

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 106

№ 6

MOSCOW
2021

Founders:

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

BOTANICHESKII ZHURNAL

Periodicity 12 issues a year

Founded in December 1916

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

Editor-in-Chief

A. L. Budantsev, Doctor of Sciences (Biology)

EDITORIAL BOARD

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

Managing editor M. O. Gongalskaya
Executive editor of the issue I. N. Safronova

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

Moscow

2021

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 6, 2021

СООБЩЕНИЯ

- Особенности строения одноклеточных десмидиевых водорослей (*Desmidiaceae*) при изучении в сканирующем электронном микроскопе
О. В. Анисимова, А. Ф. Лукницкая 523
- Анализ флоры горы Большая Ичка (Западно-Казахстанская область)
Т. Е. Дарбаева, А. К. Усенова 529
- Проявление полового полиморфизма в соцветиях *Heracleum sibiricum* (*Ariaceae*) в Московской области
В. Н. Годин, Т. В. Архипова, Ж. И. Яламова 540
- Репродуктивная биология *Hedysarum theinum* (*Fabaceae*)
Н. А. Карнаухова, И. Ю. Селютина, С. Я. Сыева 556
- Мегаспорогенез *Abies sibirica* (*Pinaceae*) в горах Южной Сибири
Е. В. Бажина 567
-

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Находка *Vitex trifolia* ssp. *litoralis* (*Lamiaceae*) в Республике Абхазия
И. Н. Тимухин, Б. С. Туниев 576
-

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

- О видовой самостоятельности *Potentilla depressa* (*Rosaceae*)
А. А. Кечайкин, Ф. Мюллер, Н. Б. Ермаков, В. В. Корженевский, М. В. Скапцов, А. И. Шмаков 579
- Обзор некоторых видов родства *Scutellaria supina* s.l. (*Lamiaceae*)
М. С. Князев 585
- Конспект типовой секции рода *Stachys* (*Lamiaceae*) в Старом Свете
Т. В. Крестовская 595
-

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- Штрихи к портрету Михаила Васильевича Маркова.
К 120-летию со дня рождения (1900–1981)
М. В. Марков 612
- К 90-летию со дня рождения профессора Марины Сергеевны Боч (1931–1998)
В. А. Смагин 618
-

- Указатель новых названий растений 624
Указатель обозначенных типов 624
-
-

Contents

Vol. 106, No. 6, 2021

Communications

- Structural features of unicellular desmids (Desmiales)
when examined with a scanning electron microscope
O. V. Anissimova, A. F. Luknitskaya 523
- Analysis of the flora of Bolshaya Ichka Mountain (West Kazakhstan Region)
T. Y. Darbayeva, A. K. Ussenova 529
- Expression of sexual polymorphism in *Heracleum sibiricum*
(Apiaceae) inflorescences in Moscow Region
V. N. Godin, T. V. Arkhipova, J. I. Ialamova 540
- Reproductive biology of *Hedysarum theinum* (Fabaceae)
N. A. Karnaukhova, I. Ju. Selyutina, S. Ya. Syeva 556
- Megasporogenesis of *Abies sibirica* (Pinaceae) in Southern Siberia
E. V. Bazhina 567
-

Floristic Records

- Finding of *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* (Lamiaceae) in the Republic of Abkhazia
I. N. Timukhin, B. S. Tuniyev 576
-

Systematic Reviews and New Taxa

- About the species independence of *Potentilla depressa* (Rosaceae)
A. A. Kechaykin, F. Müller, N. B. Ermakov,
V. V. Korzhenevsky, M. V. Skaptsov, A. I. Shmakov 579
- Review of some species of *Scutellaria supina* affinity (Lamiaceae)
M. S. Knyazev 585
- Synopsis of the genus *Stachys* section *Stachys* (Lamiaceae) in the Old World
T. V. Krestovskaya 595
-

Jubilees ad Memorial Dates

- Touches to the portrait of Mikhail Vasilyevich Markov:
to the 120th anniversary of his birth (1900–1981)
M. V. Markov 612
- On the 90th anniversary of Professor Marina Sergeevna Botch (1931–1998)
V. A. Smagin 618
-

- Index to new plant names 624
Index to designated types 624
-
-

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (DESMIDIALES) ПРИ ИЗУЧЕНИИ В СКАНИРУЮЩЕМ ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

© 2021 г. О. В. Анисимова^{1,*}, А. Ф. Лукнищкая^{2,**}

¹ Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского, МГУ им. М.В. Ломоносова
ул. Ленинские горы, 1/12, Москва, 119234, Россия

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

*e-mail: flora_oa@mail.ru

**e-mail: aliyalukn@mail.ru

Поступила в редакцию 15.12.2020 г.

После доработки 11.02.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Показана возможность применения методов сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) при изучении морфологии и рельефа клеточной оболочки одноклеточных представителей десмидиевых водорослей (Charophyta, Zygnematorphyceae) для подтверждения и уточнения идентификации на примере 10 видов: *Cosmarium* sp., *C. anceps*, *C. granatum*, *C. nymannianum*, *C. pokornyuanum*, *Euastrum bidentatum*, *E. crassicole*, *E. luetkemuelleri*, *E. oblongum*, *Pleurotaenium ehrenbergii*. Продемонстрировано, что использование электронного микроскопа дает возможность более тонкого и качественного исследования поверхности клеточной оболочки. Рассмотрены трудности, возникающие при работе с клетками десмидиевых водорослей в СЭМ. Следует обращать внимание на артефакты, возникающие при подготовке проб для исследования водорослей в СЭМ: слизевые пробки и обильное скопление слизи на поверхности клетки, процесс линьки и асимметрия в развитии полуклеток.

Ключевые слова: Charophyta, Zygnematorphyceae, клеточная стенка, морфология, таксономия, сканирующий электронный микроскоп

10.31857/S0006813621060028

Одноклеточные представители десмидиевых водорослей (Charophyta, Zygnematorphyceae, Desmidiaceae) характеризуются самой разнообразной формой клеток и их размерами. Морфологические диагностические признаки мелкоклеточных видов чаще всего плохо различимы в световом микроскопе. В первую очередь это относится к структуре клеточной стенки у видов родов *Cosmarium* и *Euastrum*, длина клеток которых не превышает 30 мкм. Сюда можно отнести такие виды как *Cosmarium tinctum* Ralfs, *C. inconspicuum* West et G.S. West, *C. tenue* W. Archer, *C. norimbergense* Reinsch, *C. trilobulatum* Reinsch, *Euastrum coeselii* Kouwets, *E. insulare* (Wittr.) J. Roy, *E. luetkemuelleri* F. Ducell., *E. validum* West et G.S. West и некоторые другие. Кроме того, существует ряд видов рода *Cosmarium* (*C. tatricum* Raciborski, *C. anceps* P. Lundell, *C. nymannianum* Grunow in Rabenh., *C. pokornyuanum* (Grunow) West et G.S. West), которые, несмотря на достаточно крупные размеры

(до 54 мкм длины), могут быть ошибочно отнесены к роду *Euastrum*, так как имеют некоторые признаки, характерные для этого рода (трехлопастная форма, верхушечная выемка, срединное вздутие).

Все сказанное выше значительно осложняет идентификацию таксонов, прежде всего с использованием светового микроскопа (СМ). Сведения о структуре клеточной оболочки необходимы для идентификации сложно определяемых видов *Cosmarium* и *Euastrum*. В подобной ситуации требуется изучение рельефа клеточной стенки в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ).

Цель данного сообщения – продемонстрировать на примере некоторых из перечисленных выше видов, на какие признаки следует обращать особое внимание при изучении десмидиевых водорослей в СЭМ, и возникающие при этом трудности интерпретации.

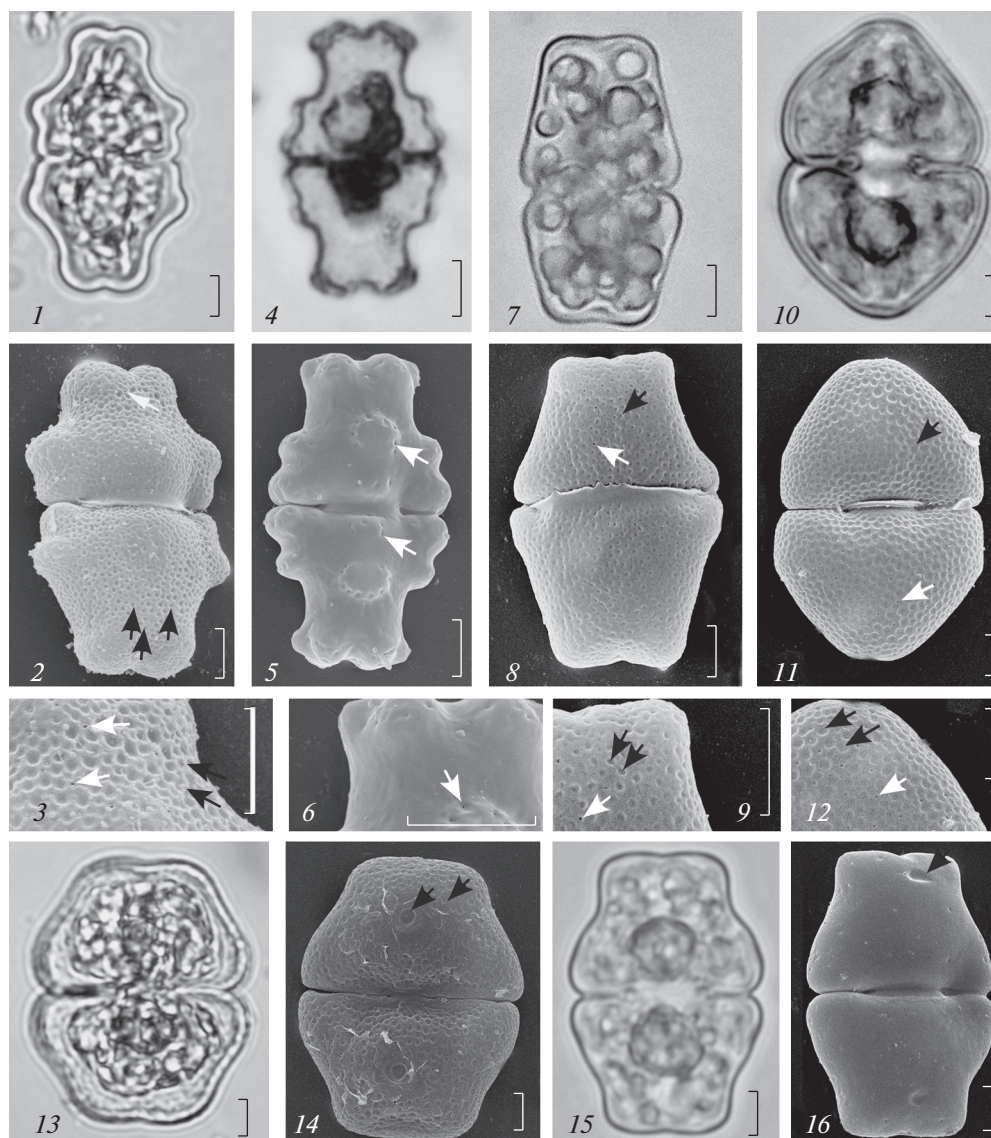


Рис. 1. *Cosmarium pokornyuanum*: 1 – клетка, СМ, 2 – клетка, СЭМ, 3 – рельеф оболочки клетки, СЭМ; *Euastrum crassicolle*: 4 – клетка, СМ, 5 – клетка, СЭМ, 6 – рельеф оболочки клетки, СЭМ; *Cosmarium anceps*: 7 – клетка, СМ, 8 – клетка, СЭМ, 9 – рельеф оболочки клетки, СЭМ; *Cosmarium granatum*: 10 – клетка, СМ, 11 – клетка, СЭМ, 12 – рельеф оболочки клетки, СЭМ; *Cosmarium nymannianum*: 13 – клетка, СМ, 14 – клетка, СЭМ; *Euastrum luetkemuelleri*: 15 – клетка, СМ, 16 – клетка, СЭМ. Черные стрелки – ямки и скробиккулы, белые стрелки – слизевые поры. Масштабные линейки 5 мкм.

Fig. 1. *Cosmarium pokornyuanum*: 1 – cell, LM, 2 – cell, SEM, 3 – ornamentation of the cell wall, SEM; *Euastrum crassicolle*: 4 – cell, LM, 5 – cell, SEM, 6 – ornamentation of the cell wall, SEM; *Cosmarium anceps*: 7 – cell, LM, 8 – cell, SEM, 9 – ornamentation of the cell wall, SEM; *Cosmarium granatum*: 10 – cell, LM, 11 – cell, SEM, 12 – ornamentation of the cell wall, SEM; *Cosmarium nymannianum*: 13 – cell, LM, 14 – cell, SEM; *Euastrum luetkemuelleri*: 15 – cell, LM, 16 – cell, SEM. Black arrows – pits and scrobicules, white arrows – mucilage pores. Scale bars 5 μm.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили пробы водорослей, собранные на полуострове Ямал в 1995 г. (Черное оз. 1, 50 × 30 м, обрастания на поверхности травяно-моховой мочажины на глубине 1 м и Черное оз. 2, 50 × 150 м, на торфяном дне на глубине 10 см) – *Cosmarium* sp., *C. granatum* Bréb. ex

Ralfs, *Euastrum bidentatum* Nägeli, *E. oblongum* Ralfs (Luknitskaya, 2001); на Карельском побережье Белого моря, в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ в 2019 г. (безымянное сфагновое болото, обрастания водных растений по краю озера на глубине 20 см) – *Euastrum crassicolle* P. Lundell, *E. luetkemuelleri* (Anissimova, 2020), *Cosmarium anceps*, *Pleurotaenium ehrenbergii* (Ralfs)

De Bary; в Горном Алтае в 1996 г (бассейн Телецкого оз., Аю-Коль оз., отжим прибрежного мха на глубине 10 см) — *Cosmarium nymannianum*, *C. pokornyanum*, *Euastrum bidentatum*, *E. oblongum* (Anissimova, 2018). Пробы фиксировали формалином до конечной концентрации 4%. Материал изучали в световых (Amplival (Carl Zeiss, Jena), Leica DM—1000, с объективами $\times 40$) и сканирующем электронном (Jeol JSM—6308LA) микроскопах. Препараты для СЭМ готовили по общепринятой методике (Anissimova, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На примере двух пар видов можно проследить сходство признаков между родами *Cosmarium* и *Euastrum*. В световом микроскопе полуклетки *Cosmarium pokornyanum* и *Euastrum crassicolle* видны как трехлопастные, с волнистыми боками и оттянутой, расширенной верхушкой (рис. 1, 1, 4). Такое описание обычно приводят для рода *Cosmarium*. Однако оба таксона можно описать также с позиции рода *Euastrum*: боковые лопасти разделены неглубокой выемкой на верхнюю и нижнюю, полярная лопасть вытянутая, апикальный вырез представлен небольшим углублением. При такой характеристике, по общему виду клетки *C. pokornyanum* скорее можно отнести к роду *Euastrum*.

Изучение поверхности оболочки в СЭМ показывает, что у *Cosmarium pokornyanum* клеточная стенка равномерно покрыта мелкими ямками, образующими ячеистый рисунок (рис. 1, 2, 3, черные стрелки), в то время как у *Euastrum crassicolle* она гладкая (рис. 1, 5, 6). Первый вариант рельефа оболочки встречается у некоторых видов *Cosmarium*, таких как *C. anceps* (рис. 1, 7, 8, 9, черные стрелки), *C. granatum* (рис. 1, 10, 11, 12, черные стрелки). Очевидна и разница в распределении пор: у *Cosmarium* поры многочисленные, равномерно пронизывающие клеточную стенку (рис. 1, 3, 9, 12, белые стрелки), в то время как у *Euastrum crassicolle* поры группируются вокруг срединного и базального вздутий и на лопастях (рис. 1, 5, 6, белые стрелки). Следует отметить, что в световом микроскопе расположение пор у всех перечисленных видов не различимо.

