — с увеличением степени нестабильности субстрата на больших высотах. Здесь, при крутизне склонов, часто достигающей 40–45°, преобладают движущиеся осыпи, часто плащеобразно облегающие склоны. Существенное значение для мхов имеет фактор экспозиции склона: помимо изменения теплообеспеченности склонов разных экспозиций значительный вклад в величины проективного покрытия вносит экспозиция склонов по отношению к господствующим ветрам. Зимой происходит ветровое перераспределение снега, в результате чего на участках интенсивного снегонакопления формируется моховый покров, существенно отличающийся по видовому составу от такового на соседних участках. Кроме того, значительно различается режим увлажнения участков с высоким и низким снежным покровом, что влияет как на видовой состав, так и на проективное покрытие мхов. Для экоклинотипов видов по фактору почвенного увлажнения была выявлена двух-, а в некоторых случаях — и трехвершинность распределения, что является, по всей видимости, результатом сильного влияния других факторов, таких, как нивальность и гранулометрический состав грунтов. Многие виды имеют достаточно широкую амплитуду по фактору почвенного увлажнения: эти виды осваивают большинство местообитаний района и часто составляют основу мохового яруса тундровых сообществ. Установленные зависимости позволили построить ординационные схемы, где разные бриоценоотипы были распределены в пространстве климатических (абсолютная высота, увлажнение верхних горизонтов грунтов) и климато-орографических (экспозиция склонов по странам света, угол уклона склона) факторов. Бриоценоотипы в пространстве этих факторов образовали несколько отчетливых групп, отражающих различия в тепло- и влагообеспеченности, а также — стабильности грунтов на склонах. Более подробный анализ полученных зависимостей будет предложен в третьем, заключительном сообщении данной серии статей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме “Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации” (121032500047-1) и по теме “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира” (121021600184-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). — *Bot. J. Linn. Soc.* 195 (4): 545–567.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- [Geologiya] Геология СССР. Том XXX. Северо-Восток СССР. Геологическое описание. Кн. 1. М. 548 с.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zhelezanova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарек-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Том 2. Oedipodiales — Grimmiales. М. 560 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Золотов В.И., Копонен Т., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Тубанова Д.Ю., Белл Н.Э. 2018. Флора мхов России. Том 4. Bartramiales — Aulacomniales. М. 543 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Чернядьева И.В., Афонина О.М., Максимов А.И., Кучера Я., Акатова Т.В., Дорошина Г.Я. 2020. Флора мхов России. Том 5. Hypopterygiales — Hypnales (Plagiotheciaceae — Brachytheciaceae). М. 600 с.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Афонина О.М., Чернядьева И.В., Хеденас Л., Черданцева В.Я. 2022. Флора мхов России. Том 6. Hypnales (Calliergonaceae — Amblystegiaceae). М. 472 с.
- [Ipatov, Kirikova] Ипатов В.С., Кирикова Л.А. 1997. Фитоценология. СПб. 316 с.
- [Ipatov, Kirikova, Samoilov] Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Самойлов Ю.И. 1974. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов. — *Экология*. 1: 13–23.
- [Kholod, Afonina] Холод С.С., Афонина О.М. 2023. Мхи западной части Чукотского нагорья. 1. Распределение по типам местообитаний и их активность. — *Бот. журн.* 108(3): 3–29. EDN: VQBQJC
<https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. — *Doklady Biological Sciences*. 506: 212–238.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- [Mirkin, Naumova] Миркин Б.М., Наумова Л.Г. 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.

- [Ramenskii] Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л. 335 с.
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p.
- [Sobolev] Соболев Л.Н. 1978. Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе. 112 с.
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. — In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1972. Количественные методы изучения структуры растительности. — Итоги науки и техники. Серия “Ботаника”. 1: 7–83.

Mosses of the Western Part of the Chukchi Highlands. 2. Number of Species and Cover on Gradients of Environmental Factors

S. S. Kholod^{a, #} and O. M. Afonina^{a, ##}

^a Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

[#]e-mail: sergeikhodol@yandex.ru

^{##}e-mail: stereodon@yandex.ru

Based on geobotanical studies conducted in the summer of 1989 in the western part of the Chukchi Highlands, it was found that the number of moss species varies depending on the altitude, slope exposure and angle. Taking into account samples of different volumes for different parameters, the following dependencies were revealed: the largest number of species (35) was noted in the altutude range of 250–300 m, the smallest (14) — for the altitudes above 400 m; the slopes of the northern exposure are characterized by the largest number of species (22), the south-eastern and north-western ones — by the smallest number (18); a decreasing tendency in the number of species manifests itself with an increase in the slope angle: on gentle slopes (up to 5°) there are 37 species, while on steep ones (more than 25°) their number decreases to 23. Based on the position of the species optimum on the scale of soil moisture, 7 groups of species were distinguished: xerotopes, mesoxerotopes, xeromesotopes, mesotopes, hygromesotopes, mesohygrotopes, hygrotopes. The total percent cover value of mosses varies differently on the slopes of different exposures (on gravelly-fine-stony substrates): on the northern slopes it increases to an altitude of 400 m, then decreases sharply; on the south-western slopes it only increases to an altitude of 450 m, on all the other slopes it monotonously decreases from an altitude of 230–250 m to 370–600 m. At different altitude levels, the maximum of the total percent cover value of

mosses is also related to the slope exposure: in the lower altitude range, it is confined to the south-eastern slopes, in the medium altitudes, it shifts to the north-eastern slopes, and in the uppermost range to the south-western ones. With an increase in the slope steepness, the total percent cover value of mosses decreases on the slopes of all exposures, with the greatest intensity being on the eastern slopes.

Keywords: mosses, number of species, percent cover value, scale of soil moisture, groups of species, altitude above sea level, slope exposure, slope steepness, Chukchi Highlands

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state task according to the thematic plan of the BIN RAS on the topics “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, principles of organization” (121032500047-1) and “Flora and taxonomy of algae, lichens and bryophytes in Russia and phytogeographically important regions of the world” (121021600184-6).

REFERENCES

- Fedosov V.E., Fedorova A.V., Larrain J., Santos M.B., Stech M., Kučera J., Brinda J.C., Tubanova D.Ja., von Konrat M., Ignatova E.A., Ignatov M.S. 2021. Unity in diversity: phylogenetics and taxonomy of Rhabdoweisiaceae (Dicranales, Bryophyta). — Bot. J. Linn. Soc. 195 (4): 545–567.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa087>
- Geologiya SSSR. Tom XXX. Severo-Vostok SSSR. Geologicheskoe opisanie. Kn. 1. [Geology of the USSR. Vol. XXX. Geological description. Book 1]. Moscow. 548 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva T.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Yu., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and north Asia. — Arctoa. 15: 1–130.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01>
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Ivanova E.I., Blom H.H., Mun'os I., Bednarek-Ohyra H., Afonina O.M., Kurbatova L.E., Chernyad'eva I.V., Cherdantseva V.YA. 2017. Flora khov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. V. 2. Oedipodiales — Grimmiales. Moscow. 560 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Zolotov V.I., Koponen T., Chernyad'eva I.V., Doroshina G.Ya., Tubanova D.Yu., Bell N.E'. 2018. Flora mkhov Rossii.

- [Flora of mosses of Russia]. Vol. 4. Bartramiales – Aulacomniales. Moscow. 543 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Chernyad'eva I.V., Afonina O.M., Maksimov A.I., Kuchera J., Akatova T.V., Doroshina G.Ya. 2020. Flora mhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. V 5. Hypopterygiales – Hypnales (Plagiotheciaceae – Brachytheciaceae). Moscow. 600 p. (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova E.A., Fedosov V.E., Afonina O.M., Chernyad'eva I.V., Hedenäs L., Cherdantseva V.YA. 2022. Flora mhov Rossii. [Flora of mosses of Russia]. Vol. 6. Hypnales (Calliergonaceae – Amblystegiaceae). Moscow. 472 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A. 1997. Fitotsenologiya. [Phytocenology]. Saint-Petersburg. 316 p. (In Russ.).
- Ipatov V.S., Kirikova L.A., Samoilov Y.I. 1974. Nekotorye metodicheskie aspekty postroeniya ekologicheskikh anplitud vidov. [Some methodological aspects of constructing ecological amplitudes of species]. – *Ekologiya*. 1: 13–23 (In Russ.).
- Kholod S.S., Afonina O.M. 2023. Mosses of the western part of the Chukchi Highlands. 1. Distribution by habitat types and their activity. – *Bot. Zhurn.* 108(3): 3–29. <https://doi.org/10.31857/S0006813623030055>, EDN: VQBQJC
- Kholod S.S., Konoreva L.A. 2022. Lichens in the polar deserts of the northern tip of the Novaya Zemlya archipelago. – *Doklady Biological Sciences*. 506: 212–238. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050052>
- Mirkin B.N., Naumova L.G. 2012. Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti [The current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. (In Russ.).
- Ramenskii L.G. 1971. Isbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitelnogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying vegetation cover]. Leningrad. 335 p. (In Russ.).
- Sekretareva N.A. 2004. Vascular plants of Russian Arctic and adjacent territories. Moscow. 131 p. (In Russ.).
- Sobolev L.N. 1978. Metodika ekologo-tipologicheskogo issledovaniya zemel. [Methodology of ecological and typological research of lands]. Frunze. 112 p. (In Russ.).
- Sobolev L.N., Utekhin V.D. 1973. Russian (Ramenskiy) approaches to community sistematization. – In: Ordination and classification of communities. Part V. Hague. P. 75–103.
- Vasilevich V.I. 1972. Kolichestvennye metody izucheniya struktury rastitelnosti [Quantitative methods for studying the structure of vegetation]. – In: Itogi nauki i tekhniki. Seriya “Botanika”. 1: 7–83 (In Russ.).

СТРОЕНИЕ ПЫЛЬНИКА У *CRASSULA ERICOIDES*, *C. INTERMEDIA* И *C. MULTICAVA* (CRASSULACEAE)

© 2023 г. Г. М. Анисимова^{1,*}, И. И. Шамров^{1,2,**}

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

² Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
Наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

*e-mail: galina0353@mail.ru

**e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила в редакцию 27.02.23 г.

После доработки 26.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Впервые исследованы развитие и строение пыльника у *Crassula intermedia*, *C. multicava* и *C. ericoides*. Подтверждено наличие у изученных видов базовых признаков семейства Crassulaceae, связанных с процессами репродукции. К ним относятся: тетраспорангиатный пыльник, париетальный тапетум, симультанный микроспорогенез, преимущественно тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные и 3-бороздно-оровые зрелые пыльцевые зерна. Стенка микроспорангия является 4-слойной (эпидерма, эндотений, средний слой и тапетум) и ее развитие осуществляется в рамках типовой вариации центробежного типа. В клетках эпидермы накапливаются танины: у *C. intermedia* по периферии протопласта клеток, а у *C. multicava* и *C. ericoides* протопласты клеток полностью заполняются танинами. Тапетум развивается без реорганизации (типичный париетальный тапетум). Проведенное исследование показало, что виды *Crassula* характеризуются рядом уникальных признаков. У них формируется эксцентричный связник, который смещен из центрального положения в сторону абаксиальных микроспорангиев, при этом ткани связника не развиваются между адаксиальными микроспорангиями. Фиброзные утолщения обнаружены не только в клетках эндотения, но и в клетках, окружающих проводящий пучок связника. Число слоев клеток с фиброзными утолщениями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью срастается с тычиночной нитью. У *C. intermedia* и *C. multicava* здесь формируются 2–3 слоя. В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщениями формируются только в эндотении, а у других видов не только в эндотении, но и в 2–3 нижележащих слоях связника. В строении тычинки и пыльника видов *Crassula* есть признаки, общие с видами *Sedum* и *Aeonium* (наличие клеток с фиброзными утолщениями в части пыльника, свободной от тычиночной нити) и *Kalanchoe* (тычинка широкая в основании и узкая в месте срастания с пыльником).

Ключевые слова: андроцей, пыльник, стенка микроспорангия, Crassulaceae, *Crassula*, *Crassula intermedia*, *C. ericoides*, *C. multicava*

DOI: 10.31857/S0006813623040026, **EDN:** OZEEKB

Эмбриология сем. Crassulaceae до сих пор изучена у небольшого числа видов (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009). Ранее нами были исследованы представители родов *Aeonium*, *Kalanchoe* и *Sedum*. При рестриктазном анализе ДНК хлоропластов (ген mat K) в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад, среди которых особенно спорным является положение клад *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010). Положение клад на древе семейства (от базальных до продвинутых) несколько различается по представлениям разных авторов: *Crassula*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Leucosedum*, *Acre*, *Aeonium*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010; по данным Mort

et al., 2001 и Ham, t'Hart, 1998) и *Crassula*, *Kalanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leucosedum* и *Acre* (Nikulin, Goncharov, 2017). Таким образом, изменилось положение клад *Aeonium* и особенно кардинально *Kalanchoe* – перенос клады *Kalanchoe* из основания в верхнюю часть древа семейства. Клада *Crassula* в обеих системах занимает базальное положение. Однако в одном случае клада *Crassula* располагается вблизи клады *Kalanchoe* (Nikulin, Goncharov, 2017), а во втором – рядом с кладой *Crassula* находится клада *Telephium*.

Ранее нами было показано, что в строении пыльника наибольшим сходством характеризу-

ются роды *Aeonium* и *Sedum* (Anisimova, Shamrov, 2022a, b), при этом большинство видов полифилетического рода *Sedum*, включенных в трибу Sedeae, расположены между кладами *Leucosedum* и *Acre*. Изученные виды относятся к кладам *Acre* (*Sedum palmeri* S. Watson) и *Telephium* (*S. kamtschaticum* Fisch.). *Aeonium balsamiferum* Webb et Berthel. и *A. ciliatum* (Willd.) Webb et Berthel., входящие в *Aeonium*-кладу, занимают промежуточное положение между кладами *Telephium* и *Acre* (*S. palmeri*). В отличие от них, у видов *Kalanchoe* (*K. laxiflora* Baker, *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet, *K. rosei* Raym.-Hamet et H. Perrier и *K. nyikae* Engl.) выявлены различия, как по общему строению пыльника, так и его стенки (Anisimova, 2016). Именно наличие возможной филогенетической близости родов *Crassula* и *Kalanchoe* побудило нас провести исследование морфогенеза андроеца, развития и строения стенки пыльника у 3 видов рода *Crassula*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны три вида *Crassula*: *C. intermedia* Schönland (толстянка промежуточная, или крассула промежуточная), *C. ericoides* Haw. (толстянка эриковидная, или крассула эриковидная) и *C. multicava* Lem. (толстянка многополостная, или крассула многополостная). Род *Crassula* включает от 300 до 350 видов. В природных условиях они произрастают в Южной Африке и на Мадагаскаре (Mes et al., 1996).

Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученные виды произрастают в условиях оранжереи.

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота в пропорции 100 : 7 : 7). Затем проводили инфильтрацию парафином. Срезы толщиной 12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки), сафранином по Картису, генциан—виолетом по Ньютону с подкраской оранжем "G" в гвоздичном масле (Pausheva, 1974).

Постоянные препараты исследовали с помощью светового микроскопа Amplival (фирмы Carl Zeiss). Микрофотосъемка с препаратов проводилась с использованием светового микроскопа Axio-plan-2 mot, камеры AxioCam MRC 5 и программ AxioVision 4.8 (фирмы Carl Zeiss). Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Строение пыльцевых зерен изучено с помощью сканирующего электронного микроскопа Jeol JSM-

6390 LA в Центре коллективного пользования БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Цветок. Число элементов в цветке, как правило, является постоянным: тетрамерное у *Crassula multicava* и пентамерное у *C. intermedia* и *C. ericoides*. Однако число элементов андроеца и гинецея может варьировать. При исследовании цветков *C. ericoides* выявлены отклонения, которые проявляются в наличии 8 тычинок в 2 кругах и 4 или 5 плодолистиков, либо 5 тычинок и 4 плодолистиков, 4 тычинок и 4 плодолистиков, 5 тычинок (2 из них располагаются выше других) и 3 плодолистиков. Цветок характеризуется двойным околоцветником. Чашечка и венчик — сростнолистные, 4-членные у *C. multicava* и 5-членные у *C. intermedia* и *C. ericoides*. Окраска венчика различается у изученных видов. У *C. intermedia* и *C. ericoides* лепестки белые, а у *C. multicava* они розоватого цвета.

Тычинка и пыльник. Тычинка дифференцирована на пыльник и короткую тычиночную нить. В базальной части пыльник не срастается с тычиночной нитью (составляет примерно 1/5 его длины). К месту прикрепления на цветоножке тычиночная нить уплощается и расширяется. Однако на уровне вхождения в пыльник она сужается, принимая цилиндрическую форму (рис. 1, 1). В центре тычиночной нити, состоящей из паренхимных клеток, проходит проводящий пучок. Продолжением тычиночной нити, соединяющей теки пыльника, является связник. Однако у изученных видов связник отличается расположением и строением. Прежде всего, он является эксцентричным и смещен из центрального положения в сторону абаксильных микроспorangиев (рис. 1, 2—6; 2, 1—5). Такое латеральное положение обуславливает в дальнейшем передвижение пластических веществ не внутрь гнезд абаксильных микроспorangиев, а наружу. Как мы увидим далее, тапетум оказывается лучше развит не с внутренней стороны, а с наружной, при этом наружный тапетум разрушается последним в стенке микроспorangия. Вторая особенность заключается в том, что ткани связника не развиваются между адаксиальными микроспorangиями. Последние срастаются боковыми поверхностями, подобно тому, как объединяются края смежных плодолистиков в синкарпном гинецее, и сохраняют это состояние в момент вскрывания пыльника (рис. 2, 6).

Также специфичным является строение пыльника в разных его частях: в области, сросшейся с тычиночной нитью (рис. 1, 2, 4), свободной от тычиночной нити (ближе к месту срастания — рис. 1, 3, 5, в базальной части пыльника — рис. 1, 6); в клетках эпидермы и вокруг проводящего пучка

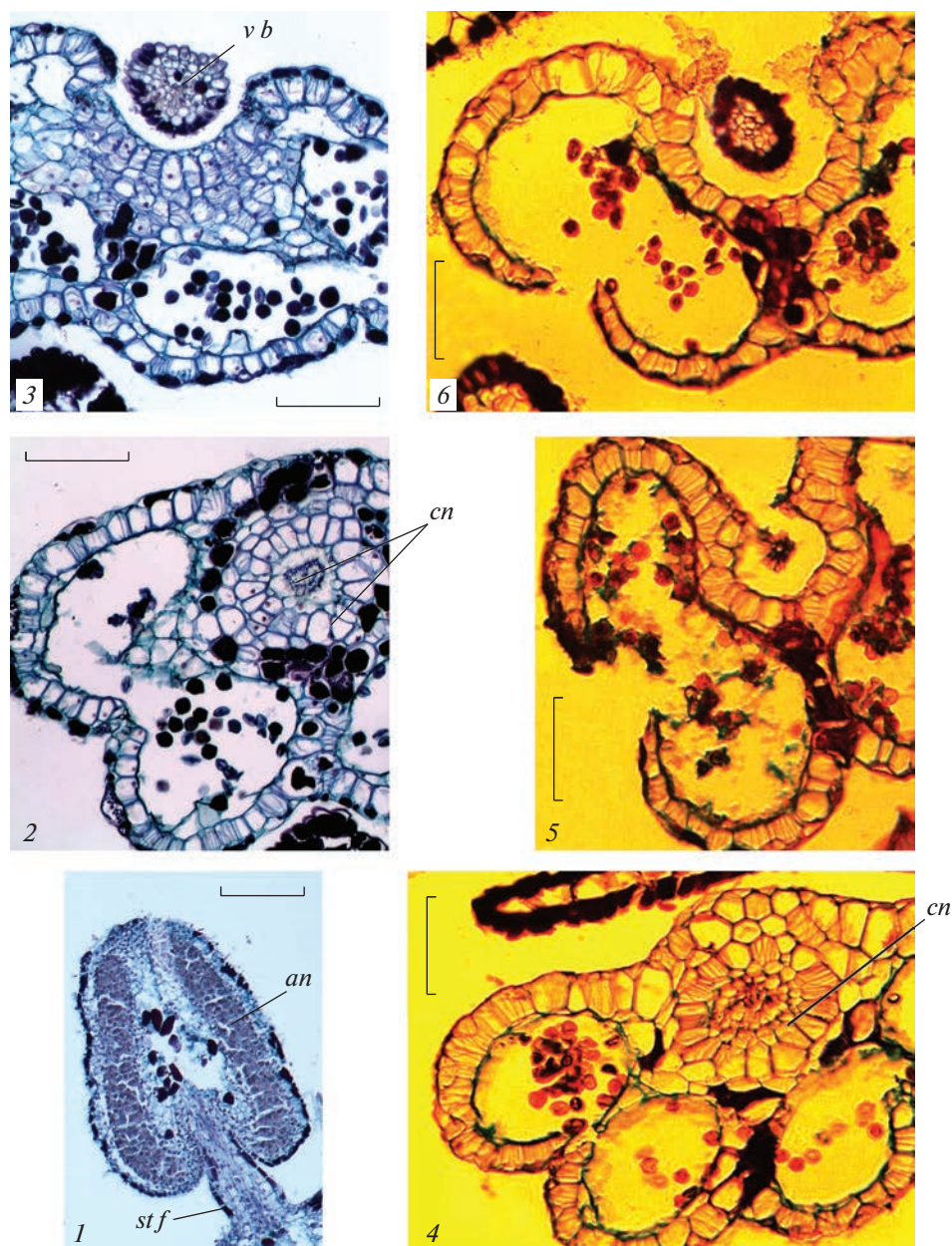


Рис. 1. Строение тычинок у *Crassula multica* (1–3) и *C. ericoides* (4–6) (1 – продольный, 2–6 – поперечные срезы). Строение тычинки (1); строение пыльника в разных его частях: в области, сросшейся с тычиночной нитью (2, 4), свободной от тычиночной нити (3, 5 – ближе к месту срастания, 6 – в базальной части пыльника); в клетках эпидермы и в клетках вокруг проводящего пучка в связнике видны танины; в клетках эндотеция и окружающих проводящий пучок формируются фиброзные утолщения. *an* – пыльник, *cn* – связник, *stf* – тычиночная нить, *v b* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 1 – 200, 2, 3, 5, 6 – 100, 4 – 50.

Fig. 1. Stamen structure in *Crassula multica* (1–3) and *C. ericoides* (4–6) (1 – longitudinal, and 2–6 – cross sections). Stamen structure (1); structure of the anther in its different portions: in the zone fused with the filament (2, 4), free from the filament (3, 5 – closer to the place of fusion, 6 – in the basal part of the anther); in the cells of the epidermis and in the cells around the vascular bundle in the connective, tannins are visible; in the cells of the endothecium and in the cells around the vascular bundle, fibrous thickenings are formed. *an* – anther, *cn* – connective, *stf* – stamen filament, *v b* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1 – 200, 2, 3, 5, 6 – 100, 4 – 50.

в связнике видны клетки с танинами; в клетках эндотеция и обкладки проводящего пучка формируются фиброзные утолщения (рис. 1, 2–6; 2, 4, 5). Число слоев клеток с фиброзными утолще-

ниями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью срастается с тычиночной ни-

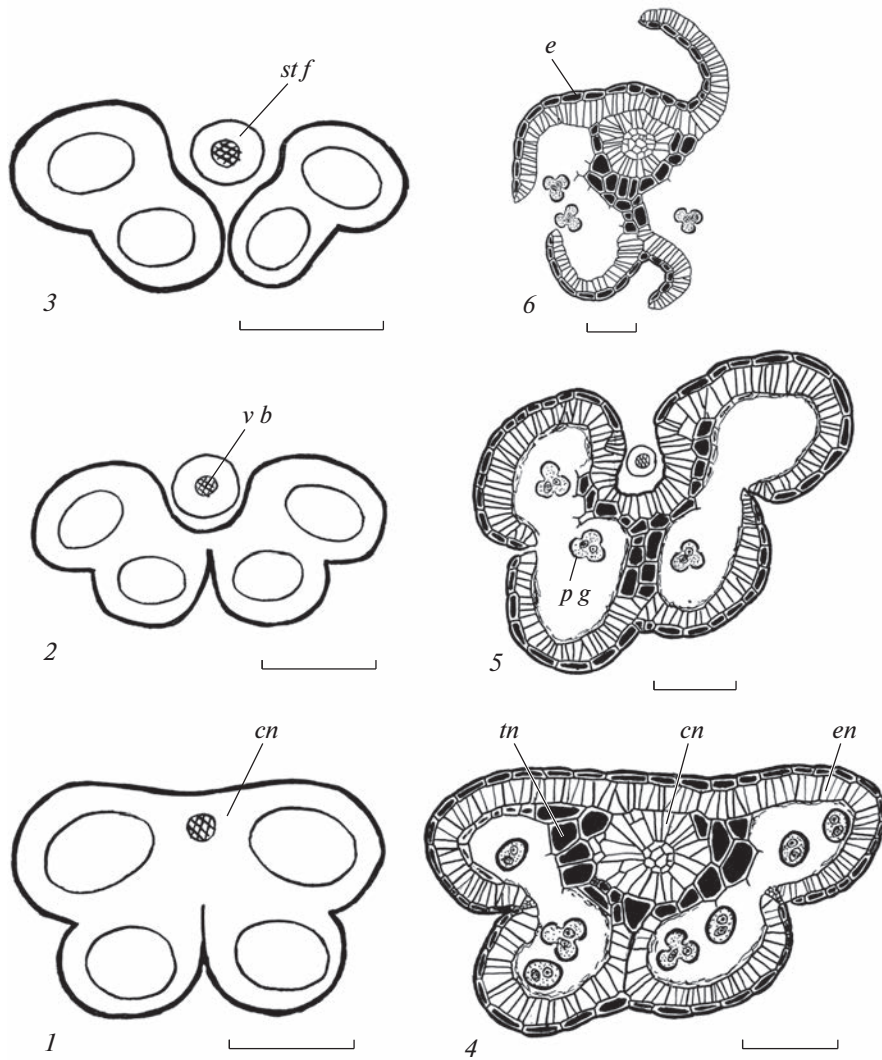


Рис. 2. Строение пыльника у *Crassula multicaeva* (1–3) и *C. ericoides* (4–6) (поперечные срезы).

Строение пыльника в разных его частях: в области, сросшейся с тычиночной нитью (1, 4); свободной от тычиночной нити, абаксиальные микроспорангии уже не контактируют с тычиночной нитью, а адаксиальные микроспорангии еще связаны между собой (2, 5); смежные микроспорангии (как абаксиальные, так и адаксиальные) разъединены (3); вскрывание пыльника (6); в клетках эпидермы и в клетках вокруг проводящего пучка в связнике видны танины; в клетках эндотеция и окружающих проводящий пучок формируются фиброзные утолщения. *cn* – связник, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *pg* – пыльцевое зерно, *sf* – тычиночная нить, *tn* – танины, *vb* – проводящий пучок. Масштабная линейка, мкм: 1–3 – 50, 4–6 – 30.

Fig. 2. Anther structure in *Crassula multicaeva* (1–3) and *C. ericoides* (4–6) (cross sections).

Structure of the anther in its different portions: in the zone fused with the filament (1, 4), free from the filament, abaxial microsporangia are no longer in contact with the filament, and adaxial microsporangia are still interconnected (2, 5); adjacent microsporangia (both abaxial and adaxial) are separated (3); anther dehiscence (6); in the cells of the epiderm and the cells around the vascular bundle in the connective, tannins are visible; in the cells of the endothecium and in the cells around the vascular bundle, fibrous thickenings are formed. *cn* – connective, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *pg* – pollen grain, *sf* – stamen filament, *tn* – tannins, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–3 – 50, 4–6 – 30.

тью (рис. 2, 4, 6). У *C. intermedia* и *C. multicaeva* формируются 2–3 слоя (рис. 1, 2). В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщениями формируются только в эндотеции (рис. 1, 5, 6; 2, 5), а у других видов и в 2–3 нижележащих слоях связника (рис. 1, 3).

Пыльники – тетраспорангиатные (рис. 3, 1–6). Уже на ранних стадиях развития видно, что они асимметричные и широкой (абаксиальной) частью направлены наружу, а узкой (адаксиальной) – внутрь (рис. 4, 2). Как мы отмечали, лишь абаксиальные микроспорангии срастаются с тычиночной нитью, образуя связник. Адаксиальные мик-

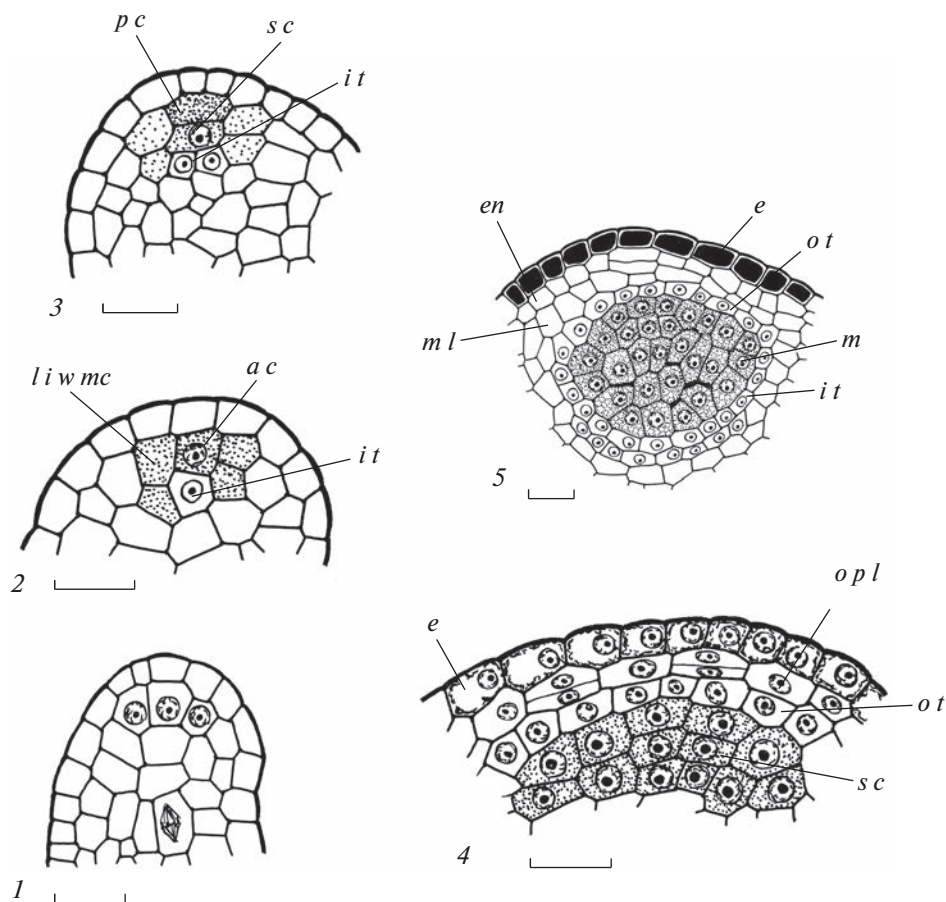


Рис. 3. Стадии развития пыльника у *Crassula multicava* (поперечные срезы).

1, 2 – бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 3 – деление археспориальной клетки на спорогенную (внутрь) и париемальную (наружу); 4 – образование слоя наружного тапетума и начало делений клеток наружного париемального слоя на эндотеций и средний слой; 5 – сформированная стенка микроспорангия на стадии микроспороцитов перед мейозом. *ac* – археспориальная клетка, *cimc* – центральная инициаль микроспорангия, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *it* – внутренний тапетум, *liwmc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *m* – микроспороцит, *ml* – средний слой, *opl* – наружный париемальный слой, *ot* – наружный тапетум, *pc* – париемальная клетка, *sc* – спорогенная клетка. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 3. Stages of anther formation in *Crassula multicava* (transverse sections).

1, 2 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, formation of the cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 3 – division of the archesporial cell into sporogenous (inward) and parietal (outward) cells; 4 – formation of the layer of the outer tapetum and the beginning of cell divisions of the outer parietal layer into the endothecium and the middle layer; 5 – formed wall of the microsporangium at the stage of microsporocytes before meiosis. *ac* – archesporial cell, *cimc* – central initial of microsporangium, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *it* – inner tapetum, *liwmc* – lateral initials of microsporangium wall, *m* – microspocyte, *ml* – middle layer, *opl* – outer parietal layer, *ot* – outer tapetum, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell. Scale bar, μm : 10.

роспорангии срастаются своими боковыми поверхностями (рис. 2, 1–6).

Формирование стенки микроспорангия. Вопросы типизации стенки микроспорангия и последовательность возникновения ее слоев обсуждаются в литературе. В нашем исследовании мы используем представления, разработанные И.И. Шамровым (Shamrov, 2008) и группой его коллег (Shamrov et al., 2019, 2020, 2022). Изучение пыльника у *Crassula intermedia* и *C. multicava* показало, что в его субэпидермальном слое на ранних этапах развития

дифференцируется группа инициальных клеток (центральная и латеральные – рис. 3, 1; 4, 1), которые образуют как слои стенки микроспорангия со всех сторон микроспорангия, так и археспорий. После периклинального деления центральной субэпидермальной клетки наружу отделяется археспориальная клетка, а внутрь – клетка, из которой формируется проксимальная (ближайшая к связнику) часть стенки микроспорангия, преобразующаяся в клетки внутреннего тапетума. Латеральные субэпидермальные инициальные

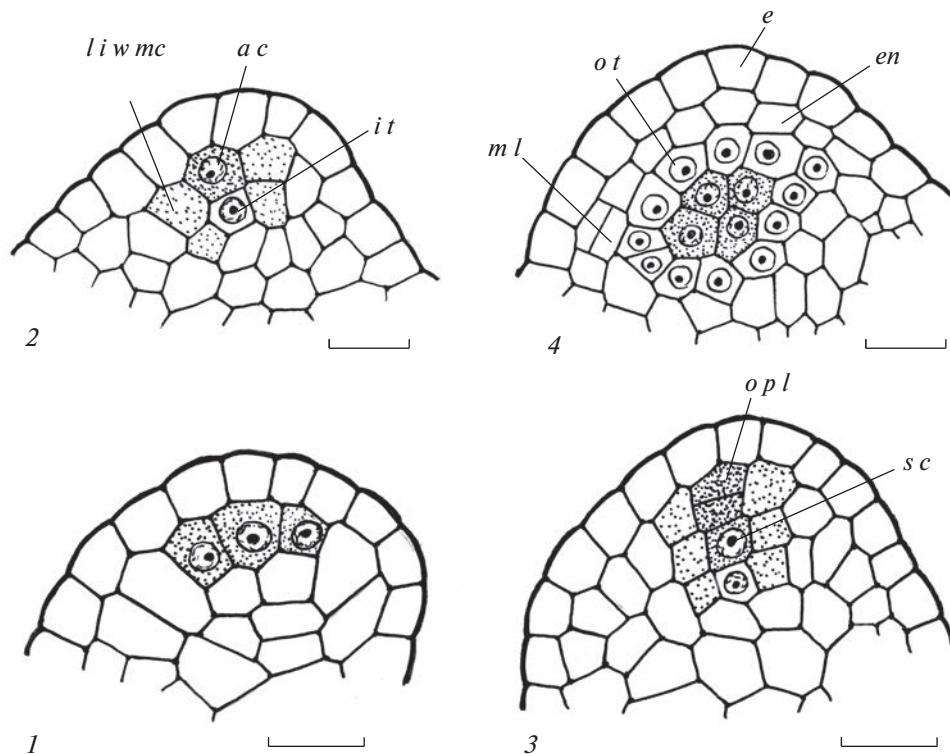


Рис. 4. Стадии развития пыльника у *Crassula intermedia* (поперечные срезы).

1, 2 – бугорок пыльника, деления инициалей микроспорангия, формирование клеток внутреннего тапетума, археспория и инициалей латеральных частей стенки; 3 – периклинальное деление париетальной клетки; 4 – образование единого слоя тапетума и начало делений клеток наружного париетального слоя на эндотеций и средний слой. *ac* – археспориальная клетка, *ci mc* – центральная инициаль микроспорангия, *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *it* – внутренний тапетум, *liw mc* – инициали латеральной части стенки микроспорангия, *ml* – средний слой, *ot* – наружный тапетум, *sc* – спорогенная клетка. Масштабная линейка, мкм: 10.

Fig. 4. Stages of anther formation in *Crassula intermedia* (transverse sections).

1, 2 – anther primordium, divisions of the microsporangium initials, formation of the cells of the inner tapetum, archesporium and the initials of the lateral parts of the wall; 3 – periclinal division of the parietal cell; 4 – formation of a unite layer of the tapetum and the beginning of cell divisions of the outer parietal layer into the endothecium and the middle layer. *ac* – archesporial cell, *ci mc* – central initial of microsporangium, *e* – epiderm, *en* – endothecium, *it* – inner tapetum, *liw mc* – lateral initials of microsporangium wall, *ml* – middle layer, *opl* – outer parietal layer, *ot* – outer tapetum, *sc* – sporogenous cell. Scale bar, μm : 10.

клетки за счет делений образуют латеральные части стенки микроспорангия (рис. 3, 2; 4, 2). В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают наружный (париетальные клетки) и внутренний (спорогенные клетки) слои (рис. 3, 3).

Клетки париетального слоя делятся периклинальными и антиклинальными делениями, в результате чего образуются слои, входящие в состав дистальной части стенки микроспорангиев. Периклинальные деления происходят в определенной последовательности. После деления клеток исходного париетального образуются два слоя, участие которых различно в дальнейшем построении стенки микроспорангия (рис. 4, 3). Клетки внутреннего париетального слоя становятся тапетумом, тогда как клетки наружного слоя образуют 2 слоя: наружный – эндотеций и внутренний –

средний слой. Таким образом, завершаются начальные стадии формирования стенки микроспорангия – возникновение и дифференциация ее слоев (от археспория до спорогенной ткани).