Другая пара таксонов, сходных по общему виду, — *Cosmarium nymannianum* и *Euastrum luetkemuelleri*. Полуклетки первого вида описывают как усеченно-трапециевидные с выемчатой верхушкой, а полуклетки второго как усеченно-пирамидальные, полярная лопасть с угловатой выемкой посередине (рис. 1, 13, 15). Следовательно, форму полуклеток у этих двух таксонов можно считать почти одинаковой. Поверхность клеточной стенки *Cosmarium nymannianum* покрыта ямками, которые отсутствуют только вокруг срединного

углубления (рис. 1, 14, черные стрелки). Клетки *Euastrum luetkemuelleri* гладкие, небольшое углубление (скробикула) расположено немного выше центра полуклетки (рис. 1, 16, черная стрелка).

Безусловно, использование сканирующего электронного микроскопа позволяет четко видеть отличия рельефа оболочки у разных видов. Более того, в описании некоторых видов (*Cosmarium pokornyanum*, *C. anceps*, *C. granatum*) в основных определителях (Palamar-Mordvintseva, 1982; Coesel, Meesters, 2007) указывается гладкая оболочка. В ряде публикаций ямки и скробикулы ошибочно называют порами (Kosinskaya, 1960; Lenzenveger, 1999). Наличие скробикул на поверхности оболочки клеток и пор, пронизывающих края вершинного выреза полуклеток, являются важными признаками рода *Euastrum* (Anissimova, 2016). Однако на данный момент не известно исследования, которое позволило бы понять, как и когда формируются поровые каналы на вершине клетки в области синуса — до его полного формирования или одновременно. Это могло бы пролить свет на понимание, что можно называть вершинным вырезом (синусом), а что представляет собой небольшую вогнутость оболочки.

Следует учитывать, что в некоторых случаях при приготовлении препаратов для СЭМ возникают артефакты. Так, например, можно наблюдать слизевые “пробки” на месте слизевых пор. У крупных клеток (*Pleurotaenium ehrenbergii*, дл. 215–560 мкм) в зависимости от того, в какой момент они были зафиксированы, эти образования могут отсутствовать, тогда поры видны (рис. 2, 1, 3, белая стрелка) или присутствовать, тогда видны слизевые “пробки” (рис. 2, 2, 4, полосатая стрелка). На очень мелких клетках такие артефакты легко спутать с бородавками. Другая проблема, возникающая при изучении клеток в СЭМ — обильная сеть из слизи, маскирующая рельеф оболочки (*Euastrum bidentatum*, рис. 2, 5, черные стрелки). Известны статьи, в которых рассматриваются методы удаления слизи, однако они не всегда могут быть применимы, и эта проблема сохраняется до настоящего времени (Pickett-Heaps, 1974; Vidya-vati, 1982; Tavera, Calderón, 2013). Еще одна особенность, относящаяся ко всем представителям из семейства Desmidiaceae — процесс линьки (Brook, 1981). Рельеф оболочки становится виден после полного освобождения от первичной целлюлозной клеточной стенки (*Cosmarium* sp., рис. 2, 6, SW). До этого момента поры, скробикулы или ямки на поверхности оболочки не видны (рис. 2, 6, PW). Трудности в оценке наблюдений в СЭМ десмидиевых водорослей могут создавать также недоразвитые клетки и оторвавшиеся недоразвитые полуклетки, которые иногда встреча-

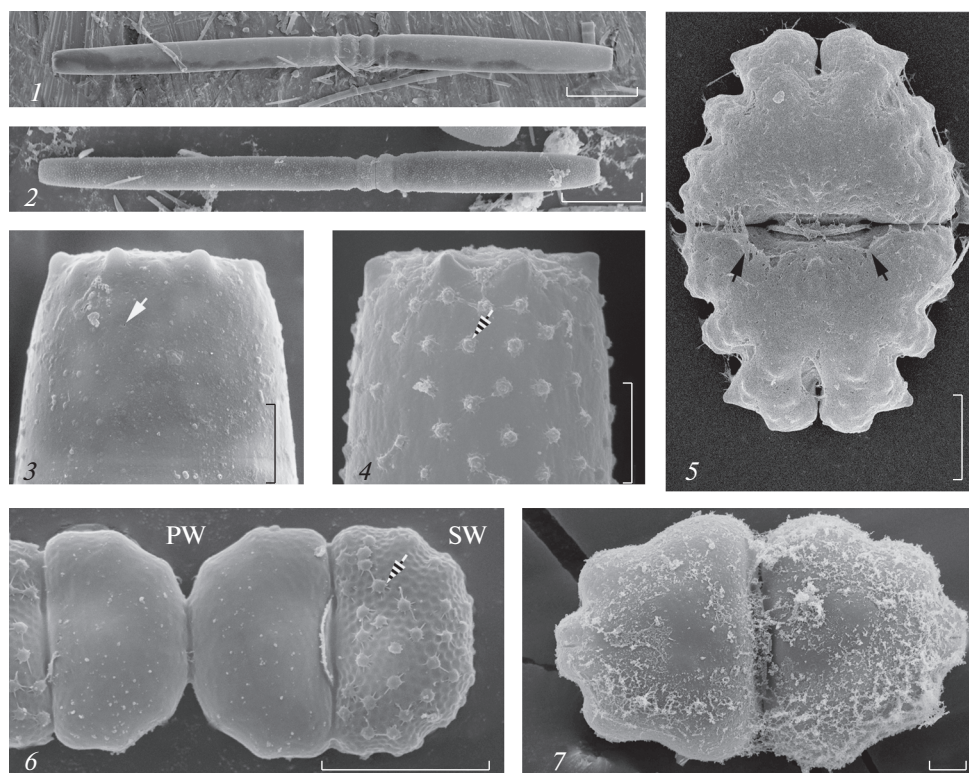


Рис. 2. *Pleurotaenium ehrenbergii*: 1, 2 – общий вид клетки, 3, 4 – увеличенные концы полуклеток (СЭМ); *Euastrum bidentatum*: 5 – общий вид клетки в слизи (СЭМ); *Cosmarium* sp.: 6 – поделившиеся клетки (СЭМ); *Euastrum oblongum*: 7 – общий вид недоразвитой клетки (СЭМ). Белая стрелка – слизевые поры, полосатые стрелки – слизевые пробки, черные стрелки – слизь на поверхности клетки, PW – первичная оболочка у дочерних полуклеток сохранилась, SW – полуклетка после линьки. Масштабные линейки 1, 2 – 100 мкм, 3–7 – 10 мкм.

Fig. 2. *Pleurotaenium ehrenbergii*: 1, 2 – general view of a cell, 3, 4 – the ends of semicells (SEM); *Euastrum bidentatum*: 5 – general view of a cell with mucilage (SEM); *Cosmarium* sp.: 6 – dividing cells (SEM); *Euastrum oblongum*: 7 – general view of an underdeveloped cell (SEM). White arrow – mucilage pores, striped arrows – mucilage head, black arrows – mucilage on the cell wall, PW – the primary wall preserved on the “daughter” semicells, SW – the semicell after shedding of the primary wall. Scale bars: 1, 2 – 100 μm , 3–7 – 10 μm .

ются в препаратах (*Euastrum oblongum*, рис. 2, 7). Чтобы избежать ошибок при изучении этих водорослей в СЭМ, необходимо анализировать несколько экземпляров одного вида. Это также затруднительно, так как часто материал бывает бедный, и клетки встречаются редко.

Особенные сложности возникают при описании новых таксонов. Для большинства существующих видов в качестве типового образца приводится рисунок, а фиксированный материал зачастую оказывается недоступным. В подобном случае, при изучении вида в СЭМ, автор не всегда имеет возможность понять разницу в оболочках двух видов.

Таким образом, в настоящее время для уточнения определения трудно идентифицируемых таксонов десмидиевых водорослей желательно использование методов как световой, так и сканирующей электронной микроскопии с учетом всей совокупности морфологических признаков: раз-

меры и форма клетки, рельеф оболочки, расположение слизевых пор. Также следует внимательно сопоставлять структуры клеток, наблюдаемые в сканирующем электронном микроскопе и световом микроскопе, чтобы не допускать ошибок интерпретации.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме “Региональные таксономические и флористические исследования водорослей морских и континентальных водоемов”. Регистрационный номер: АААА-18-118030790036-0 и государственного задания МГУ, регистрационный номер: 121032300103-6, на оборудовании Центра коллективного пользования МГУ имени М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anissimova O.V. 2016. Architecture of cell wall of *Euastrum* Ralfs: new genus critheria. — Vestnik Moskovskogo Universiteta. Ser. 16. Biologia, 71 (3): 155–159. <https://doi.org/10.3103/S0096392516030019>
- [Anissimova] Анисимова О.В. 2018. К флоре десмидиевых водорослей (Streptophyta, Desmidiaceae) водных объектов Горного Алтая. — В кн.: Мат. XVII международной научно-практической конф. “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии”. Барнаул. С. 8–11.
- [Anissimova] Анисимова О.В. 2020. Виды рода *Euastrum* (Charophyta, Desmidiaceae) новые для Карелии (Россия). — Бот. журн. 105 (4): 360–367. <https://doi.org/10.31857/S000681362004002X>
- Brook A.J. 1981. The biology of desmids. Oxford. 276 p.
- Coesel P.F.M., Meesters K.J. 2007. Desmids of the Lowlands. Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands. Zeist. 351 p.
- [Kosinskaya] Косинская Е.К. 1960. Флора споровых растений СССР. Т. V. Конъюгаты или сцеплянки. (2). Десмидиевые водоросли. Вып. 1. М.; Л. 706 с.
- Lenzenweger R., 1999. Desmidiaceenflora von Osterreich. Bibliotheca Phycologica. Stuttgart. 104 (3). 218 p.
- [Luknitskaya] Лукницкая А.Ф. 2001. Зеленые водоросли (конъюгаты) некоторых водоемов южной части полуострова Ямал. — Новости сист. низш. раст. 34: 30–34.
- [Palamar-Mordvintseva] Паламарь-Мордвинцева Г.М. 1982. Определитель пресноводных водорослей СССР. Л. 11 (2). 577 с.
- Pickett-Heaps J.D. 1974. Scanning electron microscopy of some cultured desmids. — Transactions of the American Microscopical Society J. 93: 1–23.
- Tavera R., Calderón E. 2013. Use of СТАВ as a cost-effective solution to an old problem: the interference of the mucilage of desmids for scanning electron microscopy. — Phycologia. 52 (5): 422–425. <https://doi.org/10.2216/13-133.1>
- Vidyavati 1982. Cell division in *Staurastrum gracile* Ralfs under the scanning electron microscope. — Proc. Indian Acad. Sci. (Plant. Sci.). 91 (5): 443–447.

Structural Features of Unicellular Desmids (Desmidiales) when Examined in a Scanning Electron Microscope

O. V. Anissimova^{a, #} and A. F. Luknitskaya^{b, ##}

^a Zvenigorod Biological Station, M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskiye Gory, 1/12, Moscow, 119234, Russia

^b Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

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

^{##}e-mail: aliyalukn@mail.ru

We have demonstrated the possibility of using scanning electron microscopy methods for studying the morphology and ornamentation of the cell wall of unicellular species of desmid algae (Charophyta, Zygnematomyxaceae). Scanning electron microscopy was used to confirm and refine the identification of taxa with 10 species as an example: *Cosmarium* sp., *C. anceps*, *C. granatum*, *C. nymannianum*, *C. pokornyianum*, *Euastrum bidentatum*, *E. crassicolle*, *E. luetkemuelleri*, *E. oblongum*, *Pleurotaenium ehrenbergii*.

The use of electron microscope enables a more subtle and qualitative study of the cell wall surface. We considered the difficulties arising when working with cells of desmids in scanning electron microscopy. Attention should be paid to the artifacts arising from the preparation of samples for the study of algae in scanning electron microscopy: mucus plugs and abundant accumulation of mucus on the cell surface, “molting” process and asymmetry in the development of the semicells.

Keywords: Charophyta, Zygnematomyxaceae, cell wall, morphology, taxonomy, scanning electron microscope

ACKNOWLEDGEMENTS

The studies were carried out within the framework of the institutional research project no. AAAA-A18-118030790036-0 of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences and as part of the Scientific Project of the State Order of the Government of Russian Federation to Lomonosov Moscow State University No. 121032300103-6, on the equipment of the Center for Collective Use of Moscow State University with financial support of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation.

REFERENCES

- Anissimova O.V. 2016. Architecture of cell wall of *Euastrum* Ralfs: new genus critheria. — Vestnik Moskovskogo Universiteta. Ser. 16. Biologia. 71 (3): 155–159. <https://doi.org/10.3103/S0096392516030019>
- Anissimova O.V. 2018. К флоре десмидиевых водорослей (Streptophyta, Desmidiales) водных объектов Горного Алтая [To the flora of desmids (Streptophyta, Desmidiales) of the water bodies of Gorny Altai]. — In: Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii.

- Materialy XVII mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. — Barnaul. P. 8–11 (In Russ.).
- Anissimova O.V. 2020. Species of *Euastrum* (Charophyta, Desmidiaceae) new for Karelia (Russia). — Bot. Zhurn. 105 (4): 360–367 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S000681362004002X>
- Brook A.J. 1981. The biology of desmids. Oxford. 276 p.
- Kosinskaya E.K. 1960. Flora sporovykh rasteniy SSSR. T. 5. Konjugati ili stsep'yanki (2). Desmidievye vodorosli. Vyp. 1. [Flora of spore plants of the USSR. Vol. 5. Conjugates (2). (Desmidiales) 1]. Moscow; Leningrad. 706 p. (In Russ.).
- Lenzenweger R. 1999. Desmidiaceenflora von Osterreich. Bibliotheca Phycologica. Stuttgart. 104 (3). 218 p.
- Luknitskaya A.F. 2001. Green algae (conjugates) of some water bodies in the southern part of the Yamal Peninsula. — Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii. 34: 30–34 (In Russ.).
- Palamar-Mordvintseva G.M. 1982. Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. [Key to freshwater algae of the USSR]. Leningrad. 11 (2). 577 p. (In Russ.).
- Pickett-Heaps J.D. 1974. Scanning electron microscopy of some cultured desmids. — Transactions of the American Microscopical Society J. 93: 1–23.
- Tavera R., Calderón E. 2013. Use of CTAB as a cost-effective solution to an old problem: the interference of the mucilage of desmids for scanning electron microscopy. — Phycologia. 52 (5): 422–425.
<https://doi.org/10.2216/13-133.1>
- Vidyavati 1982. Cell division in *Staurastrum gracile* Ralfs under the scanning electron microscope. — Proc. Indian Acad. Sci. (Plant. Sci.). 91 (5): 443–447.

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ГОРЫ БОЛЬШАЯ ИЧКА (ЗАПАДНО-КАЗАХСТАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Т. Е. Дарбаева^{1,*}, А. К. Усенова^{2,**}

¹ Западнo-Казахстанский университет им. М. Утемисова
пр. Н. Назарбаева, 121, учебный корпус № 5, Уральск, 512632, Казахстан

² Западнo-Казахстанский университет им. М. Утемисова
пр. Н. Назарбаева, 162, Уральск, 514266, Казахстан

*e-mail: dtalshen@mail.ru

**e-mail: usenova.ase197@gmail.com

Поступила в редакцию 28.10.2020 г.

После доработки 25.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Приводятся результаты многолетних исследований флоры горы Большая Ичка, находящейся в Таскалинском районе Западно-Казахстанской области. Здесь произрастают 350 видов сосудистых растений, относящихся к 222 родам, 56 семействам. Таксономический, биоморфологический, географический анализ показал степной характер флоры. Основное место занимают травянистые поликарпики, характерные для умеренных флор. Географический анализ выявил преобладание евразийских и европейских, а также участие локальных и узколокальных видов. Выявлена специфика по времени заноса адвентивных видов. Выделены редкие и исчезающие виды, занесенные в Красную книгу Казахстана и Зеленую книгу Западно-Казахстанской области.

Ключевые слова: гора Большая Ичка, флористический анализ, адвентивные виды, рефугиум, кальцефиты

DOI: 10.31857/S0006813621060041

Гора Большая Ичка является памятником природы областного значения в степной зоне (Lavrenko et al., 1991; Зону..., 1999). Здесь сложилась самобытная, богатая ксерофильная и в то же время мезофильная флора, резко отличающаяся от окружающих степей. Первым исследователем флоры горы был П.С. Паллас, посетивший ее в 1769 г. (Pallas, 1771). Отсюда он описал *Anabasis cretacea* Pall. – своеобразный вид, облигатный для меловых субстратов. Паллас отметил при этом: “...copiosissimam inueni in collibus cretaceoargillosis montis Itshka in deserto Calmacorum...” (Pallas, 1771: 494). В настоящее время *Anabasis cretacea* утратил доминирующее положение на меловых склонах и встречается лишь немногими экземплярами (Sytin, 2015).

Флора горы исследовалась неоднократно (Ivanov, 1958, 1964–1989; Kolchenko, 1964, 1987; Petrenko et al., 2001; Darbayeva, 2003, 2007; Mamysheva et al., 2010; Mamysheva, Darbayeva, 2012; Darbayeva et al., 2018). О.Т. Кольченко (Kolchenko, 1974) выявила 199 видов. М.В. Мамышева в 2011 году определила флористический состав в количестве 219 видов (Mamysheva, 2011). Нами проведена новая инвентаризация флоры, в результате которой

список флоры включает 350 видов. Во флоре хорошо представлены степные растения – 160 видов, особенность горы – кальцефитный степной комплекс из 54 видов. С обилием родников на склонах горы связано большое участие в растительном покрове 133 видов мезофитных растений, составляющих 38% от общего числа – 38 видов, характерных для лесостепной зоны, из них 13 лесных (*Anemone sylvestris*, *Asparagus officinalis*, *Inula salicina*, *Origanum vulgare*, *Pulsatilla patens*, *Silene borysthena*, *S. chlorantha*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Vicia cracca*, *Viola collina*, *V. hirta*) и 25 луговостепных (*Adonis vernalis*, *Amoria montana*, *Androsace elongate*, *Asparagus bressleri*, *Astragalus danicus*, *A. onobrychis*, *Calamagrostis epigeios*, *Chamaecytisus borysthenicus*, *C. ruthenicus*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Eryngium planum*, *Falcari avulgaris*, *Fritillaria ruthenica*, *Galium verum*, *Gypsophila paniculata*, *Hieracium echioides*, *Koeleria glauca*, *Leymus racemosus*, *Medicago romanica*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Phleum phleoides*, *Poa stepposa*, *Seseli libanotis*, *Veronica spicata*); 38 луговых видов, 57 – лесных (сосредоточенных в балках и около ручьев): из лесных видов встречаются *Padus avium*, *Rhamnus cathartica*, *Lonicera tatarica*, *Rosa*



Рис. 1. Район исследований в Западно-Казакстанской области.

Fig. 1. Research area in the West Kazakhstan Region.

Таскала – Taskala.

г. Ичка – Bolshaya Ichka Mountain.

majalis и др., в травянистом покрове произрастают *Heracleum sibiricum*, *Glechoma hederacea*, *Hypericum perforatum*, *Epilobium hirsutum*, *Scrophularia nodosa*, *Fragaria vesca*, *Anemone sylvestris* и др. Около ручьев отмечено 3 прибрежно-водных вида.

В список охраняемых растений горы Большая Ичка включено 46 видов, из которых 3 являются региональными эндемиками (*Anabasis cretacea* Pall., *Asparagus inderiensis* Blume ex Pacz., *Matthiola fragrans* Bunge) и 2 – узколокальными западноказахстанскими видами (*Artemisia lessingiana* Bess., *Jurinea kirghisorum* Janisch).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящей работе проанализированы и обобщены материалы многолетних флористических исследований, имеющихся на кафедре биологии и экологии Западно-Казакстанского университета им. М. Утемисова. Полевые работы проводились маршрутным методом с 2000 по 2019 гг. в сочетании с исследованиями на ключевых участках, где велись наблюдения за структурой и динамикой растительного покрова. Список видов флоры представлен в соответствии с системой А.Л. Тактаджяна (Takhtajan, 1997). Латинские названия растений даны по С.К. Черепанову (Czerapanov, 1995) и С.А. Абдулиной (Abdulina, 1998). При анализе флоры мы использовали биолого-морфологические классификации И.Г. Серебрякова и А.К. Скворцова (Serebryakov, 1964; Skvortsov, 2006). Географические элементы устанавливались исходя из характера ареалов видов (Vulf, 1936; Kamelin, 1973; Takhtajan, 1978). Адвентивная фракция флоры дана по системе Р.И. Бурды (Burda, 1991).

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Г. Большая Ичка – самая высокая точка (259 м над ур. м.) на правом берегу р. Урал в Западно-Казакстанской области в южной части Общего Сырта в верховьях р. Деркул (рис. 1). Она сложена известняками, мелями, третичными глинами, песчаниками (Petrenko et al., 1992; Achmedenov, Dudin, 2016; Ramazanov, 2018). Северный и восточный склоны пологие. Южный и западный склоны более крутые, есть выходы коренных пород на дневную поверхность. Склоны изрезаны балками и оврагами. Вершина горы платообразная. Почвы темно-каштановые различного механического состава – глинистые, суглинистые, супесчаные, песчаные, щебнистые и без щебня, часто карбонатные.

Разнообразный литологический состав, неоднородный почвенный покров и увеличение антропогенно-трансформированных участков на горе способствовали обогащению видового разнообразия в последнее время.

На склонах горы доминируют ковыльковые (*Stipa lessingiana*) петрофитные степи, характерны также тырсовые (*Stipa capillata*), типчаковые (*Festuca valesiaca*) и перистоковыльные (*Stipa pennata*) степные группировки. На платообразной вершине с маломощными щебнистыми почвами характерны разнотравные петрофитные сообщества: грудничиевые (*Galatella villosa*, *G. trinervifolia*), триниевые (*Trinia muricata*), вьюнковые (*Convolvulus lineatus*), мордовниковые (*Echinops meyeri*), чабрецовые (*Thymus stepposus*). В верхних частях склонов с выходами мелов и известняков образуется своеобразный кальцефитный комплекс из

Artemisia lessingiana (эндемика Западного Казахстана), *A. salsoloides*, *Matthiola fragrans* и др. По эродированным крутым склонам южной экспозиции встречается кальцефитное разнотравье, состоящее из *Asparagus inderiensis*, *Centaurea carbonate*, *Onosma simplicissima*, *Silene cretacea*, *Vincetoxicum stepposum*, *Jurinea kirgisorum* (единственное место в области, где произрастает эта намогатка). У подошвы южных склонов характерны галофитные ценозы, состоящие из *Leymus ramosus*, *Limonium gmelinii*, *L. suffruticosum*, на засоленных песчаных местах — *Krascheninnikovia ceratoides* и др. видов. По западным склонам развивается кальцефитно-петрофитный комплекс из *Anthemis trotziana*, *Atraphaxis spinosa*, *Dianthus andreowskiana*, *Lepidium meyeri*, *Linaria cretacea*, *Pulsatilla patens*, *Rindera tetraspis* и др. По подошве восточных склонов распространены петрофитные виды: *Alyssum lenense*, *Crambe tatarica*, *Hedysarum grandiflorum*, *Linum perenne*, *L. flavum*, *Scabiosa isetensis* и др. В северо-западной части горы находится осиновый (*Populus tremula*) лес с богатым подлеском и мезофитным разнотравьем (*Hypericum perforatum*, *Fragaria vesca*, *Origanum vulgare*) и др. В нем много редких растений: *Anemone sylvestris*, *Gladiolus imbricatus*, *Corydalis solida* и др. Вокруг родников и ручьев сформированы кустарниковые сообщества (*Amygdalus nana*, *Rosa majalis*, *Spirea hyppecifolia*) с богатым разнотравьем из *Geranium pratense*, *Ficaria verna*, *Lathyrus tuberosus*, *Ranunculus repens*, *Sanguisorba officinalis* и др.

На равнинах, окружающих гору, степной растительный покров сильно нарушен и представлен полынными (*Artemisia austriaca*, *A. lerchiana*, *A. pauciflora*), мятликовыми (*Poa bulbosa*), эбелековыми (*Ceratocarpus arenarius*) сбоевыми сообществами.

Краткая характеристика флоры горы Большая Ичка

Список флоры г. Большая Ичка включает 350 видов сосудистых растений, относящихся к 222 родам, 56 семействам (табл. 1). Среди них основу флоры, как и всюду в умеренных областях Голарктики составляют цветковые растения (347 видов; 99%), из них преобладают двудольные (303; 86.5%), однодольные составляют 12.5% (44 вида), на долю архегониальных и голосеменных приходится 0.3%.

Среднее видовое богатство, приходящееся на одно семейство, во флоре равно 6.0. Уровень видового богатства выше среднего показателя имеют 14 семейств, остальные 42 семейства суммарно включают 21.1% от всех видов, из них 23 содержат по одному виду (6.5%). Наиболее богаты видами семейства Asteraceae (71), Poaceae (28), Fabaceae (24), Brassicaceae (21), Rosaceae (20), Chenopodiaceae (19), Caryophyllaceae (15), Scrophulariaceae (14), Lamiaceae (13).

Среднее число родов в семействе равно 3.9. Наиболее богатыми родами являются 12 семейств (от 34 до 7); по 2 рода имеют 8 семейств, а по 1 роду — 34 семейства. Наиболее крупными родами являются *Artemisia* (11 видов), *Galium* (7 видов), *Centaurea* (6 видов); по 5 видов включают *Astragalus*, *Potentilla*, *Atriplex*, *Achillea*, *Veronica*; по 4 вида — *Galatella* и *Inula*. В ведущей десятке родов содержатся 57 видов (16.3%). Эти роды являются характерными представителями флоры степей (Lavrenko, 1951). Роды *Astragalus*, *Galium*, *Veronica* связывают нашу флору со средиземноморской. Такие рода как *Potentilla*, *Polygonum*, *Poa*, *Leymus* свидетельствуют об увеличении антропогенного пресса на данную флору.

Распределение семейственных и родовых спектров соответствует умеренно аридным районам Древнего Средиземноморья в пределах Голарктики (Takhtajan, 1978).

Центральное место занимают травянистые поликарпика (203 вида); заметную роль играют травянистые монокарпика (84); обращает внимание большое участие во флоре древесно-кустарниковых растений — 13 видов деревьев, 20 кустарников, 18 полукустарничков (табл. 2).

Как известно, географический анализ наглядно отражает связь флоры изучаемого региона с окружающими флорами, а также позволяет судить о путях миграции видов в пределы исследуемой территории. Кроме того, географический анализ является одним из методов решения вопроса о месте исследуемого региона в системе высших единиц ботанико-географического районирования (Vulf, 1936; Takhtajan, 1978, 1997; Karmelin, 1973; Karamysheva, Rachkovskaya, 1973).

Виды, составляющие флору горы Большая Ичка, разнообразны по распространению: от космополитов или пюрирегиональных до узколокальных видов. В исследуемом регионе мы выделили семь типов ареалов разделением их на группы (табл. 3).

Наиболее существенная доля принадлежит евразийскому типу ареалов — 122 вида (34.8%). Именно этот тип ареала включает 14 видов, образующих кальцефитный комплекс: 2 вида (0.6%) восточноевропейско-казахстанские — *Galium ruthenicum*, *Silene cretacea*, 12 видов (3.4%) пантичско-заволжско-казахстанских: *Artemisia salsoloides*, *Adonis wolgensis*, *Elaeosticta lutea*, *Ferula caspica*, *F. tatarica*, *Lepidium meyeri*, *Ornithogalum fischerianum*, *Pastinaca clausii*, *Salsola larinica*, *Tanacetum achilleifolium*, *T. millefolium*, *Trinia hispida*.

К европейскому типу ареала относится 80 (22.9%) видов.

Видов с древнесредиземноморским типом ареала 45 (12.8%). Из них древнесредиземноморская группа объединяет 42 вида (12%): *Gagea bulbifera*, *Linum flavum*, *Nanophyton erinaceum*, *Ornithogalum*

Таблица 1. Таксономический спектр флоры г. Большая Ичка
Table 1. Taxonomic spectrum of the flora of Bolshaya Ichka Mt.

№	Семейство Family	Число видов Number of species	Доля от общего числа видов (%) Percentage of the total number of species	Число родов Number of genera	Доля от общего числа родов (%) Percentage of the total number of genera
1	Asteraceae	71	20.2	34	15.3
2	Рoaceae	28	8	19	8.5
3	Fabaceae	24	6.8	13	5.8
4	Brassicaceae	21	6	18	8.1
5	Rosaceae	20	5.7	12	5.4
6	Chenopodiaceae	19	5.4	11	4.9
7	Caryophyllaceae	15	4.3	9	4
8	Scrophulariaceae	14	4	8	3.6
9	Lamiaceae	13	3.7	12	5.4
10	Apiaceae	11	3.1	10	4.5
11	Ranunculaceae	11	3.1	7	3.1
12	Boraginaceae	11	3.1	9	4
13	Liliaceae	10	2.8	6	2.7
14	Rubiaceae	8	2.3	2	0.9
15	Polygonaceae	6	1.7	4	1.8
16	Salicaceae	6	1.7	2	0.9
17	Plantaginaceae	3	0.8	1	0.5
18	Convolvulaceae	3	0.8	2	0.9
19	Solanaceae	3	0.8	2	0.9
20	Dipsacaceae	3	0.8	2	0.9
21	Limoniaceae	3	0.8	2	0.9
22	Сyperaceae	2	0.6	1	0.5
23	Campanulaceae	2	0.6	1	0.5
24	Linaceae	2	0.6	1	0.5
25	Euphorbiaceae	2	0.6	1	0.5
26	Aceraceae	2	0.6	1	0.5
27	Violaceae	2	0.6	1	0.5
28	Elaeagnaceae	2	0.6	1	0.5
29	Equisetaceae	2	0.6	1	0.5
30	Ulmaceae	2	0.6	1	0.5
31	Primulaceae	2	0.6	1	0.5
32	Malvaceae	2	0.6	2	0.9
33	Cannabaceae	2	0.6	2	0.9
34	Iridaceae	1	0.3	1	0.5
35	Santalaceae	1	0.3	1	0.5
36	Amaranthaceae	1	0.3	1	0.5
37	Typhaceae	1	0.3	1	0.5
38	Alismataceae	1	0.3	1	0.5
39	Lythraceae	1	0.3	1	0.5
40	Juncaceae	1	0.3	1	0.5
41	Asclepiadaceae	1	0.3	1	0.5

Таблица 1. Окончание

№	Семейство Family	Число видов Number of species	Доля от общего числа видов (%) Percentage of the total number of species	Число родов Number of genera	Доля от общего числа родов (%) Percentage of the total number of genera
42	Ephedraceae	1	0.3	1	0.5
43	Betulaceae	1	0.3	1	0.5
44	Urticaceae	1	0.3	1	0.5
45	Aristolochiaceae	1	0.3	1	0.5
46	Papaveraceae	1	0.3	1	0.5
47	Resedaceae	1	0.3	1	0.5
48	Grossulariaceae	1	0.3	1	0.5
49	Geraniaceae	1	0.3	1	0.5
50	Polygalaceae	1	0.3	1	0.5
51	Rhamnaceae	1	0.3	1	0.5
52	Hypericaceae	1	0.3	1	0.5
53	Onagraceae	1	0.3	1	0.5
54	Oleaceae	1	0.3	1	0.5
55	Caprifoliaceae	1	0.3	1	0.5
56	Valerianaceae	1	0.3	1	0.5

fischerianum, *Polygala sibirica* и др.; азиатская группа включает 3 вида (0.8%): *Cannabis ruderalis*, *Oxytropis floribunda*, *Ulmus pumila*.