На стадии преобразования спорогенных клеток в микроспороциты клетки субэпидермального слоя иногда делятся периклинально, образуя нерегулярно 1–2-слойный эндотеций (рис. 4, 4). С внутренней стороны, особенно в адаксиальных микроспорангиях, может формироваться 2-слойный тапетум (рис. 3, 5). Тем не менее сформированная стенка микроспорангия у исследованных видов обычно состоит из 4 слоев клеток – эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума.

Во время микроспорогенеза и формирования пыльцевых зерен происходят преобразования слоев стенки микроспорангия. Рассмотрим по-

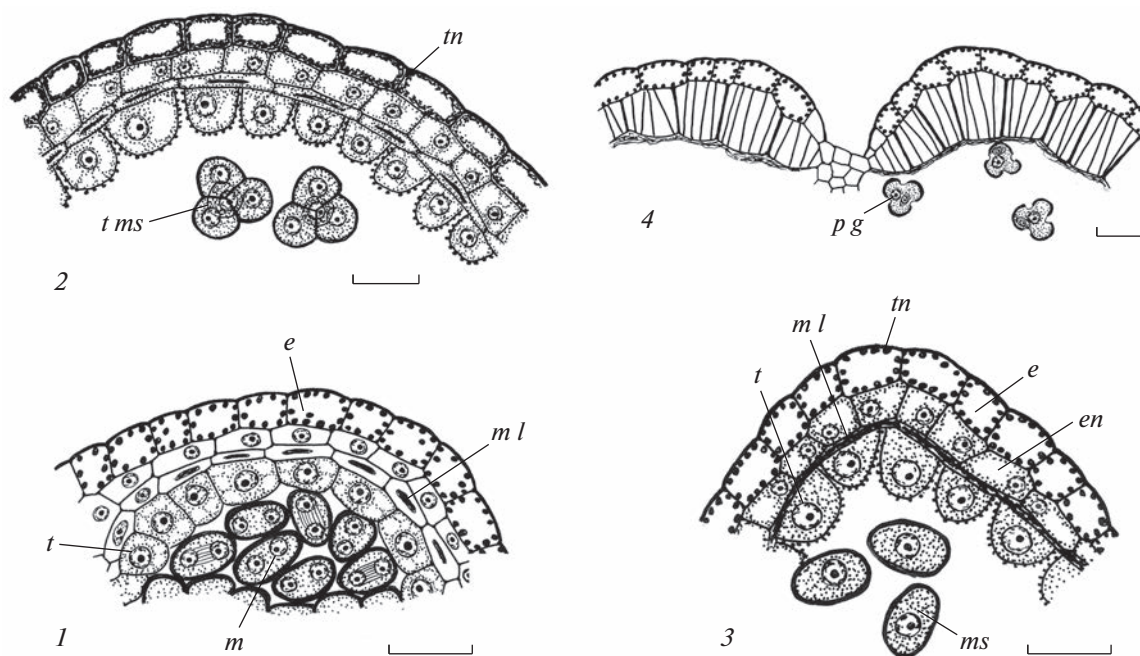


Рис. 5. Строение стенки микроспorangия во время микроспорогенеза и формирования пыльцевого зерна у *Crassula intermedia* (поперечные срезы).

1 – стенка микроспorangия во время первого деления мейоза, разрушение клеток среднего слоя и начало отложения танинов по периферии клеток эпидермы; 2 – стенка микроспorangия на стадии тетрад микроспор, произошло разрушение стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы; 3 – стенка микроспorangия на стадии одиночных микроспор, клетки среднего слоя почти разрушились, радиальные стенки клеток эндотехия утолщены, в тапетуме ядра сжимаются, а размеры протопластов сокращаются в средней и апикальной частях; 4 – стенка микроспorangия в месте стомиума, в области вскрывания видны тонкостенные клетки. *e* – эпидерма, *en* – эндотехий, *m* – микроспороцит, *m l* – средний слой, *ms* – микроспора, *p g* – пыльцевое зерно, *t* – тапетум, *t ms* – тетрада микроспор, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 – 10, 4 – 50.

Fig. 5. Microsporangium wall structure during microspogenesis and pollen grain formation in *Crassula intermedia* (transverse sections).

1 – microsporangium wall during the first meiotic division, destruction of middle layer cells and beginning of tannin deposition along the periphery of the epidermal cells; 2 – microsporangium wall at the stage of microspore tetrad, the destruction of the walls between the cells of the tapetum has occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane; 3 – microsporangium wall at the stage of separate microspores, the cells of the middle layer are almost destroyed, radial walls of the endothecium cells are thickened, the nuclei in the tapetum are compressed, and the protoplast sizes are reduced in the middle and apical parts; 4 – microsporangium wall in the stomium area, thin-walled cells are visible in the dehiscence site. *e* – epiderm, *en* – endothecium, *m* – microspocyte, *m l* – middle layer, *ms* – microspore, *p g* – pollen grain, *t* – tapetum, *t ms* – tetrad of microspores, *tn* – tannins. Scale bars, μm : 1–3 – 10, 4 – 50.

дробно характеристику каждого слоя стенки микроспorangия.

На стадии микроспороцитов клетки **эпидермального слоя** линзовидные, с крупным ядром и плотной цитоплазмой. Затем они принимают прямоугольную форму, теряют содержимое и становятся сильно вакуолизированными. У изученных видов в клетках эпидермы накапливаются танины. У *Crassula intermedia* начало отложения танинов по периферии клеток (такая тенденция сохраняется до вскрывания пыльника) происходит во время первого деления мейоза (рис. 5, 1), а у *C. multica* и *C. ericoides* протопласты клеток эпидермы полностью заполняются танинами уже на стадии спорогенных клеток и микроспороцитов перед мейозом (рис. 3, 4, 5). 1–2 тонкостенные клетки эпидермального слоя в области сто-

миума отличаются меньшими размерами и танины в них не накапливаются (рис. 2, 6; 5, 4; 6, 4).

Вытянутые клетки **эндотехия** постепенно увеличиваются в радиальном направлении. У изученных видов этот процесс становится заметным после стадии тетрад микроспор (рис. 5, 2; 6, 1). Со стадии одиночных микроспор начинается утолщение радиальных стенок клеток эндотехия (рис. 5, 3; 6, 3). К моменту созревания пыльника тангентальные стенки клеток эндотехия приобретают фиброзные утолщения. Только 1–2 клетки эндотехия, входящие в состав стомиума, остаются меньших размеров и без фиброзных утолщений (рис. 2, 6; 5, 4; 6, 4). Ранее нами было описано специфическое строение пыльника, особенно его связника. Было обнаружено, что в клетках эндотехия и обкладки проводящего пучка формиру-

ются фиброзные утолщения (рис. 1, 2–6; 2, 4, 5). Число слоев клеток с фиброзными утолщениями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью срастается с тычиночной нитью (рис. 2, 4, 6). У *C. intermedia* и *C. multicava* формируются 2–3 слоя (рис. 1, 2). В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщениями формируются только в эндотеции (рис. 1, 5, 6; 2, 5), а у других видов не только в эндотеции, но и 2–3 нижележащих слоях связника (рис. 1, 3).

Средний слой состоит из небольших узких клеток (рис. 3, 5; 4, 4; 5, 1; 6, 1). В ходе развития они постепенно вытягиваются, и к моменту формирования пыльцевых зерен их остатки представлены в виде темноокрашенных сгустков (рис. 5, 3; 6, 2, 3).

Тапетум. Существующие определения типов и форм тапетума крайне противоречивы (обзор проблемы см. Shamrov et al., 2021). Особенно сложное положение обстоит с одним из распространенных типов тапетума, который часто называют секреторным (клеточным). Такой тип тапетума описан у исследованных видов, и мы будем называть его париетальным, как это предложено в упомянутом исследовании.

Тапетум у обоих видов гетероморфный, что связано как с происхождением, так и положением в стенке микроспорангия. Внутренний тапетум дифференцируется первым и образуется из клеток, которые возникают при делении центральных инициалей микроспорангия. Следующими появляются клетки латеральных областей тапетума, которые формируются из латеральных инициалей микроспорангия. Последними дифференцируются клетки наружного тапетума из клеток внутреннего париетального слоя.

У всех изученных видов клетки тапетума до мейоза вытянутые (рис. 3, 4, 5). Но уже с началом микроспорогенеза хорошо видно, что они приобретают таблитчатую форму и увеличиваются в размерах. Клетки тапетума характеризуются плотной цитоплазмой и содержат одно крупное ядро (рис. 5, 1, 2; 6, 1). Различия в строении тапетума в дистальной, проксимальной и латеральных частях, как правило, не наблюдаются. Но это касается только адаксиальных микроспорангиев. Как мы уже отмечали, у изученных видов связник является эксцентричным и смещен из центрального положения в сторону абаксильных микроспорангиев (рис. 1, 2–6; 2, 1–5). Такое латеральное положение обуславливает в дальнейшем передвижение пластических веществ не внутрь гнезд абаксиальных микроспорангиев, а наружу. Исследование строения их стенки свидетельствует о том, что тапетум оказывается лучше развит не

с внутренней стороны, а с наружной (рис. 6, 2), при этом наружный тапетум разрушается последним в стенке микроспорангия.

У изученных видов тапетум в премейотическом и мейотическом периодах характеризуется клеточной структурой. Однако на завершающихся стадиях мейоза сначала начинают разрушаться радиальные стенки между клетками тапетума и уже на стадии тетрад микроспор разрушены как радиальные, так и внутренние тангентальные стенки у *C. intermedia* (рис. 5, 2), тогда как у *C. multicava* и *C. ericoides* этот процесс начинается на стадии тетрад микроспор и завершается на стадии одиночных микроспор (рис. 6, 1–3). На внутренних тапетальных мембранах выявляются орбикулы (рис. 5, 2; 6, 2, 3).

Следует отметить, что процесс исчезновения клеточных стенок не сопровождается выпячиванием образующихся протопластов внутрь полости микроспорангия. В тапетуме ядра сжимаются, а размеры протопластов сокращаются в средней и апикальной частях, имитируя амебоидное состояние (рис. 5, 3; 6, 3). Протопласты сохраняются по краю полости микроспорангия, где и разрушаются. Таким образом, у обоих изученных видов выявлена вариация 1 – типичный париетальный тапетум (Shamrov et al., 2021, 2022).

Вскрывание пыльника. Вскрываются пыльники продольными щелями, латрозно. Перед вскрыванием разрушаются перегородки между смежными гнездами тек (рис. 1, 2; 2, 4). Формируется стомиум, образованный с внутренней стороны 2–3 слоями мелких тонкостенных клеток. С наружной стороны стомиума в 1–2 клетках эндотеция не формируются фиброзные утолщения, а в клетках эпидермы не откладываются танины (рис. 2, 4; 5, 4; 6, 4). Вскрывание – 2-фазное. Основным фактором, обеспечивающим вскрывание тек, является обезвоживание клеток эндотеция. За счет их сжатия, подобно пружине, происходит укорачивание фиброзных утолщений. За счет этого (фаза 1) уменьшаются размеры клеток эндотеция, которые в области стомиума вызывают разрывы мелких клеток (рис. 2, 5). Нижние части клеток эндотеция, лежащие над мелкими клетками, плотно смыкаются и, возможно, слипаются (рис. 1, 4; 2, 5). Дальнейшее обезвоживание приводит к вскрыванию тек пыльника (фаза 2), при этом вся стенка микроспорангия (рис. 1, 5, 6) раскрывается наружу, открывая щель, через которую высыпается пыльца (рис. 2, 6). Таким образом, вскрывание пыльника у изученных видов осуществляется с помощью стомиума, как продолжения перегородки между смежными микроспорангиями тек, и является септальным (Zhinkina et al., 2022).

Микроспорогенез и формирование пыльцевого зерна. Спорогенная ткань многослойная и распо-

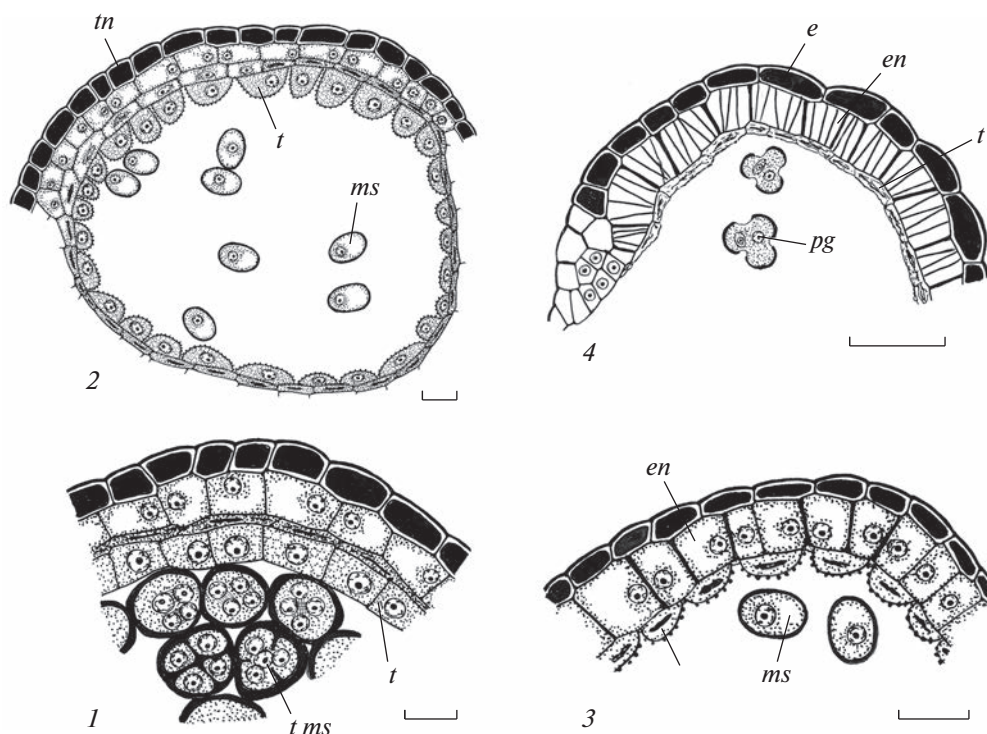


Рис. 6. Строение стенки микроспorangия во время микроспорогенеза и формирования пыльцевого зерна у *Crassula multicava* (1, 2, 4) и *C. ericoides* (3) (поперечные срезы).

1 – стенка микроспorangия на стадии тетрад микроспор, начинается разрушение клеток среднего слоя и некоторых радиальных стенок между клетками тапетума, клетки эндотеция увеличиваются в радиальном направлении, протопласты клеток эпидермы полностью заполнены танинами; 2, 3 – стенка микроспorangия на стадии одиночных микроспор; произошло разрушение радиальных стенок между клетками тапетума, на внутренней тапетальной мембране видны орбикулы, клетки тапетума с наружной стороны увеличиваются в размерах (2) либо начинается их разрушение и утолщение радиальных стенок клеток эндотеция (3); 4 – стенка микроспorangия в области стомиума, в месте вскрывания видны тонкостенные клетки. *e* – эпидерма, *en* – эндотеций, *ml* – средний слой, *ms* – микроспора, *pg* – пыльцевое зерно, *t* – тапетум, *t ms* – тетрада микроспор, *tn* – танины. Масштабная линейка, мкм: 1–3 – 10, 4 – 30.

Fig. 6. Microsporangium wall structure during microspogenesis and pollen grain formation in *Crassula multicava* (1, 2, 4) and *C. ericoides* (3) (transverse sections).

1 – microsporangium wall at the stage of microspore tetrad, the destruction of the middle layer cells and some of the radial walls between the tapetum cells begins, the endothecium cells increase radially, the protoplasts of the epidermal cells are completely filled with tannins; 2, 3 – microsporangium wall at the stage of separate microspores, the destruction of the radial walls between the tapetum cells has occurred, orbicules are visible on the inner tapetal membrane, the tapetum cells increase in size from the outside (2) or their destruction and thickening of the radial walls of the endothecium cells begin (3); 4 – microsporangium wall in the area of the stomium, thin-walled cells are visible in the dehiscence site. *e* – epiderm, *en* – endothecium, *ml* – middle layer, *ms* – microspore, *pg* – pollen grain, *t* – tapetum, *t ms* – tetrad of microspores, *tn* – tannins. Scale bars, μm : 1–3 – 10, 4 – 50.

лагается более чем 20 тяжами клеток (рис. 3, 5). Спорогенные клетки постепенно становятся микроспороцитами и вступают в мейоз. В результате первого деления мейоза образуются 2-ядерные клетки (рис. 5, 1). Веретена второго деления мейоза располагаются либо параллельно, либо крестообразно, и после процессов цитокинеза (микроспорогенез симультанный) формируются, как правило, тетраэдральные тетрады гаплоидных микроспор (рис. 5, 2; 6, 1). Каждая микроспора и тетрада в целом окружены каллозой, которая постепенно резорбируется, а тетрады распадаются на отдельные микроспоры (рис. 5, 3; 6, 2, 3). Вскоре микроспоры делятся и формируются 2-клеточные пыльцевые зерна (рис. 5, 4; 6, 4).

Зрелые пыльцевые зерна изученных видов 3-бороздно-оровые (иногда у *C. ericoides* они 4-бороздно-оровые – рис. 8, 2), эллипсоидальные; в очертании с полюса 3-лопастные, с экватора эллиптические, с закругленными полюсами (рис. 7, 2, 4, 5; 8, 1, 3). Пыльца небольших размеров, с полярной осью около 10–15 мкм у *C. ericoides*, 15–20 мкм у *C. intermedia* и самая большая 30–35 мкм у *C. multicava*. Апертуры сложные, состоят из внешней меридионально ориентированной борозды и внутренней экваториально расположенной оры. Борозды (экзоапертуры) длинные, глубокие, широкие, сужающиеся к полюсам, со слегка закругленными концами и более или менее ровными краями. Оры (эндоапертуры) у пыльцы большинства исследованных

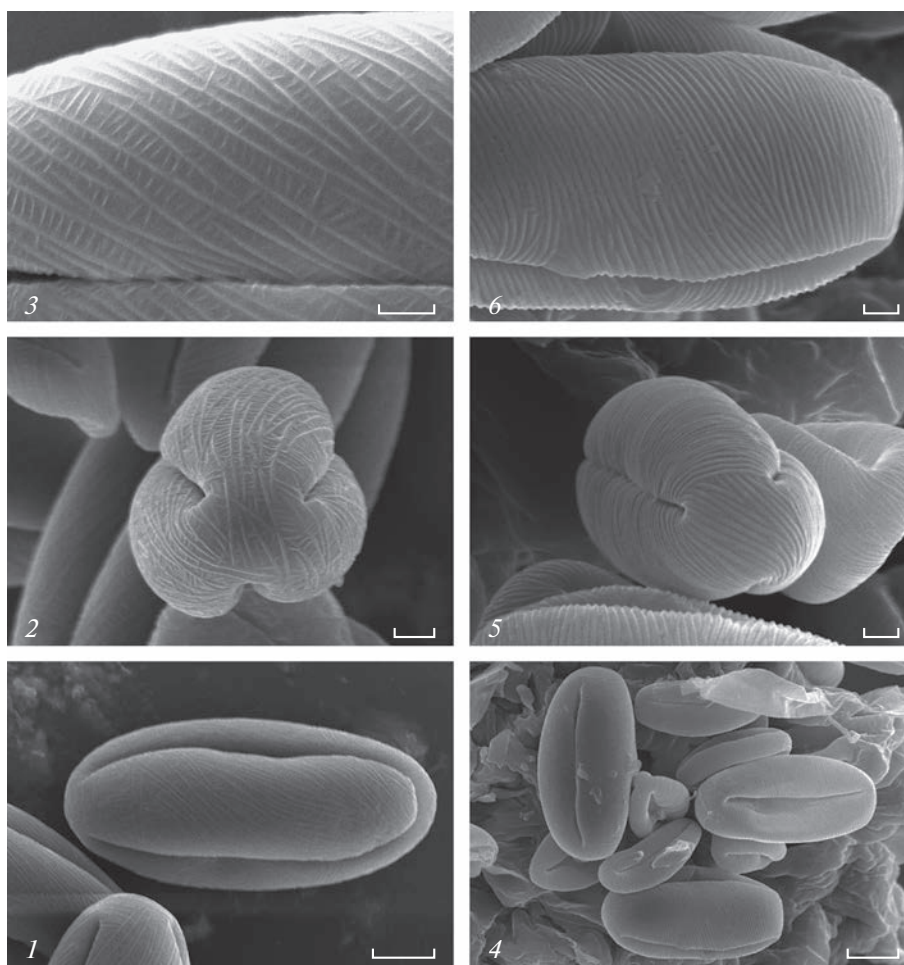


Рис. 7. Строение 3-бороздно-оровых пыльцевых зерен у *Crassula multicava* (1–3) и *C. intermedia* (4–6). 1, 4 – общий вид пыльцевого зерна с экватора; 2, 5 – общий вид пыльцевого зерна с полюса; 3, 6 – поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка, мкм: 1, 4 – 5, 2 – 2, 3, 5, 6 – 1.

Fig. 7. Structure of 3-colporate pollen grains in *Crassula multicava* (1–3) and *C. intermedia* (4–6). 1, 4 – equatorial view of pollen grain; 2, 5 – polar view of pollen grain; 3, 6 – surface of pollen grain. Scale bars, μm : 1, 4 – 5, 2 – 2, 3, 5, 6 – 1.

видов с нечеткими, часто неровными краями. Они небольшие, располагаются в центре борозд и не заходят за их границы. У *Crassula* выявлена особая форма скульптуры поверхности пыльцевого зерна. Хотя она является струйчатой, ее строение нетипичное. Она образована продольными рядами в виде гребней, а мезокольпиумы и акольпиумы напоминают по форме свернутые клубки толстых ниток. Между гребнями выделяются тонкие струи, переплетающиеся в разных направлениях (рис. 7, 2, 3, 5, 6; 8, 1, 4). Эти структуры особенно хорошо выражены у *Crassula multicava* и *C. intermedia*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые исследованы развитие и строение стенки пыльника у *Crassula intermedia*, *C. multicava* и *C. ericoides* (у последнего вида, к сожалению,

ранние стадии не удалось изучить). Подтверждено наличие у изученных видов базовых признаков семейства, связанных с процессами репродукции. К ним относятся: тетраспорангиатный пыльник, парietальный тапетум, симультанный микроспорогенез, преимущественно тетраэдральные тетрады микроспор, 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна. Полученные нами данные дополняют эмбриологическую характеристику сем. Crassulaceae (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009; Anisimova, 2016, 2020; Anisimova, Shamrov, 2022a, b).

Кроме того, нам удалось проследить самые ранние стадии развития микроспорангия еще до дифференциации археспория. Мы подтвердили имеющуюся точку зрения (Shamrov, 2008; Shamrov et al., 2019, 2020, 2022), согласно которой в суб-эпидермальном слое развивающегося пыльника дифференцируется группа инициальных клеток

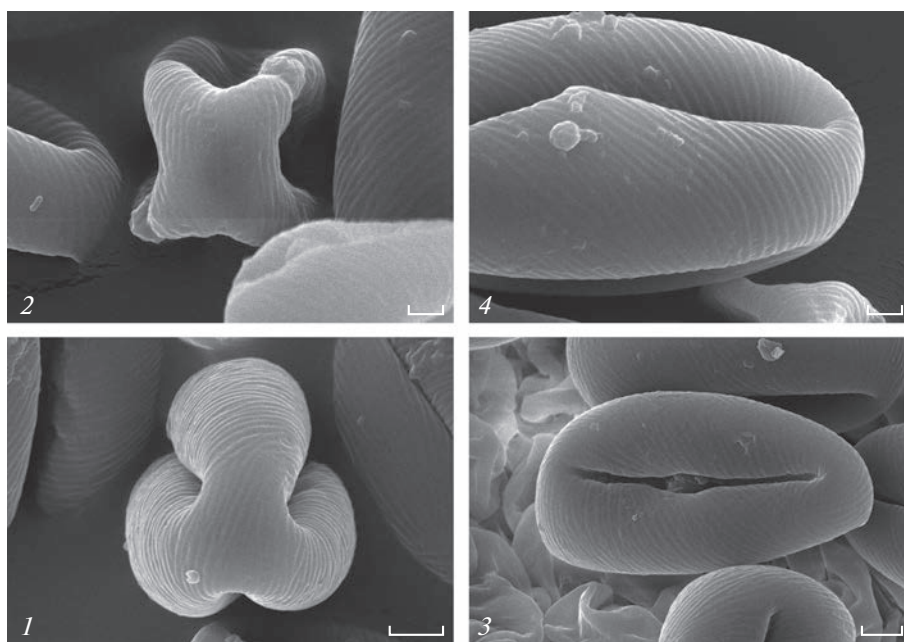


Рис. 8. Строение 3-бороздно-орových (1, 3, 4) и 4-бороздно-орových пыльцевых зерен (2) у *Crassula ericoides*. 1, 2 – общий вид пыльцевого зерна с полюса; 3 – общий вид пыльцевого зерна с экватора; 4 – поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка, мкм: 1, 3 – 2, 2, 4 – 1.

Fig. 8. Structure of 3-colporate (1, 3, 4) and 4-colporate (2) pollen grains in *Crassula ericoides*. 1, 2 – polar view of pollen grain; 3 – equatorial view of pollen grain; 4 – surface of pollen grain. Scale bars, μm : 1, 3 – 2, 2, 4 – 1.

(центральная и латеральные), которые образуют как слои стенки микроспорангия, так и сам археспорий, а затем парietальные и спорогенные клетки. У видов сем. *Crassulaceae* способ формирования стенки микроспорангия из клеток парietального слоя с наружной стороны обычно определяют как тип двудольных (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009), согласно представлениям (Davis, 1966). Поскольку у изученных нами видов *Crassula* стенка микроспорангия обычно состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума, а дополнительные деления, приводящие к увеличению их числа, происходят редко, то тип формирования был определен как центробежный, типовая вариация (Shamrov et al., 2019, 2020). Подобный характер развития и строения стенки микроспорангия у других видов цветковых растений был ранее также определен, как центробежный тип, типовая вариация (Teryokhin et al., 2002). Следует отметить, что у видов *Aeonium*, *Sedum* и *Kalanchoe* наличие более 4 слоев (2-слойными могут быть эндотеций или тапетум, либо формируются 2–3 средних слоя) позволило нам описать развитие стенки микроспорангия в рамках компликатной вариации центробежного типа (Shamrov et al., 2019, 2020, 2022).

Из всех исследованных признаков пыльника наиболее контрастными оказались признаки строения клеток эпидермы, эндотеция и тапетума. У видов *Kalanchoe* они касаются локализации

танинов в клетках эпидермы и эндотеция стенки микроспорангия. У *K. laxiflora*, *K. tubiflora* и *K. rosei* танины (заполняют весь протопласт) обнаружены только в некоторых клетках эндотеция. У *K. nyikae* они накапливаются как в клетках эндотеция, так и преимущественно в клетках эпидермы (Anisimova, 2016). У *Sedum kamtschaticum* протопласты клеток эпидермы заполнены танинами, а у *S. palmeri* эти вещества выявляются в виде отдельных, порой немногочисленных, глобул (Anisimova, 2020). У *Aeonium* (*A. balsamiferum* и *A. ciliatum*) танины накапливаются в эпидерме по периферии протопласта клеток (Anisimova, Shamrov, 2022a, b). У видов *Crassula* (наст. иссл.) также наблюдаются оба варианта аккумуляции танинов: у *C. intermedia* по периферии протопласта клеток, а у *C. multicava* и *C. ericoides* протопласты клеток эпидермы полностью заполняются танинами.

Несмотря на то что тапетум у всех изученных нами видов является парietальным, особенности его строения в постмейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация (вариация 2 – амебоидный тапетум), а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (вариация 1 – типичный парietальный тапетум) (Anisimova, 2020). У обоих изученных видов *Aeonium* выявлена вариация 2 – амебоидный тапетум (Anisimova, Shamrov, 2022a, b). У *Kalanchoe*, вероятно, типичный парietальный тапетум без реорганизации (Anisimova, 2016). У видов *Crassula*

(наст. иссл.) также обнаружен типичный парие- тальный тапетум.

Что касается эндотеция и формирования в нем фиброзных утолщений, то у многих видов, кроме типичного слоя на базе субэпидермы стенки мик- роспорангия возникают дополнительные слои в связнике. У *Aeonium* и *Sedum* формируется коль- цевидный фиброзный слой с внутренней сторо- ны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити. У видов *Crassula* фиброзные утолщения обнаружены также в клет- ках обкладки проводящего пучка связника. Чис- ло слоев клеток с фиброзными утолщениями и их расположение различаются у изученных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в ви- де кольца в той части пыльника, которая полно- стью срастается с тычиночной нитью. У *C. inter- media* и *C. multicava* здесь формируются 2–3 слоя. В части пыльника, свободной от тычиночной ни- ти, у *C. ericoides* клетки с фиброзными утолщени- ями формируются только в эндотеции, а у других видов не только в эндотеции, но и в 2–3 ниже- лежащих слоях связника. У видов *Kalanchoe* фиб- розные утолщения выявлены в субэпидермаль- ном и третьем слоях связника только между абак- сиальными микроспорангиями.

Наше исследование подтвердило результаты других авторов о поразительном однообразии и стабильности признаков морфологии пыльцы в сем. Crassulaceae (Hart, 1974; Sin et al., 2002; Gri- gorieva, Britski, 2001; Goncharova, 2006). Пыльце- вые зерна исследованных нами видов из родов *Aeonium*, *Crassula*, *Kalanchoe* и *Sedum* однотипны по строению и являются 3-бороздно-оровыми. Иногда у *Crassula ericoides* они 4-бороздно-оро- вые. Некоторые различия касаются скульптуры пыльцевого зерна. Она струйчатая у *Aeonium* и *Sedum*, бугорчато-ямчатая – у *Kalanchoe*. Однако у *Sedum* секции *Ternata* поверхность пыльцы сетча- тая (Calie, 1981). У *Crassula* выявлена особая фор- ма струйчатой скульптуры поверхности пыльце- вого зерна. Она образована продольными рядами в виде гребней, между которыми выделяются тон- кие струи. Эти структуры особенно хорошо выра- жены у *Crassula multicava* и *C. intermedia*.

По комплексу признаков наибольшее сход- ство в строении пыльника обнаружено между ро- дами *Aeonium* и *Sedum*. К чертам сходства относят- ся следующие: изобилateralный (на попереч- ном срезе) пыльник с надсвязником, 4-лучевым связником и кольцевидным фиброзным слоем с внутренней стороны связника в нижней области, где нет срастания пыльника и тычиночной нити; поверхность пыльцевого зерна – струйчатая (Ani- simova, Shamrov, 2022a, b).

Как было отмечено в начале статьи, именно наличие возможной филогенетической близости родов *Crassula* и *Kalanchoe* побудило нас провести

исследование пыльника у трех видов рода *Crassu- la*, для того чтобы выявить черты сходства и раз- личия между этими родами.

У видов *Crassula* тычинка имеет короткую ты- чиночную нить, которая в базальной части не срастается с пыльником. К месту прикрепления на цветоложе тычиночная нить уплощается и рас- ширяется. Однако на уровне вхождения в пыль- ник она сужается, принимая цилиндрическую форму. В центре тычиночной нити проходит про- водящий пучок. Связник отличается расположе- нием и строением. Прежде всего, он является эксцентричным и смещен из центрального поло- жения в сторону абаксильных микроспорангиев. Ткани связника не развиваются между адакси- альными микроспорангиями, которые срастают- ся боковыми поверхностями. Специфичным яв- ляется строение пыльника, особенно наличие клеток с фиброзными утолщениями. У видов *Crassula* они обнаружены не только в эндотеции, но и в клетках обкладки проводящего пучка связ- ника. Число слоев клеток с фиброзными утолще- ниями и их расположение различаются у изучен- ных видов. У *C. ericoides* они располагаются в один слой в виде кольца в той части пыльника, которая полностью срастается с тычиночной ни- тью. У *C. intermedia* и *C. multicava* здесь формиру- ются 2–3 слоя. В части пыльника, свободной от тычиночной нити, у *C. ericoides* клетки с фибро- зными утолщениями формируются только в эндо- теции, а у других видов не только в эндотеции, но и в 2–3 нижележащих слоях связника.

У *Kalanchoe* пыльник имеет типичную форму в виде “бабочки”, при этом абаксиальные микро- спорангии больше по размерам адаксиальных и широкой частью обращены наружу цветка. Связ- ник и проводящий пучок располагаются в центре между микроспорангиями. Пыльник почти на всем протяжении срастается с тычиночной ни- тью, которая становится очень короткой в сво- бодной части. Тычиночная нить становится ши- рокой по мере приближения к цветоложу. Пыл- ник характеризуется надсвязником. У видов *Kalanchoe* фиброзные утолщения выявлены в суб- эпидермальном и третьем слоях связника только между абаксиальными микроспорангиями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При рестриктазном анализе ДНК хлоропла- стов (ген *mat K*) в сем. Crassulaceae выделяются 7 клад, положение которых на древе семейства (от базальных до продвинутых) несколько различает- ся по представлениям разных авторов: *Crassula*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Leucosedum*, *Acre*, *Aeo- nium*, *Kalanchoe* (Mort et al., 2010) и *Crassula*, *Ka- lanchoe*, *Telephium*, *Sempervivum*, *Aeonium*, *Leu- cosedum* и *Acre* (Nikulin, Goncharov, 2017).

Проведенное исследование показало, что виды *Crassula* характеризуются рядом уникальных признаков. У них формируется эксцентричный связник, который смещен из центрального положения в сторону абаксильных микроспорангиев, при этом ткани связника не развиваются между адаксиальными микроспорангиями. В отличие от других изученных нами видов сем. Crassulaceae, у которых 2-слойными могут быть эндотений или тапетум, либо формируются 2–3 средних слоя, стенка микроспорангия видов *Crassula* является 4-слойной и включает эпидерму, эндотений, средний слой и тапетум и ее развитие осуществляется в рамках типовой вариации центробежного типа.

С другой стороны, в строении пыльника видов *Crassula* есть признаки, общие с видами *Sedum* (клады *Acre*, *Telephium*) и *Aeonium* (клада *Aeonium*) — наличие клеток с фиброзными утолщениями в части пыльника, свободной от тычиночной нити. Виды *Crassula* имеют также ряд общих черт в строении тычинки и пыльника с видами *Kalanchoe* — тычинка широкая в основании и узкая в месте срастания с пыльником, типичный парietальный тапетум без реорганизации. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что нужны дополнительные исследования и положение клады *Crassula* продолжает оставаться спорным на филогенетическом древе семейства Crassulaceae (Mort et al., 2010).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (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

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe puykai* (Crassulaceae). — Бот. журн. 101 (12): 1378–1389.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 105 (11): 1093–1110. <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинецея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103 (6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- [Anisimova, Shamrov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2022a. Формирование стенки пыльника у *Aeonium balsamiferum* и *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Бот. журн. 107 (6): 42–62. <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). — Doklady Biological Sciences. 506 (5): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>
- Calie P.J. 1981. Systematic studies in *Sedum* section *Ternata* (Crassulaceae). — Brittonia. 33 (4): 498–507.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Grigorieva, Britski] Григорьева В.В., Брицкий Д.А. 2001. Морфология пыльцы представителей подсемейства Sedoideae (Crassulaceae). — В кн.: Проблемы современной палинологии. Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар. С. 22–25.
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. — Pollen & Spores. 16 (4): 373–387.
- Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. — Am. J. Bot. 85: 123–134.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- Mes T.H.M., van Brederode J., t'Hart H. 1996. Origin of the woody Macronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. — Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. — Am. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. — Schumannia 6. Biodiversity & Ecology. 3: 69–86.
- [Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. — Бот. журн. 102 (3): 309–328.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae–Tremandraceae. Л. С. 29–34.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Формирование спорангиев высших растений. — Бот. журн. 93 (12): 1817–1845.

- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Анисимова Г.М., Бабро А.А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104 (7): 1001–1032. <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 9 (2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. — *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B*. 75 (3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026>
- [Shamrov et al.] Шамров И.И., Бабро А.А., Анисимова Г.М. 2022. Формирование стенки микроспорангия, типы и формы тапетума у цветковых растений. — В кн.: Материалы V (XXIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (25–29 апреля 2022 года). СПб. С. 43–45.
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. — *Korean J. Electron Microscopy*. 32 (4): 345–360.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. — In: *Embryology of flowering plants. Terminology and concepts*. Enfield (NH), USA - Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- [Zhinkina et al.] Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е., Шамров И.И. 2022. Особенности строения пыльника у *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). — Бот. журн. 107 (3): 287–301. <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>

ANTHER STRUCTURE IN *CRASSULA ERICOIDES*, *C. INTERMEDIA* AND *C. MULTICAVA* (CRASSULACEAE)

G. M. Anisimova^{a, #} and I. I. Shamrov^{a, b, ##}

^a Komarov Botanical Institute of RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia

^b Herzen State Pedagogical University of Russia

Moika River Emb., 48, St. Petersburg, 191186, Russia

[#]e-mail: galina0353@mail.ru

^{##}e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

The development and structure of the anther wall in *Crassula intermedia*, *C. multicava* and *C. ericoides* was studied for the first time. In the studied species, the presence of basic features of the Crassulaceae family associated with reproduction processes was confirmed. These include: tetrasporangiate anther, parietal tapetum, simultaneous microsporogenesis, predominantly tetrahedral tetrads of microspores, 2-celled and 3-colporate mature pollen grains. The microsporangium wall is 4-layered (epidermis, endothecium, middle layer and tapetum) and its development occurs within a typical variation of the centrifugal type. Tannins accumulate in epidermal cells: in *C. intermedia*, along the periphery of the cell protoplast, and in *C. multicava* and *C. ericoides*, the cell protoplasts are completely filled with tannins. The tapetum develops without reorganization (typical parietal tapetum). The study has shown that *Crassula* species are characterized by a number of unique features. They form an eccentric connective displaced from the central position towards the abaxial microsporangia, while the connective tissue does not develop between the adaxial microsporangia. Fibrous thickenings were found not only in the endothecium cells, but also in the cells around the vascular bundle of the connective tissue. The number of cell layers with fibrous thickenings and their location differ in the studied species. In *C. ericoides*, they are arranged in one layer in the form of a ring in the anther part completely fused with the filament. In *C. intermedia* and *C. multicava*, 2–3 layers are formed there. As regards the anther part free from the filament, in *C. ericoides* cells with fibrous thickenings are formed only in the endothecium, while in other two species not only in the endothecium, but also in 2–3 underlying layers of the connective tissue. In the structure of the stamen and anther of *Crassula* species, there are features common with *Sedum* and *Aeonium* species (the presence of cells with fibrous thickenings in the anther part free from the filament) and *Kalanchoe* (the stamen is wide at the base and narrow at the junction with the anther). Our data indicate that additional studies are needed, and the position of the *Crassula* clade continues to be controversial on the phylogenetic tree of the Crassulaceae family.

Keywords: androecium, anther, microsporangium wall, Crassulaceae, *Crassula*, *Crassula intermedia*, *C. ericoides*, *C. multicava*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”,

“Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-

118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 – collecting material, its treatment and discussion of results), 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).

The authors are grateful to E.D. Petrova, and E.L. Romanova for valuable advice and assistance in carrying out the work.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101 (12): 1378–1389 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamtschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105 (11): 1093–1110 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022a. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 107 (6): 42–62 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813622060035>.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2022b. Anther wall formation in *Aeonium balsamiferum* and *A. ciliatum* (Crassulaceae). – Doklady Biological Sciences. 506 (5): 160–171. <https://doi.org/10.1134/S0012496622050027>.
- Calie P.J. 1981. Systematic studies in *Sedum* section Ternata (Crassulaceae). – Brittonia. 33 (4): 498–507.
- Davis G.L. 1966. Systematic embryology of angiosperms. New York etc. 528 p.
- Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Grigorieva V.V., Britski D.A. 2001. Pollen morphology of representatives of subfamily Sedoideae (Crassulaceae). – In: Problems of modern palynology. Proc. XIIIth Russian palynological conference. Vol. 1. Syktyvkar. P. 22–25 (In Russ.).
- Ham R.C.H.J. van, t'Hart H. 1998. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA restriction-site variation. – Am. J. Bot. 85: 123–134.
- Hart H. 1974. The pollen morphology of 24 species of the genus *Sedum* L. – Pollen & Spores. 16 (4): 373–387.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Mes T.H.M., van Brederode J., t'Hart H. 1996. Origin of the woody Macronesian Sempervivoideae and the phylogenetic position of the East African species of *Aeonium*. – Bot. Acta. 109: 477–491.
- Mort M.E., Soltis D.E., Soltis P.S., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A. 2001. Phylogenetic relationships and evolution of Crassulaceae inferred from matK sequence data. – Am. J. Bot. 88: 76–91.
- Mort M.E., O'Leary T.R., Carrillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle Ch.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Schumannia 6. Biodiversity & Ecology. 3: 69–86.
- Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae-Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).
- Nikulin V.Yu., Gontcharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. – Bot. Zhurn. 102 (3): 309–328 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1974. Practical work on plant cytology. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2008. Formation of sporangia in higher plants. – Bot. Zhurn. 93 (12): 1817–1845 (In Russ.).
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. – Bot. Zhurn. 104 (7): 1001–1032 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2020. Early stages of anther development in flowering plants. – Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation. 9 (2): 1–10. <https://doi.org/10.17581/bp.2020.09202>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2021. Tapetum types and forms in angiosperms. – Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B. 75 (3): 167–179. <https://doi.org/10.2478/prolas-2021-0026/>
- Shamrov I.I., Anisimova G.M., Babro A.A. 2022. Wall microsporangium formation, tapetum types and forms in flowering plants. – In: Proceedings of V (XXIII) International Botanical Conference of Young Scientists in Saint-Petersburg (April 25th–29th, 2022). St. Petersburg. P. 43–45.
- Sin J.-H., Yoo Y.-G., Park K.-R. 2002. A palynotaxonomic studies of Korean Crassulaceae. – Korean J. Electron Microscopy. 32 (4): 345–360.
- Teryokhin E.S., Batygina T.B., Shamrov I.I. 2002. New approach to classifying modes of microsporangium wall formation. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Enfield (NH), USA- Plymouth, UK. Vol. 1. P. 32–39.
- Zhinkina N.A., Evdokimova E.E., Shamrov I.I. 2022. Specific anther structure in *Codonopsis clematidea* (Campanulaceae). – Bot. Zhurn. 107 (3): 287–301 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621120115>

СТРУКТУРА МЕЗОФИЛЛА ХВОИ У ВИДОВ РОДА *LARIX* (PINACEAE)© 2023 г. Г. К. Зверева^{1,2,*}¹ Новосибирский государственный педагогический университет
ул. Вилуйская, 28, Новосибирск, 630126, Россия² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН
Краснообск, Новосибирская область, 630501, Россия

*e-mail: labsp@ngs.ru

Поступила в редакцию 05.07.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Рассмотрены строение мезофилла хвои и форма ассимиляционных клеток у видов рода *Larix* на примере *L. gmelini* var. *gmelini*, *L. decidua*, *L. kaempferi* и *L. sibirica*. Образцы хвои фиксировались в смеси Гаммалунда. Изучение мезофилла проводилось на поперечных, парадермальных и радиальных срезах средней части хвои с помощью светового микроскопа. Для уточнения формы клеток хлоренхимы использовали мацерированные препараты. Показано, что мезофилл хвои у видов рода *Larix* состоит преимущественно из крупных клеток сложной формы, которые, соприкасаясь своими выпуклыми частями или концами, образуют хорошо развитую систему межклетников, что может способствовать интенсивному газообмену. Описаны различные варианты плоских складчатых, плоских ячеистых и более усложненных, складчато-ячеистых ассимиляционных клеток. Плоские складчатые клетки характеризуются разнообразными лопастными конфигурациями на поперечных срезах и вытянутыми овальными проекциями на радиальных сечениях. Плоские ячеистые клетки обнаруживаются на продольных срезах хвои и состоят из клеточных звеньев, обращенных как перпендикулярно (ячеистые клетки первой группы), так и параллельно (ячеистые клетки второй группы) к листовой поверхности. В складчато-ячеистых клетках сочетаются складчатые контуры в поперечнике и ячеистые очертания в продольном направлении. В мезофилле хвои изученных видов рода *Larix* проявляется слабая дифференциация на палисадную и губчатую паренхимы, между которыми дополнительно выделяются клетки средней части (срединные клетки). Срединные клетки расположены по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу хвои, они могут быть как плоскими слабо складчатыми, так и складчато-ячеистыми. Рассмотренные виды *Larix* близки по размерам ассимиляционных клеток и структуре мезофилла хвои, основные различия между ними связаны с особенностями рассеченности клеток как в поперечном, так и продольном направлениях.

Ключевые слова: анатомия, хвоя, мезофилл, клетки сложной формы, складчатые клетки, ячеистые клетки

DOI: 10.31857/S0006813623040129, **EDN:** PBEUCE

Род *Larix* Mill. отличается сильным полиморфизмом из-за высокой внутривидовой изменчивости и межвидовой гибридизации (Bobrov, 1978; Koropachinskij, Vstovskaja, 2002; Miljutin, 2003 и др.). К настоящему времени в роде *Larix* насчитывается до 20 видов, которые занимают обширные площади в Северном полушарии (Dylis, 1961; Bobrov, 1972; 1978; Farjon, 2001 и др.).

Хвоя лиственниц — опадающая на зиму, мягкая, узолинейная, закругленная в верхней части и килеватая — в нижней (Derev'ja i kustarniki SSSR, 1949).

В хвое выделяют тонкостенную эпидерму, под которой лежит прерывистая однослойная гиподерма. Устьичные аппараты парадитного и паразитного типов (Eremin, Zerkal', 2002). В цен-

тре хвои расположен окруженный отчетливо выраженной эндодермой проводящий пучок, трансфузионная ткань сосредоточена по обеим сторонам флоэмы (Esau, 1980). На противоположных вытянутых концах хвоинки обычно имеются два смоляных канала.

Хлорофиллоносную паренхиму хвои *Larix* характеризуют как однородную, состоящую из крупных более или менее округлых клеток (Nesterovich et al., 1986), или же из клеток со складчатыми стенками (Bercu, Popoviciu, 2013). В мезофилле хвои *Larix sibirica* Ledeb. выделяли продолговатые клетки периферического слоя с неглубокими складками и звездчатые клетки (Tonkoshtan, 1963). Клетки ассимиляционной ткани, находящиеся под покровными тканями, описывали так-

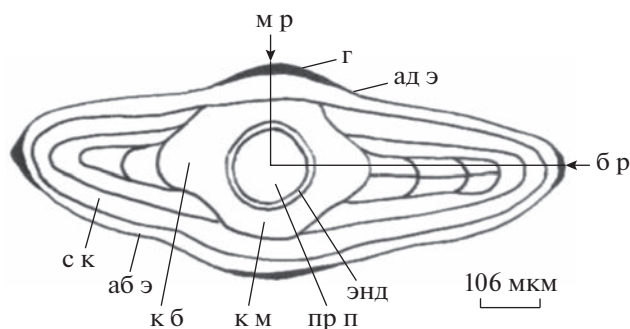


Рис. 1. Схема расположения ассимиляционной ткани на поперечном срезе хвои *Larix sibirica*.

м р — малый радиус среза; б р — большой радиус среза; ад э — адаксиальная эпидерма; аб э — абаксиальная эпидерма; г — гиподерма; пр п — проводящий пучок; энд — эндодерма; с к — слои клеток мезофилла. Выделен слой клеток мезофилла вокруг эндодермы: к б — по большому радиусу; к м — по малому радиусу.

Fig. 1. Scheme of the assimilation tissue on a transverse section of the *Larix sibirica* needles.

м р — small radius of the section; б р — large radius of the section; ад э — adaxial epidermis; аб э — abaxial epidermis; г — hypodermis; пр п — conducting bundle; энд — endodermis; с к — mesophyll cell layers. A layer of mesophyll cells around the endodermis was isolated: к б — along a large radius; к м — along a small radius.

же как плотно сомкнутые и имеющие неправильную форму, а клетки центральной части хвои как более крупные, слабо складчатые и расположенные рыхло (Zagirova, 2004). В.М. Еремин и С.В. Зеркаль (2002) при детальном рассмотрении мезофилла *Larix sibirica* и *L. decidua* Mill. выявили три типа клеток, различающиеся по степени складчатости: субгиподермальные клетки верхней стороны, затем клетки, примыкающие к эндодерме и образующие вокруг нее кольцо, и, наконец, клетки, заполняющие пространство между названными выше клетками. В хвое лиственницы выделяют отдельно верхнюю и нижнюю складчатые паренхимы (Egorova, Kulagin, 2007). В то же время при сопоставлении хвои разных видов *Larix* отмечалось большое сходство ее внутреннего строения (Eremin, Zerkal', 2002; Eremin, Chavchavadze, 2015). Нами выявлены некоторые особенности конфигураций ассимиляционных клеток и структуры мезофилла хвои *Larix sibirica* (Zvereva, Urman, 2010).

Таким образом, к настоящему времени имеются лишь фрагментарные сведения о строении хлоренхимы хвои лиственниц. Задачей настоящей работы было описание морфологии ассимиляционных клеток и пространственной организации мезофилла хвои у видов рода *Larix*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Строение мезофилла и формы ассимиляционных клеток рассматривались у хвои брахибластов *Larix gmelini* var. *gmelini* (Rupr.) Kuzen (*L. cajanderi* Mayr), *L. decidua* Mill., *L. kaempferi* (Lamb.) Camère (*L. leptolepis* Gonf.) и *L. sibirica* Ledeb.

Хвоя отбиралась в нижней части кроны с трех-пяти деревьев каждого вида в июле-августе и фиксировалась в смеси Гаммалунда (Grodzinskij, Grodzinskij, 1973). Образцы хвои *Larix gmelini* var. *gmelini* были собраны в дендропарке пос. Краснообск Новосибирской области, *L. decidua* — в Ботаническом саду Самарского государственного университета, *L. kaempferi* — в Ботаническом саду Поволжского государственного технологического университета, *L. sibirica* — в среднегорье Центрального Алтая (Онгудайский район, Республика Алтай).

Исследование проведено с помощью светового микроскопа на мацерированных препаратах (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных, парадермальных и радиальных срезах средней части хвои. Размеры и форму клеток хлоренхимы определяли у адаксиальной и абаксиальной эпидермы в области проводящего пучка по малому радиусу среза, а также в средней части хвоинки у эндодермы по большому радиусу (рис. 1). Измерения осуществлены с помощью шкалы окуляр-микрометра в 30-кратной повторности. Для фотографирования анатомических срезов хвои использовали микроскоп МС 300 и камера V 200.

При описании формы клеток опирались на подходы, предложенные для характеристики мезофилла злаков и хвойных (Berezina, Korchagin, 1987; Ivanova, P'yankov, 2002; Zvereva, 2009, 2020). Конфигурации ассимиляционных клеток могут быть простыми (с ровными или чуть волнистыми стенками) и сложными (при наличии выраженных складок и выростов). Клетки сложной формы обнаруживаются как на поперечных срезах листьев в виде разнообразных разветвленных очертаний (лопастные или складчатые клетки), так и на продольных сечениях в виде более или менее равномерных клеточных ячеек или секций (ячеистые клетки). Сложные контуры могут проявляться в одной плоскости (плоские складчатые или ячеистые клетки) или в трех направлениях (складчато-ячеистые или ячеисто-лопастные клетки). Плоские ячеистые клетки, ориентированные своими секциями перпендикулярно листовой поверхности, относим к первой группе, а расположенные параллельно к ней — к клеткам второй группы (рис. 2). Ячеистые клетки первой группы демонстрируют определенное сходство с палисадной паренхимой, а ячеистые клетки второй группы — с губчатой тканью. Высокие складчато-ячеистые клетки могут усиливать столбчатую ткань, а их низкие варианты — губчатую па-

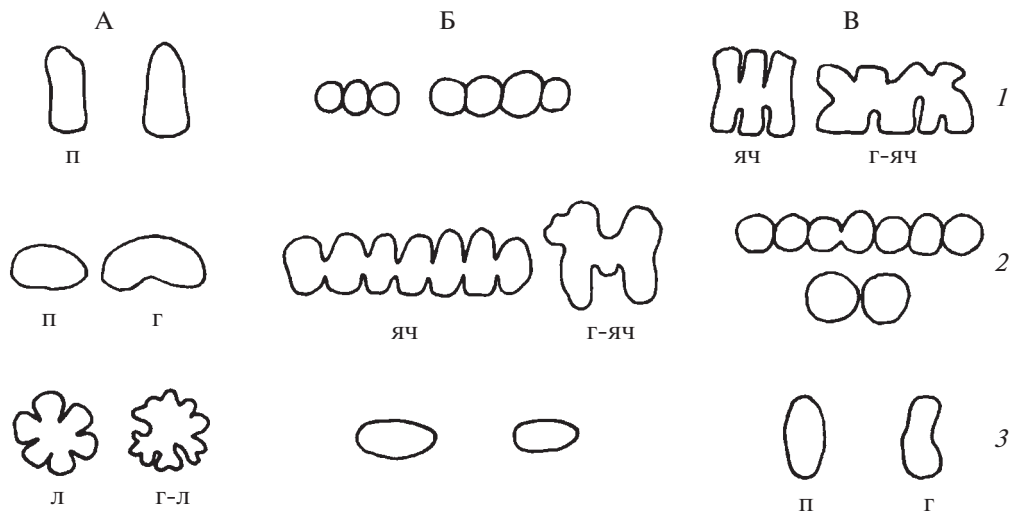


Рис. 2. Схема проекций плоских клеток сложной формы на поперечном (А), парадермальном (Б) и радиальном (В) срезах хвои.

Клетки: 1 — ячеистые первой группы; 2 — ячеистые второй группы; 3 — складчатые (лопастные). Форма проекций клеток: п — простая (с ровными стенками); г — губчатая (с чуть волнистыми стенками); яч — ячеистая; г-яч — губчато-ячеистая; л — лопастная; г-л — губчато-лопастная.

Fig. 2. Scheme of projections of complex-shaped flat cells on transverse (A), paradermal (Б) and radial (B) sections of needles. Cells: 1 — cellular of the first group; 2 — cellular of the second group; 3 — folded (lobed). The shape of cell projections: n — simple (with smooth walls); г — spongy (with slightly wavy walls); яч — cellular; г-яч — spongy-cellular; л — lobed; г-л — spongy-lobed.

ренхиму. К лопастным формам складчатых клеток относим клетки с более или менее равномерными выростами, к губчато-лопастным — клетки, у которых выросты сочетаются с небольшой волнистостью края.

Количественные показатели обработаны с помощью программы Statistica 10. В таблицах указаны средние значения и стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые виды лиственниц близки по количественно-анатомическим показателям хвои. Так, средняя толщина эпидермы примерно одинаковая на обеих листовых поверхностях и колеблется от 13 до 17 мкм, утолщение наружной стенки составляет 18–21%, лишь у *Larix gmelini* var. *gmelini* достигает до 25–29%. Устьица погруженные, длина их замыкающих клеток варьирует от 44 до 51 мкм. Однослойная гиподерма локализована над и под проводящим пучком, а также в виде островков из 2–3 рядов клеток на краях хвоинки.

Ассимиляционная паренхима состоит в основном из трех слоев, расположенных вокруг проводящего пучка, по бокам от него их до 7–9 (рис. 1). При этом в области проводящих пучков наблюдается слабая дифференциация мезофилла на палисадный и губчатый. Так, на поперечных срезах под адаксиальной эпидермой клетки имеют преимущественно вытянутые, палисадообразные

контуры, высота которых превышает ширину в 1.6–2.0 раза (табл. 1, рис. 3). В небольшом количестве здесь также выделяются более широкие клетки с лопастными и губчато-лопастными очертаниями, чаще они встречаются у *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi*, менее всего их у *L. sibirica*.

Первый ряд клеток мезофилла у абаксиальной эпидермы на поперечных сечениях отличается в основном овальными проекциями, у которых ширина больше высоты в 1.1–1.8 раза. При этом иногда отмечается чередование таких клеток с клетками палисадной формы. В стороне от проводящих пучков располагаются, сменяя друг друга, ассимиляционные клетки палисадообразных, овальных и сложных лопастных проекций.

При рассмотрении субэпидермальных клеток на продольных срезах хвои выявляется, что палисадная паренхима представлена преимущественно плоскими ячеистыми клетками первой группы, а губчатая ткань — ячеистыми клетками второй группы, своими звеньями они протягиваются вдоль хвоинки, при этом возможно небольшое участие клеток простой формы. В таких клетках насчитывается до 10–15 секций. В клетках первой группы более многочисленные и выровненные ячейки наблюдаются у *Larix sibirica*, а наиболее разнообразные по форме и размерам — у *L. gmelini* var. *gmelini* и *L. decidua*. Ячеистые клетки второй группы своей наибольшей поверхностью опираются на эпидерму и часто значительно различа-

Таблица 1. Размеры плоских субэпидермальных клеток мезофилла хвои у видов рода *Larix*
Table 1. Sizes of flat subepidermal cells of needle mesophyll of the *Larix* species

Вид / Species	Размеры клеток, мкм / Cell sizes, μm			Число секций в клетке / Number of sections per cell
	высота/ height	ширина/ width	толщина/ thickness	
Первый ряд у адаксиальной эпидермы, ячеистые клетки первой группы / The first layer adjacent to the adaxial epidermis, cellular cells of the first group				
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	51.2 ± 2.80	25.9 ± 0.80	66.8 ± 3.42	2—7
<i>L. decidua</i>	35.2 ± 1.05	22.7 ± 1.82	74.3 ± 7.11	2—7
<i>L. kaempferi</i>	39.1 ± 1.81	22.5 ± 1.73	51.1 ± 4.26	2—5
<i>L. sibirica</i>	41.4 ± 1.87	21.9 ± 0.92	79.5 ± 7.54	2—10
Первый ряд у абаксиальной эпидермы, ячеистые клетки второй группы / The first layer adjacent to the abaxial epidermis, cellular cells of the second group				
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	26.7 ± 1.05	28.9 ± 1.57	60.6 ± 4.36	2—6
<i>L. decidua</i>	18.4 ± 1.40	32.4 ± 1.73	89.7 ± 9.58	2—9
<i>L. kaempferi</i>	22.7 ± 1.44	28.2 ± 1.50	73.0 ± 6.91	2—10
<i>L. sibirica</i>	22.7 ± 1.18	27.9 ± 1.20	78.3 ± 5.98	2—15

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.
 Note. The height and width were measured on transverse sections, the thickness – on longitudinal sections.

Таблица 2. Размеры клеток мезофилла у эндодермы в хвое видов рода *Larix*
Table 2. Sizes of mesophyll cells adjacent to the endodermis in the needles of the *Larix* species

Вид / Species	Размеры клеток, мкм / Cell sizes, μm				Число секций в усложненных клетках / Number of sections in complicated cells
	высота/ height	ширина/ width	толщина/ thickness		
			плоских / flat	усложненных / complicated	
По большому радиусу хвои (срединные клетки) / Along a large radius of the needles (median cells)					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	93.7 ± 6.94	49.3 ± 4.47	27.6 ± 0.33	76.0 ± 7.54	2—4
<i>L. decidua</i>	94.3 ± 4.27	36.4 ± 1.79	34.1 ± 3.19	81.8 ± 8.11	2—4
<i>L. kaempferi</i>	102.2 ± 5.86	43.6 ± 1.83	34.2 ± 2.85	50.6 ± 4.45	2—3
<i>L. sibirica</i>	102.1 ± 2,27	37.5 ± 2.30	30.6 ± 2.24	55.1 ± 3.49	2—3
По малому радиусу хвои / Along a small radius of the needles					
Со стороны адаксиальной эпидермы / From the side of the adaxial epidermis					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	55.1 ± 3.63	24.5 ± 1.40	26.7 ± 1.25	59.4 ± 3.94	2—4
<i>L. decidua</i>	52.1 ± 4.04	31.4 ± 2.67	23.4 ± 1.36	64.3 ± 7.09	2—5
<i>L. kaempferi</i>	51.9 ± 2.57	23.2 ± 1.21	22.2 ± 1.03	43.1 ± 3.69	2—3
<i>L. sibirica</i>	61.1 ± 4.70	30.7 ± 3.21	20.9 ± 1.18	48.2 ± 0.97	2—3
Со стороны абаксиальной эпидермы / From the side of the abaxial epidermis					
<i>L. gmelini</i> var. <i>gmelini</i>	48.1 ± 3.11	26.2 ± 2.25	29.4 ± 0.88	70.1 ± 8.06	2—4
<i>L. decidua</i>	39.4 ± 3.70	27.9 ± 2.89	21.7 ± 1.03	67.8 ± 8.26	2—4
<i>L. kaempferi</i>	39.2 ± 3.04	25.0 ± 2.02	27.6 ± 1.29	54.3 ± 3.42	2—3
<i>L. sibirica</i>	40.4 ± 3.40	29.6 ± 2.02	20.2 ± 0.24	68.5 ± 9.55	2—8

Примечание. Высота и ширина измерялись на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.
 Note. The height and width were measured on transverse sections, the thickness – on longitudinal sections.

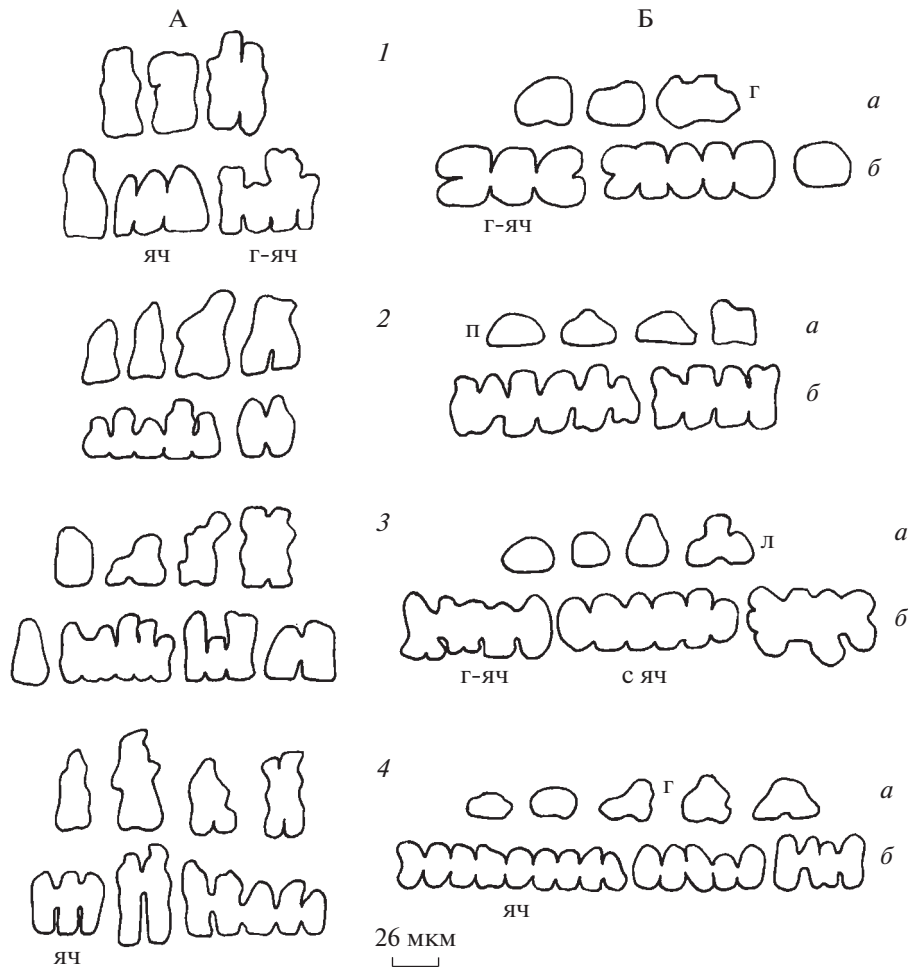


Рис. 3. Основные проекции ассимиляционных клеток хвои у видов *Larix* на поперечных (а) и парадермальных (б) срезах у адаксиальной (А) и абаксиальной (Б) эпидермы.

Виды: 1 – *L. gmelini* var. *gmelini*; 2 – *L. decidua*; 3 – *L. kaempferi*; 4 – *L. sibirica*. Форма проекций клеток: с-яч – слабо ячейчатая. Остальные обозначения см. рис. 2.

Fig. 3. Main projections of assimilative cells of needles in *Larix* species on transverse (a) and paradermal (б) sections at the adaxial (А) and abaxial (Б) epidermis.

Species: 1 – *L. gmelini* var. *gmelini*; 2 – *L. decidua*; 3 – *L. kaempferi*; 4 – *L. sibirica*. The shape of cell projections: с-яч – weakly cellular. For other designations see Fig. 2.

ются по размерам в отдельных рядах, особенно это проявляется у *Larix decidua* и *L. sibirica*. У *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi* рассматриваемые клетки нередко имеют дополнительные поперечные складки в секциях, что приводит к увеличению их поверхности.

В хвое *Larix sibirica* и особенно *L. gmelini* var. *gmelini* более часты ряды с ячейчатыми клетками первой группы, у *Larix decidua*, напротив, преобладают клетки второй группы с хорошо выраженными многочисленными ячейками. Наряду с плоскими ячейчатыми клетками возле эпидермы встречаются и более сложные складчато-ячейчатые, особенно это характерно для *Larix gmelini* var. *gmelini* и *L. kaempferi*.

Между палисадной и губчатой паренхимой, по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу хвои, расположены наиболее крупные вытянутые ассимиляционные клетки. Эти клетки у хвойных с плоскими листьями характеризуются как “клетки средней части хвоинки” и рассматриваются в виде отдельного типа мезофилла наряду с палисадным и губчатым (Eremin, Zerkal', 2002). По своим конфигурациям и расположению они близки к выделенным нами для злаков срединным клеткам, протягивающимся между проводящими пучками в центральной части поперечного сечения листовых пластинок (Zvereva, 2009). Поэтому далее будем их называть срединными клетками.

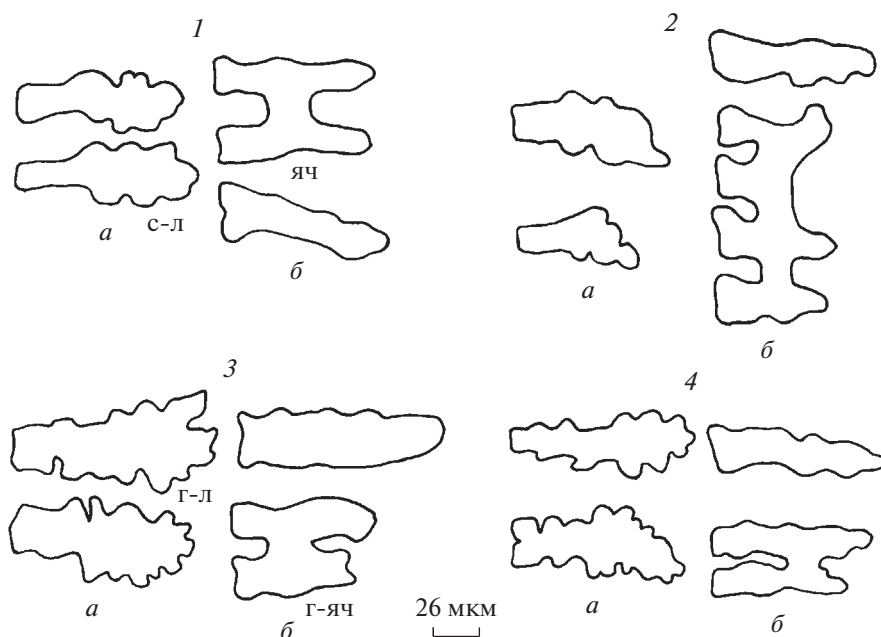


Рис. 4. Проекция ассимиляционных клеток у эндодермы по большому радиусу хвои у видов *Larix* на поперечных (а) и радиальных (б) срезах.

Форма проекций клеток: с-л — слабо лопастная. Остальные обозначения см. рис. 2–3.

Fig. 4. Projections of assimilative cells adjacent to the endodermis along a large radius of needles in the *Larix* species on transverse (a) and radial (б) sections.

The shape of cell projections: с-л — weakly lobed. For other designations see Figs. 2–3.

Среди ассимиляционных клеток, примыкающих к эндодерме, на поперечных срезах хвои *Larix* можно выделить клеточные проекции разнообразных, чаще слабо лопастных, очертаний: более длинные, направленные к краям хвоинки, и более короткие, расположенные по малому радиусу (табл. 2, рис. 4–5).

Длинные срединные клетки в хвое лиственниц протягиваются в 3, изредка 4 ряда от эндодермы до краев хвоинки, при этом они сильно укорачиваются по мере удаления от проводящего пучка. Среди них больше плоских клеток, которые имеют преимущественно простые или слабо складчатые конфигурации на поперечных срезах и овальные или палочкообразные — на радиальных. Небольшая часть клеток отличается более сложной формой, когда лопастные проекции в поперечнике сочетаются с ячеистыми, состоящими из двух-четырех широко расставленных секций в продольном направлении. Более часты они у *Larix gmelini* var. *gmellini* и *L. sibirica*.

В области малого радиуса у эндодермы значительная часть клеток представлена сложными складчато-ячеистыми, у которых разные варианты лопастных проекций на поперечных срезах сочетаются с губчато-ячеистыми конфигурациями вдоль хвоинки (рис. 6). Со стороны губчатой ткани они нередко с более многочисленными секциями, особенно это заметно у *L. sibirica*. Среди ас-

симиляционных клеток этого ряда имеются также и плоские ячеистые клетки, более часты они на стороне, обращенной к адаксиальной эпидерме. В целом высота таких клеток над проводящим пучком в 1.1–1.5 раза больше по сравнению с клетками, расположенными под ним.

Клетки промежуточных слоев отличаются в основном хорошо выраженными и более равномерными лопастными очертаниями на поперечных сечениях хвои и преимущественно ячеистой формой — на продольных срезах.

В сложении мезофилла хвои лиственниц велико участие клеток сложной ячеистой формы, различающихся по размерам и ориентации секций к листовой поверхности. Так, усложненные срединные клетки состоят из наиболее длинных клеточных ячеек, которые в основном имеют палочкообразную форму, их высота больше ширины в 2.3–3.0 раза (рис. 7). Наиболее мелкие и близкие по размерам секции характерны для ячеистых клеток обеих групп, опирающихся на эпидерму, их высота превышает ширину в 1.5–2.5 раза. Звенья в клетках, обращенных к эндодерме по малому радиусу хвои, наиболее вариabельны по размерам, их коэффициенты вариации изменялись от 10 до 19%, а отношение длины ячейки к ее ширине составило 1.5–2.0.

У всех видов лиственниц наиболее плотное расположение ассимиляционных клеток наблю-

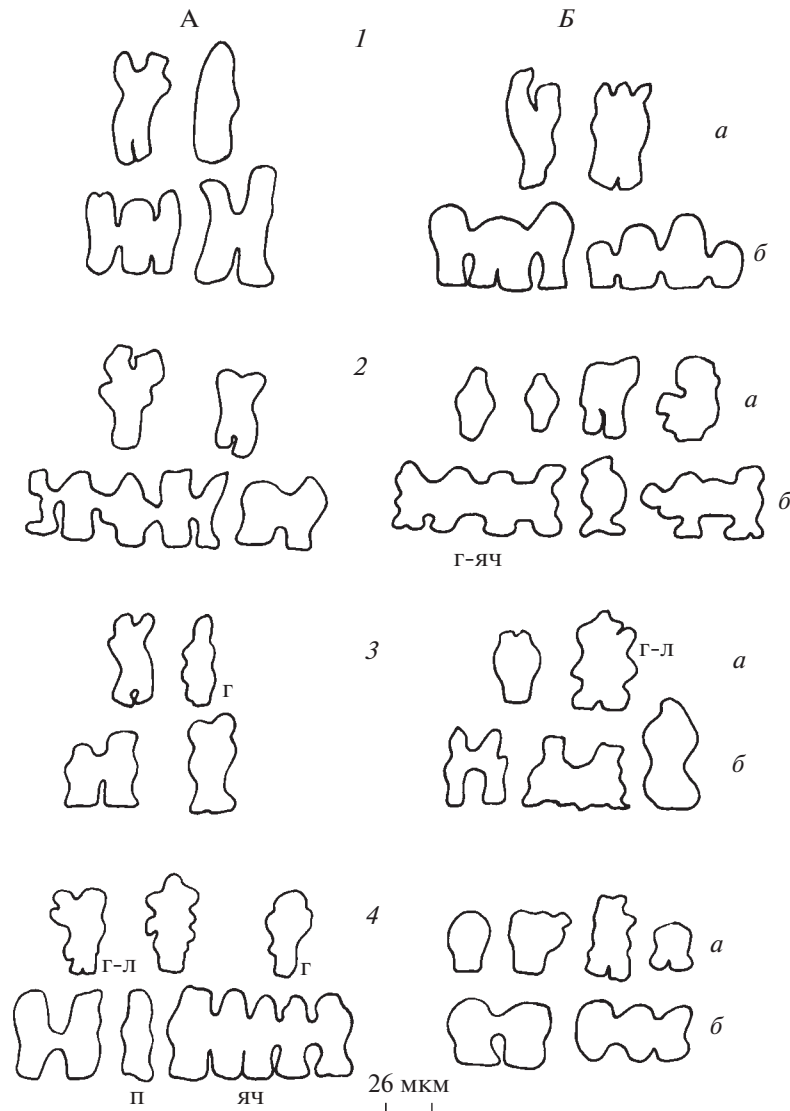


Рис. 5. Основные проекции ассимиляционных клеток, расположенных возле эндодермы над (А) и под (Б) проводящим пучком у видов *Larix* на поперечных (а) и радиальных (б) срезах хвои. Остальные обозначения см. рис. 2–3.

Fig. 5. Main projections of assimilative cells located near the endodermis above (A) and under (B) conducting bundle in the *Larix* species on transverse (a) and radial (б) sections of the needles. For other designations see Figs. 2–3.

дается под эпидермой. Клетки внутренних слоев расположены рыхло и создают развитую систему межклетников, особенно заметную на продольных сечениях. Например, клетки средней части хвои по большому радиусу соприкасаются друг с другом своими короткими концами и протягиваются в виде узких и достаточно редких контуров от эндодермы до субгиподермального клеточного слоя, что ярко проявляется на радиальных срезах. Клетки у эндодермы по малому радиусу хвоинки, представленные преимущественно плоскими ячейстыми и усложненными складчато-ячейстыми, расположены рядами вдоль листа и касаются друг друга в основном лишь выпуклыми частями, что также увеличивает долю площади клеточной

поверхности, обращенную к межклеточному пространству.

Во многих исследованиях показано, что отношение открытой поверхности ассимиляционных клеток к площади листа (A_{mes}/A) коррелирует с уровнем ассимиляции CO_2 (Nobel et al., 1975; Patton, Jones, 1989; Smith et al., 1997 и др.). Так, у двудольных растений разных жизненных форм и экологии этот показатель изменяется от 2.0 до 9.1 (Slaton, Smith, 2002). В опытах по влиянию повышенных концентраций углекислого газа на хвою двухлетних саженцев *Larix kaempferi* Carr. отношение A_{mes}/A было достаточно высоким и составляло 9.6–15.6 (Eguchi et al., 2004).