Тесные связи степной и пустынной зоны выражаются в голарктическом типе ареала – 42 вида (12%).

Видов со средиземноморским типом ареала насчитывается 19 (5.4%), в основном, это растения лесостепи, где складывается особая самобытная флора (Krasheninnikov, 1937, 1939).

Туранский тип ареала включает 23 вида (6.5%), распространенных на плато и по верхним частям меловых и мергелистых склонов. В туранском типе различаются следующие группы: арало-каспийская, заволжско-казахстанская, нижневолжская, нижневолжско-прикаспийская, прикаспийская, сарматская. Туранские виды являются основой эндемичного кальцефитного комплекса (Darbayeva, 2003, 2007).

Арало-каспийская группа состоит из 5 (1.4%) видов: *Anabasis cretacea*, *A. salsa*, *Centaurea kasakorum*, *Matthiola fragrans*, *Androsace maxima*. Заволжско-казахстанская группа объединяет 7 видов растений (2%): *Astragalus vulpinus*, *Eremogone koriniana*, *Echinops meyeri*, *Galatella divaricata*, *Hedysarum razoumovianum*, *Scabiosa isetensis*, *Tanacetum kittaryanum*. В западно-казахстанскую группу входят 2 узлокальных эндемика *Artemisia lessingiana* и *Jurinea kirghisorum*. Нижневолжская группа включает 4 вида (1.1%): *Anthemis tinctoria*, *Crataegus ambigua*, *Crambe tatarica*, *Galatella trinervifolia*. Нижневолжско-прикаспийская группа ареалов включает

1 вид: *Artemisia pauciflora*. Прикаспийская группа также представлена 1 видом: *Artemisia lerchiana*. Сарматская группа состоит из 3 видов: *Galatella punctata*, *Goniolimon elatum*, *Pulsatilla patens*.

В плурирегиональном типе отмечено 19 видов, представляющих три группы: плурирегиональные 15, североамериканские 3 и канадский 1 вид.

Особенность флоры состоит в том, что она сложена арало-каспийскими, туранскими, восточно-причерноморско-западноказахстанскими и нижневолжскими реликтами. Здесь встречаются арало-каспийские, заволжско-казахстанские, понтичско-заволжско-казахстанские и нижневолжско-приуральские эндемики, а также узлокальные западноказахстанские эндемичные виды. Кроме того, сюда проникли миграционные виды с сопредельной территории Общего Сырта.

Из-за сильного антропогенного воздействия происходит не только проникновение, но и натурализация сорных растений. Антропогенная флора состоит из адвентивных видов – 27 (7.7%), аколотофитов – 6 (1.7%), ксенофитов – 3 (0.8%), эргазиофитов – 11 (3.1%), археофитов – 8 (2.3%) и неофитов – 9 (2.5%).

К адвентивным видам, которые встречаются в естественных фитоценозах (агриофиты), относятся: *Acroptilon repens*, *Arctium lappa*, *Anisantha tectorum*, *Asperugo procumbens*, *Atriplex amblyostegia*, *A. nitens*, *A. oblongifolia*, *A. rosea*, *A. tatarica*, *Avena fatua*, *Berteroa incana*, *Carduus crispus*, *Chenopodium*

Таблица 2. Биоморфологическая структура флоры г. Большой Ички
Table 2. Biomorphological structure of the flora of Bolshaya Ichka Mt.

Название группы Name of group	Абсолютное число видов Number of species	Доля от общего числа видов (%) Percentage of the total number of species
Древесно-кустарниковые растения/Woody and shrubby plants 63 (18%)		
Деревья Trees	13	3.7
Кустарники Shrubs	20	5.7
Полукустарники Semishrubs	11	3.1
Кустарнички Dwarf shrubs	1	0.3
Полукустарнички Dwarf semishrubs	18	5.2
Многолетние (поликарпика) травянистые растения/Perennial (polycarpic) herbaceous plants 203 (58%)		
Стержнекорневые Taproot	77	22
Длиннокорневищные Long-rhizomatous	42	12
Короткорневищные Short-rhizomatous	42	12
Луковичные Bulbiferous	8	2.3
Корневищные Rhizomatous	8	2.3
Клубнеобразующие Tuberiferous	7	2
Рыхлодерновинные Loose-tussock	6	1.7
Плотнoderновинные Dense-tussock	4	1.1
Кистекоорневые Fibrous-root	3	0.8
Клубнекорневищные Tuber-rhizomatous	2	0.6
Дерновинные Tussock	1	0.3
Стержнекистевые Taproot-fibrous	2	0.6
Лианы Liana	1	0.3
Однолетние (монокарпика) травянистые растения/Annual (monocarpic) herbaceous plants 84 (24%)		
Однолетники Annuals	67	19
Двулетники Biennials	17	5
Итого Total	350	100

Таблица 3. Распределение типов ареалов на г. Большая Ичка
Table 3. Distributions of plant ranges on Bolshaya Ichka Mt.

Название типов ареалов Name of types of area	Абсолютное число видов Number of species	Доля от общего числа видов (%) Percentage of the total number of species
Евразийский тип ареала/Eurasian range type 122 (34.8%)		
Евразийский Eurasian	79	22.5
Евросибирский Euroasian-Siberian	28	8
Сибирский Siberian	1	0.3
Понтийско-заволжско-казахстанский Pontic-Transvolga-Kazakhstan	12	3.4
Восточно-европейско-казахстанский East European-Kazakhstan	2	0.6
Европейский тип ареала/European range type 80 (22.9%)		
Европейский European	26	7.4
Бореальный Boreal	4	1.1
Восточно-европейский East European	2	0.6
Понтийский Pontic	45	12.9
Восточно-понтийский East Pontic	1	0.3
Сарматско-понтийский Sarmatian-Pontic	1	0.3
Среднеазиатско-понтийский Central Asian-Pontic	1	0.3
Голарктический тип ареала/Holarctic range type 42 (12%)		
Древнесредиземноморский тип ареала/Ancient Mediterranean range type 45 (12.8%)		
Древнесредиземноморский Ancient Mediterranean	42	12
Азиатский Asiatic	3	0.8
Туранский тип ареала/Turanian range type 23 (6.5%)		
Арало-каспийский Aral-Caspian	5	1.4
Заволжско-казахстанский Transvolga-Kazakhstan	7	2
Нижневолжский Lower Volga	4	1.1
Прикаспийский Pre-Caspian	1	0.3
Сарматский Sarmatian	3	0.8
Нижневолжско-прикаспийский Lower Volga-Precaspian	1	0.3

Таблица 3. Окончание

Название типов ареалов Name of types of area	Абсолютное число видов Number of species	Доля от общего числа видов (%) Percentage of the total number of species
Западно-Казахстанский (Сыргово-Подуральский) West Kazakhstan (Syrt-Poduralskoye Plateau)	1	0.3
Западно-Казахстанский West Kazakhstan	1	0.3
Средиземноморский тип ареала/Mediterranean range type 19 (5.4%)		
Плюрирегиональный тип ареала/Pluriregional range type 19 (5.4%)		
Плюрирегиональный Pluriregional	15	4.3
Североамериканский North American	3	0.8
Канадский Canadian	1	0.3

hybridum, *C. polyspermum*, *C. tatarica*, *Cirsium arvense*, *Ceratocarpus arenarius*, *Eremopyrum orientale*, *E. triticeum*, *Echinochloa crusgalli*, *Kochia scoparia*, *Lactuca tatarica*, *Leonurus cardiaca*, *Polygonum aviculare*, *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Sonchus arvensis*.

Адвентивные виды подразделяются на случайно занесенные виды, которые расселяются самостоятельно и заносятся человеком непреднамеренно — аколитофиты и ксенофиты. К аколитофитам относятся следующие виды: *Arctium tomentosum*, *Atriplex hortensis*, *Chenopodium urbicum*, *Chorispora tenella*, *Lappula echinata*, *L. patula*. К ксенофитам относятся: *Leonurus glaucescens*, *Linaria vulgaris*, *Conium maculatum*.

Одичавшие культивируемые, интродуцированные виды — эргазиофиты: *Acer negundo*, *Cannabis ruderalis*, *Cichorium intybus*, *Elaeagnus angustifolia*, *E. argentea*, *Fraxinus americana*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*, *Triticum durum*, *Ulmus pumila*, *Secale cereale*.

По времени заноса или проникновения на данную территорию к археофитам относятся *Camelina microcarpa*, *C. sativa*, *Chenopodium album*, *Consolida regalis*, *Descurainia sophia*, *Hyoscyamus niger*, *Solanum nigrum*, *Tripleurospermum perforatum*. К неофитам мы относим *Amaranthus albus*, *A. blitoides*, *A. blitum*, *A. retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Conyza canadensis*, *Cyclachaena xanthiifolia*, *Xanthium spinosum*, *X. strumarium*.

В составе флоры отмечено 64 (18%) сорных вида. На увеличение адвентивных видов повлияло увеличение летовок, расположенных вокруг горы, новые нефтяные и газовые скважины; распашка западных и северных склонов, пожары и последствия туризма.

В последние десятилетия происходит обогащение флоры за счёт сорных видов, проникаю-

щих на пологие отроги из пахотных земель, окружающих гору; из антропогенных трансформированных местообитаний; из долин р. Деркул и Красненькая.

По меловым обнажениям встречаются 13 видов, внесенных в Красную книгу Казахстана (Postanovleniye..., 2006): *Adonis vernalis*, *A. wolgensis*, *Anthemis trotzkiana*, *Crambe tatarica*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Hedysarum razoumovianum*, *Lepidium meyeri*, *Linaria cretacea*, *Ornithogalum fischerianum*, *Tulipa biebersteiniana*, *T. gesneriana* (*T. schrenkii*), *Stipa pennata*, *Silene cretacea*.

В Зеленую книгу Западно-Казахстанской области внесены 33 вида (Petrenko et. al., 2001; Darbayeva et al., 2018): *Althaea officinalis*, *Anabasis cretacea*, *Acer tataricum*, *Artemisia salsoloides*, *Betula pubescens*, *Campanula sibirica*, *Centaurea kasakorum*, *C. ruthenica*, *Cytisus ruthenicus*, *Ephedra distachya*, *Equisetum sylvaticum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Fritillaria meleagris*, *Geranium tuberosum*, *Genista tinctoria*, *Hedysarum grandiflorum*, *Helichrysum arenarium*, *Hypericum perforatum*, *Inula helenium*, *Iris pseudacorus*, *Jurinea kirghisorum*, *Linum flavum*, *Matthiola fragrans*, *Melica nutans*, *Nanophyton erinaceum*, *Polygala comosa*, *Pulsatilla patens*, *Reseda lutea*, *Rinodera tetraspis*, *Viola ambigua*, *Valeriana tuberosa*, *Veronica anagallis-aquatica*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растительный покров горы Большая Ичка сложен богатой самобытной флорой из узколокальных, региональных, кальцефитных, краснокнижных и типичных видов. Флора горы включает 350 видов, 220 родов, 56 семейств. Распределение семейственных и родовых спектров соответствует аридному региону Древнего Средиземноморья.

Анализ флоры показал, что как по таксономическим показателям, так и по составу жизненных форм эта флора типична для степных территорий Евразии.

Выявлено эндемичное кальцефитное ядро (54 вида), включающее древнесредиземноморские (31 вид), локальные туранские (21) и 2 узко-локальных западноказахстанских вида.

За последние годы в связи с усилением антропогенного пресса на флору произошло увеличение адвентивных видов. Они составляют 18% от общего числа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Abdulina] Абдулина С.А. 1998. Список сосудистых растений Казахстана. Алматы. 187 с.
- [Achmedenov, Dudin] Ахмеденов К.М., Дудин Д.М. 2016. Памятник природы “гора Большая Ичка” как уникальный объект солянокупольных ландшафтов Западного Казахстана. — Молодой ученый. 6 (110): 314–318.
- [Burda] Бурда Р.И. 1991. Антропогенная трансформация флоры. Киев. 168 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 992 с.
- [Darbayeva] Дарбаева Т.Е. 2003. Флора меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб. 51 с.
- [Darbayeva] Дарбаева Т.Е. 2007. Парциальные флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана. Уральск. 267 с.
- [Darbayeva et al.] Дарбаева Т.Е., Альжанова Б.С., Бохорова С.Н., Сарсенова А.Н. 2018. Редкие и исчезающие виды сосудистых растений дерновинноковыльных степей. — Мат-лы конференции Ботаника в современном мире. 2: 38–40.
- [Ivanov] Иванов В.В. 1958. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л. 288 с.
- [Ivanov] Иванов В.В. 1964–1989. Определитель растений Северного Прикаспия. — Мат-лы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. 356 с.
- [Karamysheva, Rachkovskaya] Карамышева З.В., Рачковская Е.И. 1973. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л. 278 с.
- [Kolchenko] Кольченко О.Т. 1964. К флоре горы Большая Ичка. — Мат-лы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Л. С. 33–43.
- [Kolchenko] Кольченко О.Т. 1974. Сводный список растений меловых обнажений Северного Прикаспия. — В кн.: Флора и растительность Северного Прикаспия. Л. С. 179–199.
- [Kolchenko] Кольченко О.Т. 1987. Редкие растения Уральской области, нуждающиеся в охране. Уральск. 26 с.
- [Krashenninnikov] Крашенинников И.М. 1937. Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. бот. 4: 16–45.
- [Krashenninnikov] Крашенинников И.М. 1939. Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. — Сов. бот. 6: 67–99.
- [Lavrenko] Лавренко Е.М. 1951. Возраст ботанических областей внетропической Евразии. — Изв. АН СССР. Сер. геогр. 2: 17–28.
- [Lavrenko et al.] Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. 1991. Степи Евразии. Л. 144 с.
- [Mamysheva] Мамышева М.В. 2011. Краткий анализ флоры горы Большая Ичка в пределах Западно-Казахстанской области. — Вестн. Мордовского ун-та. Биологические науки. 4: 150–155.
- [Mamysheva, Darbayeva] Мамышева М.В., Дарбаева Т.Е. 2012. Редкие растения растительных сообществ горы Большая Ичка в пределах Западно-Казахстанской области. — Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 14. 1 (7): 1776–1779.
- [Mamysheva et al.] Мамышева М.В., Дарбаева Т.Е., Бохорова С.Н. 2010. Парциальные флоры в пределах Общего Сырта на территории Западно-Казахстанской области. — Изв. Самарского науч. центра РАН. 12 (1–32): 757–759.
- [Pallas] Pallas P.S. 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Rußischen Reichs. Erster Theil. St. Petersburg. 504 p.
- [Petrenko et al.] Петренко А.З., Ли К.А., Дебело П.В. 1992. Природа Уральской области и ее охрана. Ч. 2. Уральск. 131 с.
- [Petrenko et al.] Петренко А.З., Джубанов А.А., Фартушина М.М., Чернышев Д.М., Тубетов Ж.М. 2001. Зеленая книга Западно-Казахстанской области. Уральск. 194 с.
- [Postanovleniye...] Постановление Правительства Республики Казахстан от 31 октября 2006 года № 1034 “Об утверждении Перечней редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных”.
- [Ramazanov] Рамазанов С.К. 2018. Физико-географическая характеристика горы Ичка по материалам П.С. Паласа и ее современный ландшафт. Материалы VIII Симпозиума Степи Евразии. Оренбург, 10–13 сентября 2018 года. Оренбург. С. 808–811.
- [Serebryakov] Серебряков И.Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л. Т. 3. С. 146–205.
- [Skvortsov] Скворцов А.К. 2006. Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. М. 435 с.
- [Syтин] Сытин А.К. 2015. Ботанико-географические наблюдения в Западном Казахстане по материалам комплексной экспедиции по маршруту П.С. Паласа в 2012 году. — В кн.: Природа Западного Казахстана и Петр Симон Паллас (полевые исследования 2012 года). СПб. С. 45–52.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 247 с.
- [Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1997. Система магнолиофитов. Л. 439 с.
- [Vulf] Вульф Е.В. 1936. Историческая география растений. М.; Л. 322 с.
- [Zony...] Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. 1999. Карта. М. 1:8000000. М. 2 л.