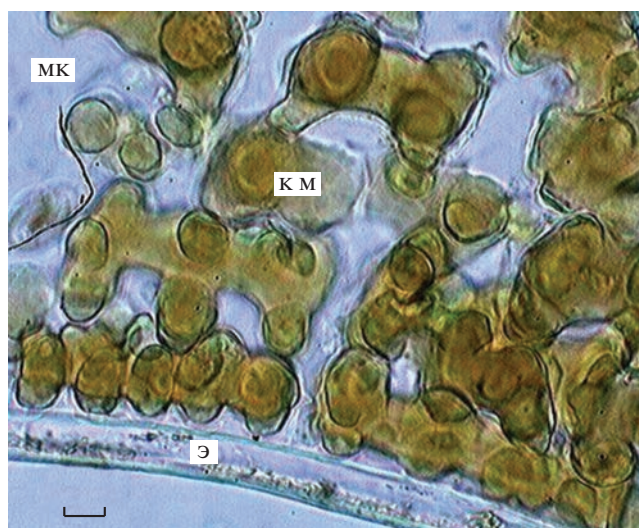


Рис. 6. Складчато-ячеистые клетки у абаксиальной эпидермы в мезофилле хвой *Larix decidua* на тангентальном срезе по малому радиусу в стороне от проводящего пучка.

э — эпидерма; к м — клетки мезофилла; МК — межклетники. Масштабная линейка — 10 мкм.

Fig. 6. Folded-cellular cells near the abaxial epidermis in the needle mesophyll of *Larix decidua* on a tangential section along a small radius away from the vascular bundle. э — epidermis; к м — mesophyll cells; МК — intercellular spaces. Scale bar: 10 μ m.

Показатели ассимиляционной активности более полно исследованы у *L. sibirica*. Установлено, что высокие значения ее сезонной фотосинтетической продуктивности проявляются в теплые годы при умеренном почвенном увлажнении (Suvorova, 2009; Zagirova, 2014). В разных природных регионах отмечалось, что *Larix sibirica*, как правило, превышает *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. по интенсивности фотосинтеза в 2.6–2.8 раза, по общей и удельной фотосинтетической продуктивности — в среднем в 2.8–4.9 раза (Shcherbatjuk et al., 1991; Karaseva et al., 2003; Suvorova, Porova, 2015). При этом подчеркивалось, что у лиственницы по сравнению с елью и сосной объем межклетников в мезофилле хвой больше, что может способствовать более высокой скорости диффузии углекислого газа (Zagirova, 2004).

В нашем исследовании показано, что рыхлое расположение ассимиляционных клеток сложной формы внутри хвой у видов *Larix* способствует увеличению их свободной поверхности и объема межклетников, и, тем самым, вероятно, создает структурную основу для интенсивного фотосинтеза. Выделим, что у *Larix gmelini* var. *gmellini* и *L. kaempferi* можно отметить дополнительные черты увеличения клеточной поверхности за счет возрастания числа субэпидермальных ассимиляционных клеток складчато-ячеистой формы и

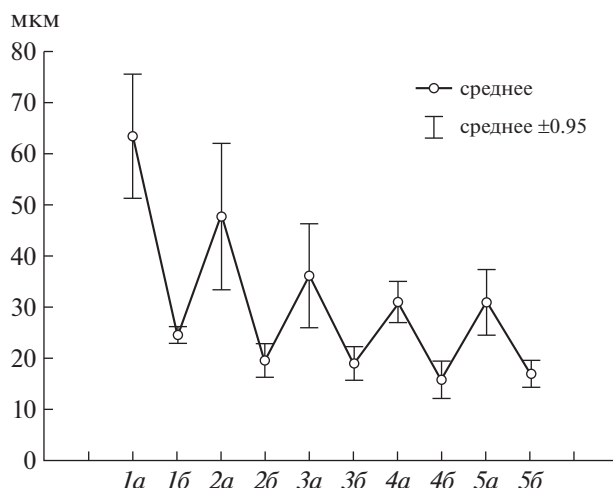


Рис. 7. Высота (а) и ширина (б) секций ячеистых и складчато-ячеистых клеток мезофилла хвой у изученных видов рода *Larix*.

1 — клетки у эндодермы по большому радиусу (срединные клетки); клетки у эндодермы по малому радиусу над (2) и под (3) проводящим пучком; клетки у эпидермы: 4 — адаксиальной, 5 — абаксиальной.

Fig. 7. Height (a) and width (б) of sections of cellular and folded-cellular mesophyll cells of needle mesophyll in the studied *Larix* species.

1 — cells near the endodermis along a large radius (median cells); cells near the endodermis along a small radius above (2) and under (3) the conducting bundle; cells near the epidermis: 4 — adaxial; 5 — abaxial. Y-axis — sizes, μ m.

усиления расщепленности отдельных секций ячеистых клеток поперечными складками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ассимиляционная паренхима хвой изученных лиственниц в подавляющем большинстве состоит из крупных клеток сложной формы, преимущественно, это разные варианты плоских складчатых, плоских ячеистых и складчато-ячеистых клеток, которые своими наибольшими проекциями располагаются в разных плоскостях. Соприкасаясь своими выпуклыми частями или концами, они образуют хорошо развитую во внутреннем листовом пространстве систему межклетников, которая способствует увеличению открытой клеточной поверхности и, вероятно, может быть структурной основой интенсивного газообмена. Рыхлое расположение ассимиляционных клеток внутри хвой совмещается с достаточно плотной их упаковкой в субэпидермальном слое, состоящем из чередования в разных соотношениях рядов ячеистых клеток первой и второй групп, что в целом свидетельствует о сочетании теневых и световых признаков в организации хлоренхимы.

В мезофилле хвой лиственниц проявляется слабая дифференциация на палисадную и губча-

тую ткани, между ними выделяются клетки средней части (срединные клетки). Палисадная паренхима более развита под адаксиальной эпидермой, особенно в области проводящего пучка, и состоит из ячеистых клеток первой группы и высоких складчато-ячеистых клеток в следующем слое. Губчатая ткань расположена под абаксиальной эпидермой и образована ячеистыми клетками второй группы, а также, по-видимому, низкими складчато-ячеистыми клетками. Средняя часть хвои по обе стороны от проводящего пучка по большому радиусу заполнена удлинёнными и рыхло расположенными срединными клетками, представленными разными вариантами плоских складчатых и складчато-ячеистых клеточных форм.

Все рассмотренные виды *Larix* близки по размерам ассимиляционных клеток и строению мезофилла хвои. Различия связаны в основном с соотношением клеток разной формы и с особенностями их рассеченности как в поперечном, так и в продольном направлениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bercu R., Popoviciu D.R. 2013. Anatomical comparative study of *Larix deciduas* Mill. and *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae) leaf. — *Annals of R.S.C.B.* 18 (2): 172–175.
- [Berezina, Korchagin] Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. 1987. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток. — *Бот. журн.* 72 (4): 535–541.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1972. История и систематика лиственниц. — *Комаровские чтения.* 25. Л. 96 с.
- [Bobrov] Бобров Е.Г. 1978. Лесообразующие хвойные СССР. Л. 189 с.
- [Derev'ja i kustarniki SSSR] Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. I. Голосеменные. 1949. М.–Л. 463 с.
- [Dylis] Дылис Н.В. 1961. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. Изменчивость и природное разнообразие. М. 210 с.
- [Egorova, Kulagin] Егорова Н.Н., Кулагин А.А. 2007. Особенности строения ассимиляционных органов лесообразующих видов в техногенных условиях. — *Самарская Лука.* 16 (3): 463–476.
- Eguchi N., Fukatsu E., Funada R., Tobita H., Kitao M., Maruyama Y., Koike T. 2004. Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentration. — *Photosynthetica.* 42 (2): 173–178.
- [Eremin, Chavchavadze] Еремин В.М., Чавчавадзе Е.С. 2015. Анатомия вегетативных органов сосновых (Pinaceae Lindl.). Брест. 691 с.
- [Eremin, Zerkal'] Еремин В.М., Зеркаль С.В. 2002. Сравнительная анатомия листа сосновых. Брест. 182 с.
- [Esau] Эзай К. 1980. Анатомия семенных растений. Кн. 2. М. 558 с.
- Farjon A. 2001. World Checklist and Bibliography of Conifers. 2nd ed. Royal Botanic Garden, Kew. 309 p.
- [Grodzinskij, Grodzinskij] Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М. 1973. Краткий справочник по физиологии растений. Киев. 591 с.
- [Ivanova, P'yankov] Иванова Л.А., Пьянков В.И. 2002. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению. — *Физиол. раст.* 49 (3): 467–480.
- [Karaseva et al.] Карасева М.А., Карасев В.Н., Маторкин А.А. 2003. Физиологическая оценка устойчивости лиственницы сибирской в среднем Поволжье. — *Хвойные бореальной зоны.* 21 (1): 27–35.
- [Koropachinskij, Vstovskaja] Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. 2002. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск. 707 с.
- [Miljutin] Милютин Л.И. 2003. Биоразнообразие лиственниц России. — *Хвойные бореальной зоны.* 21 (1): 6–9.
- [Nesterovich et al.] Нестерович Н.Д., Дерюгина Т.Ф., Лучков А.И. 1986. Структурные особенности листьев хвойных. Минск. 143 с.
- Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel. — *Plant Physiology.* 55: 1067–1070.
- Patton L., Jones M.B. 1989. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow. — *New Phytologist.* 111 (4): 657–661.
- Possingham J.V., Saurer W. 1969. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. — *Planta.* 86 (2): 186–194.
- [Shherbatjuk et al.] Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. 1991. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск. 135 с.
- Slaton M.R., Smith W.K. 2002. Mesophyll architecture and cell exposure to intercellular air space in alpine, desert, and forest species. — *Int. J. Plant Sci.* 163 (6): 937–948. <https://doi.org/10.1086/342517>
- Smith W.K., Vogelmann T.C., Delucia E.H., Bell D.T., Shepherd K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. — *BioScience.* 47 (11): 785–793.
- [Suvorova] Суворова Г.Г. 2009. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск. 195 с.
- [Suvorova, Popova] Суворова Г.Г., Попова Е.В. 2015. Фотосинтетическая продуктивность хвойных древостоев Иркутской области. Новосибирск. 95 с.
- [Tonkoshtan] Тонкоштан Л.А. 1963. Анатомическое строение хвои основных древесных пород Красноярского края. — *Труды Института леса и древесины АН СССР.* 65: 118–127.
- [Zagirova] Загирова С.В. 2004. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата хвойных растений елового фитоценоза. — *Бот. журн.* 89 (11): 1795–1804.

- [Zagirova] Загирова С.В. 2014. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале. — Лесоведение. 3: 3–10.
- [Zvereva] Зверева Г.К. 2009. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение. — Бот. журн. 94 (8): 1204–1215.
- [Zvereva] Зверева Г.К. 2020. Клетки хлоренхимы сложной формы у растений из семейств Poaceae и Pinaceae. — Растительный мир Азиатской России. 1 (37): 11–17. <https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1>
- [Zvereva, Urman] Зверева Г.К., Урман С.А. 2010. Пространственная организация мезофилла в листьях некоторых хвойных (Pinaceae). — Вестник Томского гос. ун-та. 333: 164–168.

Structure of Needle Mesophyll in the Genus *Larix* Species (Pinaceae)

G. K. Zvereva^{a,b,#}

^a Novosibirsk State Pedagogical University
Vilyuyskaya Str., 28, Novosibirsk, 630126, Russia

^b Siberian Federal Research Center of Agrobiotechnologies of RAS
Krasnoobsk, Novosibirsk Region, 630501, Russia

[#]e-mail: labsp@ngs.ru

The structure of needle mesophyll and the forms of assimilative cells in the genus *Larix* species are discussed on the example of *L. gmelini* var. *gmelini*, *L. decidua*, *L. kaempferi* and *L. sibirica*. Needle samples were fixed in the Gammalund's mixture. The study of the mesophyll was carried out on transverse, paradermal and radial sections of the middle part of the needles using a light microscope. To clarify the shape of chlorenchyma cells, macerated preparations were used. It is shown that the needle mesophyll in *Larix* species mainly consists of large cells of complex shape, which touch their convex parts or ends to form a well-developed system of intercellular spaces, which may contribute to intense gas exchange. Different variants of flat folded, flat cellular and more complicated folded-cellular assimilative cells are described. The flat folded cells are characterized by a variety of lobed configurations on transverse sections and elongated oval projections on radial sections. The flat cellular cells are found on needle longitudinal sections of and consist of cellular links facing both perpendicular (cellular cells of the first group) and parallel (cellular cells of the second group) to the leaf surface. The folded-cellular cells combine transverse folded contours and longitudinal cellular outlines. In the needle mesophyll of the studied *Larix* species, weak differentiation into palisade and spongy parenchyma is observed; the cells of the middle part (median cells) are additionally distinguished between them. The palisade tissue is formed mainly by cellular cells of the first group, the spongy tissue by cellular cells of the second group. The median cells are located on both sides of the vascular bundle along a large needle radius; they can be either flat and slightly folded, or folded-cellular. The studied *Larix* species are similar in the size of assimilative cells and the structure of the needle mesophyll; the main differences between them are related to the features of cell dissection both in transverse and longitudinal directions.

Keywords: anatomy, needles, mesophyll, cells of complex shape, folded cells, cellular cells

REFERENCES

- Bercu R., Popoviciu D.R. 2013. Anatomical comparative study of *Larix deciduas* Mill. and *Picea abies* (L.) Karsten (Pinaceae) leaf. — Annals of R.S.C.B. 18 (2): 172–175.
- Berezina O.V., Korchagin Yu.Yu. 1987. On the method of leaf mesostructure evaluation in the species of the genus *Triticum* (Poaceae) in connection with structural features of its chlorophyll bearing cells. — Bot. Zhurn. 72 (4): 535–541 (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1972. Istoriya i sistematika listvennits [History and systematics of larches]. — Komarovskie chtenija. 25. Leningrad. 96 p. (In Russ.).
- Bobrov E.G. 1978. Lesoobrazuyushchie khvoynye SSSR [Forest-forming conifers of the USSR]. Leningrad. 189 p. (In Russ.).
- Derev'ja i kustarniki SSSR. Dikorastushchie, kul'tiviruemye i perspektivnye dlya introduksii. I. Golosemnyye [Trees and shrubs of the USSR. Wild-growing, cultivated and promising for introduction. I. Gymnosperms]. 1949. Moscow – Leningrad. 463 p. (In Russ.).
- Dylis N.V. 1961. Listvennitsa Vostochnoy Sibiri i Dal'nego Vostoka. Izmenchivost' i prirodnoe raznoobrazie [Larch of Eastern Siberia and the Far East. Variability and natural diversity]. Moscow. 210 p. (In Russ.).
- Egorova N.N., Kulagin A.A. 2007. Osobennosti stroeniya assimilyatsionnykh organov lesoobrazuyushchikh vidov v tekhnogennykh usloviyakh [Features of the structure of assimilative organs of forest-forming species in technogenic conditions]. — Samarskaya Luka. 16 (3): 463–476 (In Russ.).
- Eguchi N., Fukatsu E., Funada R., Tobita H., Kitao M., Maruyama Y., Koike T. 2004. Changes in morphology, anatomy, and photosynthetic capacity of needles of Japanese larch (*Larix kaempferi*) seedlings grown in high CO₂ concentration. — Photosynthetica. 42 (2): 173–178.

- Eremin V.M., Chavchavadze E.S. 2015. Anatomiya vegetativnykh organov sosnovykh (Pinaceae Lindl.) [Anatomy of pine vegetative organs (Pinaceae Lindl.)]. Brest. 691 p. (In Russ.).
- Eremin V.M., Zerkal' S.V. 2002. Sravnitel'naya anatomiya lista sosnovykh [Comparative anatomy of the leaf of pine family]. Brest. 182 p. (In Russ.).
- Esau K. 1980. Anatomiya semennykh rasteniy. Kn. 2 [Anatomy of seed plants. Book 2]. Moscow. 558 p. (In Russ.).
- Farjon A. 2001. World Checklist and Bibliography of Conifers. 2nd ed. Royal Botanic Garden, Kew. 309 p.
- Grodzinskij A.M., Grodzinskij D.M. 1973. Kratkiy spravochnik po fiziologii rasteniy. [Brief guide on plant physiology]. Kiev. 591 p. (In Russ.).
- Ivanova L.A., P'yankov V.I. 2002. Strukturnaya adaptatsiya mezofilla lista k zateneniyu [Structural adaptation of leaf mesophyll to shading]. — Fiziologiya rasteniy. 49 (3): 467–480 (In Russ.).
- Karaseva M.A., Karasev V.N., Matorkin A.A. 2003. Fiziologicheskaya otsenka ustoychivosti listvennitsy sibirskoy v srednem Povolzh'e [Physiological assessment of the stability of Siberian larch in the Middle Volga region]. — Khvoynye boreal'noy zony. 21 (1): 27–35.
- Koropachinskij I.Yu., Vstovskaja T.N. 2002. Drevesyne rasteniya Aziatskoy Rossii [Woody plants of Asian Russia]. Novosibirsk. 707 p. (In Russ.).
- Miljutin L.I. 2003. Bioraznoobrazie listvennits Rossii [Biodiversity of larch trees in Russia]. — Khvoynye boreal'noy zony. 21 (1): 6–9 (In Russ.).
- Nesterovich N.D., Derjugina T.F., Luchkov A.I. 1986. Strukturnye osobennosti list'ev khvoynykh [Structural features of coniferous leaves]. Minsk. 143 p. (In Russ.).
- Nobel P.S., Zaragoza L.J., Smith W.K. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henkel. — Plant Physiology. 55: 1067–1070.
- Patton L., Jones M.B. 1989. Some relationships between leaf anatomy and photosynthetic characteristics of willow. — New Phytologist. 111 (4): 657–661.
- Possingham J.V., Saurer W. 1969. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. — Planta. 86 (2): 186–194.
- Shherbatjuk A.S., Rusakova L.V., Suvorova G.G., Jan'kova L.S. 1991. Uglekislotnyy gazoobmen khvoynykh Pred-baykal'ya [Carbon dioxide gas exchange in coniferous Cisbaikalia]. Novosibirsk. 135 p. (In Russ.).
- Slaton M.R., Smith W.K. 2002. Mesophyll architecture and cell exposure to intercellular air space in alpine, desert, and forest species. — Int. J. Plant Sci. 163 (6): 937–948. <https://doi.org/10.1086/342517>
- Smith W.K., Vogelmann T.C., Delucia E.H., Bell D.T., Shepherd K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. — BioScience. 47 (11): 785–793.
- Suvorova G.G. 2009. Fotosintez khvoynykh derev'ev v usloviyakh Sibiri [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia]. Novosibirsk. 195 p. (In Russ.).
- Suvorova G.G., Popova E.V. 2015. Fotosinteticheskaya produktivnost' khvoynykh drevostoev Irkutskoy oblasti [Photosynthetic productivity of coniferous stands of the Irkutsk region]. Novosibirsk. 95 p. (In Russ.).
- Tonkoshtan L.A. 1963. Anatomicheskoe stroenie khvoi osnovnykh drevesnykh porod Krasnoyarskogo kraya [Anatomical structure of the needles of the main tree species of the Krasnoyarsk region]. — Trudy Instituta lesa i drevesiny AN SSSR. 65: 118–127 (In Russ.).
- Zagirova S.V. 2004. Structure and function of photosynthetic system of conifers in spruce phytocenosis. — Bot. Zhurn. 89 (11): 1795–1804 (In Russ.).
- Zagirova S.V. 2014. Struktura, sodержanie pigmentov i fotosintez khvoi listvennitsy sibirskoy na Severnom i Pri-polyarnom Urale [Structure, pigment content, and photosynthesis of Siberian larch needles in Northern and Sub-arctic Urals]. — Lesovedenie. 3: 3–10 (In Russ.).
- Zvereva G.K. 2009. Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance. — Bot. Zhurn. 94 (8): 1204–1215 (In Russ.).
- Zvereva G.K. 2020. Cells of complex form in chlorenchyma in plants of the families Poaceae and Pinaceae. — Ras-titel'nyy mir Aziatskoy Rossii. 1 (37): 11–17 (In Russ.). [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1\(11-17\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-1(11-17))
- Zvereva G.K., Urman S.A. 2010. Prostranstvennaya organizatsiya mezofilla v list'yakh nekotorykh khvoynykh (Pinaceae) [The spatial organization of mesophyll in leaves of some coniferous (Pinaceae)]. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 333: 164–168 (In Russ.).

РЕАКЦИЯ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) НА ИНБРИДИНГ И ЕЕ ХАРАКТЕРИСТИКА КАК ЭЛЕМЕНТА СИСТЕМЫ НЕСОВМЕСТИМОСТИ

© 2023 г. Н. Ф. Кузнецова^{1,*}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
ул. Ломоносова, 105, Воронеж, 393087, Россия

*e-mail: nfsenyuk@mail.ru

Поступила в редакцию 07.09.2022 г.

После доработки 27.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Обобщены результаты изучения систем семенного размножения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при искусственном самоопылении и свободном опылении. Показано, что в оптимальные годы генеративная сфера сосны находится в равновесии, при котором популяции характеризуются минимальным уровнем самофертильности ($R_{cf} = 0.13–0.14$). Соотношение между самостерильными (сс), частично самофертильными (чсф) и самофертильными (сф) формами составляет 8сс : 4чсф : 1сф, доля инбредного потомства 7–8%. Установлено, что самоопыление снижает урожайность шишек и повышает их пустосемянность. При самоопылении у самостерильных форм несовместимость ведет к формированию зоны отторжения между инбредной пыльцевой трубкой и нуцеллусом и вызывает гибель до 20–30% мужских гамет. Во время раннего эмбриогенеза ширина этой зоны достигает диаметра 1–2 клеток, что приводит к гибели более 90% инбредных зародышей, свидетельствуя о высокой интенсивности процессов несовместимости между зародышем и эндоспермом. Выявлено, что в слабо аномальные годы (теплые, холодные), в умеренную и в сильную засуху уровень самофертильности повышается пропорционально силе погодного стресса, меняется структура выборки, доля инбредных потомств повышается от 1/12 до 1/9, 1/5 и 1/3 соответственно. Это подтверждает участие инбридинга в адаптации семенного генофонда к среде обитания. Обсуждается организация генетической системы несовместимости, ее изменения при переходе от голосеменных к покрытосеменным растениям.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, генеративная сфера, самоопыление, свободное опыление, самофертильность, несовместимость

DOI: 10.31857/S0006813623040051, **EDN:** РААМН1

Все виды цветковых растений по отношению к инбридингу принято делить на самостерильные (SI, self-incompatibility), самофертильные (SF, self-fertility) и самосовместимые (SC, self-compatibility) виды (East, 1929; Lewis, 1944; De Nettancourt, 1977, 2001; Vishnyakova, 1989; Surikov, 1991; Agadzhanyan, 1992; Franklin-Tong, 2008; Rea, Nasrallah, 2008; Ferrer, Good, 2012; Zhao et al., 2022; и др.). Дифференциация есть результат многовекового эволюционного развития генетической системы несовместимости и полового воспроизведения семенных растений в целом, процессы которых до сих пор продолжают в разных звеньях ANGIOSPERMAE. В природе наиболее широко распространены SI растения, которые встречаются у 39% видов и принадлежат к 100 семействам (Igic et al., 2008). Наблюдается переход от SI к SC состоянию (De Nettancourt, 2001; Ferrer, Good, 2007; Igic et al., 2008; и др.). По данным Igic et al.

(2008) потери SI необратимы. Причины данного феномена неизвестны.

Понимание генетической природы несовместимости, ее проявления на более низких ступенях организации входит в число ключевых проблем ботаники. Все виды голосеменных являются перекрестноопыляющимися растениями. У них, как филогенетически более древнего непосредственно предшествующего покрытосеменным таксона, признаки наличия системы несовместимости уже должны присутствовать. Однако данный вопрос до сих пор является предметом дискуссии.

По определению самонесовместимость — это неспособность фертильных гермафродитных семенных растений продуцировать зиготы после самоопыления (De Nettancourt, 1977). Если исходить из данного определения, генетическая система несовместимости у голосеменных растений отсутствует. Механизмы, препятствующие само-

опылению, прорастанию собственной пыльцы и самооплодотворению выражены слабо. Инбридинговая депрессия реализуется в эмбриогенезе и характеризуется высокой эффективностью. Когда доля самоопыления в нижнем ярусе деревьев равна 34%, число инбредных семян составляет около 5% (Remington, O'Malley, 2000). По данным V. Koski (1971) уровень редукции еще выше: если собственная пыльца в пыльцевом пуле составляет 20%, то доля инбредного потомства не превышает 1%. Поэтому реакцию голосеменных растений на инбридинг принято оценивать по уровню самофертильности и описывать как явление самофертильности (Park, Fowler, 1984; Pozhidaeva, Isakov, 1989).

В настоящее время негативная роль самоопыления на формирование урожая семян доказана для многих видов хвойных растений (Johnson, 1945; Kotelova, 1956; Sarvas, 1962; Franklin, 1970; Park, Fowler, 1984; Williams, Savollainen, 1996; Svintsova, 2002; Kuznetsova, 1996, 2012; et al.). В разработанной генетической модели Koski (1971) причина гибели заложена в самом зародыше, связана с переходом при самооплодотворении рецессивных эмбриональных леталей в гомозиготное состояние. Летальный эффект реализуется в эмбриогенезе, имеет полигенное наследование, в котором задействованы от 75 до 10000 локусов (Williams et al., 2003).

Цель исследования — обобщить данные электронно-микроскопических исследований и результаты 2-х и 12-летнего опыта по самоопылению сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для определения особенностей инбридинговой депрессии у самостерильных форм во время гаметогенеза и эмбриогенеза, оценки стабильности / лабильности признака самофертильности в оптимальные и засушливые годы, выявления связей между природой самофертильности сосны и генетической системой несовместимости покрытосеменных растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служило типичное по вегетативной и семенной продуктивности насаждение сосны обыкновенной Ступинского тест-объекта (Воронежская область, Рамонский район, 55–60-летние лесные культуры, прилегающие к Воронежскому биосферному заповеднику). Район исследований характеризуется умеренно-континентальным климатом, лесорастительные условия (ТУМ А₂, сосняк травяной) соответствуют биологии вида *Pinus sylvestris*. Ступинский тест-объект — объект длительного мониторинга (1987–2022 гг.) и комплексных исследований систем семенного размножения сосны в оптимальной зоне видового ареала.

Опыт по искусственному самоопылению проводили по методике Н.В. Котеловой (Kotelova,

1956) на случайной выборке одних и тех же 50 деревьев в течение 12 лет (1988–1999 гг.) (Kuznetsova, 2009, 2012). При разработке его схемы мы исходили из того, что у голосеменных растений самофертильность является стабильным генетически детерминированным признаком. В число задач эксперимента входило изучение структуры популяции сосны по уровню самофертильности, степени стабильности / лабильности признака в разные годы, вклада самоопыления в семенную продукцию года, роли инбридинга в системе семенного размножения вида.

В мае мегастробилы изолировали в пакеты из пергамента в фазе “стоячая шишка” (Kotelova, 1956). Утром, когда рецептивность женских шишек в фазе “открытая шишка” была максимальной, проводили их опыление пыльцой только своего дерева. Изоляторы снимали через 7–10 дней, когда мегастробилы находились в фазе “закрытая шишка”. В 2-летнем эксперименте по самоопылению участвовали 26 деревьев. Число мегастробиллов на изолированных и маркированных контрольных ветках было одинаковым, лишние стробилы удалялись. Общее их количество на момент изоляции приняли за 100%. Сохранность шишек определяли ежемесячно вплоть до их созревания.

Коэффициент самофертильности (K_{cf}) вычисляли как соотношение процента полных семян при самоопылении к аналогичному показателю при свободном опылении. Диапазон изменчивости деревьев по данному признаку разбит на три класса: самостерильные (cc) $0 \leq K_{cf} \leq 0.1$; частично-самофертильные ($чсф$) $0.1 \leq K_{cf} \leq 0.5$; самофертильные ($сф$) $0.5 \leq K_{cf} \leq 0.8$ и выше. Долю инбредных потомств в семенной продукции года находили по соотношению количества выполненных инбредных семян к числу аутбредных. Годы исследований по погодным условиям распределились следующим образом: 1990, 1994 — холодные, 1996, 1998 — теплые годы, 1995 — умеренная засуха, 1991 — сильная засуха. Остальные годы соответствовали региональной норме.

Светооптические и электронно-микроскопические исследования гаметогенеза и эмбриогенеза при самоопылении и свободном опылении проводили на самостерильных (cc) и высоко самостерильных ($всс$, $K_{cf} < 0.03$) деревьях ступинской популяции. Растительный материал фиксировали 2% глутаровым альдегидом с дофиксацией 1% OsO_4 . Препараты полутонких и ультратонких срезов просматривали и фотографировали в световом микроскопе МБИ-6 и электронном микроскопе Tesla BS-613.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что в оптимальные годы для реакции сосны на инбридинг характерен высокий внутривидовой полиморфизм (0–0.75).

Средний K_{cf} выборки варьирует в узких пределах 0.13–0.14. Показатели K_{cf} индивидуальных деревьев в разные оптимальные годы изменяются в небольших пределах. Ранговое положение дерева в выборке довольно постоянно, коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0.89–0.96. Снижение урожая семян при самоопылении составляет 12–15 раз. Доля инбредных семян в семенной продукции года равна 8.7% (рис. 1). Более 90% деревьев отрицательно реагирует на самоопыление. Высокая повторяемость показателей и однотипная структура выборки в разные оптимальные годы свидетельствуют, что самофертильность является генетически обусловленным признаком. Распределение генотипов в выборке представляет асимметричную кривую с максимумом в области самостерильных форм. Процентное соотношение между *сс*, *чсф* и *сф* формами по суммарным данным 6 оптимальных лет равно $\sim 8сс : 4чсф : 1сф$. Доля *сф* форм составляет 7–8%. 61% деревьев выборки – автостерильные формы.

Гидротермический стресс выводит систему семенного размножения из равновесия, повышает лабильность деревьев по уровню самофертильности. Показано, что самофертильность является стабильным признаком только в оптимальные годы. При отклонении климатических условий от региональной нормы создается новая мода K_{cf} . Установлены высокая чувствительность признака к погодному стрессу и разная реакция контрастных групп деревьев на его воздействие. Средний K_{cf} выборки при повышении и понижении температурного режима изменяется только однонаправленно – в сторону увеличения самофертильности. Повышенная лабильность наблюдается в группе *сс* деревьев, а самая низкая – в группе *сф*. По мере усиления погодного стресса трансформируется структура популяции по уровню самофертильности и увеличивается доля инбредных семян (рис. 1б, в, г). В холодные и теплые годы средний K_{cf} выборки повысился почти в 1.5 раза – с 0.13–0.14 до 0.18–0.21. Соотношение между формами стало $4сс : 8чсф : 1сф$. В умеренную засуху модальное значение K_{cf} превысило уровень оптимальных лет втрое и составило 0.38. Доля *сс*, *чсф* и *сф* форм стала одинаковой. В сильную засуху величина среднего K_{cf} достигла 0.58. Структура выборки приняла асимметричный вид по отношению к оптимальным годам ($1сс : 1чсф : 2сф$). Соответственно увеличивалась и доля инбредных семян. Так, если инбредное потомство в генофонде оптимальных лет составляло 1/12–1/14 часть, то в аномальные годы их доля повысилась до 1/9, 1/5, 1/3 (соответственно теплые, умеренная и сильная засуха). В теплые и холодные годы доля инбредных семян увеличилась в среднем до 11% (рис. 1б). В умеренную засуху, когда урожайность сосны снизилась вдвое, вклад инбридинга увеличился до 21% (рис. 1в). В сильную

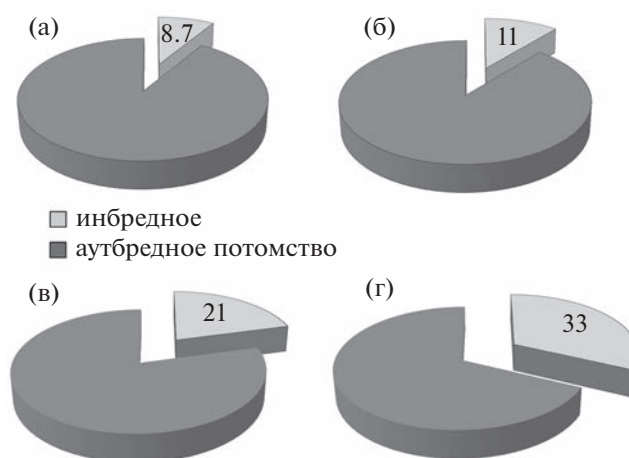


Рис. 1. Доля инбредного потомства сосны обыкновенной в разные по погодным условиям годы: а – оптимальные годы; б – холодные и теплые годы; в – умеренная засуха; г – сильная засуха.

Fig. 1. Share of inbred progeny of Scots pine in years with different weather conditions: а – optimal years; б – cold and warm years; в – moderate drought; г – severe drought.

засуху (5-кратная редукция урожая) инбредные генотипы составили 1/3 от числа выживших семян (рис. 1г). Важно отметить, что подавляющая часть семенного генофонда все эти годы по происхождению было аутбредным потомством (рис. 1).

О разной генетической природе *сс* (типичных перекрестников) и *чсф* + *сф* (потенциальных самоопылителей) форм можно судить по величине отклика на погодный стресс (Kuznetsova, 2012). Его определяли у данных групп деревьев по среднему K_{cf} , который у *сс* и *чсф* + *сф* форм в оптимальные годы составлял 0.056 и 0.362 соответственно. Данные значения мы приняли за 100%. Оказалось, что в теплом 1998 г., когда лишь намечалась тенденция снижения урожая сосны, средний K_{cf} деревьев *сс* группы повысился в 1.5 раза, а у *чсф* + *сф* группы только на 20%. Более явные различия наблюдались в умеренную засуху 1995 г. В этот год величина сдвига составила 3.8 раза для *сс* и 54.8% для *чсф* + *сф* форм.

Реакция сосны на самоопыление в прогамный период изучалась на отдельном опыте по самоопылению. Годы его проведения (1987–1988 и 1988–1989 гг.) были оптимальными по погодным условиям. Динамика сохранности шишек 1- и 2-го года развития при самоопылении и свободном опылении в 1987–1988 гг. приведена на рис. 2. Полученные данные свидетельствуют о неравномерной редукции их числа в период между опылением мегастробилов и сбором шишек. Установлены два пика опада шишек: первый приходится на второй месяц после опыления (период развития пыльцевых трубок), второй – на май следующего года (выход шишек из состояния покоя). Различия между вариантами опыления проявились на второй месяц после

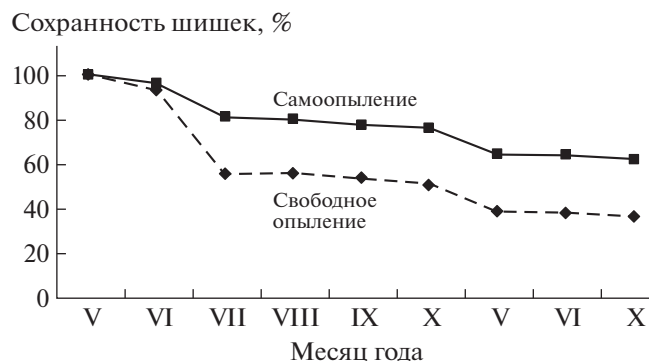


Рис. 2. Сохранность шишек сосны обыкновенной после самоопыления и свободного опыления.

Fig. 2. Persistence of Scots pine cones after self-pollination and open pollination.

опыления, и сохранялись вплоть до созревания шишек. В опыте 1987 г. сохранность шишек была выше на 28,8% при свободном опылении, чем при самоопылении. Размах варьирования признака от 6 до 94%. В 1988 г. разница между типами опыления составила 25%, что свидетельствует о наличии инбридинговой депрессии между пыльцевой трубкой и нуцеллусом в год опыления.

Электронно-микроскопическое изучение зоны контакта пыльцевых трубок с нуцеллусом проводилось при двух вариантах опыления — самоопылении и свободном опылении. Их развитие в год опыления принято подразделять на 5 периодов (Kotelova, Khromova, 1974): 1) прорастание и интенсивное внедрение; 2) неразветвленный рост трубок; 3) ветвление кончика трубки; 4) резкое уменьшение роста; 5) период покоя. На рис. 3 показана ультраструктура пыльцевых трубок при самоопылении и свободном опылении в начале 2-го и в конце 3-го периода формирования на примере их развития у *всс* дерева № 81 ($K_{сф} = 0.01$). Показано, что после перехода вегетативной клетки пыльцы в нуцеллус отложения каллозы на ее оболочке отсутствуют (рис. 3а). К концу 3-го периода оболочка утолщается, на границе с нуцеллусом видны небольшие отложения каллозы. Признаки дегенерации цитоплазмы отсутствуют (рис. 3б). При самоопылении зона отторжения между инбридной пыльцевой трубкой и нуцеллусом начинает формироваться во 2-м периоде, сразу после перехода с автотрофного на гетеротрофный способ питания (рис. 3в). По-видимому, инбридные пыльцевые трубки могут использовать для своей трофики лишь часть компонентов питательной ткани. Остальные в условиях дегенерации накапливаются на границе, вызывая остановку роста и переход в состояние покоя, или гибель. Показано, что интенсивность реакций несовместимости в прогамный период недостаточна для ингибирования развития большинства трубок. Поэтому они успевают завершить цикл своего развития, возобновляют рост весной следу-

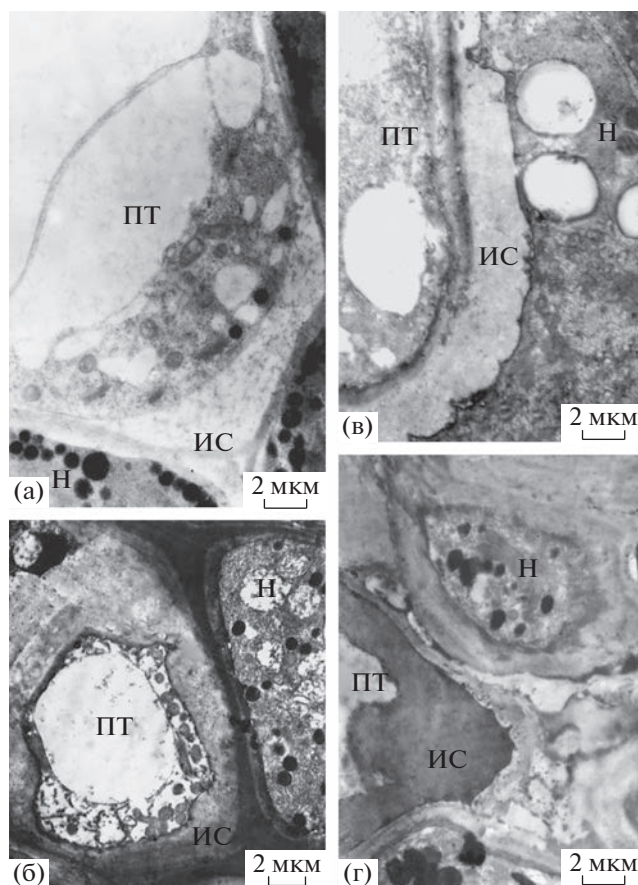


Рис. 3. Ультраструктура зоны контакта между пыльцевой трубкой и нуцеллусом у самостерильных форм сосны обыкновенной после ее прорастания и в конце 1-го вегетационного сезона при свободном опылении (а, б) и самоопылении (в, г). ПТ — пыльцевая трубка, Н — нуцеллус.