ANALYSIS OF THE FLORA OF BOLSHAYA ICHKA MOUNTAIN (WEST KAZAKHSTAN REGION)

T. Y. Darbayeva^{a, #} and A. K. Ussenova^{b, ##}

^a *M. Utemisov West Kazakhstan University
N. Nazarbayev Ave., 12, Bldg. 5, Uralsk, 512632, Kazakhstan*

^b *M. Utemisov West Kazakhstan University
N. Nazarbayev Ave., 162, Uralsk, 514266, Kazakhstan*

[#] *e-mail: dtalshen@mail.ru*

^{##} *e-mail: usenova.asel97@gmail.com*

The results of long-term studies of the flora of Bolshaya Ichka Mt. located in the West Kazakhstan Region in the Taskala District are presented. Growing here are 350 vascular plant species belonging to 222 genera and 56 families. Taxonomic, biomorphological and geographical analysis has revealed the steppe nature of the flora. According to the biomorphological analysis, the main place is occupied by herbaceous polycarpic plants characteristic of temperate floras. The geographical analysis revealed the dominance of Eurasian and European species, as well as the participation of local and narrow-localized species. The specificity of adventive species is revealed. Rare and endangered species listed in the Red Data Book of Kazakhstan and the Green Book of the West Kazakhstan Region were identified in the studied flora.

Keywords: Bolshaya Ichka Mountain, floristic analysis, adventive species, refugium, calcephytes

REFERENCES

- Abdulina S.A. 1998. Spisok sosudistyykh rasteniy Kazakhstana [List of vascular plants of Kazakhstan]. Almaty. 187 p. (In Russ.).
- Achmedenov K.M., Dudin D.M. 2016. Nature monument "Bolshaya Ichka mountain" as a unique object of salt dome landscapes of West Kazakhstan. — *Molodoy uchenyy*. 6 (110): 314–318 (In Russ.).
- Burda R.I. 1991. Antropogennaya transformatsiya flory [Anthropogenic transformation of flora]. Kiev. 168 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Vascular plants of Russia and neighboring countries. St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Darbayeva T.Y. 2003. Flora melovykh vozvyshehnostey Severo-Zapadnogo Kazakhstana [Flora of the Cretaceous uplands of North-West Kazakhstan]: Diss. ... Doct. Sci St. Petersburg. 51 p. (In Russ.).
- Darbayeva T.Y. 2007. Partsiyal'nye flory melovykh vozvyshehnostey Severo-Zapadnogo Kazakhstana [Partial flora of Cretaceous uplands of North-West Kazakhstan]. Uralsk. 267 p. (In Russ.).
- Darbayeva T.Y., Al'zhanova B.S., Bokhorova S.N., Sarsenova A.N. 2018. Rare and endangered species of vascular plants of turf-feather grass steppes. — *Bot. v sovr. mire*. 2: 38–40 (In Russ.).
- Ivanov V.V. 1958. Stepi Zapadnogo Kazakhstana v svyazi s dinamikoy ikh pokrova [Steppes of West Kazakhstan in connection with the dynamics of their cover]. Moscow; Leningrad. 288 p. (In Russ.).
- Ivanov V.V. 1964–1989. Opredelitel' semeystv Severnogo Prikaspiya [Determinant of families of the North Pre-Caspian]. — In: *Materiyaly po flore i rastitel'nosti Severnogo Prikaspiya*. Leningrad (In Russ.).
- Kamelin R.V. 1973. Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoj Sredney Azii [Florogenetic analysis of the natural flora of mountainous Central Asia]. Leningrad. 356 p. (In Russ.).
- Karamysheva Z.V., Rachkovskaya Y.I. 1973. Botanicheskaya geografiya stepnoy chasti Tsentral'nogo Kazakhstana [Botanical geography of the steppe part of Central Kazakhstan]. Leningrad. 278 p. (In Russ.).
- Kolchenko O.T. 1964. K flore gory Bolshaya Ichka [To the flora of mountain Bolshaya Ichka]. — In: *Materiyaly po flore i rastitel'nosti Severnogo Prikaspiya*. Leningrad. P. 33–43 (In Russ.).
- Kolchenko O.T. 1974. Svodnyy spisok rasteniy melovykh obnazheniy Severnogo Prikaspiya [Summary list of plants of cretaceous outcrops of the North Pre-Caspian]. — In: *Flora i rastitel'nost' Severnogo Prikaspiya*. Leningrad. P. 179–199 (In Russ.).
- Kolchenko O.T. 1987. Redkie rasteniya Ural'skoy oblasti, nuzhdayushchiesya v ochrane [Rare plants of the Ural region in need of protection]. Uralsk. 26 p. (In Russ.).
- Krashennnikov I.M. 1937. Analiz reliktovoy flory Yuzhnogo Urala v svyazi s istoriey rastitel'nosti i paleogeografiei pleystotsena [Analysis of the relict flora of the South Ural in connection with the history of vegetation and paleogeography of the Pleistocene]. — *Sov. bot.* 4: 16–45 (In Russ.).
- Krashennnikov I.M. 1939. Osnovnye puti razvitiya rastitel'nosti Yuzhnogo Urala v svyazi s paleogeografiei Severnoy Evrazii v pleistotsene i golotsene [The main ways of developing the vegetation of the South Ural in connection with the paleogeography of North Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. — *Sov. bot.* 6: 67–99 (In Russ.).
- Lavrenko Y.M. 1951. Vozrast botanicheskikh oblastey vnetropicheskoy Evrazii [Age of botanical areas of extra-tropical Eurasia]. — *Izv. AN SSSR. Ser. geogr.* 2: 17–28 (In Russ.).
- Lavrenko Y.M., Karamysheva Z.V., Nikulina R.I. 1991. Stepi Evrazii [Steppes of Eurasia]. Leningrad. 144 p. (In Russ.).
- Mamysheva M.V., Darbayeva T.Y., Bokhorova S.N. 2010. Partial flora within the Obshiy Syrt on the territory of

- the West Kazakhstan region. — *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 12 (1–3): 757–759 (In Russ.).
- Mamysheva M.V. 2011. A brief analysis of the flora of Mountain Bolshaya Ichka within the West Kazakhstan region. — *Vestnik Mordovskogo universiteta. Biologicheskie nauki*. 4: 150–155 (In Russ.).
- Mamysheva M.V., Darbayeva T.Y. 2012. Rare plants of plant communities of Mountain Bolshaya Ichka within the West Kazakhstan region. — *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. Vol. 14. 1 (7): 1776–1779 (In Russ.).
- Pallas P.S. 1771. *Reise durch verschiedene Provinzen des Rußischen Reichs. Erster Theil*. St. Petersburg. 504 p.
- Petrenko A.Z., Li K.A., Debelo P.V. 1992. *Priroda Ural'skoy oblasti i ee ochrana, chast' 2*. [Nature of the Ural region and its protection, part 2]. Uralsk. 131 p. (In Russ.).
- Petrenko A.Z., Dzhubanov A.A., Fartushina M.M., Chernyshev D.M., Tubetov Zh.M. 2001. *Zelenaya kniga ZKO* [Green book of WKR]. Uralsk. 194 p. (In Russ.).
- Postanovlenie Pravitel'stva Respubliki Kazakhstan ot 31 oktyabrya 2006 goda N 1034 "Ob utverzhdenii Perechney redkikh i nakhodyashchikhsya pod ugrozoy izcheznoveniya vidov rasteniy i zhivotnykh" [Resolution of the Government of the Republic of Kazakhstan dated on October 31, 2006 N 1034 "On approval of Lists of rare and endangered species of plants and animals"]. (In Kaz.).
- Ramazanov S.K. 2018. Physical and geographical characteristics of mountain Ichka based on the materials of P.S. Pallas and its modern landscape. *Materiyaly VIII Simpoziuma Stepi Evrazii*. Orenburg, 10–13 sentyabrya 2018 goda. Orenburg. P. 808–811 (In Russ.).
- Serebryakov I.G. 1964. *Zhiznennyye formy vysshykh rasteniy i ikh izucheniye* [Life forms of higher plants and their study]. — In: *Polevaya geobotanika*. Moscow, Leningrad. 3: 146–205 (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 2006. *Flora Nizhnego Povolzh'ya* [Flora of the Lower Volga Region]. Vol. 1. Moscow. 435 p. (In Russ.).
- Sytin A.K. 2015. Phytogeographic notes on P.S. Pallas's scientific journey to West Kazakhstan based on materials of the Russian-Kazakhstan complex expedition in 2012. — In: *Priroda Zapadnogo Kazakhstana i Petr Simon Pallas (polevye issledovaniya 2012 goda)*. St. Petersburg. P. 45–52 (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1978. *Floristicheskie oblasti Zemli* [Floristic areas of the Earth]. Leningrad. 247 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1997. *Sistema magnoliofitov* [Magnoliophyte system]. Leningrad. 439 p. (In Russ.).
- Vulf Y.V. 1936. *Istoricheskaya geografiya rasteniy* [Historical Plant Geography]. Moscow, Leningrad. 322 p. (In Russ.).
- Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territoriy [Zones and types of vegetation zones in Russia and adjacent territories]. 1999. *Karta*. M. 1:8000000. Moscow. 2 sheets.

ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛОВОГО ПОЛИМОРФИЗМА В СОЦВЕТИЯХ *HERACLEUM SIBIRICUM* (ARIACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. В. Н. Годин^{1,*}, Т. В. Архипова¹, Ж. И. Яламова¹

¹ *Московский педагогический государственный университет*
ул. Кибальчича, 6, корп. 3, Москва, 129164, Россия

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

Поступила в редакцию 15.01.2021 г.

После доработки 21.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Половой полиморфизм и структура синфлоресценций *Heracleum sibiricum* изучены в 2017–2019 годах в трех ценопопуляциях на территории Московской области. Выявлено четыре типа особей *H. sibiricum* по степени разветвленности соцветий (двойные зонтики на побегах I, I–II, I–III и I–IV порядков ветвления), которым соответствуют три типа синфлоресценций: единственный терминальный двойной зонтик, кисть из двойных зонтиков и метелка из двойных зонтиков. При возрастании степени разветвленности синфлоресценций происходит увеличение размеров двойных зонтиков и их структурных компонентов, а также уменьшение числа тычиночных цветков на побегах одного порядка ветвления. Простые зонтики могут включать как обоеполые, пестичные и тычиночные цветки (последние всегда занимают центральное положение), только обоеполые (у особей в терминальных двойных зонтиках с высокой степенью разветвленности синфлоресценций), обоеполые и тычиночные цветки (чаще всего в двойных зонтиках на побегах III и IV порядков), только пестичные (у редко встречающихся исключительно женских особей на побегах только I–II порядков ветвления). У *H. sibiricum* наблюдается сочетание андромоноэзии и гинодиэзии на популяционном уровне, что выражается в наличии трех типов особей: андромоноэцичных (обоеполые и тычиночные цветки; доля таких особей в популяциях варьирует от 88.9 до 92.1%), полигамомоноэцичных (обоеполые, пестичные и тычиночные цветки; доля этих особей колеблется от 6.8 до 8.4%) и женских (только пестичные цветки; частота таких особей изменяется от 0.9 до 3.4%). Обсуждаются причины и значение полового полиморфизма у цветковых растений.

Ключевые слова: половой полиморфизм, *Heracleum sibiricum*, Ариáceе, популяция, андромоноэзия, полигамомоноэзия, гинодиэзия

DOI: 10.31857/S0006813621060053

Род *Heracleum* L. — один из крупных родов сем. Ариáceе (Downie et al., 2010). Согласно данным Plunkett et al. (2018) в роде *Heracleum* насчитывается от 120 до 130 видов. Изучение полового дифференциации представителей рода *Heracleum* имеет длительную историю. Р. Knuth (1898) сообщает, что в состав зонтиков разных видов борщевиков входят обоеполые и тычиночные цветки. J. Negi (1926) выделяет у борщевиков одно- и обоеполые цветки. И.П. Манденова (Mandénova, 1951) отметила, что цветки в зонтиках на боковых побегах некоторых видов данного рода часто бесплодны. И.Б. Сандина (Sandina, 1959) у *H. sosnowskyi* Mandén. выделила четыре половых типа цветков: обоеполые, функционально тычиночные, функционально пестичные, бесполое (без функционирующих элементов андрогенеза и гинегенеза), которые могут встречаться в зонтиках в шести разных комбинациях. I тип — обоеполые и функциональ-

но тычиночные цветки (андромоноэзия), встречается у 67.5% растений; II тип — обоеполые и функционально пестичные цветки (гиномоноэзия), составляет 5% от общего числа особей; III тип — обоеполые, функционально тычиночные и бесполое цветки (андромоноэзия) — 7.5%; IV тип — обоеполые, функционально пестичные и бесполое цветки (гиномоноэзия) — 5%; V тип — только обоеполые цветки (гермафродиты) — 7.5% и VI тип — функционально пестичные и бесполое цветки (женские особи) — 7.5%.

Обоеполые, тычиночные и пестичные цветки в зонтиках разных кругов были отмечены у следующих видов рода *Heracleum*: *H. sosnowskyi* Mandén. (Sandina, 1959), *H. antasiaticum* Mandén., *H. asperum* (Hoffm.) M. Bieb., *H. carpathicum* Porc., *H. dissectum* Ledeb., *H. ponticum* (Lipsky) Schischk. ex Grossh. и др. (Ткаченко, 1989). При изучении большого фактического материала Г.К. Ткаченко

(Tkachenko, 1989) удалось убедительно показать, что соотношение цветков разных половых типов в зонтиках на побегах разного порядка неодинаково у разных видов рода *Heracleum*. Терминальные зонтики многих изученных видов состояли в основном из обоеполюх цветков, при этом число тычиночных и пестичных цветков было незначительным (от 1 до 30%). Зонтики на побегах второго порядка образованы, как правило, обоеполюми и тычиночными цветками, число последних колеблется в зависимости от вида от 25 до 100%. Пестичные цветки в зонтиках на побегах второго порядка либо отсутствуют, либо их число незначительно (0.3–2.3%). Если у особей развивались зонтики на побегах третьего порядка, то они состояли исключительно из тычиночных цветков.

В качестве объекта наших исследований выбран *Heracleum sibiricum* L. (борщевик сибирский) – двулетнее или многолетнее полурозеточное длительно вегетирующее травянистое растение со стержнекорневой системой, моно- или поликарпик (Sazuregova, 1984). *H. sibiricum* обладает еврозападносибирским ареалом, который охватывает Скандинавию, всю Восточную Европу, Предкавказье, Западную Сибирь, Монголию. *H. sibiricum* – лугово-лесной мезофит, в горах поднимается до лесного пояса.

Согласно данным G. E. Grosset (1974) у *H. sibiricum* в окрестностях Москвы по особенностям половой дифференциации цветков в терминальных двойных зонтиках особи распределены на четыре группы: 1) морфологически женские, тычинки которых полностью редуцированы (1.8% от состава изученных особей); 2) функционально пестичные с очень короткими, дугообразно согнутыми внутрь тычинками, пыльники которых не раскрываются (8.3%); 3) интерсексы – растения с менее длинными, часто дугообразно согнутыми внутрь тычинками, пыльники которых раскрываются только частично и содержат мало пыльцы (9.9%); 4) гермафродитные растения, имеющие длинные прямые тычинки и обильную пыльцу (80.0%).

Согласно данным A. Wróblewska (1992) на востоке Польши *H. sibiricum* образует синфлоресценции, в которых двойные зонтики располагаются на побегах I–III порядков, доля тычиночных цветков в зонтиках на побегах II порядка составляет в среднем 40.7%, на побегах III порядка – 56.7%. Терминальные двойные зонтики в анализируемых условиях состояли исключительно из обоеполюх цветков.