Fig. 3. Ultrastructure of the pollen tube to nucellus contact zone in self-sterile forms of Scots pine after its germination and at the end of 1st vegetation season in open pollination (а, б) and self-pollination (в, г).

ПТ — pollen tube, Н — nucellus.

ющего года и участвуют в оплодотворении. Погибшие пыльцевые трубки снаружи и часто изнутри заполнены каллозой. Ее отложения наблюдаются вокруг близлежащих клеток нуцеллуса, что свидетельствует о несовместимости тканей (рис. 3г).

При свободном опылении у *всс* деревьев в оптимальные годы формируется в среднем 23–24 семян на шишку, уровень полнотерности выборки колеблется в пределах 80–92%. При самоопылении подавляющее число шишек у деревьев данной группы пустосемянные. Количество выживших семян не превышает 1–2, остальные — пустые капсулы. Капсулы, как правило, имеют размеры выполненных семян своего дерева, подтверждая, что оплодотворение имело место. Это дало нам основание считать, что инбридинговая депрессия в период эмбриогенеза является основной причиной их гибели.

Эмбриогенез голосеменных растений включает проэмбриогенез, ранний и поздний эмбриогенез (Singh, 1978; Kozubov et al., 1982). Электронно-микроскопические исследования *всх* форм подтвердили, что инбридинговая депрессия у сосны реализуется во время раннего эмбриогенеза. Сравнительное изучение проэмбриогенеза при самоопылении и свободном опылении показало, что гибель зародышей в этот период происходит редко и не связана с типом опыления. Также не выявлено нарушений в ультраструктуре клеток зародыша сразу после выхода его в коррозийную полость.

Показано, что в ходе раннего эмбриогенеза на границе между аутбредным зародышем и эндоспермом начинает формироваться изоляционный слой (рис. 4а). Его ширина в период недифференцированного роста постепенно увеличивается (рис. 4б), не препятствуя активному росту зародыша, и не нарушая его трофическую функцию. Данный слой, по мере утолщения, к концу раннего эмбриогенеза ограничивает рост зародыша, инициирует процессы внутренней дифференциации, формирования эмбриональных структур и переход в состояние физиологического покоя.

При самоопылении *сс* и особенно *всф* форм наблюдается иная ситуация. На микрограмме отчетливо видно, как происходит отторжение инбридного зародыша в зоне контакта с эндоспермом (рис. 4в). Между ними не устанавливается нормальный обмен веществ из-за несовместимости тканей. В клетках эндосперма отмечается частичная фрагментация гранул крахмала, что свидетельствует о нарушении его оттока из пластид. Лишь незначительная часть питательных веществ поглощается, а остальные в условиях деградации стремительно накапливаются вокруг зародышевого комплекса (рис. 4в). Изоляционный слой часто достигает толщины 1–2 клеток (рис. 4г). Он полностью отделяет инбридный зародыш от питательных веществ эндосперма, что обуславливает его гибель. По нашим данным, у *сс* форм во время раннего эмбриогенеза погибает до 90% инбридных зародышей, у *всф* — 95–100%. Стадия гибели определяется степенью физиологической несовместимости в системе “зародыш–эндосперм” в период раннего эмбриогенеза. В периферийных клетках эндосперма ультраструктурных изменений в это время не наблюдается. Ткань эндосперма, как правило, деградирует последней.

ОБСУЖДЕНИЕ

Генетически контролируемая несовместимость — сложная многоуровневая система по предотвращению слияния близкородственных гамет, которая представлена у покрытосеменных растений разными типами и механизмами (De Nettancourt, 1977; Rea, Nasrallah, 2008). Основным аргументом отсутствия у голосеменных рас-

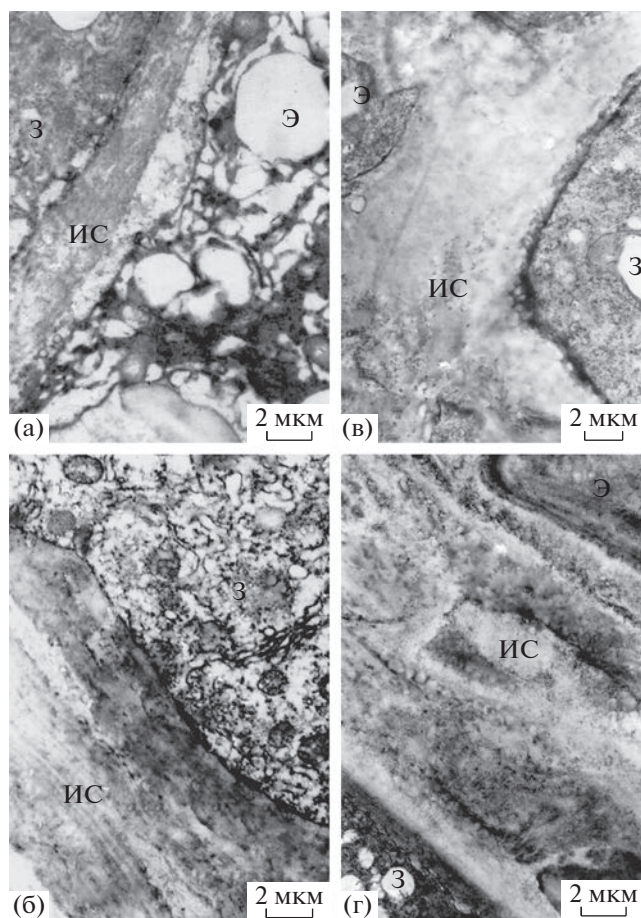


Рис. 4. Ультраструктура зоны контакта зародыша с эндоспермом у самостерильных форм сосны обыкновенной в начале и в конце раннего эмбриогенеза при самоопылении и свободном опылении.
З — зародыш, Э — эндосперм.

Fig. 4. Ultrastructure of the embryo to endosperm contact zone in self-sterile forms of Scots pine at the beginning and the end of early embryogenesis in self-pollination and open pollination.
З — embryo, Э — endosperm.

тений системы несовместимости является то, что инбридная пыльца способна прорасти на нуцеллусе и участвовать в оплодотворении. Несмотря на то что некоторые авторы пытались выявить у хвойных растений физиологический барьер несовместимости, подобный тому, какой существует у покрытосеменных растений (Hagman, Mikko-la, 1963; Dogra, 1967), природа инбридинговой депрессии до сих пор является предметом дискуссии. Вероятность самоопыления довольно велика. Временные интервалы рецептивных фаз мужских и женских стробиллов перекрываются, а механизмы, препятствующие попаданию собственной пыльцы в пылевую камеру, слабо выражены. Различия в скорости роста инбридных пылевых трубок по сравнению с аутбредными недостаточны для остановки их развития, обеспе-

чивая, таким образом, сингамию гамет при самоопылении (Sarvas, 1962).

Поскольку деструктивные изменения при самоопылении приурочены к эмбриогенезу, то было высказано предположение, что причина инбридинговой депрессии у голосеменных растений обусловлена нарушением физиологической связи между зародышем и эндоспермом (Mergen et al., 1965; Dogra, 1967; Bramlett, Popham, 1971; Koski, 1971; и др.). На этой основе в 70-х годах прошлого столетия была разработана теория эмбриональных леталей (Bramlett, Popham, 1971; Koski, 1971), согласно которой популяции содержат значительное количество летальных и сублетальных генов (эмбриональных леталей), находящихся в гетерозиготном состоянии в виде скрытого генетического груза. При самоопылении эмбриональные летали переходят в гомозиготное состояние и вызывают остановку развития зародышей. Согласно данной концепции нарушения физиологических связей сводились к внутренней причине и заложены в генетической конституции самого зародыша. В этом случае гибель семян должна начинаться с деградации инбредного зародыша. Материалы наших исследований показали, что инбридинговая депрессия у *сс* форм сосны проявляется в другой последовательности: вначале формируется зона отторжения между зародышем и эндоспермом, затем погибает зародыш, и только после него начинает разрушаться эндосперм, что не укладывается в теорию эмбриональных леталей. Молекулярно-генетический анализ изменчивости в хвое сосны обыкновенной аллозимных локусов выявил достоверную связь между уровнем самофертильности и индивидуальной гетерозиготностью: высоко самостерильные деревья оказались наиболее гомозиготными, а высоко самофертильные — высокогетерозиготными (Isakov, Semerikov, 1997). Полученные данные можно объяснить, если допустить, что природа самофертильности связана с действием генетической системы несовместимости в период эмбриогенеза.

Экологическую зависимость и высокую чувствительность признака самофертильности к погодному стрессу (Kuznetsova, 2009, 2012) также нельзя объяснить по теории эмбриональных леталей. Эмбриогенез протекает внутри достигших окончательного размера шишек, поэтому его процесс в меньшей степени подвержен колебаниям климата. Эмбриональные летали при самоопылении *сс* и особенно *всс* форм должны вызывать очень глубокие нарушения программы развития зародышей и неизбежно вести их к гибели вне зависимости от погодных условий. Прямая зависимость реакций несовместимости от температуры описана у цветковых растений Е.М. East (1929): максимальный уровень при оптимальной температуре, снижение интенсивности при более низком и высоком температурном режиме, что часто используется в селекционной практике для

преодоления барьеров несовместимости (Maletskiy, Denisova, 1974). Аналогичный отклик на погодный стресс выявлен у сосны (Kuznetsova, 2012): низкие показатели K_{cf} в оптимальные годы, более высокие — в холодные и теплые годы, самые высокие — в сильную засуху.

Показано, что *SC* формы покрытосеменных имеют селективное преимущество в резко меняющейся неблагоприятной среде, обеспечивая относительную стабильность плодоношения растений (Agadzhanian, 1992). В опытах по химическому мутагенезу нами получен такой же эффект (Mashkina et al., 2009; Kuznetsova, Mashkina, 2011). Семена от свободного опыления *сс* и *сф* деревьев сосны обыкновенной были обработаны химическими мутагенами НДММ, НММ, ДМС в концентрации 0.1%. Исследования проводились в онтогенезе (M_1) и при смене поколений (M_2) с учетом генетических особенностей материнских деревьев. Установлено, что индуцированное потомство *сф*-форм по всем показателям (всхожесть семян, сохранность растений в течение более 20 лет, количество измененных растений, число патологий митоза) превосходило потомство *сс*-форм, полученное при сходном варианте обработки тем же мутагеном. Это указывает, что *сф* формы сосны по сравнению с *сс* более устойчивы к мутагенам.

Приведенные результаты 12-летнего опыта показали, что в аномальные годы самофертильность становится лабильным экологически зависимым признаком, чутко реагирующим на изменение погодных условий (Kuznetsova, 2009, 2012). Порог его чувствительности — холодные и теплые годы. При повышении и понижении температурного режима показатели K_{cf} сдвигаются однонаправленно — в сторону большей самофертильности. Повышение в засушливые годы доли инбредных семян свидетельствует об участии инбридинга в адаптации семян к погодным условиям своего года. В засуху механизмы генотипической коррекции сопряжены с падением урожайности и селективной смертностью генотипов, которые протекают на базе неспецифической реакции и ведут к повышению в семенном генофонде доли инбредных и засухоустойчивых генотипов (Kuznetsova, 2012). Полученные материалы свидетельствуют, если неблагоприятные условия станут постоянной средой обитания, данные генотипы будут иметь адаптивное преимущество для выживания вида. При возвращении климата к норме большая часть инбредных потомств будет удалена отбором, что подтверждено на многих видах сем. Pinaceae (Franklin, 1970) и в нашем эксперименте по химическому мутагенезу (Kuznetsova, Mashkina, 2011). Большая часть растений в контрольных семьях (инбредное потомство *сс* форм без обработки) отставала в росте и погибла до вступления в фазу семеношения.

У покрытосеменных растений связь между образованием каллозы в пыльцевых трубках и несовместимостью доказана (Tury, 1959, De Nettancourt, 1977). Показано, что место остановки роста и гибели инбредных трубок в столбике происходит после достижения пороговых отложений каллозы и находится в прямой зависимости от интенсивности реакций несовместимости (Poddubnaya-Arnol'di, 1976). Подобная реакция инбредных пыльцевых трубок на самоопыление наблюдается у *сс* и *всс* форм сосны. Установлено, что их гибель вызвана отложениями каллозы в несовместимых с нуцеллусом трубках (Kuznetsova, 1991, 1996).

Известно, что отсутствие опыления, или ингибирование роста пыльцевых трубок вызывает опад шишек сосны обыкновенной в первый год развития (Kotelova, 1956; Sarvas, 1962). По нашим данным более низкая сохранность шишек при самоопылении является следствием гибели части инбредных трубок из-за несовместимости с нуцеллусом. Уменьшение их числа при самоопылении подтверждено в ряде работ (Forschell, 1974; Kotelova, 1956, Belostotskaya, 1979; Kuznetsova, 1991, 2012). Так, по данным Н.В. Котеловой (Kotelova, 1956) сохранность шишек при самоопылении и перекрестном опылении составила 39 и 65%, соответственно, в нашем опыте — 40 и 69% при самоопылении и свободном опылении. Таким образом, результаты 2-летнего эксперимента по самоопылению и электронно-микроскопического изучения пыльцевых трубок при самоопылении и свободном опылении также свидетельствуют, что самофертильность сосны и генетическая система несовместимости покрытосеменных растений имеют одинаковую природу.

Несмотря на то что инбридинговая депрессия у сосны в прогамный период характеризуется таким же, как у покрытосеменных растений морфологическим и физиологическим проявлением, интенсивность реакций несовместимости даже у *всс* форм недостаточна, чтобы ингибировать развитие большинства инбредных трубок и разрывать репродуктивный цикл до сингамии гамет. Изучение инбредных пыльцевых трубок *Pinus peuce* показало, что они углубляются от 1/3 до 1/2 длины нуцеллуса и только некоторые из них меньше данного показателя (Hagman, Mikkola, 1963). Ультраструктурно несовместимость проявляется в виде более мощного каллозного слоя, который формируется между инбредной пыльцевой трубкой и нуцеллусом в течение 3-го периода ее развития (Kuznetsova, 1991).

По данным цитологического анализа инбридинговая депрессия у *Pinus sylvestris* проявляется в начале раннего эмбриогенеза, или перед дифференциацией зародыша (Svintsova, 2002). При сравнении числа оплодотворенных яйцеклеток при инбридинге и аутбридинге установлено, что негативное влияние инбридинга на количество зигот на семязпочку находится на уровне тенденции, и

составляет 0.79. Признаки несовместимости инбредного зародыша с эндоспермом появляются после выхода его в коррозийную камеру (Kuznetsova, Isakov, 1987, Kuznetsova, 2012). В это время устанавливается связь с эндоспермом и происходит переход зародыша на новый источник питания. Близлежащие клетки эндосперма трансформируются в клетки секреторного типа, начинается активное перемещение свободных аминокислот, диссоциация молекул крахмала на более простые соединения и их поглощение зародышем (Konar, 1958). По мере разрушения и поглощения продуктов распада зародышем их место занимают клетки следующих слоев питающей ткани. При самоопылении несовместимость тканей зародыша и эндосперма ведет к тому, что часть веществ не проходит через клеточную оболочку и накапливается на внешней его границе в виде широкой зоны отторжения. После достижения пороговых концентраций данный слой изолирует зародыш от питательных веществ эндосперма и становится причиной его гибели. Последовательность гибели семян следующая: вначале формируется зона отторжения, затем погибает зародыш, и только после него разрушается эндосперм.

Сравнение инбридинговой депрессии выявило общую закономерность ее морфологического проявления у инбредных пыльцевых трубок SI видов цветковых растений и *сс* форм сосны обыкновенной. Так, их рост и развитие прекращаются не сразу, а по мере того, как зона отторжения начинает приближаться к порогу, по достижению которого сам слой становится барьером на пути перемещения питательных веществ. На основании того, что инбридинг разрывает репродуктивный цикл после оплодотворения, можно сделать вывод, что генетическая система несовместимости сосны обыкновенной по сравнению с видами цветковых растений находится на более раннем этапе эволюционного развития. Проанализируем некоторые этапы ее эволюции при переходе от голосеменных к покрытосеменным растениям.

Понятие несовместимости шире, чем самофертильности. Оно включает весь спектр реакций от перекрестной несовместимости до самонесовместимости. Все виды голосеменных — перекрестно-опыляющиеся растения. Их дифференциация по самофертильности осуществляется на популяционном и организменном уровне, характеризуется высокой внутривидовой изменчивостью (Barnes et al., 1962; Park, Fowler, 1984; Kuznetsova, 2012; и др.). У SI видов покрытосеменных механизмы, препятствующие самоопылению, и типы контроля самонесовместимости хорошо развиты, у голосеменных они выражены слабо или отсутствуют. У SI видов отторжение инбредных пыльцевых трубок происходит до оплодотворения, у голосеменных — после оплодотворения. Несовместимость у покрытосеменных растений встречается у 39% видов (Igic et al., 2008), у сосны обыкновенной

доля *ss* форм на треть выше (Kuznetsova, 2012). При этом реакция на погодный стресс у них одинаковая: инбридинговая депрессия максимальна при оптимальной температуре, и снижается при ее повышении или понижении.

После того, как заросток папоротниковидных потерял способность к самостоятельному существованию, и репродуктивный процесс стал полностью осуществляться на спорофите, роль генетической системы несовместимости как основного регулятора взаимоотношений между вегетативной и генеративной сферой семенных растений существенно возросла. Главное ее предназначение — ограничить развитие зародыша на материнском растении пределами семени путем перевода его в состояние физиологического покоя. В противном случае само дерево будет обречено на гибель.

Одним из направлений эволюции генетической системы несовместимости покрытосеменных является переход от самонесовместимости к самосовместимости, процесс которого продолжается до настоящего времени (Agadzhanyan, 1992; De Nettancourt, 2001; Igic et al., 2008; Zhao et al., 2022 и др.). При анализе причин, лежащих в его основе, мы исходили из того, что при прогрессивной направленности эволюции семенных растений регулирование взаимоотношений между вегетативной и генеративной сферой на организменном уровне возможно лишь в том случае, когда эволюционные процессы будут совпадать с интенсификацией реакций несовместимости. Здесь очень важным является то обстоятельство, что интенсификация, как реально протекающий на базе таксона *Spermatophyta* эволюционный процесс, должна подчиняться фундаментальным законам природы. По закону сохранения количества вступающей в реакцию энергии и вещества должно быть равно количеству энергии и вещества ее продуктов. Это означает, что исходный уровень интенсивности реакций несовместимости в ходе эволюции семенных растений не меняется. В-третьих, по данным Lewis (1944), чем короче период между опылением и оплодотворением, тем интенсивность реакций несовместимости выше.

Предками совместимых видов покрытосеменных растений, как известно, были самонесовместимые виды голосеменных. При сохранении исходного уровня несовместимости эволюция голосеменных могла одновременно идти по нескольким направлениям. Во-первых, рост интенсивности реакций возможен лишь при переходе генетической системы несовместимости цветковых растений на видовой уровень организации. При этом возникновение SI видов происходило лишь в том случае, если появлялись виды, интенсивность реакций которых была ниже. Это одна из важных причин произошедшего в меловом периоде деления покрытосеменных на группы SI, SF и SC видов. Во-вторых, результатом интенсификации стал разрыв репродуктивного цикла между опы-

лением и оплодотворением у SI видов. В-третьих, интенсивность реакций несовместимости могла повышаться за счет уменьшения интервала между опылением и оплодотворением. Установлено, что голосеменные растения по сравнению с покрытосеменными характеризуются более коротким периодом между опылением и оплодотворением (Kordyum, 1978).

Значительная часть покрытосеменных растений до сих пор представлена SI видами. На стыке требований прогрессивной эволюции и законов сохранения дальнейшее развитие систем семенного размножения покрытосеменных растений сопряжено с постепенным уменьшением доли SI видов, что доказано частыми переходами от SI к SC (Igic et al., 2008). Поскольку причина редукции заложена в природе самого процесса, то утрата SI видов необратима. Дальнейшее сокращение SI видов и продолжающееся развитие от самонесовместимости к самосовместимости (De Nettancourt, 2001; Igic et al., 2008; Zhao et al., 2022) дают основание рассматривать увеличение численности SC видов как одно из генеральных направлений эволюции систем размножения покрытосеменных растений (Agadzhanyan, 1992). Немаловажным фактом является то, что в условиях усиливающегося антропогенного прессинга и изменения климата SC виды, как более стрессоустойчивые, будут иметь адаптивное и селективное преимущество. В отношении сосны обыкновенной отметим: несмотря на то, что генетическая система несовместимости вида находится на более раннем этапе эволюционного развития, полученные данные свидетельствуют, что ее эффективность по предотвращению самоопыления очень высокая. К концу эмбриогенеза она удаляет из репродуктивного процесса более 90% инбредных генотипов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Электронно-микроскопические данные, результаты 2-х и 12-летнего опыта по самоопылению свидетельствуют, что природа инбридинговой депрессии у сосны обыкновенной обусловлена действием генетической системы несовместимости, которая находится на более ранней, чем у покрытосеменных растений стадии эволюционного развития. Показано, что ее организация уже на данном этапе имеет все потенции для дальнейшего развития и совершенствования, прослеживается прямая связь с генетической системой несовместимости покрытосеменных растений.

При самоопылении интенсивность реакций несовместимости между мужским гаметофитом и нуцеллусом недостаточна, чтобы остановить развитие пыльцевых трубок, и самооплодотворение, как правило, имеет место. В раннем эмбриогенезе реализуется инбридинговая депрессия (несовместимость зародыша и эндосперма), которая отличается высокой эффективностью, удаляя из ре-

продуктивного процесса более 90% инбредных генотипов.

Генетическая система несовместимости выполняет ряд важных функций. Во-первых, адаптирует генотипический состав семян к специфике регионального климата, обеспечивая приспособление сосновых лесов к разным природно-климатическим условиям ареала *Pinus sylvestris* L. и выживание вида в пределах его адаптационных возможностей. Во-вторых, регулирует близкородственные отношения особей в популяциях. В-третьих, осуществляет контроль развития и регулирует отношения между вегетативной и генеративной сферой растений на организменном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Agadzhanian] Агаджанян А.М. 1992. К вопросу об эволюции самонесовместимости у покрытосеменных: генные мутации. — Бот. журн. 77 (1): 19–32.
- Barnes B.V., Bingham R.T., Squillace A.E. 1962. Selective fertilization in *Pinus monticola* Dougl.: Results of additional tests. — *Silvae Genet.* 11: 103–111.
- [Belostotskaya] Белостоцкая С.Х. 1979. Особенности развития мужского и женского гаметофитов сосны обыкновенной при внутри- и межвидовой гибридизации. — *Лесоведение.* 5: 61–72.
- Bramlett D., Popham T.W. 1971. Model relating unsound seed and embryonic lethal alleles in self-pollinated pines. — *Silvae Genet.* 20: 237–268.
- De Nettancourt D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Berlin. Springer-Verlag. 230 p.
- De Nettancourt D. 2001. Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants. Berlin. Heidelberg. Springer-Verlag. 332 p.
- Dogra P.D. 1967. Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in Pinaceae. — *Stud. For. Suec.* 5: 1–97.
- East E.M. 1929. Self-sterility. *Bibliogr. Genet.* 5: 331–368.
- Ferrer M.M., Good S.V. 2012. Self-sterility in flowering plants: preventing self-fertilization increases family diversification rates. — *Ann. Bot.* 110 (3): 535–553. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs124>
- Forschell C.P. 1974. The development of cones and seeds in the case of self- and crosspollination in *Pinus sylvestris* L. — *Medd. Stat. Storsk. -inst.* 43: 3–42.
- Franklin E.C. 1970. Survey of mutant forms and inbreeding depression in species of the family of Pinaceae. — *USDA Forest Service Res. Paper.* SE-61: 1–21.
- Franklin-Tong V.E. 2008. Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms. Berlin. Heidelberg. 313 p.
- Hagman M., Mikkola L. 1963. Observation on cross-, self- and intraspecific pollination in *Pinus peuce* Griseb. — *Silvae Genet.* 12 (3): 73–79.
- Igic B., Lande R., Kohn J. 2008. Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. — *Int. J. Plant Sci.* 169 (1): 93–104. <https://doi.org/10.1086/523362>
- [Isakov, Semerikov] Исаков Ю.Н., Семериков В.Л. 1997. Связь генотипа по некоторым аллозимным локусам и способности к самоопылению у сосны обыкновенной. — *Генетика.* 33 (2): 274–276.
- Johnson L. 1945. Reduced vigor, chlorophyll deficiency and other effects of self-fertilization in *Pinus*. — *Can. J. Res.* 23: 145–149.
- Konar R.N. 1958. A qualitative survey of the aminoacids and sugars in the developing female gametophyte and embryo of *Pinus roxburghii* Sar. — *Phytomorphology.* 8: 168–173.
- [Kordyum] Кордюм Е.Л. 1978. Эволюционная цитозмбриология покрытосеменных растений. Киев. 219 с.
- Koski V. 1971. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. — *Commun. Inst. For. Fenn.* 16: 1–30.
- [Kotelova] Котелова Н.В. 1956. Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и семянцев сосны обыкновенной. — *Науч.-техн. информ. МЛТИ.* 20: 1–74.
- [Kotelova, Khromova] Котелова Н.В., Хромова Л.В. 1974. К вопросу об опылении и росте пыльцевых трубок у двуххвойных сосен при ксеногамии. — *В кн. Физиология, селекция и озеленение городов.* М. 51: 44–50.
- [Kozubov et al.] Козубов Г.М., Тренин В.В., Тихова М.А., Кондратьева В.П. 1982. Репродуктивные структуры голосеменных (Сравнительное описание). Л. 104 с.
- [Kuznetsova] Кузнецова Н.Ф. 1991. Развитие мужского гаметофита сосны обыкновенной при самоопылении и свободном опылении. — *Лесоведение.* 3: 27–33.
- [Kuznetsova] Кузнецова Н.Ф. 1996. Генетическая система несовместимости и ее проявление у сосны обыкновенной. — *Лесоведение.* 5: 27–33.
- [Kuznetsova] Кузнецова Н.Ф. 2009. Влияние климатических условий на проявление признака самофертильности у сосны обыкновенной. — *Экология.* 5: 390–395. <https://doi.org/10.1134/S1067413609050105>
- Kuznetsova N.F. 2012. Self-fertility in Scots pine as a system for regulating close relationships and species survival in an adverse environment. — In: *Advances in Genetics Research.* Vol. 9. New York. P. 83–106.
- [Kuznetsova, Isakov] Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н. 1987. Ультраструктурные аспекты физиологической несовместимости у сосны обыкновенной. — *Лесоведение.* 3: 11–16.
- [Kuznetsova, Mashkina] Кузнецова Н.Ф., Машкина О.С. 2011. Реакция на стресс и ее последствие в онтогенезе и при смене поколений. — *Хвойные бореальной зоны.* 28 (1–2): 83–90.
- Lewis D. 1944. Incompatibility in plants. — *Nature (London).* 153 (3889): 575–578.
- [Maletskiy, Denisova] Малецкий С.И., Денисова Э.В. 1974. Перспективы использования инкухт-метода в селекции диплоидных и тетраплоидных форм сахарной свеклы. — В кн. Теоретические и практические проблемы полиплоидии. М. С. 5–13.
- [Mashkina et al.] Машкина О.С., Кузнецова Н.Ф., Исаков Ю.Н., Буторина А.К. 2009. Самофертильность у сосны обыкновенной как один из механизмов ее устойчивости к химическим мутагенам. — *Экология.* 6: 423–428.
- Mergen F., Burley J., Furnival G.M., Furnival G.M. 1965. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Monch) Voss after self-, cross-, and mind-pollination. — *Silvae Genet.* 14 (6): 188–194.
- Park Y.S., Fowler D.P. 1984. Inbreeding in black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.): self-fertility, genetic load and performance. — *Can. J. For. Res.* 14 (1): 17–21. <https://doi.org/10.1139/x84-003>
- [Poddubnaya-Arnol'di] Поддубная-Арнольди В.А. 1976. Цитозмбриология покрытосеменных. Основы и перспективы. М. 508 с.

- [Pozhidaeva, Isakov] Пожидаева И.Н., Исаков Ю.Н. 1989. Цитогенетический анализ деревьев сосны обыкновенной, контрастных по уровню самофертильности — Генетика. XXV (4): 674–682.
- Rea A.C., Nasrallah J.B. 2008. Self-incompatibility systems: barriers to self-fertilization in flowering plants. — *Int. J. Dev. Biol.* 52 (5–6): 627–636. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072537ar>
- Remington D.L., O'Malley D.M. 2000. Whole-genome characterization of embryonic stage inbreeding depression in a selfed loblolly pine family. — *Genetics*. 155 (1): 337–348. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.1.337>
- Sarvas R. 1962. Investigation of the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — *Commun. Inst. For. Fenn.* 53: 1–198.
- Singh H. 1978. Embryology of Gymnosperms. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Vol. XII. Berlin-Stuttgart. 302 p.
- [Surikov] Суриков И.М. 1991. Несовместимость и эмбриональная стерильность растений. М. 220 с.
- [Svintsova] Свинцова В.С. 2002. Характер изменчивости признаков репродуктивной сферы *Pinus sylvestris* L. в условиях среднерусской лесостепи (Воронежская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 22 с.
- Tury J. 1959. Callose formation in pollen tube and incompatibility. — *Biol. Plantarum*. 1: 192–198.
- [Vishnyakova] Вишнякова М.А. 1989. Структурно-функциональные основы самонесовместимости у цветковых растений. — *Бот. журн.* 74 (2): 137–152.
- Williams C.G., Auckland L.D., Reynolds M.M., Leach K.A. 2003. Overdominant lethals as part of the conifer embryo lethal system. — *Heredity (Edinb)*. 91 (6): 584–582. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800354>
- Williams C.G., Savolainen O. 1996. Inbreeding depression in conifers: implication for breeding strategy. — *For. Sci.* 42: 143–147. <https://doi.org/10.1093/FOR-SCIENCE%2F42.1.102>
- Zhao H., Zhang Y., Zhang H., Song Y., Zhao F., Zhang Y., Zhu S., Zhang H., Zhou Z., Guo H., Li M., Li J., Gao Q., Han Q., Huang H., Copsey L., Chen H., Coen E., Zhang Y., Xue Y. 2022. Origin, loss and retain of self-incompatibility in angiosperm. — *Plant Cell*. 34 (1): 579–596. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab266>

Response of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) to Inbreeding, and Its Characterization as an Element of Incompatibility System

N. F. Kuznetsova^{a, #}

^a All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
Lomonosov Str., 105, Voronezh, 393087, Russia

[#] e-mail: nfsenyuk@mail.ru

The results of the study of seed reproduction systems of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under self-pollination and open-pollination are summarized (2- and 12-year experiment on self-pollination; electron microscopy). It was shown that in optimal years the generative sphere of pine is in equilibrium, with the populations being characterized by a minimum level of self-fertility ($R_{sf} = 0.13–0.14$). The ratio between self-sterile, partly self-fertile and self-fertile forms is 8ss : 4psf : 1sf, the proportion of inbred progeny is 7–8%. It was found that self-pollination partially reduces cone yield and increases the share of empty seeds. During self-pollination, the incompatibility of the self-sterile forms is ultrastructurally manifested in formation of the isolation zone at the border of pollen tube and nucellus, or of the embryo and endosperm. In early embryogenesis, the isolation zone between embryo and endosperm reaches a diameter of 1–2 cells, indicating the intensity of incompatibility processes. It has been shown that in slightly anomalous (cold or warm) and dry years the level of self-fertility increases in proportion to the strength of weather stress, and the sample structure changes. The share of inbred progeny increases from 1/12 in optimal years to 1/9, 1/5 and 1/3, in cold and warm, moderately dry and severely dry years, respectively. This confirms the participation of inbreeding in the adaptation of the seed gene pool to the habitat. The organization of the genetic incompatibility system in the pine and its changes in the transition from gymnosperms to angiosperms are discussed.

Keywords: Scots pine, generative sphere, self-pollination, open pollination, self-fertility, incompatibility

REFERENCES

- Agadzhanyan A.M. 1992. To a question on evolution of self-incompatibility in Angiosperms: gene mutation. — *Bot. Zhurn.* 77 (1): 19–32 (In Russ.).
- Barnes B.V., Bingham R.T., Squillace A.E. 1962. Selective fertilization in *Pinus monticola* Dougl.: Results of additional tests. — *Silvae Genet.* 11: 103–111.
- Bramlett D., Popham T.W. 1971. Model relating unsound seed and embryonic lethal alleles in self-pollinated pines. — *Silvae Genet.* 20: 237–268.
- Belostotskaya S.N. 1979. Peculiarities of male and female gametophyte development in intra- and interspecific hybridization. — *Russian Forest Sciences*. 5: 61–72 (In Russ.).
- De Nettancourt D. 1977. Incompatibility in Angiosperms. Berlin. Springer-Verlag. 230 p.
- De Nettancourt D. 2001. Incompatibility and incongruity in wild and cultivated plants. Berlin. Heidelberg. Springer-Verlag. 332 p.
- Dogra P.D. 1967. Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in Pinaceae. — *Stud. For. Suec.* 5: 1–97.
- East E.M. 1929. Self-sterility. — *Bibliogr. Genet.* 5: 331–368.

- Ferrer M.M., Good S.V. 2012. Self-sterility in flowering plants: preventing self-fertilization increases family diversification rates. — *Ann. Bot.* 110 (3): 535–553. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs124>
- Forschell C.P. 1974. The development of cones and seeds in the case of self- and crosspollination in *Pinus sylvestris* L. — *Medd. Stat. Stog. Storsk. inst.* 43: 3–42.
- Franklin E.C. 1970. Survey of mutant forms and inbreeding depression in species of the family Pinaceae. — *USDA Forest Service Res. Paper.* SE-61: 1–21.
- Franklin-Tong V.E. 2008. Self-incompatibility in flowering plants: evolution, diversity and mechanisms. Berlin. Heidelberg. 313 p.
- Hagman M., Mikkola L. 1963. Observation on cross-, self- and intraspecific pollination in *Pinus peuce* Griseb. — *Silvae Genet.* 12 (3): 73–79.
- Isakov Yu.N., Semerikov V.L. 1997. Relationship of genotype for some allozyme loci and ability for self-pollination in Scots pine (*Pinus sylvestris*). — *Russian Journal of Genetics.* 33 (2): 213–215 (In Russ and Engl.).
- Johnson L. 1945. Reduced vigor, chlorophyll deficiency and other effects of self-fertilization in *Pinus*. — *Can. J. Res.* 23: 145–149.
- Konar R.N. 1962. A qualitative survey of the aminoacids and sugars in the developing female gametophyte and embryo of *Pinus roxburghii* Sar. — *Phytomorphology.* 8: 168–173.
- Kordyum E.L. 1978. Evolutionary cytoembryology of angiosperms. Kiev. 220 p. (In Russ.).
- Koski V. 1973. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. — *Commun. Inst. For. Fenn.* 16: 1–30.
- Kotelova N.V. 1956. Influence of self-pollination and cross-pollination on the quality of seeds and seedlings of Scots pine. — *Scientific and technical information.* Moscow. Vol. 20. P. 1–74 (In Russ.).
- Kotelova N.V., Khromova L.V. 1974. K voprosu ob opylenii i roste pyl'tsevykh trubok u dvukhkhvoynykh sosen pri ksenogamii [To the question about the pollination and pollen the growth in the two-needles pines at the xenogamy]. — In: *Physiology, breeding and gardening of cities.* Moscow. Vol. 51. P. 44–50 (In Russ.).
- Kozubov G.M., Trenin V.V., Tikhova M.A., Kondratieva V.P. 1982. Reproductive structures of gymnosperms (Comparative description). Leningrad. 104 p. (In Russ.).
- Kuznetsova N.F., Isakov Yu.N. 1987. Ultrastructural aspects of physiological incompatibility in Scots pine. — *Russian Forest Sciences.* 3: 11–16 (In Russ.).
- Kuznetsova N.F. 1991. Development of the male gametophyte of Scots pine in self-pollination and open pollination. — *Russian Forest Sciences.* 3: 27–33 (In Russ.).
- Kuznetsova N.F. 1996. Genetic system of incompatibility and its display in Scots pine. — *Russian Forest Sciences.* 5: 27–33. (In Russ.).
- Kuznetsovs N.F. 2009. Effect of climatic conditions the expression of self-fertility in Scots pine. — *Russian Journal of Ecology.* 5: 390–395 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1067413609050105>
- Kuznetsova N.F., Mashkina O.S. 2011. Stress response and its aftereffects in Scots pine in ontogenesis and during the change of generations. — *Conifers of the Boreal Area.* XXVIII (1–2): 83–90 (In Russ.).
- Kuznetsova N.F. 2012. Self-fertility in Scots pine as a system for regulating close relationships and species survival in an adverse environment. — In: *Advances in Genetics Research.* Vol. 9. New York. P. 83–106.
- Lewis D. 1944. Incompatibility in plants. — *Nature (London).* 153 (3889): 575–578.
- Maletsky S.I., Denisova E.V. 1974. Perspektivy ispol'zovaniya intsukht-metoda v selektsii diploidnykh i tetraploidnykh form sakharnoy svekly [Perspectives of use of incucht-method in selection of diploid and tetraploid forms of sugar beet]. — In: *Theoretical and Practical Problems of Polyploidy.* Moscow. P. 5–13 (In Russ.).
- Mashkina O.S., Kuznetsova N.F., Isakov Y.N., Butorina A.K. 2009. Self-fertility in Scots pine as a mechanism of resistance to chemical mutagens. — *Russian Journal of Ecology.* 40 (6): 399–404 (In Russ. and Engl.). <https://doi.org/10.1134/S1067413609060046>
- Mergen F., Burley J., Furnival G.M., Furnival G.M. 1965. Embryo and seedling development in *Picea glauca* (Monch) Voss after self-, cross-, and mind-pollination. — *Silvae Genet.* 14 (6): 188–194.
- Park Y.S., Fowler D.P. 1984. Inbreeding in black spruce (*Picea mariana* (Mill) B.S.P.): self-fertility, genetic load and performance. — *Can. J. For. Res.* 14 (1): 17–21. <https://doi.org/10.1139/x84-003>
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. 1976. Cytoembryology of angiosperms. Foundation and Perspectives. Moscow. 508 p. (In Russ.).
- Pozhidaeva I.M., Isakov Yu.N. 1989. Cytogenetic analysis of common pine trees contrasting in self-fertility. — *Russian Journal of Genetics.* 25 (4): 674–682 (In Russ.).
- Rea A.C., Nasrallah J.B. 2008. Self-incompatibility systems: barriers to self-fertilization in flowering plants. — *Int. J. Dev. Biol.* 52 (5–6): 627–636. <https://doi.org/10.1387/ijdb.072537ar>
- Remington D.L., O'Malley D.M. 2000. Whole-genome characterization of embryonic stage inbreeding depression in a selfed loblolly pine family. — *Genetics.* 155 (1): 337–348. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.1.337>
- Sarvas R. 1962. Investigation of the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — *Commun. Inst. For. Fenn.* 53: 1–198.
- Singh H. 1978. Embryology of Gymnosperms. Encyclopedia of Plant Anatomy. Vol. XII. Berlin-Stuttgart. 302 p.
- Svintsova V.S. 2002. Character of variability of reproductive traits of *Pinus sylvestris* L. in conditions of Central Russian forest-steppe (Voronezh region): PhD Thesis. Voronezh. 22 p. (In Russ.).
- Surikov I.M. 1991. Incompatibility and embryonal sterility of plants. Moscow. 220 p. (In Russ.).
- Tupy J. 1959. Callose formation in pollen tube and incompatibility. — *Biol. Plantarum.* 1: 192–198.
- Vishnyakova M.A. 1989. Structural and functional bases of self-incompatibility in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 74 (1): 137–152 (In Russ.).
- Williams C.G., Savolainen O. 1996. Inbreeding depression in conifers: implication for breeding strategy. — *For. Sci.* 42: 143–147. <https://doi.org/10.1093/FOR-SCIENCE%2F42.1.102>
- Williams C.G., Auckland L.D., Reynolds M.M., Leach K.A. 2003. Overdominant lethals as part of the conifer embryo lethal system. — *Heredity (Edinb).* 91 (6): 584–582. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800354>
- Zhao H., Zhang Y., Zhang H., Song Y., Zhao F., Zhang Y., Zhu S., Zhang H., Zhou Z., Guo H., Li M., Li J., Gao Q., Han Q., Huang H., Copsey L., Chen H., Coen E., Zhang Y., Xue Y. 2022. Origin, loss and retain of self-incompatibility in angiosperm. — *Plant Cell.* 34 (1): 579–596. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab266>

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

НОВЫЕ ВИДЫ ПРЕСНОВОДНЫХ РНАЕОРНУТА В ПЕРМИ И ТРИАСЕ СИБИРИ

© 2023 г. Г. Н. Садовников^{1,*}

¹ Российский государственный геолого-разведочный университет
ул. Миклухо-Маклая, 23, Москва, 117997, Россия

*e-mail: sadovnikov.gennady@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.11.2022 г.

После доработки 26.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Род *Mesenteriophyllum*, описанный Т.А. Сикстель в Киргизстане и известный в Австралии и Антарктиде, установлен на Таймырском п-ове. Здесь описан новый вид *Mesenteriophyllum sixtelae* с поперечно-волнистым талломом. Морфологически сходные растения найдены в Средней Сибири. Здесь выделен род *Kotchumdeckia*, который отличается от *Mesenteriophyllum* плоским талломом и широкой уплощенной краевой каймой. Новые виды *Mesenteriophyllum sixtelae*, *Kotchumdeckia borutchinkinae*, *K. clavata*, *K. parallela* различаются формой таллома. Эти растения относятся к Phaeophyta. Встречаются чехлы из Cyanobionta, обраставших талломы Phaeophyta.

Ключевые слова: водоросли, Киргизстан, новые виды, пермь, Таймыр, триас, Сибирь, цианобионты

DOI: 10.31857/S0006813623040087, **EDN:** PARYAZ

Род *Mesenteriophyllum* с двумя видами *M. kotschnevi* Sixtel и *M. serratum* Sixtel описала Т.А. Сикстель (Sixtel, 1959, 1961, 1962) из интервала разреза вблизи границы перми и триаса (мадыгенская свита) в местонахождении Мадыген (Южная Фергана, Киргизия). Более точная возрастная привязка дается разными исследователями по-разному. И.А. Добрускина (Mezozoyskie..., 1980; Dobruskina, 1980; 1995) и вслед за ней многие другие исследователи считали эти отложения ладинско-карнийскими. Рассмотрение этого вопроса выходит за рамки настоящей статьи. Отметим лишь, что присутствие ладинско-карнийских отложений в составе мадыгенской свиты показано достаточно убедительно, но считать бесспорно доказанным отсутствие в ее составе нижнетриасовых и даже верхнепермских отложений нет оснований (Sadovnikov, Orlova, 1989). Систематическое положение рода *Mesenteriophyllum* трактуется по-разному. М.Е. Уайт отметила его в нескольких местонахождениях в Австралии совместно со стеблями плаунообразных и сочла листьями последних, предложив для него название *Cylomeia* (White, 1976, 1981). Листья в ее материалах расположены группами на верхушках безлистных стеблей. Они вполне могут быть водорослями или цианобионтами, нараставшими на стебли плаунообразных. Остатки пресноводных Cyanobionta в Средней Сибири известны (Astafieva et al., 2009). Н.С. Снигиревская (Snigirevskaya, 1989), Б. Бом-

флер, М. Крингс, Т.Н. и Э.Л. Тэйлор (Bomfleur et al., 2011) считали их листьями плаунообразных. Автор и Э.Ф. Орлова нашли *Mesenteriophyllum* в местонахождениях Останцовая-1 и Попутная-5 на Таймыре (Sadovnikov, Orlova, 1990; Sadovnikov, 2007, 2015б). А.А. Боручинкина нашла похожие растения в верхней перми в местонахождениях Кочумдек-1, 2 на правом берегу р. Нижняя Тунгуска в Средней Сибири (Sadovnikov, 2014б, 2016). Обобщение перечисленных данных и использование цифрового фотографирования позволяют по-иному осмыслить имеющийся материал.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Положение местонахождений показано на рис. 1. Адреса и палеонтологическая характеристика сибирских местонахождений приведены ниже. Все расстояния указываются по прямой. В скобках приведено число экземпляров.

Кочумдек-2 — правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен). В основании местонахождения Кочумдек-2 (зах. 8/2; здесь и ниже сокращение “зах.” означает “захоронение”) встречены двусторонки *Palaeonodonta biltchanica* Malovetskaja (более 40) (определения И.М. Маловецкой). Примерно в 1 м выше (зах. 8/5) встречены растения *Paracalamites* sp. (3), *Equisetites* sp. (1), *Neocalamites* sp. (1), *Neokoretrophyllites linearis* (Prynada) Rad-

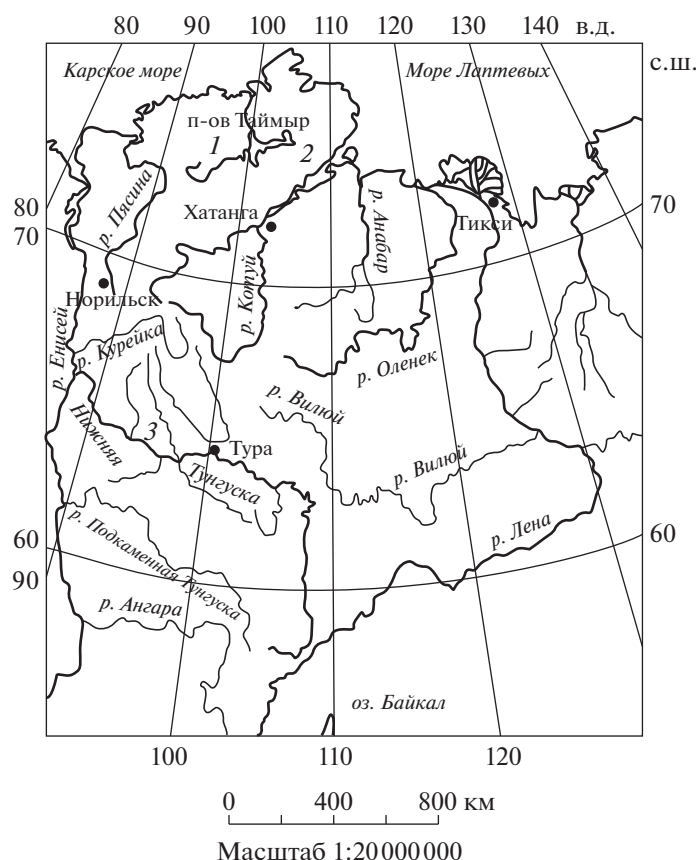


Рис. 1. Карта расположения местонахождений родов *Mesenteriophyllum* и *Kotchumdeckia*: 1 – Попутная-5 (Садовников Г.Н., 1979); 2 – Останцовая-1 (Орлова Э.Ф., Садовников Г.Н., 1978); 3 – Кочумдек-1 (Боручинкина А.А., 1965), Кочумдек-2 (Боручинкина А.А., 1960).

Fig. 1. Map of the localities of the genera *Mesenteriophyllum* and *Kotchumdeckia*: 1 – Poputnaya-5 (G.N. Sadovnikov, 1979); 2 – Ostantsovaya-1 (E.F. Orlova, G.N. Sadovnikov, 1978); 3 – Kochumdek-1 (A.A. Boruchinkina, 1965), Kochumdek-2 (A.A. Boruchinkina, 1960).

czenko (1), *Radicites* sp. (1), *Todites* sp. (1), *Acrostichides* sp. (1), *Boweria taimurica* Sadovnikov (11), *Pecopteris* sp. (9), *Yavorskyia radczenkovi* Schvedov (6), *Carpolithes* sp. (1). В 11 м выше (зах. 8/14) найдены конхостраки *Cyclotunguzites gazimuri* (Novojilov). В этих трех захоронениях *Kotchumdeckia* не встречается. Далее на протяжении 12 м разреза встречено шесть захоронений растений. В двух (8/16 и 8/20) *Kotchumdeckia* не встречены. В остальных встречены: *Kotchumdeckia* spp. (1), *Paracalamites* sp. (4), *Schizoneura altaica* Radczenko et Vladimirovich (1), *Radicites* sp. (2), *Glossophyllum* sp. vel *Yavorskyia* sp. (2) (зах. 8/15); *Kotchumdeckia* spp. (2) *Paracalamites* sp. (5), *Equisetites* sp. (2), *Cladophlebis* cf. *kaoiana* Sze (1), *Yavorskyia* sp. (11) (зах. 8/17); *Kotchumdeckia* spp. (8), *Paracalamites* sp. (1), *Equisetites* sp. (3) (зах. 8/19); *Kotchumdeckia* spp. (3) *Paracalamites* sp. (10), *Radicites* sp. (121), *Sphenopteris* aff. *trisecta* Schvedov (2), *Sphenopteris* sp. (4), *Pecopteris* sp. (1), *Cladophlebis crenulata* Kiritchkova (7), *Glossophyllum* sp. (15) (зах. 8/21).

Останцовая-1 – правый берег р. Чернохребетная ниже ее безымянного правого притока в 3.5 км выше устья р. Останцовая (правый приток в 23 км от устья). Нижний триас, фадьюкудинская свита. Совместно с *Kotchumdeckia* (9) (в том же захоронении) встречены: *Lycoderma* sp. (4), *Pleuromeia taimurica* Sadovnikov (61), *Tomiostrabus migayi* (Schvedov) Sadovnikov (27), *Tundrodendron* (?) sp. (35), *Radicites* sp. (1), *Polypodiopsida* gen. indet. (2). В другом слое того же местонахождения встречены конхостраки (определения Орловой): *Cornia* sp. (2), *Lioestheria propinqua* Novojilov (2), *Pseudestheria putjatinensis* Novojilov (9), *Pseudestheria* sp. (7), cf. *Cyclotunguzites gutta* (Lutkevich) (1), *Sphaerestheria ovata* Novojilov (3), *Glyptoasmussia quadrata* Novojilov (16), *Loxomicroglypta nodosa* Novojilov (2), *L. subcircularis* Chernyshev (14), *Brachystheria kotschekovi* Novojilov (2), *B. taimyrensis* Novojilov (3), *Estheriina* sp. (2).

Попутная-5 – р. Больш. Боотанкага (здесь и ниже родовые окончания прилагательных в иноязычных географических названиях сокращены в

связи с невозможностью определить их грамматический род) в 9 км ниже устья р. Попутная.

Совместно с *Kotchumdeckia* встречаются растения: *Cladophlebis nebbensis* (Brongniart) Nathorst (4), *Yavorskyia* sp. (21), *Glossophyllum* (?) sp. (4), *Brachyphyllum* (vel *Elatides*) sp. (2), *Elatocladus pachyphyllum* Prynada (34), *Pityophyllum longifolium* (Nathorst) Moeller (24).

Все оригиналы хранятся в Научно-вспомогательном фонде Государственного Дарвиновского Музея г. Москвы (ГДМ НВФ).

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ

В статье описываются следующие новые виды растений:

1. *Mesenteriophyllum sixtelae* Sadovnikov
2. *Kotchumdeckia borutchinkinae* Sadovnikov
3. *K. clavata* Sadovnikov
4. *K. parallela* Sadovnikov

ОТДЕЛ OCHROPHYTA

КЛАСС РНАЕОРНУТА

ПОРЯДОК LAMINARIALES

Таллом плоский, узко-булавовидный или линейный. Края ровные или слегка волнистые. Имеется срединный пучок проводящих клеток.

Многочеточность, листовидный таллом с ризоидами, наличие пучка удлиненных тонкостенных клеток с порами позволяют отнести эти растения к порядку Laminariales класса Phaeophyta отдела Ochrophyta.

Род *Mesenteriophyllum* Sixtel, 1959

Mesenteriophyllum: Sixtel, 1959. табл. 2, фиг. 3; Sixtel, 1961, с. 156, рис. 5, 6; Sixtel, 1962. с. 398, 400, табл. 29, фиг. 1–10; рис. 47–48.

Типовой вид — *Mesenteriophyllum kotschnevi* Sixtel. Пермь или триас (мадыгская свита). Мадыген, Южная Фергана.

Видовой состав. *Mesenteriophyllum kotschnevi* Sixtel, *M. serratum* Sixtel, пермь (?) — триас Киргизстана, *M. sixtelae* Sadovnikov, нижний триас Таймыра.

Mesenteriophyllum sixtelae Sadovnikov, sp. nov. (рис. 2)

Mesenteriophyllum sp.: Sadovnikov, 2015, с. 23.

?*Taeniopteris plicata*: Sixtel, 1962, с. 362–363, таб. XXV, фиг. 7, рис. 34 в тексте

?*Taeniopteris spathulata*: Dobruskina, 1995, pl. XXX, fig. 11–16.

Название вида — по имени палеоботаника, известного специалиста по флоре и стратиграфии



Рис. 2. Фрагмент таллома *Mesenteriophyllum sixtelae* (фото в воде): видны срединный пучок, поперечные складки таллома, очень узкая уплощенная краевая кайма справа (слева она закрыта деформированной при захоронении возвышающейся средней частью таллома). П-ов Таймыр, правый берег р. Чернохребетная в 3.5 км выше устья р. Останцовая, нижний триас. Обр. ГДМ НВФ № 8597. Размер линейки 2 мм.

Fig. 2. Fragment of the *Mesenteriophyllum sixtelae* thallus (photo in water): the median bundle, transverse folds of the thallus, a very narrow flattened marginal border on the right are visible (on the left the latter is covered by elevated middle part of the thallus deformed during burial). Taymyr Peninsula, right bank of the Chernokhrebetnaya River 3.5 km above the mouth of the Ostantsovaya River, Lower Triassic. GDM NVF No. 8597. Scale bar: 2 mm.

мезозоя Средней Азии и Ирана Т.А. Сикстель, установившей род *Mesenteriophyllum*.

Голотип — ГДМ НВФ №8597; п-ов Таймыр, правый берег р. Чернохребетная в 3.5 км выше устья р. Останцовая (правый приток р. Чернохребетная в 23 км от устья по прямой); нижний триас. Изображен в Садовников, 2015, с. 23. Обозначен здесь.

Диагноз. Таллом линейный, с узкой поперечной волнистостью. Края гладкие или слегка волнистые, с очень узкой уплощенной краевой каймой. Срединная зона широкая, прямая, четко очерченная.

Thallus linear, with a narrow transverse undulation. Edges smooth or slightly wavy, with a very narrow flattened marginal border. The median zone wide, straight, clearly outlined.

Описание (рис. 2). Все образцы представляют собой фрагменты средних частей талломов длиной 16–22 мм и шириной 2–6 мм с параллельными или слабо сходящимися ровными краями.

Вдоль края проходит узкая (около 0.5 мм), но четкая уплощенная кайма. Пластина таллома между осевой зоной и каймой смята в симметричные параллельные поперечные складки (3–4 складки на 5 мм длины пластинки). Около самой каймы анадромные (?) края складок чуть отклонены в одну сторону (вероятно, к верхушке).

Вне таллома выделяется не имеющая четкого внешнего ограничения узкая зона тонких светлых полосок без четкого контура. Они расположены примерно по нормали к краю таллома. Это могли быть волоски, отходящие от таллома, либо следы нараставших на таллом полностью разложившихся нитчатых водорослей.

Сравнение. От типового вида *Mesenteriophyllum kotschnevi* этот вид отличается наличием очень узкой уплощенной каймы вдоль края таллома и иным характером поперечной складчатости. У типового вида складки широкие, конические, склоны каждой складки не параллельны друг другу. У *M. sixtelae* складки узкие, с параллельными склонами.

Распространение. Нижний триас.

Материал. Останцовая-1 (9 экз.); Попутная-5 (1 экз.). Совместно с *Mesenteriophyllum sixtelae* встречаются *Dzergalanella* sp. и *Tundrodendron* (?) sp. (Останцовая-1), *Glossophyllum* sp. (Попутная-5).

Род *Kotchumdeckia* Sadovnikov, gen. nov.

Диагноз. Таллом плоский, узко-булавовидный или линейный. Края гладкие или слегка волнистые. По краям сглаженная кайма. Срединный пучок проводящей ткани широкий, прямой, или изогнутый, четко очерченный.

Thallus flat, narrowly club-shaped or linear. Edges smooth or slightly wavy. Along the edges, there is a flattened border. The median bundle of conductive tissue wide, straight or curved, clearly outlined.

Типовой вид — *Kotchumdeckia borutchinkinae* Sadovnikov, обозначен здесь, Средняя Сибирь, Россия, терминальная пермь.

Название — по реке Кочумдек — большому правому притоку р. Нижняя Тунгуска в Эвенкии (Средняя Сибирь).

Сравнение. От морфологически близкого рода *Mesenteriophyllum* Sixtel отличается плоским талломом, сглаженной краевой каймой.

Видовой состав: *Kotchumdeckia borutchinkinae* Sadovnikov, *K. clavata* Sadovnikov, *K. parallela* Sadovnikov.

Kotchumdeckia borutchinkinae Sadovnikov,
sp. nov. (рис. 3)

Название — в честь автора находки А.А. Бору-чинкиной, геолога-съемщика, стратиграфа, первооткрывателя многочисленных местонахожде-

ний ископаемых растений и беспозвоночных терминальной перми Сибири.

Голотип — ГДМ НВФ № 16021/5; Сибирская платформа, басс. р. Нижняя Тунгуска, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен); верхняя пермь, гагарьеостровский горизонт, экозона *Cordaite clercii* ... *Concinella concinna curta*; зона *Clarkina subcarinata*; обозначен здесь (рис. 3).

Диагноз. Таллом плоский, сужающийся к основанию. Срединный пучок слегка извилистый, с нечеткими границами. Уплощенная краевая кайма четко очерчена.

Thallus flat, tapering toward the base. The median bundle slightly sinuous, its boundaries not always distinct. Flattened marginal border clearly outlined.

Описание (рис. 3). Таллом плоский, от основания слабо расширяется и затем становится параллельнокрайним, длиной более 40 мм, шириной 8 мм. Срединный пучок шириной 1.5–2.5 мм, слабо извилистый, приближается то к одному краю, то к другому. Границы его не всегда четкие. Выделяются темно-коричневая внутренняя часть (около одной трети ширины) и более светлая коричневая внешняя часть. Пучок состоит из четырех или пяти продольных рядов удлинённых тонкостенных клеток шириной около 0.4–1.0 мм, поперечные границы между которыми обычно четко не видны.

На отдельных участках таллома между срединной зоной и краевой каймой видны клетки. Обычно они около 200 мкм в поперечнике, полигональные, изометричные, расположены беспорядочно. Иногда клетки образуют двойные ряды, которые разделены сильнее утолщенными прямыми стенками, направленными под углом около 150° к оси таллома в нижней его части и около 30° — в верхней (рис. 3, 2, 3). В двойных рядах клетки прямоугольно-пятиугольные. Основаниями пятиугольников служат утолщенные стенки. Поперечные стенки перпендикулярны им. Посредине двойного ряда проходит зигзагообразная перегородка, разделяющая ряды. Уплощенная краевая кайма шириной 1.5–2.5 мм очень хорошо выражена, четко отграничена. Она подразделяется на две зоны, из которых внешняя более широкая.

Замечания. Вне таллома выделяется не имеющая четкого внешнего ограничения зона (шириной до 6 мм) тонких светлых полосок без четкого контура. Они расположены примерно по нормали к краю таллома, изгибаются, иногда разветвляются. Это могли быть волоски, отходящие от таллома, либо следы нараставших на таллом полностью разложившихся нитчатых водорослей.

Как правило, внутри проводящего пучка высших растений, если там что-то удастся увидеть, видна ксилема с разными типами утолщений, а тонкостенная флоэма диагностируется условно по положению в проводящем пучке (Sadovnikov,

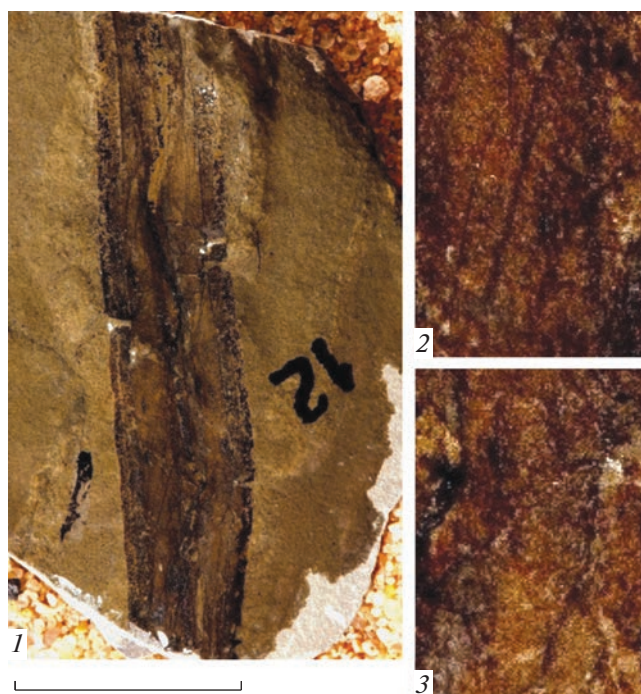


Рис. 3. *Kotchumdeckia borutchinkinae* (фото в воде): 1 — фрагмент таллома (более темная почти вертикальная полоса левее середины кадра) и прилегающий к нему более светлый чехол цианобионтов; на талломе слева и справа хорошо видны каймы вдоль его краев и срединная зона; внизу и в средней части на ней частично сохранилась фитолейма; вверху фитолеймы почти нет, и видно, что срединная зона состоит из нескольких групп удлинённых клеток; их продольные стенки видны достаточно хорошо, поперечные — не всегда; 2—3 — клетки таллома между срединным пучком проводящей ткани и краевой каймой.

Сибирская платформа, басс. р. Нижняя Тунгуска, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен). ГДМ НВФ №16021/5. Размер линейки: для фиг. 1 — 4 мм, для фиг. 2—3 — 1 мм.

Fig. 3. *Kotchumdeckia borutchinkinae* (photo in water): 1 — thallus fragment (a darker almost vertical stripe to the left of the middle of the image) and an adjacent lighter Cyanobionta cover; on the thallus on the left and right, the borders along its edges and the median zone are clearly visible; in its base and middle part, the phytolima is partially preserved on it; in the upper part, there is almost no phytolima, and it can be seen that the median zone consists of several groups of elongated cells; their longitudinal walls are visible quite well, the transverse ones — not always; 2—3 — thallus cells between the median bundle of conductive tissue and the marginal border.

Siberian platform, Lower Tunguska River basin, right bank of the Kochumdek River 58 km from the mouth (15 km northwest of the Khaimken River mouth). GDM NVF No. 16021/5. Scale bar: 1 — 4 mm; 2, 3 — 1 mm.

1971, 1983, 2022; Kelber, Hansch, 1995). Отсутствие у *Kotchumdeckia* даже следов ксилемы свидетельствует о том, что это водоросль.

Распространение. Верхняя пермь. Гагарьеостровский горизонт, экозона *Cordaitea clercii* ... *Concinella*

concinna curta; зона *Clarkina subcarinata*; верхнедегалинская подсвита (Sadovnikov, 2007, 2015 а).

Материал. Кочумдек-2 (1 экз., кроме этого, в местонахождении встречено 14 остатков *Kotchumdeckia* без видовой идентификации, часть которых может принадлежать *K. borutchinkinae*).

Kotchumdeckia clavata Sadovnikov, sp. nov. (рис. 4)

Название — по форме таллома: от *clavatus* лат. — булабовидный.

Голотип — ГДМ НВФ №16614/2; Сибирская платформа, басс. р. Нижн. Тунгуска, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен); экозона *Cordaitea clercii* ... *Concinella concinna curta*; зона *Clarkina subcarinata*; верхнедегалинская подсвита; обозначен здесь.

Диагноз. Таллом плоский, булабовидный, расширенный в нижней части, в верхней части с параллельными краями. Внизу от таллома отходят ризоиды. Срединный пучок прямой, четкий. Уплощенная краевая кайма шириной до 1 мм выражена не везде.

Thallus flat, club-shaped, widened in the lower part, linear with parallel margins in the upper part. Rhizoids extend from the thallus in its lower part. The median bundle straight, distinct. Flattened marginal border up to 1 mm width is not expressed everywhere.

Описание (рис. 4). Таллом плоский булабовидный, длиной более 80 мм. Вверху он параллельно-крайний, шириной 8–10 мм, ближе к основанию имеет ширину 10–15 мм, затем снова сужается. В нижней части от таллома отходят под углом около 60° редкие изогнутые ризоиды (?) диаметром в основании около 0.2 мм и длиной около 5 мм. Срединный пучок широкий, прямой, четкий, шириной около 0.4 мм. На одном участке сохранившейся фитолеймы на боковой стенке видны два почти продольных ряда пор (рис. 4, 3). Уплощенная краевая кайма шириной до 2 мм выражена лишь местами. По ее внешнему краю проходит один ряд вытянутых вдоль края овально-прямоугольных клеток размером около 200 × 400 мкм. Нередко на пластинке вне срединной зоны видны ряды клеток, направленные почти по нормали к средней зоне (редко) или (чаще) под углом около 80° к ней.

Замечания. Вне пластинки таллома выделяется не имеющая четкого внешнего ограничения зона (шириной 20–35 мм) тонких светлых полосок без четкого контура. Намечается нечеткое продольное разделение зоны на две части, внутренняя из которых несколько шире внешней и содержит большее число полосок. Полоски расположены примерно по нормали к краю таллома, изгибаются, очень редко разветвляются. Иногда отмеченные выше ряды клеток на пластинке таллома продолжают в эту зону. Представляется, что эти образования принадлежат не *Kotchumdeckia*, а

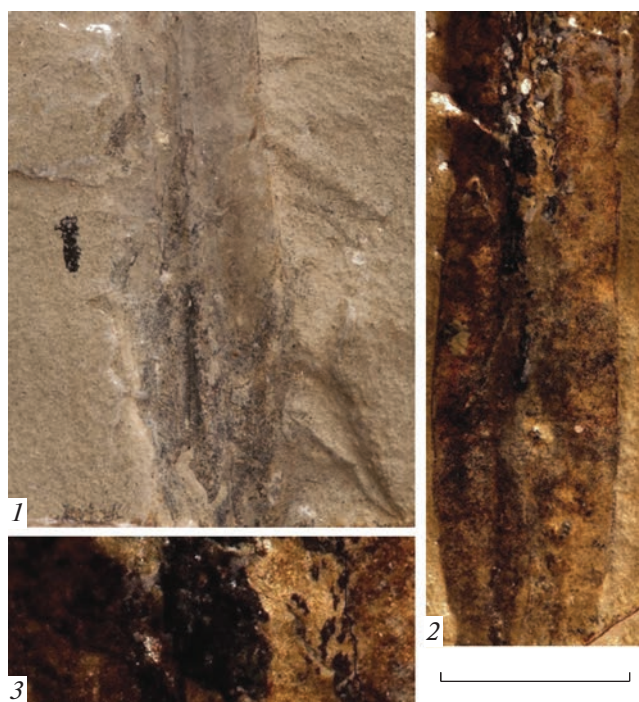


Рис. 4. *Kotchumdeckia clavata* (фото в воде): 1 — фрагмент таллома с ризоидами; видны максимальная ширина таллома в нижней его части, срединная зона. Обр. ГДМ НВФ №16614/2; 2–3 — обр. ГДМ НВФ № 16031: 2 — фрагмент таллома; максимальная ширина таллома в нижней его части; срединная зона, вверху видно, что она состоит из нескольких рядов удлиненных клеток; 3 — фрагмент срединной зоны; на фрагменте фитолеймы (темная часть посередине) видно два почти продольных ряда пор.

Сибирская платформа, басс. р. Нижн. Тунгуска, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен). Размер линейки: для фиг. 1 — 4 мм, для фиг. 2–3 — 1 мм.

прокариотам, обраставшим ее таллом и перекрывавшим его. Обычно это однорядные нити из бочонковидных клеток с прямыми поперечными и выпуклыми боковыми стенками длиной до 800 мкм и шириной 300–400 мкм. Они могут быть очень условно идентифицированы, как *Nostocites* Maslov (Maslov, 1929, 1956).

Распространение. Верхняя пермь. Северодвинский (вишкильский) ярус. Экозона *Cordaites clercii* ...



Рис. 5. *Kotchumdeckia parallela* (фото в воде): 1 — фрагмент таллома и прилегающий к нему более светлый чехол цианобионтов; видны каймы вдоль краев таллома и срединная зона, состоящая из трех — четырех групп удлиненных клеток; их продольные стенки видны достаточно хорошо, поперечные — не всегда; 2 — фрагмент ризоида; обр. ГДМ НВФ № 16614/1. Размер линейки: для фиг. 1 — 4 мм, для фиг. 2–3 — 1 мм.

Сибирская платформа, басс. р. Нижн. Тунгуска, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаимкен).

Fig. 5. *Kotchumdeckia parallela* (photo in water): 1 — thallus fragment and an adjacent lighter cyanobiont cover; the margins along the thallus edges and the median zone consisting of 3–4 groups of elongated cells are visible; their longitudinal walls are visible quite well, the transverse ones — not always; 2 — rhizoid fragment. GDM NVF No. 16614/1. Scale bar: 1 — 4 mm; 2–3 — 1 mm.

Siberian Platform, Lower Tunguska River basin, right bank of the Kochumdek River 58 km from the mouth (15 km northwest of the mouth of the Khaimken River).

Concinella concinna curta; зона *Clarkina subcarinata*; верхнедегалинская подсвита. (Sadovnikov, 2007, 2015a).

Материал. Кочумдек-2 (1 экз., кроме этого, в местонахождении встречены 14 остатков *Kotchumdeckia* без видовой идентификации, часть которых может принадлежать *K. clavata*).

Kotchumdeckia parallela Sadovnikov, sp. nov. (рис. 5)

Название — по форме таллома с параллельными боковыми краями.

Голотип — ГДМ НВФ № 16614/1. Сибирская платформа, правый берег р. Кочумдек в 58 км от устья (в 15 км к северо-западу от устья р. Хаим-

кен); верхняя пермь, экозона *Cordaitea clercii* ... *Concinella concinna curta*; зона *Clarkina subcarinata*; верхнедегалинская подсвита; обозначен здесь.

Диагноз. Слоевище плоское, линейное, с параллельными краями. Срединный пучок прямой, шириной около 1 мм. Плоская краевая кайма хорошо выражена, неширокая (около 1 мм).

Diagnosis. The thallus is flat, linear, with parallel edges. The conducting beam is straight, about 1 mm wide. The flattened marginal border is well expressed, not wide (about 1 mm).

Описание. Таллом плоский, линейный, с параллельными краями, длиной более 45 мм и шириной 4.0–4.5 мм. Пучок проводящей ткани прямой, шириной около 1 мм. Уплощенная краевая кайма хорошо выражена, неширокая (около 1 мм).

Распространение. Верхняя пермь. Северодвинский (вишский) ярус. Экозона *Cordaitea clercii* ... *Concinella concinna curta*; зона *Clarkina subcarinata*; верхнедегалинская подсвита. (Sadovnikov, 2007, 2015a).

Материал. Кочумдек-2 (1 экз., кроме этого, в местонахождении встречено 14 остатков *Kotchumdeckia* без видовой идентификации, часть которых может принадлежать *K. parallela*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Род *Mesenteriophyllum*, описанный Т.А. Сикстель из Киргизстана и известный в Австралии и Антарктиде, установлен на Таймырском п-ове. Здесь описан новый вид *Mesenteriophyllum sixtela* с поперечно-волнистым талломом. Морфологически сходные растения найдены в Средней Сибири. Здесь выделен род *Kotchumdeckia*, который отличается от *Mesenteriophyllum* плоским талломом и уплощенной краевой каймой. Новые виды *Mesenteriophyllum sixtela*, *Kotchumdeckia borutchinkinae*, *K. clavata*, *K. parallela* различаются формой таллома. Эти растения относятся к Phaeophyta. Встречаются чехлы из Cyanobionta, обраставших талломы Phaeophyta.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Sadovnikov G.N., Sapova E.V. 2009. Fossil Bacteria from the Permian-Triassic trappean strata of Siberia. — *Paleontological Journal*. 43 (8): 46–54. <https://doi.org/10.1134/S0031030109080085>

Bomfleur B., Krings M., Taylor E.L., Taylor T.N. 2011. Macrofossil evidence for pleuromeialan lycophytes from the Triassic of Antarctica. — *Acta Palaeontol. Pol.* 56 (1): 195–203.

[Dobruskina] Добрускина И.А. 1980. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. — *Тр. Геол. ин-та АН СССР*. Вып. 346. 164 с.

Dobruskina I.A. 1995. Keuper (Triassic) flora from Middle Asia (Madyen, southern Fergana). — *New Mexico Museum of Natural History*. Albuquerque. 99 p.

Kelber K.-P., Hansch W. 1995. Keuperpflanzen. Die Enttaetselungeiner ueber 200 Millionen Jahre alten Flora. — *Museo. N. 11*. 157 s.

[Maslov] Маслов В.П. 1929. Микроскопические водоросли каменноугольных известняков Донецкого бассейна. — *Изв. Геол. ком.* 48 (10): 1519–1537.

[Maslov] Маслов В.П. 1956. Ископаемые известковые водоросли СССР. — *Тр. Ин-та геол. наук АН СССР*. Вып. 160. 301 с.