Е.И. Dem'yanova et al. (2000) показали, что в популяциях *H. sibiricum* в Приуралье (Кунгурский лесной заказник) отмечаются немногочисленные (3.3%) женские особи, образующие только пестичные цветки.

Наши исследования (Godin, Ialamova, 2020) подтвердили, что в Московской области у *H. sibiricum* формируются три типа цветков – обоеполюе, тычиночные и пестичные. Выделенные три половых типа цветков различаются размерными показателями, когда в отдельном простом зонтике на побеге одного порядка отмечается закономерное уменьшение размеров в следующем ряду: обоеполюе – пестичные – тычиночные.

Следовательно, по данным разных авторов и нашим личным наблюдениям, половой полиморфизм этого вида варьирует от строгой андромоноэтии до гинодиэтии, что связано с формированием как минимум трех половых типов цветков – обоеполюх, пестичных и тычиночных. Последние могут встречаться на особях *H. sibiricum* в разных сочетаниях. Поэтому целью данной работы было выявление полового полиморфизма на организменном и популяционном уровне у *H. sibiricum* в Московской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выявление полового полиморфизма *Heracleum sibiricum* проводили в естественных условиях Московской области с 2017 по 2019 гг. Полученные материалы обрабатывали в камеральных условиях. Основные исследования проведены в трех ценопопуляциях. Ценопопуляция 1 описана в окр. п. Павловская Слобода (Инстринский р-н Московской области) на разнотравно-злаковокупыревом лугу (проективное покрытие *H. sibiricum* – 5%). Среди других видов травяного покрова наиболее часто встречались *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Alopecurus pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Vicia cracca* L., *Trifolium pratense* L. Ценопопуляция 2 расположена в Одинцовском р-не Московской области, окр. г. Одинцово в составе разнотравно-злакового луга на центральной пойме (проективное покрытие *H. sibiricum* – 5%), в травяном покрове доминировали *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L., *Agrostis gigantea* Roth, *Geranium pratense* L., *Ranunculus polyanthemus* L. Ценопопуляция 3 расположена в окрестностях п. Павловская Слобода (Инстринский р-н Московской области) в составе низинного сероольшатника (проективное покрытие *Heracleum sibiricum* – 10%), среди видов травяного покрова наиболее часто встречались *Urtica dioica* L., *Lappa tomentosa* (Mill.) Lam., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop., *Campanula trachelium* L., *Dactylis glomerata* L. и *Festuca gigantea* (L.) Vill.

При описании особенностей строения синфлоресценции *Heracleum sibiricum* использована единая терминология и система обозначения для зонтиков, применяемая для представителей сем. Ариасеae: простой зонтик; двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков; терминальный двойной

зонтик, заканчивающий главный побег (Kuznetzova, 1982; Kuznetzova, Timonin, 2017).

Изучение половой дифференциации *Heraclium sibiricum* проводили на трансектах шириной 1 м в период массового цветения вида несколько раз за вегетационный сезон в течение трех лет наблюдений (2017–2019). Первый раз во время активного цветения цветков терминальных зонтиков отмечали характер распределения разных половых типов цветков и маркировали каждую особь, указывая ее половую дифференциацию. Через неделю уже во время цветения цветков двойных зонтиков на побегах II порядка вновь обследовали эти особи, отмечая особенности распределения в них обоеполюх, тычиночных и пестичных цветков. Аналогичные наблюдения повторяли во время цветения цветков в двойных зонтиках на побегах III и IV порядков ветвления. После этого анализировали спектр и пространственное расположение трех половых типов цветков на каждой особи. Такие наблюдения проводили в каждой из трех исследованных ценопопуляций в течение трех лет. При этом в каждой отдельной ценопопуляции в один год исследования брали не менее чем по 100 особей данного вида средневозрастного онтогенетического состояния.

В 2018 г. во всех анализируемых ценопопуляциях в конце июня в фазе молочно-восковой спелости семян закладывали трансекты шириной 1 м и подсчитывали число особей *H. sibiricum* с разной степенью разветвленности синфлоресценций. В это время уже закончили цветение цветки в простых и двойных зонтиках на побегах самых высоких порядков, и происходит интенсивное развитие формирующихся семян и плодов. На трансекте изучено 100 особей данного вида в средневозрастном онтогенетическом состоянии. Выявлено, что двойные зонтики у *H. sibiricum* могут формироваться на побегах I–IV порядков, то есть существует четыре типа особей, различающиеся по степени разветвления их синфлоресценций. В каждой ценопопуляции по 10 особей с двойными зонтиками на побегах I, I–II, I–III и I–IV порядков были отобраны для камеральной обработки. В лабораторных условиях у этих особей исследованы диаметр двойного зонтика (на побегах всех порядков ветвления), число двойных зонтиков, длина лучей двойного зонтика, число простых зонтиков в составе отдельного двойного зонтика, диаметр простого зонтика, длина цветоножек, число обоеполюх, пестичных и тычиночных цветков. В каждом двойном зонтике в анализ включены все простые зонтики. В дальнейшем полученные данные для особей с одним вариантом разветвленности синфлоресценций усредняли для получения обобщенной характеристики. Аналогичным образом поступали для всех четырех выявленных вариантов особей. Сравнение средних арифмети-

ческих показателей всех изученных признаков зонтиков и их структурных компонентов показало, что не обнаруживаются достоверные отличия особей из разных ценопопуляций по анализируемым признакам. Поэтому все данные из трех исследованных ценопопуляций были усреднены для обобщенной характеристики синфлоресценций и их элементов у особей *H. sibiricum* в Московской обл. и представлены в табл. 1.

Все полученные данные размерных показателей особей обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min–max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t-критерия Стьюдента. Для оценки степени отклонения фактических численностей от теоретически ожидаемых и сопоставления частот половых фенотипов в ценопопуляциях использован критерий G (G-test). Результаты вычислений представлены в табл. 1 и 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По степени разветвленности синфлоресценций выделяются четыре типа особей: 1) особи, у которых формируется только терминальный двойной зонтик на главном побеге; 2) особи, у которых двойные зонтики заканчивают главный побег и побеги II порядка, в этом случае синфлоресценция представляет собой закрытую кисть из двойных зонтиков; 3) особи, у которых двойные зонтики заканчивают главный и боковые побеги II и III порядков, формируя метелку из двойных зонтиков; 4) у самых разветвленных особей двойные зонтики образуются на главном побеге и боковых побегах II, III и IV порядков, синфлоресценция в данном случае представлена также метелкой из двойных зонтиков.

Как убедительно показала И.Ф. Сацыперова (Sazyperova, 1984), для всех видов рода *Heraclium* характерно наличие двойных зонтиков, заканчивающих главный побег, и двойных зонтиков на побегах II–III (реже IV–V) порядков.

У *H. sibiricum* возможно формирование двух флоральных единиц: двойной открытый зонтик, состоящий в свою очередь из открытых простых зонтиков, или двойной закрытый зонтик, включающий сближенные друг к другу двойные зонтики на побегах I и II порядка (реже II–III порядков). Лучи двойных зонтиков ребристые и опушенные. В каждом двойном зонтике все простые зонтики располагаются в нескольких кругах. Длина лучей двойного зонтика от периферии к центру всегда уменьшается. До начала цветения двойные зонтики у данного вида имеют уплощенную форму в центральной части, которая чаще всего вогнута. Такая форма сохраняется на

Таблица 1. Морфометрические показатели простых и двойных зонтиков на побегах I–IV порядков у *Heracleum sibiricum* разной степени разветвленности**Table 1.** Values of *Heracleum sibiricum* morphological features of umbels and umbellets on shoots of different orders

Признак/Morphological feature	Min–max	M ± m
Особи с зонтиками на побегах I порядка/Individuals with umbels on shoots of first order		
Терминальные двойные зонтики/Terminal umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	9.0–11.5	10.3 ± 0.9
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	3.5–8.6	5.6 ± 1.1
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	13–19	16.0 ± 2.1
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	1.6–2.6	2.1 ± 0.2
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.5–1.5	0.9 ± 0.2
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	19–33	26.3 ± 3.1
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	16.1–47.6	32.7 ± 6.1
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0.0–3.1	1.5 ± 0.8
Особи с зонтиками на побегах I–II порядков/Individuals with umbels on shoots of first and second orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	9.0–14.5	12.5 ± 0.6
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	2.6–8.3	4.9 ± 0.4
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	16–23	19.1 ± 1.0
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	1.2–3.0	1.9 ± 0.1
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.2–1.5	0.8 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	14–36	21.7 ± 1.5
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	0.0–47.7	17.8 ± 3.0
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0.0–5.6	2.5 ± 0.5
Двойные зонтики на побегах II порядка/Umbels on shoots of second order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	6.2–12.5	9.0 ± 0.6
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	1.5–6.7	3.6 ± 0.3

Таблица 1. Продолжение

Признак/Morphological feature	Min–max	M ± m
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1–4	2.4 ± 0.1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	12–21	16.0 ± 0.8
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	0.9–2.2	1.4 ± 0.1
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.3–1.1	0.5 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	12–31	20.6 ± 1.1
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	33.3–81.3	52.3 ± 3.2
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0.0–3.6	0.7 ± 0.3
Доля тычиночных цветков на особи, % Share of male flowers in individuals, %	28.9–41.0	37.6 ± 2.3
Особи с зонтиками на побегах I–III порядков/Individuals with umbels on shoots of first, second and third orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	18–20	18.8 ± 0.5
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	3.5–10.8	7.0 ± 1.3
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	17–21	19.3 ± 1.0
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	2.2–4.0	2.9 ± 0.3
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.5–1.8	1.0 ± 0.2
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	17–36	25.5 ± 3.1
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	0.0–18.8	3.7 ± 2.8
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0.0–6.7	4.9 ± 0.9
Двойные зонтики на побегах II порядка/Umbels on shoots of second order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	14–16	14.8 ± 0.5
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	2.9–8.1	5.7 ± 1.0
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	2–5	3.0 ± 0.1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	16–19	17.7 ± 0.7
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	1.8–3.0	2.3 ± 0.2

Таблица 1. Продолжение

Признак/Morphological feature	Min–max	M ± m
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.4–1.4	0.8 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	20–38	26.2 ± 2.6
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	0.0–65.2	26.7 ± 9.3
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0.0–3.8	1.6 ± 0.7
Двойные зонтики на побегах III порядка/Umbels on shoots of third order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	5.2–7.0	6.3 ± 0.5
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	1.5–3.5	2.4 ± 0.3
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1–6	2.5 ± 0.2
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	12–16	14.0 ± 1.0
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	0.7–1.1	0.9 ± 0.1
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.2–0.7	0.4 ± 0.04
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	8–21	15.8 ± 1.9
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	27.8–100.0	55.8 ± 12.9
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0	0
Доля тычиночных цветков на особи, % Share of male flowers in individuals, %	8.1–46.8	25.8 ± 10.4
Особи с зонтиками на побегах I–IV порядков/Individuals with umbels on shoots of first, second, third and fourth orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	20.0–21.0	20.5 ± 0.2
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	4.5–11.5	8.0 ± 1.3
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	20–21	20.7 ± 0.3
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	2.2–4.5	3.3 ± 0.4
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.7–2.0	1.4 ± 0.2
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	19–40	29.3 ± 3.6
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	0	0

Таблица 1. Продолжение

Признак/Morphological feature	Min–max	M ± m
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0–8.1	4.6 ± 0.9
Двойные зонтики на побегах II порядка/Umbels on shoots of second order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	16–17	16.5 ± 0.2
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	3.5–9.7	6.7 ± 1.1
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	3–4	3.7 ± 0.3
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	19–20	19.3 ± 0.3
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	2.0–3.5	2.7 ± 0.2
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.6–1.7	1.0 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	17–35	25.3 ± 2.7
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	0–4.0	1.5 ± 0.6
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0–1.0	0.5 ± 0.2
Двойные зонтики на побегах III порядка/Umbels on shoots of third order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	8.3–10.2	9.4 ± 0.5
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	2.4–7.2	4.5 ± 0.8
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	4–5	4.3 ± 0.3
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	13–16	14.7 ± 0.7
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	0.9–2.1	1.4 ± 0.2
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.4–0.9	0.6 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	16–28	22.0 ± 1.7
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	21.7–33.3	27.6 ± 1.8
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0	0
Двойные зонтики на побегах IV порядка/Umbels on shoots of fourth order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of umbel, cm	4.3–5.8	4.9 ± 0.4
Длина лучей двойного зонтика, см Length of umbel rays, cm	1.4–4.5	2.6 ± 0.5
Число двойных зонтиков, шт. Number of umbels	1–4	2.3 ± 0.7

Таблица 1. Окончание

Признак/Morphological feature	Min–max	M ± m
Число простых зонтиков в двойном зонтике, шт. Number of umbellets	10–12	11.0 ± 0.5
Диаметр простого зонтика, см Diameter of umbellet, cm	0.6–1.4	1.0 ± 0.1
Длина цветоножек, см Length of pedicels, cm	0.4–0.9	0.6 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках, шт. Number of flowers in umbellets	13–24	18.2 ± 1.8
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellets, %	68.8–79.2	74.6 ± 1.7
Доля пестичных цветков в простых зонтиках, % Share of female flowers in umbellets, %	0	0
Доля тычиночных цветков на особи, % Share of male flowers in individuals, %	18.1–25.1	22.7 ± 1.3

Примечание. Min–max – минимальные и максимальные значения признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка.

Note. Min–max – minimum and maximum values of feature; M – mean value; m – mean error.

протяжении периодов цветения и плодоношения. Особенности строения обертки двойных и простых зонтиков у данного вида сильно варьируют. У *H. sibiricum* встречаются особи как с отсутствием листочков обертки двойного зонтика, так и с их наличием в числе до 4–8 в зависимости от положения в синфлоресценции. Как правило, с возрастанием порядка побега число листочков обертки увеличивается у двойных зонтиков. Необходимо отметить, что листочки обертки у данного вида опадают полностью.

Простые зонтики в составе двойных зонтиков образуют несколько кругов цветков, у которых длина цветоножек всегда уменьшается от периферии к центру. Простые зонтики периферических кругов всегда крупнее центральных, и число цветков в них всегда больше, чем в последних. Все простые зонтики несут листочки оберточки, число которых в пределах каждого круга варьирует от 4 до 12. Листочки оберточки различаются по длине – наиболее длинные из них направлены наружу, наиболее короткие – к центру двойного зонтика.

Таблица 2. Соотношение половых форм в ценопопуляциях *Heracleum sibiricum* в Московской области
Table 2. Sex ratio in *Heracleum sibiricum* populations in Moscow Region

Ценопопуляция Population	Год Year	Соотношение половых форм, % Sex ratio, %			G	P
		АМ	ПГМ	ГД		
CP 1	2017	90.8	7.3	1.9	0.497	0.220
	2018	91.4	6.8	1.8		
	2019	89.5	8.4	2.1		
CP 2	2017	92.1	6.8	1.1	0.789	0.326
	2018	90.8	8.3	0.9		
	2019	91.6	7.1	1.3		
CP 3	2017	88.9	8.0	3.1	0.145	0.070
	2018	90.1	6.9	3.0		
	2019	89.4	7.2	3.4		

Примечание. CP 1 – CP 3 – изученные ценопопуляции, АМ – андромоноэцичные особи, ПГМ – полигамомоноэцичные особи, ГД – гинодиэцичные особи, G – критерий сравнения частоты половых форм по годам исследования, P – достоверность различий.

Note. CP 1 – CP 3 – studied populations, АМ – andromonoecious plants, ПГМ – polygamomonoecious plants, ГД – gynodioecious plants, G – test for comparing the frequency of sexual forms by investigated years, P – significance of differences.