[Mezozoyskie...] Мезозойские голосеменные растения СССР (ред. Вахрамеев В.А.). 1980. М. 232 с.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 1971. Окаменелости членистостебельных из тутончанской свиты верхней перми Тунгусского бассейна. — *Бот. журн.* 56 (6): 830–836.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 1983. Новые данные о морфологии и анатомии рода *Kirjamkenia Prynada*. — *Палеонтол. журн.* 4: 76–81.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2007. Эволюция палео-экосистемы пермского вулканического плато Средней Сибири. — *Матер. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”*. К 100-летию Государственного Дарвиновского музея, 17–20 сентября 2007, Москва. М. С. 276–277.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2014б. Возраст сибирских вулканитов по их соотношению с типом границы перми и триаса для неморских отложений. — *Изв. ВУЗов. Сер. геол. и разведка*. 2: 75–78.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2015а. Палеоэкологическая характеристика траппового плато Средней Сибири в конце его формирования (вблизи границы перми и триаса). — *Палеонтол. журн.* 1: 86–94. <https://doi.org/10.7868/S0031031X15010110>

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2015б. Триасовая флора Таймыра. Каталог коллекции Дарвиновского музея. М. 157 с.

[Sadovnikov] Садовников Г.Н. 2016а. Эволюция биомы траппового плато Средней Сибири. — *Палеонтол. журн.* 5: 87–99. <https://doi.org/10.7868/S0031031X16050123>

Sadovnikov G.N. 2022. Distribution of the genus *Dzergalanella* Genkina (Equisetopsida) in the Permian and Triassic of Siberia and Europe. — *Paleontological Journal*. 56 (2): 227–235.

[Sadovnikov, Orlova] Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. 1989. Исследование специальных вопросов биостратиграфии триаса Сибирской платформы как основы для составления сводной легенды геологических карт крупного масштаба. — *Отчет отряда № 30 о результатах работ 1986–1988 гг.* Москва. АГЭ № 3. Кн. 3. Текстовые приложения. 182 с.

[Sadovnikov, Orlova] Садовников Г.Н., Орлова Э.Ф. 1990. Возраст континентальных вулканогенных отложений севера Средней Сибири. — *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 3: 58–70.

[Sixtel] Сикстель Т.А. 1959. Морфологические особенности позднепермских и раннетриасовых растений Южной Ферганы, обусловленные экологическими причинами. — *Тр. III сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва*. Л. С. 166–173.

- [Sixel] Сикстель Т.А. 1961. Представители гигантоптерид и некоторые сопутствующие им растения из Мадыгенской свиты Ферганы. — Палеонтол. журн. 1: 151–158.
- [Sixel] Сикстель Т.А. 1962. Флора поздней перми и раннего триаса в Южной Ферганы. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов. Ташкент. Кн. 1. С. 284–414.
- [Snigirevskaya] Снигиревская Н.С. 1989. Еще раз о статусе рода *Pleuromeia* Corda. Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л. С. 74–88.
- White M.E. 1976. Plant fossils from the north-eastern part of the Canning basin, Western Australia. — Bur. Miner. Rec. Aust. Records. 8: 18.
- White M.E. 1981. *Cylomeia undulata* (Burges) gen et comb. nov., a lycopsid of the Early Triassic strata of the New South Wales. — Rec. Aust. Mus. 33 (16): 723–734.

New Species of Freshwater Phaeophyta in Permian and Triassic of Siberia

G. N. Sadovnikov^{a, #}

^a Russian State University for Geological Prospecting Miklouho-Maclay Str., 23, Moscow, 117997, Russia

[#]e-mail: sadovnikov.gennady@yandex.ru

The genus *Mesenteriophyllum*, described by T.A. Sixel in Kyrgyzstan and known in Australia and Antarctica, is revealed on the Taimyr Peninsula. The new species *Mesenteriophyllum sixtelae* with a transversely wavy thallus is described there. Morphologically similar plants were found in Central Siberia. The genus *Kotchumdeckia* is distinguished there, differing from *Mesenteriophyllum* by a flat thallus and a broad flattened marginal border. The newly described species *Mesenteriophyllum sixtelae*, *Kotchumdeckia borutchinkinae*, *K. clavata*, and *K. parallela* differ in the shape of the thallus. These plants belong to Phaeophyta. There are some Phaeophyta thalli overgrown with Cyanobionta.

Keywords: algae, Kyrgyzstan, new species, Permian, Taimyr, Triassic, Siberia, Cyanobionta

REFERENCES

- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu., Sadovnikov G.N., Sapova E.V. 2009. Fossil Bacteria from the Permian-Triassic trappean strata of Siberia. — Paleontological Journal. 43 (8): 46–54.
<https://doi.org/10.1134/S0031030109080085>
- Bomfleur B., Krings M., Taylor E.L., Taylor T.N. 2011. Macrofossil evidence for pleuromeialean lycophytes from the Triassic of Antarctica. — Acta Palaeontol. Pol. 56 (1): 195–203.
- Dobruskina I.A. 1980. Stratigraficheskiye položeniye florasnyy tolshch triasa Evrazii [Stratigraphical position of flora — bearing deposits Eurasia Triassic]. — Proceed. Geol. Inst. AS SSSR. Vol. 346. 164 p. (In Russ.).
- Dobruskina I.A. 1995. Keuper (Triassic) flora from Middle Asia (Madygen, southern Fergana). — New Mexico Museum of Natural History. Albuquerque. 99 p.
- Kelber K.-P., Hansch W. 1995. Keuperpflanzen. Die Entzaehlung einer ueber 200 Millionen Jahre alten Flora. — Museo. N. 11. 157 s.
- Maslov V.P. 1929. Microscopicheskiye vodorosli kamennougolnykh izvestnyakov Donetskogo basseyna [Microscopical Algae of the Carboniferous limestones of Donetsk basin]. — Proceed. Geol. Com. 48 (10): 1519–1537 (In Russ.).
- Maslov V.P. 1956. Iskopyayemyye izvestkovyye vodorosli SSSR [Fossil carbonaceous Algae of USSR]. — Proceed. Geol. Inst. AS SSSR. Vol. 160. 301 p. (In Russ.).
- Mezozoyiskie golostvennyye rasteniya SSSR [Mesozoic Gymnospermous plants of USSR] (Red. Vakhrameev V.A.). 1980. Moscow. 232 p. (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 1971. Okamenelosti chlenistostebel'nykh iz tutonchanskoy svity verkhney permi Tungusskogo basseyna [Fossils from the Upper Permian of Tunguska basin]. — Bot. Zhurn. 56 (6): 830–836 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 1983. Novyye dannyye o morfologii i anatomii roda Kirjamkenia Prynada [New data about morphology and anatomy genus Kirjamkenia Prynada]. — Paleontological Journal. 4: 76–81 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2007. Evolutsiya paleoekosistemy permskogo vulkanicheskogo plato Sredney Sibiri [Evolution of paleoecosystem of Permian volcanic plateau in Middle Siberian]. — In: "Modern problems of biological evolution". Materials Confer. to Centenary of the Darwin Museum, September, 17–20, 2007, Moscow. P. 276–277 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2014. Vozrast sibirskikh vulkanitov po ikh sootnosheniyu s tipom granitsy permi i triasa dlya nemorskikh otlozheniy [The age of Siberian volcanites in their relation to the type of Permian and Triassic boundary for non-Marine deposits]. — Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Geologiya i razvedka. 2: 75–78 (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2015a. Paleoecological characteristics of the trap plateau of Middle Siberia at the end of its formation (near the Permian-Triassic border). — Paleontological Journal. 1: 86–94.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X15010110>
- Sadovnikov G.N. 2015b. Triasovaya flora Taymyra. Katalog kollektsii Darvinovskogo muzeya. [Triassic flora of Taimyr. Catalogue of the Darwin Museum collection]. Moscow. 157 p. (In Russ.).
- Sadovnikov G.N. 2016. Evolution of the biome of the Middle Siberian trappean plateau. — Paleontological Jour-

- nal. 50 (5): 518–532.
<https://doi.org/10.1134/S0031030116050129>
- Sadovnikov G.N. 2022. Distribution of the genus *Dzergalanella* Genkina (Equisetopsida) in the Permian and Triassic of Siberia and Europe. — *Paleontological Journal*. 56 (2): 227–235.
- Sadovnikov G.N., Orlova E.F. 1989. Issledovanie spetsial'nykh voprosov biostratigrafii triasa Sibirskoy platformy kak osnovy dlya sostavleniya svodnoy legendy geologicheskikh kart krupnogo masshtaba. Otchet otryada 30 o rezultatakh rabot 1986–1988 gg. [Investigation of special issues of Triassic biostratigraphy of the Siberian platform as a basis for compiling a consolidated legend of large-scale geological maps. — Report of the detachment No. 30 on the results of work 1986–1988]. Moscow. ASGE No. 3. Book 3. Text applications. 182 p. (In Russ.).
- Sadovnikov G.N., Orlova E.F. 1990. Vozrast kontinental'nykh vulkanogennykh otlozheniy severa Sredney Sibiri [Age of continental volcanogenic deposits of the north of Middle Siberia]. — *Proceedings of the USSR Academy of Sciences. geological series*. 3: 58–70 (In Russ.).
- Sixtel T.A. 1959. Morfologicheskiye ocobennosti pozdnepermiskikh i rannetriasovykh rasteniy Yuzhnoy Fergany, obuslovlennyye ekologicheskimi prichinami [Morphological features of Late Permian and Early Triassic plants of Southern Fergana, due to environmental reasons]. — *Proceed. III sess. All-Union. paleontol. Soc. Leningrad*. P. 166–173 (In Russ.).
- Sixtel T.A. 1961. Predstaviteli Gigantopterida I nekotoryye soputstvuyushchie im rasteniya iz madygenskoy svity Fergany. [Representatives of gigantopterids and some accompanying plants from the Madygen formation of Fergana]. — *Paleontological Journal*. 50 (1): 151–158 (In Russ.).
- Sixtel T.A. 1962. Flora pozdney permi i rannego triasa v Yuzhnoy Fergane [Flora of the Late Permian and Early Triassic in Southern Ferghana]. — In: “Stratigraphy and paleontology of Uzbekistan and adjacent areas”. Tashkent. Vol. 1. P. 284–414 (In Russ.).
- Snigirevskaya N.S. 1989. Yeshchyo raz o statuse roda *Pleuromeia* Corda. [Once again about the status of the genus *Pleuromeia* Corda]. — In: “Questions of paleofloristics and stratigraphy”. Leningrad. P. 74–88 (In Russ.).
- White M.E. 1976. Plant fossils from the north-eastern part of the Canning basin, Western Australia. — *Bur. Miner. Rec. Aust. Records*. 8: 18.
- White M.E. 1981. *Cylomeia undulata* (Burges) gen et comb. nov., a lycopsid of the Early Triassic strata of the New South Wales. — *Rec. Aust. Mus.* 33 (16): 723–734.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НАХОДКИ НОВЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ
В СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ (КАМЧАТСКИЙ КРАЙ)

© 2023 г. К. И. Скворцов^{1,*}, В. Ю. Нешатаева^{1,**}, В. В. Якубов^{2,***}

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

² Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
просп. 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия

*e-mail: k.i.skvortsov@yandex.ru

**e-mail: vneshatayeva@binran.ru

***e-mail: yakubov@biosoil.ru

Поступила в редакцию 15.01.2023 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Приводятся новые сведения о распространении 8 видов сосудистых растений в Северной Корьякии — материковой части Камчатского края. Новыми для Северной Корьякии являются 5 аборигенных (*Bryanthus gmelinii* D. Don, *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Saxifraga tolmiei* Torr. et Gray) и 3 адвентивных вида (*Galium mollugo* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Linaria vulgaris* Mill.).

Ключевые слова: сосудистые растения, флористические находки, Корьякский округ, Камчатский край

DOI: 10.31857/S0006813623040099, **EDN:** PAXXQW

В течение ряда лет, начиная с 2011 г. Камчатский геоботанический отряд Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН проводит изучение флоры и растительности материковой части Корьякского округа. В результате наших исследований в 2022 г. в Олюторском районе Камчатского края были выявлены новые для региона виды аборигенной и адвентивной флоры. Номенклатура видов приведена по сводке “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” (Kharkevich, 1985–1996) с учетом номенклатурных изменений и дополнений по “Каталогу флоры Камчатки” (Yakubov, Chernyagina, 2004). В аннотированном списке виды приведены в алфавитном порядке. Для каждого вида процитированы этикетки гербарных сборов, подтверждающих новые находки. Цитируемые ниже образцы переданы на хранение в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), ФНЦ Биоразнообразия Восточной Азии ДВО РАН (VLA) и Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (КАМ).

НОВЫЕ ВИДЫ ДЛЯ СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ

Bryanthus gmelinii D. Don — Олюторский р-н, п-ов Олюторский, водораздел рек Аничкланваям и Яхины, N 60°20'33.1", E 170°2'38.0", ~263 м над ур.

м., кустарничково-лишайниковая горная тундра, обильно, 6 VIII 2022, В.Ю. Нешатаева, К.И. Скворцов (LE; дублет — КАМ). Первая находка в материковой части Камчатского края и самая северная находка на Дальнем Востоке. Ближайшее местонахождение — на острове Верхотурова (Kharkevich et al., 1977).

Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don — Олюторский р-н: п-ов Говена, окрестности мыса Говена, N 59°48'50.9", E 166°7'34.0", ~307 м над ур. м., низовья горная тундра, среди мхов, спорадически, 25 VII 2022, В.Ю. Нешатаева, К.И. Скворцов (LE); п-ов Олюторский, водораздел рек Аничкланваям и Яхины, N 60°20'33.1", E 170°2'38.0", ~263 м над ур. м., кустарничково-лишайниковая горная тундра, спорадически, 6 VIII 2022, В.Ю. Нешатаева, К.И. Скворцов (LE). Ближайшие местонахождения — на п-ове Камчатка (Khokhryakov, Mazurenko, 1991; Yakubov, Chernyagina, 2004).

Galium mollugo L. — Олюторский р-н, с. Тилички, у жилья и дорог, часто, 26 VII 2022, В.Н. Тюрин (VLA). Заносный вид на Дальнем Востоке (Petelin, 1991). На Камчатке отмечен в Быстринском и Елизовском р-нах, а также в Алуторском р-не Камчатского края (на острове Беринга) (Mochalova, Yakubov, 2004; Chernyagina, Devyatova, 2018).

Leucanthemum vulgare Lam. — Олюторский р-н, с. Тилички, N 60°25'49", E 166°3'8", вдоль вездеходной дороги, редко, 22 VIII 2022, К.И. Скворцов (LE). Приводится как натурализовавшийся вид на Дальнем Востоке, в том числе на п-ове Камчатка (Barkalov et al., 1992).

Linaria vulgaris Mill. — Олюторский р-н, с. Тилички, N 60°25'40", E 166°3'26", у жилья и дорог, местами обильно, 22 VIII 2022, К.И. Скворцов (LE). В 2021 г. был также отмечен нами в с. Хаилино. Заносный сорный вид на Дальнем Востоке, в том числе на п-ове Камчатка (Ivanina, 1991; Yakubov, Chernyagina, 2004). Приводится для Олюторского р-на без указания местонахождения (Chernyagina, Devyatova, 2018). Гербарный образец подтверждает ранее сделанные наблюдения.

Listera cordata (L.) R. Br. — Олюторский р-н, п-ов Олюторский, окрестности оз. Тюлень, N 60°21'39.5", E 170°28'6.2", замоховелые склоны ложбины стока, спорадически, 5 VIII 2022, В.Ю. Нешатаева, К.И. Скворцов (LE, дублет — КАМ). Самая северная находка на Дальнем Востоке. Наиболее северные местонахождения отмечались ранее в Магаданской области южнее 60-й параллели (Vyshin, 1996; Moskaliuk, Dokuchaeva, 2014), ближайшие местонахождения в Камчатском крае — в Карагинском р-не (Yakubov, Chernyagina, 2004).

Lonicera chamissoi Bunge ex P. Kir. — Олюторский р-н, п-ов Говена, ~7 км на восток от мыса Песчаный, N 60°7'57.8", E 166°15'58.4", в кустарниковом ивняке из ивы красивой (*Salix pulchra* Cham.), редко, 16 VII 2022, В.Ю. Нешатаева (VLA). Ближайшие местонахождения — на п-ове Камчатка (Nedoluzhko, 1987; Yakubov, Chernyagina, 2004).

Saxifraga tolmiei Torg. et A. Gray — Олюторский р-н: северо-запад п-ова Говена, горы вдоль берега бухты Лаврова, каменистые тундровые склоны, спорадически, 15 VII 2019, В.В. Якубов (VLA); п-ов Говена, западный макросклон хребта Малиновского, ~8 км на восток от мыса Песчаный, N 60°7'50.3", E 166°21'5.7", русло временного стока, глубоко врезанное в склон, спорадически, 21 VII 2022, К.И. Скворцов (LE). Также был отмечен В.В. Якубовым в 2019 г. в окрестностях бухты Средняя на северо-западе п-ова Говена. Категория 3 — редкий вид (Krasnaya..., 2018). В пределах России известен только с п-ова Камчатка, где впервые был собран на лавовом потоке Апохонич на юго-восточном склоне Ключевской сопки П.В. Крестовым (Yakubov, Krestov, 2000), позднее был собран В.П. Верхолат на лавовом потоке Лагерный вулкана Карымский (Yakubov, Chernyagina, 2004). Для материковой части Камчатского края приводится впервые по двум сборам 2019 и 2022 г.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н. В.Н. Тюрину (Сургутский государственный университет), прини-

мавшему участие в полевых исследованиях на п-ове Говена в 2022 г., сотрудникам государственного заповедника “Корякский”, главе администрации с. Средние Пахачи И.А. Феденко, руководителю Средне-Пахачинского отделения ООО “Оленевод” В.В. Савинову, охотоведу А.А. Журинову.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-27-00202.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barkalov et al.] Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. 1992. Астровые — Asteraceae Dumort. — В кн.: Сосудистые растения Дальнего Востока. Т. 6. СПб. 428 с.
- [Chernyagina, Devyatova] Чернягина О.А., Девятова Е.А. 2018. Адвентивные растения Камчатского края: распространение и разнообразие. — В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Док. XVII—XVIII междунаро. научн. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 92—101.
- [Ivanina] Иванина Л.И. 1991. Норичниковые — Scrophulariaceae Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. С. 287—371.
- [Kharkevich et al.] Харкевич С.С., Буч Т.Г., Баркалов В.Ю., Горшков М.Ю. 1977. Флора и растительность острова Верхотурова в Беринговом море. — Бот. журн. 62 (6): 886—899.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. (ред.). 1985—1996. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—8. Л.; СПб.
- [Khokhryakov, Mazurenko] Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. 1991. Вересковые — Ericaceae Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. С. 119—166.
- [Krasnaya...] Красная книга Камчатского края. 2018. Т. 2. Растения. Петропавловск-Камчатский. 388 с.
- [Mochalova, Yakubov] Мочалова О.А., Якубов В.В. 2004. Флора Командорских островов. Владивосток. 120 с.
- [Moskaliuk, Dokuchaeva] Москалюк Т.А., Докучаева В.Б. 2014. О новых находках и местообитаниях *Listera cordata* (Orchidaceae) на юге Магаданской области. — Бот. журн. 99 (11): 1293—1300.
- [Nedoluzhko] Недолужко В.А. 1987. Жимолостные — Caprifoliaceae Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л. С. 277—301.
- [Petelin] Петелин Д.А. 1991. Мареновые — Rubiaceae Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. С. 212—234.
- [Vyshin] Вышин И.Б. 1996. Ятрышниковые, орхидные — Orchidaceae Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 301—339.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский. 165 с.
- [Yakubov, Krestov] Якубов В.В., Крестов П.В. 2000. *Saxifraga tolmiei* Torg. et Gray. — новый вид для флоры России с вулкана Ключевская сопка (Центральная Камчатка). — Turczaninowia. 3 (3): 64—66.

Records of New Species of Vascular Plants in the Northern Koryakia, Kamchatka Territory

K. I. Skvortsov^{a,#}, V. Yu. Neshataeva^{a,##}, and V. V. Yakubov^{b,###}

^a Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

^b Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS
100-let Vladivostoka Ave., 159, Vladivostok, 690022, Russia

[#]e-mail: k.i.skvortsov@yandex.ru

^{##}e-mail: vneshatayeva@binran.ru

^{###}e-mail: yakubov@biosoil.ru

New data on distribution of 8 vascular plant species in Northern Koryakia (mainland part of Kamchatka Territory) is presented. Five native species (*Bryanthus gmelinii* D. Don, *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don, *Listera cordata* (L.) R. Br., *Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir., *Saxifraga tolmiei* Torr. et Gray) and 3 alien species (*Galium mollugo* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Linaria vulgaris* Mill.) are new to the mainland of the Kamchatka Territory.

Keywords: vascular plants, floristic records, Koryak District, Kamchatka Territory

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to Dr. V.N. Tyurin (Surgut State University) who took part in field research on the Goven Peninsula in 2022. We also thank the staff of the Koryak Nature Reserve, the head of the administration of the village Srednie Pakhachi I.A. Fedenko, the head of the Sredne-Pakhachi branch of LLC "Olenevod" V.V. Savinov, and the hunting expert A.A. Zhurin. The research was supported by the Russian Science Foundation under grant No. 23-27-00202.

REFERENCES

- Barkalov V.Yu., Korobkov A.A., Tzvelev N.N. 1992. *Asteraceae* Dumort. — In: Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 6. St. Petersburg. 428 p. (In Russ.).
- Chernyagina O.A., Devyatova E.A. 2018. Adventive plant species of the Kamchatka territory: distribution and diversity. — In: Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Proceedings of XVII–XVIII international scientific conferences. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 92–101 (In Russ.).
- Ivanina L.I. 1991. Scrophulariaceae Juss. — In: Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 5. St. Petersburg. P. 287–371 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. (ed.). 1985–1996. Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 1–8. Leningrad; St. Petersburg. (In Russ.).
- Kharkevich S.S., Buch T.G., Barkalov V.Yu. 1977. Flora and vegetation of Verkhoturova Island in the Bering Sea. — Bot. Zhurn. 62 (6): 886–899 (In Russ.).
- Khokhryakov A.P., Mazurenko M.T. 1991. Ericaceae Juss. — In: Sosudistiye rasteniya Sovetskogo Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 5. St. Petersburg. P. 119–166 (In Russ.).
- Krasnaya kniga Kamchatskogo Kraja [Red data Book of the Kamchatka Region]. 2018. Vol. 2. Petropavlovsk-Kamchatsky. 388 p. (In Russ.).
- Mochalova O.A., Yakubov V.V. 2004. Flora of Commander Islands. Vladivostok. 120 p. (In Russ.).
- Moskaliuk T.A., Dokuchaeva V.B. 2014. New records and habitats of *Listera cordata* (Orchidaceae) in the southern of Magadan Region. — Bot. Zhurn. 99 (11): 1293–1300 (In Russ.).
- Nedoluzhko V.A. 1987. Caprifoliaceae Juss. — In: Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 2. Leningrad. P. 277–301 (In Russ.).
- Petelin D.A. 1991. Rubiaceae Juss. — In: Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 5. St. Petersburg. P. 212–234 (In Russ.).
- Vyshin I.B. 1996. Orchidaceae Juss. — In: Sosudistiye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 8. St. Petersburg. P. 301–339 (In Russ.).
- Yakubov V.V., Chernyagina O.A. 2004. Katalog flory Kamchatki (sosudistiye rasteniya) [Catalogue of the flora of Kamchatka (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatsky. 165 p. (In Russ.).
- Yakubov V.V., Krestov P.V. 2000. *Saxifraga tolmiei* Torr. et Gray — the new species of Russian flora from volcano Kluchevskaya sopka (Central Kamchatka). — Turczaninowia. 3 (3): 64–66 (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ ВИДЫ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ
ВО ФЛОРЕ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2023 г. О. О. Ложникова^{1,*}, Н. Д. Сабирова^{1,**}, Р. Н. Сабиров^{1,***}

¹ Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
ул. Науки, 1-Б, Южно-Сахалинск, 693022, Россия

*e-mail: o.lozhnikova@imgg.ru

**e-mail: n.sabirova@imgg.ru

***e-mail: r.sabirov@imgg.ru

Поступила в редакцию 18.01.2023 г.

После доработки 23.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Приводятся сведения о выявленных во флоре острова Сахалин 12 новых чужеродных видах сосудистых растений: *Ajuga reptans* L., *Brunnera sibirica* Steven., *Centaurea jacea* L., *Erodium cicutarium* (L.) L'Her., *Juncus tenuis* Willd., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Veronica filiformis* Sm., *Vinca minor* L. Указываются места произрастания, а также некоторые особенности их распространения по территории острова.

Ключевые слова: сосудистые растения, флора, чужеродные виды, флористические районы, остров Сахалин

DOI: 10.31857/S0006813623040063, EDN: PADHPU

Сахалинская область является одним из динамично развивающихся регионов Российской Федерации, что связано, прежде всего, с разработкой нефтегазовых проектов, включая и шельфовые. Разведка, освоение, промышленная добыча углеводородов и вывоз их, безусловно, обусловили расширение экономических связей и интенсификацию грузопотоков между различными регионами не только внутри нашей страны, но и с другими, в основном соседними государствами. При транспортировке и доставке соответствующего технологического оборудования на остров, а также других многочисленных грузов, происходит привнос диаспор различных чужеродных видов растений. Если в прошлом столетии доля рассматриваемой группы растений была сравнительно невысокой и не превышала 10% (Sugawara, 1937–1940; Oprelidelitel..., 1974; Voroshilov, 1982), то в последние десятилетия, когда начался новый, масштабный этап освоения минеральных ресурсов региона, наблюдается весьма активное расселение чужеродных видов, следовательно, заметное увеличение их доли (свыше 20%) во флоре острова (Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006; Sabirova, Sabirov, 2018, 2022; Sabirova, Sabirov, Lozhnikova, 2019).

В результате дальнейших флористических исследований нами были выявлены 12 новых чуже-

родных видов растений для флоры острова Сахалин. Названия выявленных таксонов приведены в соответствии с фундаментальными изданиями (Sosudistye..., 1985–1996; Czerepanov, 1995; Flora..., 2006) и с учетом сведений, приводимых в базе данных International Plant Names Index (IPNI). Флористические районы российского Дальнего Востока (РДВ) указаны по С.С. Харкевичу (Kharkovich, 1985). Характеризуемые виды расположены в порядке латинского алфавита. Собранные образцы, подтверждающие новые флористические находки, хранятся в Гербарии Института морской геологии и геофизики ДВО РАН (SAK), а дубликаты переданы в Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Ajuga reptans L. Новый вид для флоры РДВ и о-ва Сахалин (Oprelidelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Sosudistye..., 1985–1996; Czerepanov, 1995; Flora..., 2006; Barkalov, Taran, 2004). Вид с европейско-средиземноморским ареалом, впервые выявлен на Сахалине: 46°57'47" N, 142°44'28" E, г. Южно-Сахалинск, придомовые территории жилых зданий, преимущественно в тени деревьев, 22 VI 2022. В местах обнаружения растения произрастают вполне успешно и обильно цветут. Вероятнее всего, указанный вид был занесен преднамеренно в качестве декоративного растения, для выращивания из семенного материала, а

в дальнейшем *A. reptans* распространился на прилегающие пространства в городской черте.

Brunnera sibirica Steven. Новый род и вид, ранее для флоры о-ва Сахалин не указывался (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006).

Этот южносибирский вид выявлен на двух участках южной части Сахалина: 1) 47°19'16" N, 142°47'57" E, г. Долинск, вблизи жилых домов, на газонах, по обочинам дорог, 14 VI 2020; 2) 47°2'53" N, 142°43'33" E, пос. Ново-Александровск, в палисадниках у жилья, по обочине дороги, произрастает довольно большими группами, 16 VI 2022. Ближайшее местонахождение этого вида отмечается на территории Камчатского края (Chernyagina, Devyatova, 2018). Находка этого вида на Сахалине указывает на дальнейшее распространение его в Дальневосточном регионе.

Centaurea jacea L. Новый вид для флоры о-ва Сахалин, выявленный в двух, удаленных друг от друга районах: 1) 50°43'45" N, 142°42'30" E, Тымовский р-н, во вторичных разнотравных луговых сообществах, образует локальные группировки, 25 VIII 2021; 2) 46°59'33" N, 142°42'26" E, пригородная территория г. Южно-Сахалинск, единичные особи по окраинам сельскохозяйственных полей, 27 VII 2022. Для территории РДВ указывается как заносный вид в Уссурийском и Южно-Курильском флористических районах (Barkalov et al., 1992; Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2011).

Erodium cicutarium (L.) L'Her. Новый род и вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Евразийский вид, впервые выявлен на острове: 48°56'36" N, 142°12'37" E, юго-западная часть Сахалина, Углегорский р-н, с. Краснополье, на месте бывших и зарастающих сельскохозяйственных угодий, 10 VIII 2019. *E. cicutarium* встречается единичными экземплярами и устойчивых ценопопуляций не образует. Для о-ва Сахалин достаточно редкое заносное растение, отмеченное на РДВ в Колымском, Даурском, Буреинском и Уссурийском флористических районах (Tzytenova, 1988).

Juncus tenuis Willd. Новый вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Североамериканский вид, выявленный нами в юго-западной части Сахалина: 49°04'29" N, 142°05'57" E, окрестности г. Углегорск, в придорожных кюветах, 9 IX 2019. В пределах РДВ указанный вид распространен в южной части Буреинского, а также в Уссурийском и Южно-Курильском флористических районах (Novikov, 1985; Barkalov, 2009; Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2011).

Leonurus quinquelobatus Gilib. Новый род и вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004). Европейский

вид, впервые выявлен в двух районах острова: 1) 48°56'36" N, 142°12'37" E, Углегорский р-н, с. Краснополье, обочина дороги, 15 VII 2018; 2) 47°19'10" N, 142°41'19" E, Долинский р-н, с. Сосновка, на пустыре, 26 VII 2022. В указанных районах растения встречаются небольшими группами, иногда образуют сомкнутые заросли, активно цветут и плодоносят, что свидетельствует о вполне успешной натурализации вида. На территории РДВ отмечен как заносный вид в Уссурийском флористическом районе (Probatova, Krestovskaya, 1995).

Melandrium dioicum (L.) Coss. et Germ. Новый вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Европейский вид, впервые выявленный нами на о-ве Сахалин: 47°01'47" N, 142°43'01" E, пос. Ново-Александровск, территория ИМГиГ ДВО РАН, 11 VI 2021. Кроме этого, *M. dioicum* отмечается на селитебных территориях южной части о-ва Сахалин, в палисадниках, клумбах, вблизи жилых домов и отчасти в пригородных лесах, как ушедший из культуры вид. В основном встречается единичными особями, крупных сообществ не образует. Наиболее вероятной причиной появления его на территории о-ва Сахалин может быть занос семян с почвой при перевозке посадочного материала для целей озеленения. На РДВ указанный вид встречается на территории Камчатского края (Chernyagina, Devyatova, 2018).

Mentha longifolia (L.) Huds. Вид впервые найден на о-ве Сахалин: 1) северная часть острова, г. Оха, 53°35'30" N, 142°57'26" E, обочина городской дороги, вблизи индивидуальных жилых домов, 26 VIII 2021; 2) 47°19'31" N, 142°38'04" E, Долинский р-н, с. Углегородск, около дачных участков, 20 VIII 2022. Ранее для флоры о-ва Сахалин этот вид не указывался (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004). Евразийский вид, на территории РДВ также не встречается. На указанных участках *M. longifolia* представлена достаточно большими группами, растения при этом обильно цветут и плодоносят, что указывает на успешную натурализацию вида. Возможно, рассматриваемый вид ранее культивировался на дачных участках.

Myosotis arvensis (L.) Hill. Новый вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004). Евразийский вид, выявлен нами в южной части острова: 1) 46°57'47" N, 142°44'28" E, окрестности г. Южно-Сахалинск, обочины автомобильных дорог, 21 VII 2019; 2) 47°19'31" N, 142°38'04" E, Долинский р-н, с. Углегородск, на рудеральных местообитаниях, 23 VIII 2021. Для территории РДВ указывается как заносный вид на п-ове Камчатка (Pavlova et al., 2006) и о-ве Кунашир (Fukuda et al., 2015).

Phacelia tanacetifolia Benth. Новый род и вид для флоры о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Североамериканский вид, отмеченный в нескольких районах южной части острова: 1) 47°00'28" N, 142°42'56" E, пос. Луговое, сельскохозяйственные угодья, 23 VII 2019; 2) 46°37'42" N, 142°47'19" E, г. Корсаков, на пустыре в черте города, единичные экземпляры, 27 VII 2021; 3) 46°59'36" N, 142°42'25" E, окрестности г. Южно-Сахалинск, сельскохозяйственные поля, 27 VII 2022. С недавних пор используется как сидерат, при этом обильно цветет и является хорошим медоносом. Нередко встречается на газонах областного центра, в основном среди других декоративных растений. На территории РДВ отмечен как заносный вид в Нижне-Зейском и Уссурийском флористических районах (Kozhevnikov, 1991; Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2011).

Veronica filiformis Sm. Новый вид для флоры РДВ и о-ва Сахалин (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006; Kozhevnikov, Kozhevnikova, 2011). Евразийский вид, впервые отмечен нами на юге острова: 1) 46°57'15" N, 142°45'13" E, г. Южно-Сахалинск, на газонах, 26 V 2020; 2) 47°19'19" N, 142°47'38" E, г. Долинск, на клумбах и придомовых палисадниках, 17 VI 2021. На селитебных территориях южной части Сахалина весьма часто встречается как сорное растение, преимущественно, на газонах, клумбах, а также на дачных участках, куда очевидно была занесена с другим инорайонным посадочным материалом или же специально привезена как декоративное растение.

Vinca minor L. Новое для флоры о-ва Сахалин семейство, род и вид (Opredelitel..., 1974; Voroshilov, 1982; Barkalov, Taran, 2004; Flora..., 2006). Этот западноевропейский вид впервые отмечен в южных районах острова: 1) 46°57'45" N, 142°44'26" E, г. Южно-Сахалинск, на пустыре вблизи жилых домов, 31 V 2021; 2) 47°19'42" N, 142°39'01" E, Долинский р-н, с. Углезаводск, на пустыре, 12 VI 2022. *Vinca minor* встречается чаще всего на заброшенных участках, как вполне натурализовавшееся растение, а также возле индивидуальных жилых домов, при этом достаточно активно распространяется по близлежащим экотопам. В известных современных флористических работах этот вид на территории РДВ не указывается.

Таким образом, проведенные исследования позволили выявить 12 новых чужеродных видов для флоры сосудистых растений о-ва Сахалин. Из них *Brunnera sibirica*, *Erodium cicutarium*, *Leonurus quinquelobatus*, *Phacelia tanacetifolia* являются новыми видами и родами для флоры о-ва Сахалин, а *Ajuga reptans*, *Veronica filiformis* — новыми видами для флоры РДВ и о-ва Сахалин. Кроме этого, *Vinca*

minor установлен как новое семейство, род и вид для флоры о-ва Сахалин и РДВ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках реализации государственного задания ИМГиГ ДВО РАН по темам: “Влияние природных факторов и хозяйственной деятельности на биоразнообразие и компоненты экосистем в условиях активных геодинамических зон Сахалина и Курильских островов” и “Экологическое состояние геосистем Сахалина и Курильских островов в условиях природных и антропогенных стрессовых факторов”. При выполнении работы были использованы также материалы Гербария сосудистых растений, лишайников и мхов ИМГиГ ДВО РАН (SAK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Barkalov et al.] Баркалов В.Ю., Коробков А.А., Цвелев Н.Н. 1992. Род Василек — *Centaurea* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб. С. 315–319.
- [Barkalov, Taran] Баркалов В.Ю., Таран А.А. 2004. Список видов сосудистых растений острова Сахалин. — В кн.: Растительный и животный мир острова Сахалин. Ч. 1. Владивосток. С. 39–66.
- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток. 486 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 990 с.
- [Chernyagina, Devyatova] Черныгина О.А., Девятова Е.А. 2018. Адвентивные растения Камчатского края: распространение и разнообразие. — Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Доклады XVII–XVIII Междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский. С. 92–101.
- [Flora...] Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” Т. 1–8 (1985–1996) 2006. Владивосток. 456 с.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1985. Флористические районы советского Дальнего Востока. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л. С. 20–22.
- [Kozhevnikov] Кожевников А.Е. 1991. Род Фацелия — *Phacelia* Juss. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. Л. С. 254.
- [Kozhevnikov, Kozhevnikova] Кожевников А.Е., Кожевникова З.В. 2011. Комплекс адвентивных видов растений как компонент природной флоры Дальнего Востока России: разнообразие и пространственные изменения таксономической структуры. — Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 58. С. 5–36.
- [Novikov] Новиков В.С. 1985. Род Ситник — *Juncus* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л. С. 58–69.
- [Opredelitel...] Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. 1974. Л. 372 с.

- [Pavlova et al.] Павлова Н.С., Пробатова Н.С., Скворцов В.Э. 2006. Род Незабудка — *Myosotis* L. — В кн.: Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток. С. 213–216.
- [Probatova, Krestovskaya] Пробатова Н.С., Крестовская Т.В. 1995. Род Пустырник — *Leonurus* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 7. СПб. С. 340–342.
- [Sabirova, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2018. Новые адвентивные виды во флоре Сахалина. — Бот. журн. 103 (7): 930–933.
- [Sabirova, Sabirov] Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. 2022. Новые виды для флоры острова Сахалин. — Бот. журн. 107 (10): 1010–1014.
- [Sosudistye...] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985–1996. Т. 1–8. Л., СПб.
- [Tzyrenova] Цыренова Д.Ю. 1988. Род Журавельник — *Erodium* (L.) L’Herit. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л. С. 149–150.
- [Voroshilov] Ворошилов В.Н. 1982. Определитель растений советского Дальнего Востока. М. 674 с.
- Fukuda T., Yamagishi H., Loguntsev A., Barkalov V.Yu., Ishikawa Y. 2015. Vascular plants from Kunashiri Island, the southernmost island of the Kuril Islands, island are between Hokkaido and Kamchatka peninsula. — Check List. The journal of biodiversity data. 11 (1): 1–15.
<https://doi.org/10.15560/11.1.1553>
- Sabirova N.D., Sabirov R.N., Lozhnikova O.O. 2019. The invasive plant species in the flora of Sakhalin. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 324.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012036>
- Sugawara Sh. 1937–1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 1–4. 1957 p.