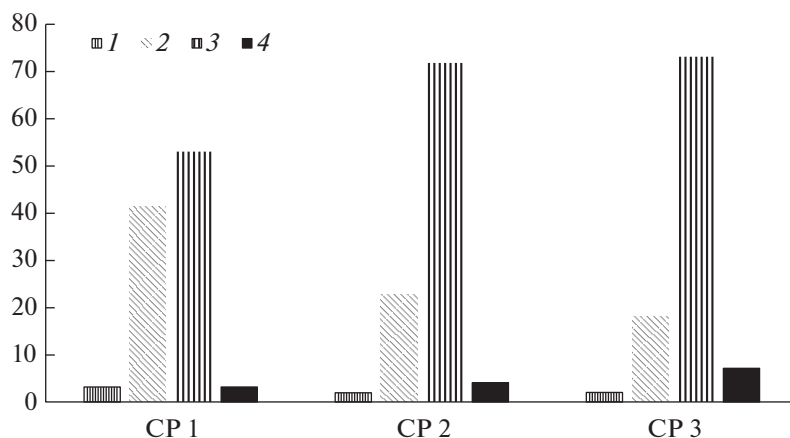


Рис. 1. Соотношение особей с разной степенью разветвленности синфлоресценций у *Heracleum sibiricum* в трех ценопопуляциях.

По оси абсцисс – изученные ценопопуляции и типы особей с разной степенью разветвленности синфлоресценций, по оси ординат – доля (в %) особей с разной степенью разветвленности синфлоресценций.

CP 1 – CP 3 – изученные ценопопуляции, 1 – особи с двойными зонтиками на побегах I порядка, 2 – особи с двойными зонтиками на побегах I–II порядков ветвления, 3 – особи с двойными зонтиками на побегах I–III порядков ветвления, 4 – особи с двойными зонтиками на побегах I–IV порядков ветвления.

Fig. 1. The ratio of individuals with different degrees of synflorescence branching in three populations of *Heracleum sibiricum*.

X-axis – the studied populations and types of individuals with different degrees of synflorescence branching; Y-axis – the share (%) of individuals with different degrees of synflorescence branching.

CP 1 – CP 3 – studied populations, 1 – individuals with umbels on the shoots of I order, 2 – individuals with umbels on the shoots of I and II orders, 3 – individuals with double umbels on the shoots of I, II and III orders, 4 – individuals with double umbels on the shoots of I, II, III, and IV orders.

В изученных ценопопуляциях крайне редко встречаются особи с самой низкой и самой высокой степенью разветвленности синфлоресценций. Чаще всего ценопопуляции представлены особями с двойными зонтиками на побегах I–II и I–III порядков ветвления (рис. 1). Рассмотрим морфологические особенности выделенных типов особей по степени разветвленности их синфлоресценций (табл. 1).

У особей с неразветвленными синфлоресценциями единственный терминальный двойной зонтик довольно крупный, до 11.5 см в диаметре (табл. 1). Доля таких особей в разных ценопопуляциях варьировала от 1.9 до 3.0% (рис. 1). У этих особей единственно возможная флоральная единица – двойной зонтик, состоящий из простых зонтиков. У особей с неразветвленными синфлоресценциями могут формироваться все три половых типа цветков – обоеполые, тычиночные и пестичные. Однако их пространственное расположение и соотношение в пределах двойного зонтика различно. Подавляющее большинство (67.3% в среднем) цветков в простых зонтиках представлено обоеполыми цветками, которые располагаются в нескольких кругах: периферических и срединных. Единичные пестичные цветки, как правило, отмечаются в периферических кругах цветков простых зонтиков. Наиболее часто формирование пестичных цветков у срединных простых зонтиков в

пределах двойного зонтика. Иногда пестичные цветки совсем не встречаются в терминальных двойных зонтиках у таких особей. Следовательно, выделяется два типа особей по наличию пестичных цветков: у одних особей они не выявлены, у других они крайне немногочисленны. Тычиночные цветки всегда располагаются в центре простых зонтиков, при этом их доля постепенно увеличивается при переходе от периферических простых зонтиков к центральным в пределах двойного зонтика. Следует отметить, что доля тычиночных цветков в периферических простых зонтиках обычно составляет 16–20%, а в центральных простых зонтиках достигает почти 48%.

Хотя особи с двойными зонтиками на побегах I и II порядков встречаются в изученных условиях довольно часто, их доля в ценопопуляциях может варьировать от 18.0 до 71.7% (рис. 1). Число двойных зонтиков на боковых побегах при таком варианте строения синфлоресценций варьирует от 1 до 4. Наиболее частый вариант – наличие 2 или 3 двойных зонтиков на побегах II порядка. Довольно часто у таких особей отмечается укорочение междоузлий и сближение узлов, несущих верхние боковые побеги II порядка. В результате этого терминальный двойной зонтик оказывается окруженным несколькими двойными зонтиками, образующимися на побегах II порядка. При этом цветки всех сближенных в пространстве двойных

зонтиков располагаются практически в одной плоскости. Формируется новая флоральная единица — закрытый двойной зонтик из двойных зонтиков. Следовательно, у особей с синфлоресценцией, представленной кистью из двойных зонтиков, возможно существование двух флоральных единиц: двойного зонтика из простых зонтиков и двойного зонтика из двойных зонтиков.

Терминальный двойной зонтик у таких особей отличается самыми крупными общими размерами (диаметр зонтика), а также его составных частей (длина лучей, число простых зонтиков, число цветков в простых зонтиках) (табл. 1). Как и у предыдущего типа особей с отсутствием боковых побегов, по направлению к центру терминального двойного зонтика отмечается уменьшение размеров всех структурных его элементов (длина лучей, диаметр простых зонтиков, число цветков) и одновременно увеличение доли тычиночных цветков. При этом необходимо отметить, что у наиболее мощно развитых особей, как правило, с четырьмя двойными зонтиками на побегах II порядка довольно часто в терминальном двойном зонтике тычиночные цветки вообще не встречаются даже у самых внутренних простых зонтиков (табл. 1). Проведено сравнение терминальных двойных зонтиков у особей с единственным двойным зонтиком в синфлоресценции и особей с кистью из двойных зонтиков. В терминальном двойном зонтике у особей с боковыми побегами II порядка доля тычиночных цветков ниже, а доля пестичных цветков наоборот выше, чем у особей с неразветвленным главным побегом. Необходимо отметить, что иногда встречаются особи, у которых в терминальных двойных зонтиках нет пестичных цветков, что также отмечается у вышеописанного типа особей по степени разветвления синфлоресценций. Следует упомянуть, что довольно редко встречаются особи *H. sibiricum*, у которых в терминальном двойном зонтике не формируются тычиночные цветки даже у самых внутренних простых зонтиков.

Двойные зонтики на побегах II порядка у таких особей отличаются уменьшением размеров всех структурных элементов по сравнению с терминальными двойными зонтиками. При этом значительно увеличивается число тычиночных цветков, доля которых у самых внутренних простых зонтиков может достигать 81.3%. С возрастанием порядка побега также уменьшается доля пестичных цветков в простых и двойных зонтиках. Иногда встречались особи с полным отсутствием пестичных цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка, при этом в терминальных двойных зонтиках такие цветки могли присутствовать.

Исходя из всего выше сказанного, можно прийти к заключению, что у особей в случае формирования кисти из двойных зонтиков отмечает-

ся: 1) закономерное уменьшение размерных показателей двойных зонтиков и их элементов с увеличением порядка побега; 2) в двойных зонтиках в направлении к его центру происходит миниатюризация простых зонтиков и их структурных элементов. Однако одновременно доля тычиночных цветков возрастает, а доля пестичных — снижается. Крайне редко встречались особи, у которых полностью отсутствовали пестичные цветки в двойных зонтиках на побегах любого порядка. Довольно часто формируется новая флоральная единица — двойной зонтик, состоящий из двойных зонтиков.

У особей с разветвленными боковыми побегами II порядка формируется метелка из двойных зонтиков. Это один из самых распространенных вариантов особей по степени разветвления синфлоресценции в изученных нами условиях Московской обл. (рис. 1). Наиболее частый вариант у таких особей, когда формируется 3–4 двойных зонтика на побегах II порядка и 2–3 двойных зонтика на побегах III порядка. При таком варианте строения синфлоресценций также часто формируется своеобразная флоральная единица — двойной зонтик из двойных зонтиков. Следует отметить, что такая новая флоральная единица может включать только терминальный двойной зонтик и двойные зонтики на побегах II порядка. Случаи пространственного сближения двойных зонтиков на побегах II и III порядков не отмечены. Это связано с тем, что боковые побеги III порядка отличаются небольшой длиной и образуемые ими двойные зонтики никогда не располагаются в одной плоскости с двойным зонтиком на побеге II порядка.

Перечисленные выше закономерности изменения параметров как простых зонтиков в составе двойного зонтика, так и двойных зонтиков на побегах разных порядков, выявленные для особей с двойными зонтиками на побегах I–II порядков ветвления, характерны и для особей с более высокой степенью разветвленности синфлоресценций (табл. 1). Отметим лишь имеющиеся различия: 1. Доля тычиночных цветков в терминальном двойном зонтике у таких особей минимальна по сравнению с менее разветвленными особями. У большинства исследованных особей двойной зонтик, формирующийся на главном побеге, вообще может не образовывать тычиночные цветки. 2. Пестичные цветки не входят в состав двойных зонтиков на побегах III порядка, даже если они формируются в двойных зонтиках на побегах предыдущих порядков. 3. Наблюдались случаи, когда цветки всего двойного зонтика на побеге III порядка были исключительно тычиночными.

Особь с еще более разветвленными синфлоресценциями, когда двойные зонтики развивают-

ся на побегах IV порядка, встречаются в изученных условиях крайне редко (их доля варьировала от 3 до 7% от общего числа исследованных особей) (рис. 1). Для них также характерно формирование флоральных единиц, представленных двойными зонтиками из двойных зонтиков, когда терминальный двойной зонтик окружен несколькими двойными зонтиками на побегах II порядка. Число двойных зонтиков на побегах II порядка варьирует от 3 до 4, на побегах III порядка — от 4 до 5. Число двойных зонтиков на побегах IV порядка колеблется от 1 до 4. При этом у наиболее развитых особей возможна пространственная агрегация двойных зонтиков на побегах III порядка вокруг двойного зонтика на побеге II порядка. Иными словами, возможно образование флоральных единиц не только на основе терминального двойного зонтика, но и на побегах следующих порядков ветвления.

Для особей с двойными зонтиками на побегах I–IV порядков характерны те же закономерности изменения размеров как простых, так и двойных зонтиков на побегах разного порядка, которые указаны выше для особей с менее разветвленными синфлоресценциями. Отметим различия:

1. Терминальный зонтик у таких особей никогда не образует тычиночных цветков, поэтому они включают только обоеполые и пестичные цветки (последние могут отсутствовать).

2. Двойные зонтики на побегах II порядка могут не содержать тычиночных цветков, а если они образуются, то их доля минимальна в сравнении с аналогичными зонтиками у менее разветвленных особей.

3. В двойных зонтиках на побегах IV порядка всегда преобладают тычиночные цветки (их доля варьирует от 68.8 до 79.2%), а обоеполые цветки немногочисленны.

4. Пестичные цветки не входят в состав двойных зонтиков на побегах IV порядка, даже если они формируются в двойных зонтиках на побегах I или II порядков.

Сравнение показателей двойных зонтиков, формирующихся на побегах разных порядков, у всех четырех типов особей по степени их разветвленности синфлоресценций позволило выявить следующее (табл. 1):

1. Общие размеры двойных зонтиков и их структурных элементов на побегах одного порядка ветвления последовательно уменьшаются с увеличением степени разветвленности синфлоресценций. Так, например, самые крупные терминальные двойные зонтики характерны для самых разветвленных особей, а наиболее мелкие — у неразветвленных особей.

2. Доля тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах одного порядка ветвления уменьшается с возрастанием степени разветвленности

побеговой системы. Если у неразветвленных особей в терминальном зонтике всегда встречаются тычиночные цветки, и их доля в простых зонтиках варьирует от 16.1 до 47.6%, то у самых разветвленных особей в терминальном двойном зонтике никогда не встречаются цветки такого типа.

3. Изменение числа пестичных цветков у разных типов особей не носит какого-либо закономерного характера. Пестичные цветки, если они образуются, встречаются только в двойных зонтиках на побегах I и II порядков.

Отдельно необходимо остановиться на участии тычиночных цветков у разных типов особей, различающихся по особенностям строения их синфлоресценций. Так, J. Lovett-Doust (1980) при изучении некоторых представителей сем. *Ariaceae* показал, что наблюдается определенное соотношение обоеполых и тычиночных цветков (1 : 4) у особей андромоноэцичных видов. Такое соотношение, по мнению данного автора, обеспечивает успешное завязывание семян. Тем не менее, дальнейшие исследования других авторов показали, что соотношение обоеполых и тычиночных цветков у разных представителей этого семейства варьирует в очень широких пределах: доля тычиночных цветков колеблется от 10% у *Conium maculatum* L. до 98% у *Myrrhis odorata* (L.) Scop. (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010).

Теоретически можно ожидать, что у *Heracleum sibiricum* с увеличением степени разветвленности общего соцветия доля тычиночных цветков, образуемых особью, будет закономерно увеличиваться, поскольку доля тычиночных цветков значительно возрастает и становится максимальной у двойных зонтиков на побегах IV порядка. Однако, наши исследования показали, что характер изменения этого показателя не совпадает с теоретически ожидаемым (табл. 1). Оказалось, что с увеличением степени разветвленности синфлоресценций доля тычиночных цветков сначала незначительно увеличивается и достигает максимальных значений у особей с двойными зонтиками на побегах I–II порядков (кисть из двойных зонтиков), а затем начинает постепенно снижаться (у особей с метелками из двойных зонтиков). В результате у особей с самыми разветвленными синфлоресценциями участие тычиночных цветков минимальное из всех морфологических вариантов особей. Такой характер изменения доли тычиночных цветков у особей с разными синфлоресценциями объясняется следующим. С увеличением степени разветвленности синфлоресценций происходят два параллельных процесса: увеличение размеров терминальных двойных зонтиков и числа цветков в их составе и значительное сокращение числа тычиночных цветков. Это приводит к тому, что в терминальных двойных зонтиках самых разветвленных синфлоресценций такой тип цветков

никогда не образуется. Несмотря на увеличение числа двойных зонтиков на боковых побегах разных порядков и одновременного возрастания участия тычиночных цветков в них, тем не менее это не оказывает существенного влияния на общую долю тычиночных цветков у особей. Таким образом, у *H. sibiricum* наблюдается примерно одинаковое соотношение обоеполых и тычиночных цветков (от 1 : 3 до 1 : 4) у особей, различающихся по степени разветвленности синфлоресценций.

У *H. sibiricum* возможно образование обоеполых, пестичных и тычиночных цветков. Данные половые типы цветков могут встречаться на особях в различных комбинациях, образуя следующие варианты (табл. 2):

1) андромоноэцичные особи, в составе которых отмечается наличие обоеполых и тычиночных цветков. Доля таких особей в разных ценопопуляциях варьирует от 88.9 до 92.1%. Все четыре выявленных типа строения синфлоресценций по степени разветвленности были обнаружены у особей с таким половым набором цветков;

2) полигамомоноэцичные особи, на которых формируются все три типа цветков. Частота встречаемости таких особей в разные годы исследования в трех исследованных ценопопуляциях колебалась от 6.8 до 8.4%. У таких особей были выявлены три типа синфлоресценций, за исключением самого разветвленного варианта, когда двойные зонтики располагаются на побегах I–IV порядков;

3) женские особи, все цветки которых представлены исключительно пестичными, распространены крайне редко – от 0.9 до 3.4% от общего числа исследованных особей в трех ценопопуляциях. Поскольку последний вариант особей обладает низкой частотой, было невозможно собрать обширный материал для структурного анализа синфлоресценций у женских особей. Все обнаруженные женские особи формировали двойные зонтики только на побегах I и II порядков. Других вариантов строения синфлоресценций с исключительно пестичными цветками нами не выявлено в изученных условиях.