New Species of Alien Plants in the Flora of Sakhalin Island

O. O. Lozhnikova^{a,#}, N. D. Sabirova^{a,##}, and R. N. Sabirov^{a,###}

^a Institute of Marine Geology and Geophysics of FEB RAS
Nauki Str., 1-B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693002, Russia

[#]e-mail: o.lozhnikova@imgg.ru

^{##}e-mail: n.sabirova@imgg.ru

^{###}e-mail: r.sabirov@imgg.ru

Information is provided on 12 newly recorded alien species of vascular plants in the flora of Sakhalin Island: *Ajuga reptans* L., *Brunnera sibirica* Steven, *Centaurea jacea* L., *Erodium cicutarium* (L.) L’Her., *Juncus tenuis* Willd., *Leonurus quinquelobatus* Gilib., *Melandrium dioicum* (L.) Coss. et Germ., *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Myosotis arvensis* (L.) Hill, *Phacelia tanacetifolia* Benth., *Veronica filiformis* Sm., *Vinca minor* L. Their localities and habitats are cited, and some features of their distribution on the territory of the island are reported.

Keywords: vascular plants, flora, alien species, floristic regions, Sakhalin Island

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out as part of the implementation of the state task of the Institute of Marine Geology and Geophysics of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences within the projects: “The impact of natural factors and economic activity on biodiversity and ecosystem components in the conditions of active geodynamic zones of Sakhalin and the Kuril Islands” and “The ecological state of the geosystems of Sakhalin and the Kuril Islands under conditions of natural and anthropogenic stress factors”. Materials from the Herbarium of Vascular Plants, Lichens and Mosses of the IMGG FEB RAS (SAK) were also used in the work.

REFERENCES

- Barkalov V.Yu., Korobkov A.A., Tsvelev N.N. 1992. Genus Vasilek — *Centaurea* L. — In: Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal’nego Vostoka. Vol. 6. St. Petersburg. P. 315–319 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu., Taran A.A. 2004. Spisok vidov sosudistyykh rasteniy ostrova Sakhalin [Species of vascular plants of Sakhalin Island]. — In: Rastitel’nyy i zhivotnyy mir ostrova Sakhalin. Ch. 1. Vladivostok. P. 39–66 (In Russ.).
- Barkalov V.Yu. 2009. Flora of the Kuril Islands. Vladivostok. 468 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Chernyagina O.A., Devyatova E.A. 2018. Adventivnye rasteniya Kamchatskogo kraya: rasprostraneniye i raznoobrazie [Adventive plant species of the Kamchatka territory: distribution and diversity]. — In: Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i priliegayushchikh morey: Doklady. XVII–XVIII Mezh-dunarodnoy nauchnoy konferentsii Petropavlovsk-Kamchatskiy. P. 92–101 (In Russ.).

- Flora rossiyskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniya i izmeneniya k izdaniyu "Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka". T. 1–8 (1985–1996). [Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to edition "Vascular plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1985–1996)]. 2006. Vladivostok. 456 p. (In Russ.).
- Fukuda T., Yamagishi H., Loguntsev A., Barkalov V.Yu., Ishikawa Y. 2015. Vascular plants from Kunashiri Island, the southernmost island of the Kuril Islands, island are between Hokkaido and Kamchatka peninsula. — Check List. The Journal of Biodiversity Data. 11 (1): 1–15. <http://dx.doi.org/10.15560/11.1.1553>
- Kharkevich S.S. 1985. Floristicheskie rayony sovetского Dal'nego Vostoka [Floristic regions of the Soviet Far East]. — In: Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. Vol. 1. Leningrad. P. 20–22 (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E. 1991. Genus Fatseliya — *Phacelia* Juss. — In: Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. Vol. 5. Leningrad. 254 p. (In Russ.).
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V. 2011. Kompleks adventivnykh vidov rasteniy kak komponent prirodnoy flory Dal'nego Vostoka Rossii: raznoobrazie i prostranstvennye izmeneniya taksonomicheskoy struktury [Alien species plant complex as a component of the Russia Far East natural flora: diversity and regional changes of taxinomial structure]. — Komarovskie chteniya. Vladivostok. 58: 5–36 (In Russ.).
- Novikov V.S. 1985. Genus Sitnik — *Juncus* L. — In: Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. Vol. 1. Leningrad. P. 58–69 (In Russ.).
- Opredelitel vysshikh rasteniy Sakhalina i Kurilskikh ostrovov [Manual to higher plants of Sakhalin and Kuril Islands]. 1974. Leningrad. 372 p. (In Russ.).
- Pavlova N.S., Probatova N.S., Skvortsov V.E. 2006. Genus Nezabudka — *Myosotis* L. — In: Flora rossiyskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniya i izmeneniya k izdaniyu "Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka". Vol. 1–8 (1985–1996). [Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to edition "Vascular plants of the Soviet Far East". Vol. 1–8 (1985–1996)]. Vladivostok. P. 213–216 (In Russ.).
- Probatova N.S., Krestovskaya T.V. 1995. Genus Pustyrnik — *Leonurus* L. — In: Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. Vol. 7. St. Petersburg. P. 340–342 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2018. New adventive species in the flora of Sakhalin. — Bot. Zhurn. 103 (7): 930–933 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N. 2022. New species to the flora of the Sakhalin Island. — Bot. Zhurn. 107 (10): 1010–1014 (In Russ.).
- Sabirova N.D., Sabirov R.N., Lozhnikova O.O. 2019. The invasive plant species in the flora of Sakhalin. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. Vol. 324. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/324/1/012036>
- Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 1–8. 1985–1996. Leningrad — St. Petersburg. (In Russ.).
- Sugawara Sh. 1937–1940. Illustrated flora of Saghalien with descriptions and figures of phanerogams and higher cryptogams indigenous to Saghalien. Vol. 1–4. 1957 p. (In Japanese).
- Tsyrenova D.Yu. 1988. Genus Zhuravelnik — *Erodium* (L.) L'Herit. — In: Sosudistye rasteniya sovetского Dal'nego Vostoka. Vol. 3. Leningrad. P. 149–150 (In Russ.).
- Voroshilov V.N. 1982. Opredelitel rasteniy sovetского Dal'nego Vostoka [Plants of the Soviet Far East]. Moscow. 674 p. (In Russ.).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

***VIOLA REISCHENBACHIANA (VIOLACEAE) – НОВЫЙ ВИД
ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ РОССИИ***

© 2023 г. Н. М. Решетникова^{1,*}

¹ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Ботаническая ул., 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: n.m.reshet@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.10.2022 г.

После доработки 20.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Сообщается о находке *Viola reischenbachiana* Jord. ex Boreau в Калужской области. Вид впервые достоверно указан для Центральной России. Обсуждаются его морфологические отличия и произрастание в отрыве от основного ареала, обусловленное, по-видимому, заносом во время дислокации немецких войск на территории Калужской области.

Ключевые слова: *Viola reischenbachiana* Jord. ex Boreau, флора Калужской области, виды-полюмохоры

DOI: 10.31857/S0006813623040075, **EDN:** PARJQJ

В 2021–22 г. в ходе полевых работ на территории Калужской области нами собран образец флоры, отсутствующий в региональной сводке по Средней России (Mayevskiy, 2014):

Viola reischenbachiana Jord. ex Boreau: 54°42'35" N, 35°01'56" E, Калужская обл., Юхновский р-он, около 2.5 км к северу от д. Бардино, старый почти мертвопокровный еловый лес, вокруг заброшенной немецкой землянки у обочины старой дороги. На площади несколько десятков метров, очень обильно, но в окрестностях не найдена, 11 VI 2021, Н.М. Решетникова, М.Г. Риле (МНА 540 929–МНА 450 931; дубликаты переданы в LE).

V. reischenbachiana Jord. ex Boreau (*V. silvestris* auct. non Lam.: Юз. 1949, Фл. СССР) (рис. 1) широко распространена на Кавказе, Скандинавии, Средней и Атлантический Европе, Средиземноморье, Малой Азии, на территории восточной Европы указана в Карпатах, Молдавии, в Прибалтике, а для Центрального района указана в Верхне-Днепровском районе (Nikitin, 1996), однако сборы из этого района с территории России (Смоленской и Брянской обл.) в гербариях MW и МНА, где сосредоточено большинство коллекций из этих регионов, отсутствуют. Известны сборы этого вида как одичавшего на экспозиции ГБС РАН (МНА), сделанные А.К. Скворцовым в 1991, 1992 и 1999 гг. (МНА0093943–МНА0093948). Нами он также наблюдался одичавшим в окрестностях тенистого сада в 2022 г.

На территории Средней России обитает близкий вид *Viola riviniana* Reichenb., от которого *V. reischenbachiana* отличается очень узкими ши-

ловидными бурыми прилистниками, более темной окраской венчика в центре цветка, загнутым вниз тонким шпорцем и оттянуто заостренной коробочкой. *V. riviniana* имеет ланцетные, расширенные в нижней трети или в середине прилистники с зеленоватым оттенком, светлый в середине цветок, загнутый вверх толстый шпорец и не заостренную коробочку. Нами собраны образцы во время плодоношения, поэтому признаки цветков не выявляются. Однако они имеют линейно-треугольные прилистники у нижних листьев, не превышающие в основании 1.5 мм, не имеющие расширения к центральной части и сужающиеся к верхушке, а у верхних – шиловидные (иногда шиловидные прилистники наблюдаются у верхних листьев *V. riviniana*). Коробочка у собранных растений сужается на верхушке (даже после опадания столбика), но по этому признаку образцы в коллекции *V. riviniana* визуально плохо отличаются. Кроме того, собранные образцы отличаются более мелкими размерами и более мелкими листьями, у верхних листьев с заметно оттянутыми на верхушке листовыми пластинками, что в целом нехарактерно для *V. riviniana*. Во флоре СССР (Yuzepchuk, 1949) приводится этот вид как *V. silvestris* Lam., упоминая, что характерны более узкие чашелистики: наши образцы имеют узко-треугольные чашелистики, достигающие или даже превышающие половину длины коробочки, такие же наблюдаются у *V. reischenbachiana*, собранных в Молдавии, в Карпатах и в Львовской области (МНА); образцы *V. riviniana* в коллекции МНА имеют более короткие (поэтому визуально



Рис. 1. *Viola reichenbachiana* на месте произрастания.
Fig. 1. *Viola reichenbachiana* at the place of growth.

более широкие) чашелистики, в среднем не превышающие 1/3 длины коробочки.

В Калужской области мы, по-видимому, наблюдаем не естественное место произрастания вида, а занесенные на территорию области растения. Образцы были собраны при работах на месте дислокации немецких войск в Калужской области во время Второй мировой войны (Reshetnikova et al., 2021). Растения произрастали вблизи старой дороги от Варшавского шоссе к нежилой в настоящее время д. Харинки, где в годы войны располагался немецкий штаб. В районе Харинок немецкий штаб был расположен с осени 1941 г. до весны 1942 г. вблизи линии фронта, проходящей более полугода по долине р. Угры в Юхновском р-не. На советской карте времен войны вблизи дорог, проходящих к передовым позициям, обозначено несколько укреплений, однако непосредственно этот участок ничем не выделен (рис. 2). Вероятно, он был неизвестен советской армии. Рядом с местом произрастания фиалки — вблизи немецкой землянки, расположено еще несколько разрушенных землянок или блиндажей (по крайней мере, полтора десятка). Непосредственно на них или рядом с ними нами собраны следующие

центральноевропейские виды: *Holcus mollis* L., *Poa chaixii* Vill., *Carex brizoides* L., *Luzula campestris* (L.) DC., *Cardamine pratensis* L. s. str., *Chae-rophyllum aureum* L., *Heracleum sphondylium* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Primula elatior* (L.) Hill., *Cruciata laevipes* Opiz, *Phyteuma spicatum* L. (МНА), и другие, отсутствующие в определителях по Средней России и пока не идентифицированные. Весь участок, где сохранились центрально-европейские растения, засажен еловыми посадками (возраст около 30 или немного более лет) и по площади не превышал 200–250 м в длину и 100–150 м в ширину. Вне этой территории, вдоль дороги, ведущей от Варшавского шоссе, расселились только два вида *Heracleum sphondylium* и *Pimpinella major*. Оба они отсутствовали в обобщающей сводке по области (Kaluzhskaya flora..., 2010) и найдены только позднее при работах на западе региона в районах, где дислоцировались немецкие войска во время Второй мировой войны (Reshetnikova et al., 2021). В большом числе у дороги и на полянах в прилежащих к ней березняках отмечен *Phyteuma spicatum*, который в Калужской области был собран в 1981 г. Л.Ф. Волосновой и Солдатовой [инициалы на студенческой этикетке отсутствуют] в единственном местонахождении “по дороге к д. Харенки из с. Рыляки” (KLH, МНА, MW). Эту находку мы пытались повторить ранее, когда обследовали дороги из д. Рыляки в д. Харинки в 2015 г. вместе с московскими школьниками (Reshetnikova, 2015) и позднее, в 2020 г. вместе с Е.О. Корольковой и А.В. Щербаковым. При этом *Ph. spicatum* не был найден, но на других участках у дорог, реконструированных немцами, и у старых немецких укреплений и землянок были отмечены почти те же центральноевропейские виды *Festuca heterophylla* Lam., *Holcus mollis*, *Carex brizoides*, *Luzula luzuloides*, *Heracleum sphondylium*, *Pimpinella major*, *Primula elatior*, *Galium sylvaticum* L., *Cruciata laevipes*, *Achillea ptarmica* (Reshetnikova, 2015; Mayorov, Reshetnikova, 2021; МНА), большинство из которых ранее в области не регистрировалось. Наличие центральноевропейских растений, обитающих только у дорог военных лет и отсутствующих в окрестностях в ненарушенных и нарушенных современными лесовозами местонахождениях, подтверждает их общее происхождение. Как впервые заметил А.Н. Сенников (Sennikov, 2012), эти растения могли быть занесены фуражом для лошадей, используемых немецкой армией. Кроме того, при работах в Калужской области мы предположили, что не исключена специальная посадка европейских газонных смесей для маскировки земляных укреплений (Reshetnikova et al., 2021) или маскировки свежей земли сеном (привезенным, как фураж) — предположение А.В. Щербакова. Это объясняет произрастание *Viola reichenbachiana* и других европейских



Рис. 2. Участок карты РККА времен Великой Отечественной войны. Синим флажком на карте было обозначено место расположения немецкого штаба. Двумя красными кругами к югу от него обведено место произрастания *Viola reichenbachiana*.

Fig. 2. A section of the map of the Red Army during the Great Patriotic War. A blue flag on the map marked the location of the German headquarters. Double red circle to the south indicates the place where *Viola reichenbachiana* grows now.

растений непосредственно на старых землянках или вокруг них.

Определение видов рода *Viola* представляет некоторую трудность для неспециалиста, идентификация их нуждается в подтверждении гербарным материалом. Поэтому, вероятно, новые специальные поиски *Viola reichenbachiana* на месте дислокации немецких войск (особенно на территории Брянской и Смоленской областей) могут выявить новые участки произрастания этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарю за помощь в подтверждении гербарного материала С.Р. Майорова, а также коллег, с которыми мы работали при изучении дислокации немецких войск: А.В. Щербакова, Е.О. Королькову, Л.Л. Киселеву, А.А. Нотову, Н.Н. Панасенко, А.Н. Сенникова, И.А. Фадееву, а также М.Г. Риле, оказавшего помощь при сборе гербария в 2021 г.

Работа выполнена по плановой теме ГБС РАН “Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения”, № госрегистрации 122042700002-6.

Благодарим Министерство науки и высшего образования РФ за поддержку ЦКП “Гербарий ГБС РАН”, грант 075-15-2021-678.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Kaluzhskaya flora...] Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. 2010. М. 548 с., 212 с. цв. ил.
- [Mayevskiy] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. 653 с.
- [Mayorov, Reshetnikova] Майоров С.Р., Решетникова Н.М. 2021. Дополнения к флоре Средней России из Калужской области (по материалам 2020). — Бюл. МОИП. 126 (3): 27–29.
- [Nikitin] Никитин В.В. 1996. Сем. Violaceae Batsch — Фиалковые. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб. С. 180–206.
- [Reshetnikova] Решетникова Н.М. 2015. Путь появления некоторых западноевропейских растений в Калужской области — путь следования немецкой армии в 1941–1943. — Российский Журнал Биологических Инвазий. 8 (4): 95–104.
- [Reshetnikova et al.] Решетникова Н.М., Нотов А.А., Майоров С.Р., Щербаков А.В. 2021. Великая Отечественная война как фактор флорогенеза: результаты поиска полемохоров в Центральной

- России. — Журнал общей биологии. 82 (4): 297–317.
<https://doi.org/10.31857/S0044459621040059>
- [Sennikov] Сенников А.Н. 2012. Горькая память земли: растения-полеохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России. — В кн.: Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры России и стран ближнего зарубежья: материалы IV Междунар. науч. конф. (Ижевск, 4–7 дек. 2012 г.). Ижевск. С. 182–185.
- [Yuzepchuk] Юзепчук С.В. 1949. Род Фиалка — *Viola*. — В кн.: Флора СССР. Т. 15. Л. С. 350–479.

***Viola Reischenbachiana* (Violaceae) — a New Species to the Flora of Central Russia**

N. M. Reshetnikova^{a, #}

^a *Tsitsin Main Botanical Garden of RAS
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia*

[#] *e-mail: n.m.reshet@yandex.ru*

The discovery of *Viola reischenbachiana* Jord. ex Boreau in the Kaluga Region is reported. The species is for the first time reliably indicated for the Central Russia. Its morphological differences are discussed. The occurrence in isolation from the main area is apparently due to the drift during the deployment of German troops on the territory of the Kaluga Region.

Keywords: *Viola reischenbachiana*, flora of the Kaluga Region, polemochorous species

ACKNOWLEDGEMENTS

I thank S.R. Mayorov for his help in confirming the identification of herbarium material, as well as colleagues with whom we worked when studying the deployment of German troops: A.V. Shcherbakov, E.O. Korolkova, L.L. Kiseleva, A.A. Notov, N.N. Panasenkov, A.N. Sennikov, and I.A. Fadeeva; and M.G. Rhile who assisted me in gathering the herbarium in 2021.

The work was carried out on the planned topic of the Main Botanical Garden RAS “Biological diversity of natural and cultural flora: fundamental and applied issues of study and conservation”, state registration no. 122042700002-6. We thank the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for the support of the Main Botanical Garden RAS Herbarium, grant 075-15-2021-678.

REFERENCES

- Kaluzhskaya flora: annotirovannyj spisok sosudistyh rastenij Kaluzhskoj oblasti. 2010. [Kaluga flora: the annotated list of vascular plants of the Kaluga region] Moscow. 548 p. + 212 ill. (In Russ.).
- Mayevskiy P.F. 2014. Flora srednei polosity evropeiskoi chasti Rossii [Flora of the middle zone of the European part of Russia]. 11th ed. Moscow. 635 p. (In Russ.).
- Mayorov S.R., Reshetnikova N.M. 2021. Additions to the flora of Middle Russia from Kaluga province (based on the records of 2020). — Bulletin of Moscow society of naturalists. Biological series. 126 (3): 27–29 (In Russ.).
- Nikitin V.V. 1996. Sem. Violaceae Batsch — Fialkovye. [Family Violaceae Batsch — Violets]. — In: Flora Vostochnoy Evropy [Flora of Eastern Europe]. Vol. 9. St. Petersburg. P. 180–206 (In Russ.).
- Reshetnikova N.M., Notov A.A., Mayorov S.R., Shcherbakov A.V. 2021. The Great Patriotic War as a factor of florogenesis: Results of the search for polemochores in Central Russia. — Journal of General Biology. 82 (4): 297–317 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0044459621040059>
- Reshetnikova N.M. 2015. The way of emergence of some Western European plant species in Kaluga region the pathway of the German army in 1941–1943. — Russian Journal of Biological Invasions. 8 (4): 95–104 (In Russ.).
- Sennikov A.N. 2012. Gor'kaya pamyat' zemli: rasteniya-polemohory v Vostochnoy Fennoskandii i Severo-Zapadnoy Rossii [Bitter Memory of the Earth: Polemochores plants in Eastern Fennoscandia and Northwestern Russia]. — In: Problemy izucheniya adventivnoy i sinantropnoy flor Rossii i stran blizhnego zarubezh'ya: materialy IV Mezhdunar. nauch. konf. (Izhevsk, 4–7 dek. 2012 g.). Izhevsk. P. 182–185 (In Russ.).
- Yuzepchuk S.V. 1949. Rod Fialka — *Viola* [Genus Violet — *Viola*]. — In: Flora SSSR. Vol. 15. Leningrad. P. 350–479.

ПОСТЕРЫ ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ КАК ИНСТРУМЕНТ ДЛЯ НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБРАЗОВАНИЯ

© 2023 г. В. Н. Годин^{1,*}, Т. К. Г. Коул^{2,**}

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

²Далемский центр фитобиологии, Берлинский Свободный университет
Альтштайнштрассе, 6, D-14195, Берлин, Германия

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

**e-mail: t.c.h.cole@fu-berlin.de

Поступила в редакцию 13.01.2023 г.

После доработки 06.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Настенные диаграммы и плакаты, изображающие морфологические особенности растений и эволюционные взаимоотношения между группами в виде филогенетических деревьев, служили важными инструментами в обучении на протяжении многих лет. С развитием цифровых технологий стали возможными новые подходы к традиционной концепции. В статье кратко рассмотрена история возникновения и значение проекта “Постеры по филогении растений”. Данный проект – это совместная работа более чем 200 специалистов со всего мира. В настоящее время ими создано около 600 постеров, которые переведены на 45 языков (по состоянию на начало 2023 г.). Все постеры находятся в свободном доступе в сети Интернет и регулярно обновляются.

Ключевые слова: постер, филогения растений, образование

DOI: 10.31857/S0006813623040038, **EDN:** OZVXMY

Одна из задач систематики растений – точное описание таксонов и группировка их по общим признакам на основе родственных взаимоотношений. Результаты молекулярно-филогенетических исследований, полученные, начиная с 1990-х годов, объединены с многовековыми морфологическими и анатомическими исследованиями, чтобы дать четкую картину структурно-функциональных и эволюционных процессов, приведших к огромному разнообразию растений (Geltman, 2019).

Науки о жизни, включая ботанику, базируются на наблюдениях и их визуализации, что необходимо для понимания строения живых организмов, их разнообразия, взаимосвязи с окружающей средой, а также для преподавания. Ботанические иллюстрации доказали свою значимость как визуальные инструменты на протяжении десятилетий. Традиционно использовались изображения растений и особенностей их структуры на настенных диаграммах и плакатах как дополнительный источник сведений в процессе обучения. С появлением новых цифровых технологий стали возможными новые подходы к традиционной концепции визуализации за счет, например, быстрого и легкого обновления контента диаграмм и плакатов.

Впервые идея по созданию иллюстративного материала в виде постеров, отображающих положение дел в молекулярной филогении растений, предложена в 2005 г. ботаником Теодором Коулом (ученик Werner Rauh, Германия). При подготовке к преподаванию курса ботаники для студентов-фармацевтов, Коул изобразил “генеалогическое древо” порядков покрытосеменных в виде постера, основываясь на системе APG (APG, 1998), базе данных APweb (Stevens P.F. 2001–onwards) и описаний разных таксонов из серии “Families and genera of vascular plants” в компактном формате. Этот постер давал четкое представление о родственных отношениях между порядками цветковых растений в виде складного и легко переносимого учебного инструмента. Первая версия этого постера была опубликована в 2007 г. (Cole, Hilger, 2007). Peter H. Raven, бывший директор Миссурийского ботанического сада, поддержал идею создания английской версии постера по филогении покрытосеменных. Первая англоязычная версия этого постера (в соавторстве с Peter F. Stevens) была опубликована в электронном виде в научной социальной сети ResearchGate (Cole T.C.H. 2021–onwards). В 2014 г. появилась китайская версия этого постера (Chen-



Рис. 1. Студенты на лабораторных занятиях по курсу ботаники в Московском педагогическом государственном университете в 2023 г.

Fig. 1. Students in the Botany laboratory course at the Moscow Pedagogical State University in 2023.

Kun Jiang, Пекинский университет), а затем данный проект получил быстрое развитие по всему миру.

В настоящее время проект “Постер по филогении растений” (The Plant Phylogeny Poster, PPP) объединяет группу из более чем 200 специалистов в области ботаники из более чем 50 стран, которые уже создали внушительное портфолио образовательных постеров по филогении растений на основе самых последних исследований, доступ к которым представляется бесплатно всему мировому сообществу.

Портфолио состоит из шести групп постеров: филогения покрытосеменных растений (Angiosperm Phylogeny Poster), сосудистых растений (Tracheophyte Phylogeny Poster), мохообразных (Bryophyte Phylogeny Poster), папоротникообразных (Pteridophyte Phylogeny Poster), эмбриофитов (Embryophyte Phylogeny Poster), а также 50 постеров по отдельным порядкам (Alismatales, Caryophyllales и др.) и семействам (Asparagaceae, Berberidaceae, Lamiaceae и др.) покрытосеменных

растений. Каждый постер в цифровом формате предоставляет обзор конкретной группы на уровне порядка с семействами или семейства с родами, отображающие их филогенетические отношения, а также значимые морфологические, фитохимические их особенности и географическое распространение. На каждом постере указаны литературные источники, использованные при его создании. В создании русских версий постеров принимали участие ботаники России: В.Н. Годин, М.С. Игнатов, М.В. Ремизова, Н.Г. Куранова, А.А. Синюшин, Д.Д. Соколов, Т.А. Федорова.

В настоящее время портфолио состоит из 54 наименований постеров по отдельным группам растений, некоторые из которых переведены на 45 языков. К началу 2023 г. командой специалистов создано около 600 отдельных постеров. Все имеющиеся постеры теперь доступны на русском языке. Созданные постеры регулярно обновляются с учетом новейших достижений в филогенетике, и имеют свой цифровой идентифи-

катор (DOI). В каждый постер был добавлен QR-код для возможности быстрого поиска и скачивания необходимого материала на любые мобильные устройства.

Все постеры можно распечатать в формате до А0 (или больше) для демонстрации при чтении лекционных курсов, в гербариях или музеях. Также они могут быть представлены в виде проекций и увеличены для детализации при проведении теоретических и практических занятий со студентами (рис. 1).

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Geltman] Гельтман Д.В. 2019. Современные системы цветковых растений. — Бот. журн. 104 (4): 503–527. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045>
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. — Ann. Missouri Bot. Garden. 84 (5): 531–553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
- Cole T.C.H. 2021–onwards. Plant Phylogeny Posters (PPP) — poster titles and languages with links. https://www.researchgate.net/publication/344193089_Plant_Phylogeny_Posters_PPP_-_poster_titles_and_languages_with_links
- Cole T.C.H., Hilger H.H. 2007. Systematik der Blütenpflanzen: Stammbaum der Angiospermen [Poster]. Wandkarte. de Gruyter, Berlin, New York.
- Stevens P.F. 2001–onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

The “Plant Phylogeny Posters” (PPP) – Useful Tools for Scientific Research and Education

V. N. Godin^{a,*} and T. C. H. Cole^{b,##}

^a Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

^b Dahlem Centre of Plant Sciences (DCPS), Freie Universität Berlin
Altensteinstr., 6, D-14195 Berlin, Germany

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

##e-mail: t.c.h.cole@fu-berlin.de

Wall charts and posters depicting plant structure and evolutionary relationships as phylogenetic trees have been important teaching tools for many decades. With the development of digital technologies, new approaches to the traditional concept have become possible. The article briefly discusses the history, development and significance of the “Plant Phylogeny Posters” project. This project is a joint work of a growing team of more than 200 specialists from more than 50 nations from all around the world. The portfolio currently consists of nearly 600 posters in 54 poster titles and in 45 languages (as of early 2023). All posters are freely available on the Internet and are regularly updated.

Keywords: poster, plant phylogeny, education

ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № АААА-А21-121011290026-9.

REFERENCES

- Geltman D.V. 2019. Modern systems of flowering plants. — Bot. Zhurn. 104 (4): 503–527 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040045>
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. — Ann. Missouri Bot. Garden. 84 (5):

- 531–553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
- Cole T.C.H. 2021–onwards. Plant Phylogeny Posters (PPP) — poster titles and languages with links. https://www.researchgate.net/publication/344193089_Plant_Phylogeny_Posters_PPP_-_poster_titles_and_languages_with_links
- Cole T.C.H., Hilger H.H. 2007. Systematik der Blütenpflanzen: Stammbaum der Angiospermen [Poster]. Wandkarte. de Gruyter, Berlin, New York.
- Stevens P.F. 2001–onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНЫЙ СЕМИНАР “ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ И АНАЛИЗ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ” (20 ФЕВРАЛЯ 2023 Г., МОСКВА)

© 2023 г. Л. А. Животовский^{1,*}, Г. О. Османова^{2,**}, В. П. Упелниек³, С. А. Сенатор^{3,***}

¹ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
ул. Губкина, 3, Москва, 119991, Россия

² Марийский государственный университет
пл. Ленина, 1, Йошкар-Ола, 424000, Россия

³ Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия

*e-mail: levazh@gmail.com

**e-mail: gyosmanova@yandex.ru

***e-mail: sts senator@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.02.2023 г.

После доработки 02.03.2023 г.

Принята к публикации 28.03.2023 г.

Представлена информация о Всероссийском научном семинаре, посвященном возрастной структуре популяций растений и анализу онтогенетических спектров. Семинар состоялся 20 февраля 2023 г. в Москве. Участниками Семинара стали более 50 человек из 17 образовательных и научных учреждений.

Ключевые слова: популяции растений, онтогенетическая структура, исследования, научный семинар

DOI: 10.31857/S0006813623040117, **EDN:** PBDQNU

Изучение онтогенетической (возрастной) структуры популяций растений разных жизненных форм — одно из важных направлений популяционных исследований. В настоящее время существует алгоритм изучения онтогенетической структуры популяций (закладка пробных площадок, определение онтогенетических состояний особей, построение спектров онтогенетических состояний, расчет демографических показателей, определение типа популяции по существующим классификациям и т.д.). Однако в разных источниках имеются разночтения в отнесении растений разных онтогенетических состояний к той или иной группе, использовании проростков и ювенильных растений в классификации спектров, положении молодых генеративных растений (относить ли их к группе молодых растений в составе особей прегенеративного периода) и пр. Кроме того, возникают проблемы методического характера, связанные со статистическим анализом возрастных данных и популяционными критериями.

С целью обсуждения различных подходов к изучению возрастного состава ценопопуляций растений через анализ онтогенетических спек-

тров, определяемых возрастными состояниями по схеме Т.А. Работнова (1950) и А.А. Уранова (1975), в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН 20 февраля 2023 г. был организован всероссийский научный семинар. Организаторами семинара выступили Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН (Москва), Марийский государственный университет (Йошкар-Ола) и Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН (Москва).

Мероприятие состоялось в очном формате, привлекло внимание широкой научной общественности и вызвало интерес среди ученых из вузов и научных центров. Участниками Семинара стали более 50 человек из 17 образовательных и научных учреждений: Йошкар-Ола (кафедра экологии Марийского государственного университета), Казань (Институт экологии и природопользования, кафедра биологического образования Института фундаментальной медицины и биологии Казанского федерального университета), Киров (ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. Б.М. Житкова; Вятский государственный университет), Москва (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН; Институт гло-

бального климата и экологии имени академика Ю.А. Израэля; Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН; кафедра экологии и географии Биологического факультета МГУ; кафедра ботаники Московского педагогического государственного университета им. В.И. Ленина; Институт экологии Российского университета дружбы народов; Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН), Новосибирск (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН), Пушкино (Пушинский научный центр биологических исследований РАН), Самара (Самарский государственный социально-педагогический университет), Сыктывкар (Институт естественных наук Сыктывкарского государственного университета им. Питирима Сорокина; Институт биологии Коми НЦ УрО РАН), Уфа (Биологический факультет Уфимского университета науки и технологий; Южно-Уральский ботанический сад-институт УФИЦ РАН).

С приветствием к участникам Семинара выступили представители организаторов: В.П. Упелниек (ГБС РАН), А.М. Кудрявцев (ИОГен РАН), Г.О. Османова (МарГУ).

В рамках семинара было заслушано девять докладов. **Л.А. Животовский** (ИОГен РАН) и **Г.О. Османова** (МарГУ) обсудили новый подход к анализу и классификации онтогенетических спектров. Л.А. Животовским был представлен пакет различных статистик и критериев по онтогенетическим спектрам и соответствующих графиков, вычисляемых в автоматическом режиме в программе *Excel*. **Е.Л. Железная** (РУДН) представила результаты анализа онтогенетических спектров популяций видов семейства Орхидные. **М.Б. Фардеева** (КФУ) обсудила особенности онтогенетических групп и возрастных спектров разных жизненных форм орхидей. В своем докладе **А.В. Горнов** (ЦЭПЛ РАН) оценил сукцессионный статус лесов Брянского полесья, используя популяционный подход. Динамике онтогенетической структуры *Fragaria vesca* L. в условиях сукцессионного процесса лесного фитоценоза был посвящен доклад **С.А. Дубровной** (КФУ). **Т.Ю. Браславская** и **А.С. Ефименко** (ЦЭПЛ РАН) описали демографическую структуру подроста и дали оценку возобновления ценопопуляций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в темнохвойных лесах Северного Предуралья. **Н.Г. Уланова** (МГУ) применила матричные модели для изучения динамики возрастной структуры ценопопуляций растений с количественной оценкой их приспособленности к существованию в разных фитоценозах. **Е.В. Зубкова** и **П.В. Фролов** (ИФХБ ПП РАН) представили пакет программ “СAMPUS” для моделирования пространственной динамики ценопопуляций растений.

По окончании докладов состоялось их обсуждение. В дискуссии по поднятым в докладах вопросам выступили: **Т.Ю. Браславская** (ЦЭПЛ РАН), **Л.А. Животовский** (ИОГен РАН), **Е.В. Зубкова** (ИФХБ ПП РАН), **В.Г. Онипченко** (МГУ), **Г.О. Османова** (МарГУ), **Н.П. Савиных** (ВятГУ), **С.А. Сенатор** (ГБС РАН), **М.Б. Фардеева** (КФУ), **В.А. Черемушкина** (ЦСБС СО РАН). В заключение были отмечены высокий уровень организации мероприятия, актуальность и своевременность поднятых для обсуждения вопросов, фундаментальность и прикладной аспект исследований докладчиков в области популяционной биологии и изучения биоразнообразия, соответствующие критериям современной мировой науки. Участники Семинара выразили благодарность руководству ГБС РАН в лице директора **В.П. Упелниек** и заместителя директора **С.А. Сенатора** за возможность проведения мероприятия на базе ГБС РАН, и особую признательность инициатору и идейному вдохновителю этого семинара — д.б.н., проф. **Л.А. Животовскому**.

По итогам Семинара принято следующее решение:

1. Признать семинар “Возрастная структура популяций растений и анализ онтогенетических спектров” успешно проведенным.

2. Выступления участников Семинара показали, что использование популяционно-онтогенетического подхода позволяет решать широкий спектр прикладных и теоретических проблем. Актуальны дальнейшее развитие этого подхода и применение данных о возрастной структуре и динамике популяций растений во всех исследованиях, связанных с изучением и сохранением биоразнообразия, в том числе редких и охраняемых видов, задачами мониторинга состояния особо охраняемых природных территорий, прогнозом развития и составлением рекомендаций по использованию лесных и луговых угодий.

3. Необходимо наладить стратегическое партнерство между научно-исследовательскими организациями и вузами, активный обмен современными подходами и методами в изучении биологических объектов. Следует усиливать контакты и совместные мероприятия для обсуждения возникающих актуальных задач. С этой целью предлагается расширить тему Семинара до “Популяционная структура вида у растений: вопросы сохранения, воспроизводства и использования природных растительных ресурсов и создание ботанических коллекций” и сделать семинары ежегодными.

4. Рекомендовать ГБС РАН внести в свои научные планы тематику популяционных исследований с целью разработки научно обоснованных методов воспроизводства, использования и охраны ресурсов флоры Российской Федерации.

All-Russian Scientific Seminar “Age Structure of Plant Populations and Analysis of Ontogenetic Spectra” (February 20, 2023, Moscow)**L. A. Zhivotovsky^{a,#}, G. O. Osmanova^{b,##}, V. P. Upelniek^c, and S. A. Senator^{c,###}**^a *Vavilov Institute of General Genetics of the Russian Academy of Sciences
Gubkina Str., 3, Moscow, 119991, Russia*^b *Mari State University
Lenina Sq., 1, Yoshkar-Ola, 424000, Russia*^c *Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences
Botanicheskaya Str., 4, Moscow, 127276, Russia*[#] *e-mail: levazh@gmail.com*^{##} *e-mail: gyosmanova@yandex.ru*^{###} *e-mail: sts senator@yandex.ru*

Information about the All-Russian scientific seminar devoted to the age structure of plant populations and the analysis of ontogenetic spectra is provided. The seminar was held on February 20, 2023 in Moscow. More than 50 people from 17 educational and scientific institutions took part in the seminar.

Keywords: plant populations, ontogenetic structure, research, scientific seminar

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

DOI: 10.31857/S0006813623040105, EDN: PAZPGR

Plantae fossiles

<i>Kotchumdeckia</i> Sadovnikov, gen. nov.	374
— <i>borutchinkinae</i> Sadovnikov, sp. nov.	374
— <i>clavata</i> Sadovnikov, sp. nov.	375
— <i>parallela</i> Sadovnikov, sp. nov.	376
<i>Mesenteriophyllum sixtelae</i> Sadovnikov, sp. nov.	373