Сравнение изменений частот выявленных половых форм по годам в каждой отдельной ценопопуляции (табл. 2) показывает стабильность полового спектра ценопопуляций ($0.145 < G < 0.789$ при $0.07 < P < 0.326$). Однако, за счет более высокой доли женских особей в ценопопуляции 3 выявлены достоверные отличия по частоте половых форм между изученными ценопопуляциями ($G = 1.431$, $P = 0.006$).

Анализ литературных сведений о половом полиморфизме *Heracleum sibiricum* и полученных нами данных показывает следующее. Во-первых, в Московской обл. нами выявлен более широкий

спектр особей по степени разветвленности синфлоресценций и формирование четырех типов особей по этому признаку. Так, в исследованиях А. Wróblewska (1992) *H. sibiricum* обладал двойными зонтиками, формирующимися на побегах только I–III порядков ветвления. Во-вторых, литературные и наши данные не совпадают при анализе доли тычиночных цветков в двойных зонтиках. Согласно сведениям А. Wróblewska (1992), у *H. sibiricum* на востоке Польши не выявлены тычиночные цветки в терминальных двойных зонтиках, тогда как в условиях Московской области такие зонтики формировали, хотя и в небольшом числе, тычиночные цветки у особей с разветвлениями синфлоресценции до III порядка. В-третьих, наши исследования подтвердили существование чисто женских особей у *H. sibiricum*, доля которых в популяциях сопоставима с приведенными в литературе данными (Dem'yanova et al., 2000).

Согласно данным литературы и собственным исследованиям, представители сем. Ариáceе характеризуются широким спектром вариантов половой дифференциации: андромоноэция, полигамомоноэция, гинодиэция, андродиэция, диэция. 12 видов обладают андродиэцией (неопубликованные данные), которая наиболее часто встречается в роде *Centella* L. (Schubert, van Wyk, 1987). Гинодиэция отмечена у 36 видов из 18 родов (Godin, 2019, 2020). Диэция распространена гораздо реже и выявлена у четырех родов (*Aciphylla* J.R. Forst. et G. Forst., *Arctopus* L., *Anisotome* Hook.f., *Trinia* Hoffm.) (Plunkett et al., 2018). Полигамомоноэция, как половая форма, довольно редко отмечается у цветковых растений, изредка появляясь в таких семействах, как Амарантовые, Ариáceе, Аралиáceе, Ченоподиáceе, Cucurbitáceе, Hippocastanáceе, Роáceе, Polygonáceе (Yampolsky, Yampolsky, 1922). Сведения литературы по ней крайне фрагментарны. Тем не менее, полигамомоноэция, по данным Сацыперовой (Sazyperova, 1984), характерна для всех представителей рода *Heracleum*. Самый распространенный вариант половой экспрессии в сем. Ариáceе – андромоноэция (Schlessmann, 2010). К сожалению, в настоящее время отсутствуют точные данные о представленности данной половой формы в семействе, но мы можем судить о частоте ее встречаемости в разных географических районах. Например, во флоре Московской обл. 72.7% видов обладают андромоноэцией (Godin, Perkova, 2017), а во флоре Троицкого лесостепного заказника (Урал) – 95% (Dem'yanova, 2011). Несмотря на наличие трех типов цветков у особей *H. sibiricum*, пестичные цветки встречаются достаточно редко в сравнении с тычиночными, поэтому андромоноэцичная составляющая будет преобладать в половой дифференциации данного вида.

Вопрос о причинах широкого распространения андромоноэции у представителей сем. Ариáceе

сеае интересовал многих исследователей (Knuth, 1898; Lovett-Doust, 1980; Webb, 1981; Spalik, 1991). Выявление особенностей распространения разных форм половой дифференциации во всем порядке *Ariales* позволило М.А. Schlessman (2010) наметить некоторые возможные причины столь большой сосредоточенности андромоноэтии в этой группе. Он убедительно показал, что общий предок всех представителей порядка *Ariales* характеризовался диэцией, поскольку данной формой половой дифференциации обладают таксоны, входящие в состав трех базальных семейств этого порядка: *Pennantiaceae*, *Toricelliaceae* и *Griselinaceae*. В дальнейшем, по мнению этого автора, эволюция привела к формированию обоеполых цветков, часть которых далее дала начало тычиночным. По предположению М.А. Schlessman (2010) и ряда других авторов (Pellmyr, 1987; Brunet, Charlesworth, 1995), превращению обоеполых цветков в тычиночные благоприятствовало две причины – специфическая структура соцветий у представителей *Agaliaceae* и *Ariaceae* (разные варианты зонтиков, как простых, так и сложных, и их агрегация в синфлоресценциях) и наличие дихогамии в форме протандрии и протогинии. Согласно представлениям М.А. Schlessman (2010), в синфлоресценциях *Agaliaceae* и *Ariaceae* превращение более поздно зацветающих обоеполых цветков в тычиночные необходимо для достижения большего успеха особи, поскольку существует ограничение пластических ресурсов, которое не позволяет формировать таким цветкам полноценные плоды и семена на побегах самых высоких порядков ветвления. Именно для многих видов семейств *Agaliaceae* и *Ariaceae* характерна внутри- и межцветковая дихогамия и крайне своеобразный порядок цветения цветков в зонтиках на побегах разного порядка, когда все цветки особи в целом сначала находятся в тычиночной стадии цветения (в случае внутрицветковой протандрии), затем синхронно переходят в рыльцевую. Такая закономерная смена тычиночной и рыльцевой стадий цветения может наблюдаться несколько раз во время цветения синфлоресценции за один вегетационный сезон (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Enderss, 2020). При этом из-за асинхронности цветения разных особей в популяции одни из них являются донорами пыльцы в определенный момент времени, другие – реципиентами. Иными словами, андромоноэичные особи при такой последовательности цветения цветков в синфлоресценции функционально подобны особям диэичных видов, для которых перекрестное опыление – единственно возможный вариант переноса пыльцы. По нашему мнению, такие особенности биологии цветения способствуют успеху не только отдельной особи в популяции, но и вида в целом. Наличие в зонтиках представителей рода *Heracleum* пестичных цвет-

ков, хотя и немногочисленных, способствует увеличению числа семян, завязавшихся в результате перекрестного опыления. Такое возможно, во-первых, благодаря особенностям цветения цветков в зонтиках на побегах разного порядка у *H. sibiricum* (неопубликованные данные), когда рыльцевая стадия цветения пестичных цветков полностью заканчивается к моменту начала тычиночной стадии цветения обоеполых и тычиночных цветков в зонтиках на побегах следующего порядка. Следовательно, единственно возможный способ опыления пестичных цветков – перекрестный. Во-вторых, пестичные цветки у *H. sibiricum* располагаются в основном на побегах I или II порядков ветвления, поэтому ограниченность ресурсов не будет препятствовать формированию полноценных семян и плодов из пестичных цветков.

Наличие трех половых типов цветков – необходимая основа для формирования разных их сочетаний в пределах отдельной особи у *H. sibiricum*. Фактически у данного вида наблюдается одновременное существование трех половых форм особей – андромоноэичных, полигамомоноэичных и женских. Сочетание и встречаемость нескольких половых форм в пределах одной популяции у цветковых растений отмечается довольно часто в литературе. У таких представителей сем. *Ariaceae*, как *Carum carvi* L., *Daucus carota* L., *Heracleum sphondylium* L., *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch и др. выявлено одновременное существование в популяциях андромоноэичных и женских особей (Dem'yanova et al., 2000). *Cucumis melo* L. (*Cucurbitaceae*) характеризуется значительным половым полиморфизмом: наряду с моноэичными встречаются полигамомоноэичные, андро- и гиномоноэичные особи (Pangalo, 1943). Большинство исследователей полового полиморфизма у цветковых растений (Lloyd, Webb, 1977; Barrett, Harder, 1996; Charlesworth, 2006; Dem'yanova, 2011) считают, что наличие нескольких половых форм особей в популяциях благоприятствует перекрестному опылению, повышающему гетерозиготность популяций, а также, по всей видимости, обеспечивает дифференциацию половых форм по экологическим нишам, что уменьшает внутривидовую конкуренцию и повышает общую конкурентоспособность вида. Кроме наличия структурных (или морфологических) различий трех половых форм особей, они еще различаются и функционально во времени, что обусловлено спецификой последовательности цветения цветков в зонтиках всей синфлоресценции, когда одна и та же особь за один вегетационный сезон несколько раз выступает то как “мужская” (тычиночная стадия цветения цветков), то как “женская” (рыльцевая стадия). Несомненно, такие структурные и функциональные особенности полового полиморфизма особей *H. sibiricum* носят явный адаптивный характер.

ВЫВОДЫ

1. По степени разветвленности побеговой системы у *Heracleum sibiricum* в Московской области формируются четыре типа особей, которым соответствуют три типа синфлоресценций: единственный терминальный двойной зонтик, кисть из двойных зонтиков и метелка из двойных зонтиков.

2. У *H. sibiricum* флоральная единица может быть представлена открытым двойным зонтиком, состоящим из простых зонтиков (у неразветвленных синфлоресценций) или двойным зонтиком из двойных зонтиков (у разветвленных вариантов синфлоресценций).

3. С увеличением степени разветвленности синфлоресценций происходит увеличение размеров двойных зонтиков и их структурных компонентов, а также уменьшение доли в них тычиночных цветков на побегах одного порядка ветвления.

4. Возможно образование разных вариантов соотношения половых типов цветков в простых и двойных зонтиках на побегах разного порядка. Простые зонтики могут включать как обоеполые, пестичные и тычиночные цветки (последние всегда занимают центральное положение), только обоеполые (у особей в терминальных двойных зонтиках с высокой степенью разветвленности синфлоресценций), обоеполые и тычиночные цветки (чаще всего в двойных зонтиках на побегах III и IV порядков), только пестичные (у редко встречающихся исключительно женских особей).

5. У *H. sibiricum* наблюдается сочетание андромоноэзии и гинодиэзии на популяционном уровне, что выражается в наличии трех типов особей: андромоноэцичных (обоеполые и тычиночные цветки), полигамомоноэцичных (обоеполые, пестичные и тычиночные цветки) и женских (только пестичные цветки).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barrett S.C.H., Harder L.D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. — *Trends Ecol. Evol.* 11 (2): 73–79. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81046-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81046-9)
- Brunet J., Charlesworth D. 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. — *Evolution*. 49 (1): 23–44. <https://doi.org/10.2307/2410293>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. — *Curr. Biol.* 16 (17): R726–735. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — *Бот. журн.* 96 (10): 1297–1315.
- [Dem'yanova et al.] Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Деткова А.Г. 2000. О половой структуре популяций гинодиэцичных зонтичных Приуралья. — *Вестник Пермского ун-та. Биология.* 2: 58–61.
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — *Plant Div. Evol.* 128 (1–2): 111–136. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — *Bot. J. Linn. Soc.* 193 (1): 5–18. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104 (5): 669–683. <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105 (3): 236–252. <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Ialamova J.I. 2020. Sexual types of flowers morphology in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae). — *BIO Web of Conferences.* 24: 00025. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400025>
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область). — *Бот. журн.* 102 (1): 35–47. <https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- [Grosset] Гроссет Г.Э. 1974. Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (Vieb.) K.-Pol. и половой полиморфизм растений этого вида и *Heracleum sibiricum* L. — *Бюллетень МОИП. Отд. Биологии.* 79 (6): 57–77.
- Hegi J. 1926. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa.* Munchen. Bd. 5. H. 2. S. 1415–1457.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie.* Bd 2. T. 1. Leipzig. 705 s.
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1982. Морфология соцветий семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. — Apiaceae Lindl.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Kuznetzova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. — *Bot. Rev.* 43 (2): 177–216. <https://doi.org/10.1007/BF02860717>
- Lovett-Doust J. 1980. Floral sex ratio in andromonoecious Umbelliferae. — *New Phytol.* 85 (2): 265–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04468.x>
- [Mandenova] Манденова И.П. 1951. Род Борщевик — *Heracleum* L. — В кн.: *Флора СССР.* Т. 17. М.; Л. С. 223–259.
- [Pangalo] Пангало К.И. 1943. Пол и цветение у возделываемых Cucurbitaceae. — *Бот. журн.* 28 (1): 10–23.
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — *Biol. J. Linn. Soc.* 31 (2): 1161–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Plunkett G.M., Pimenov M.G., Reduron J.P., Kljukov E.V., van Wyk B.E., Ostroumova T.A., Henwood M.J., Tilney P.M., Spalik K., Watson M.F., Lee B.Y., Pu F.D., Webb C.J., Hart J.M., Mitchell A.D., Muckensturm B. 2018. Apiaceae. — In: *Flowering Plants. Eudicots.* 15: 9–206. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_2

- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. – *Plant Div. Evol.* 128 (8): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- [Sandina] Сандина И.Б. 1959. Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), его биология и опыт выращивания в Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 18 с.
- [Sazyperova] Сацыперова И.Ф. 1984. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л. 223 с.
- Schlessmann M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. – *Plant Div. Evol.* 128 (1–2): 233–245.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Schubert M.T.R., van Wyk B.E. 1997. A revision of *Centella* series *Capenses* (Apiaceae). – *Nord. J. Bot.* 17 (3): 301–314.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00318.x>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York. 937 p.
- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “over-production” of flowers: A resource allocation model. – *Biol. J. Linn. Soc.* 42 (3): 325–336.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x>
- [Ткаченко] Ткаченко К.Г. 1989. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области. – *Раст. ресурсы*. 25 (1): 52–61.
- Webb C.J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. – *New Zealand J. Bot.* 19 (4): 335–338.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389>
- Wróblewska A. 1992. Flowering and pollen value of selected species of umbelliferous family – Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) in Lublin region. Part 1. Biology and abundance of flowering. – *Acta agrobotanica*. 45 (1–2): 5–24.
<https://doi.org/10.5586/aa.1992.001>
- Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. – *Bibliotheca Genetica*. 3: 1–62.

EXPRESSION OF SEXUAL POLYMORPHISM IN *HERACLEUM SIBIRICUM* (APIACEAE) INFLORESCENCES IN MOSCOW REGION

V. N. Godin^{a, #}, T. V. Arkhipova^a, and J. I. Ialamova^a

^a *Moscow Pedagogical State University
Kibalchicha Str., 6, Bldg. 3, Moscow, 129164, Russia*

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

Sexual polymorphism and the structure of synflorescences of *Heracleum sibiricum*, a biennial or perennial taproot herb, were studied in 2017–19 in three populations in the Moscow Region. Four types of *H. sibiricum* individuals were identified according to the degree of branching of the inflorescence (double umbels on shoots of I, I–II, I–III, and I–IV orders of branching), which correspond to three types of synflorescences: a single terminal double umbel, a raceme of double umbels, and a panicle of double umbels. With an increase in the degree of synflorescence branching, an increase in the size of the double umbels and their structural components occurs, as well as decrease in the number of staminate flowers on shoots of the same branching order. Simple umbellets can include both bisexual, pistillate, and staminate flowers (the latter always occupy a central position), only bisexual (on plants in terminal double umbels with a high degree of synflorescence branching), bisexual and staminate flowers (most often in double umbels on shoots of III and IV orders), and only pistillate (in rarely found exclusively females on shoots of only I–II orders of branching). In *H. sibiricum*, a combination of andromonoecy and gynodioecy is observed in the populations, which is expressed as andromonoecious (bisexual and staminate flowers; the share of such plants in populations varies from 88.9 to 92.1 percent), polygamomonoecy (bisexual, pistillate, and staminate flowers; the share of these plants ranges from 6.8 to 8.4 percent), and female (only pistillate flowers; the frequency of such plants varies from 0.9 to 3.4 percent). The reasons and significance of sexual polymorphism in flowering plants are discussed.

Keywords: sexual polymorphism, *Heracleum sibiricum*, Apiaceae, population, andromonoecy, polygamomonoecy, gynodioecy

REFERENCES

- Barrett S.C.H., Harder L.D. 1996. Ecology and evolution of plant mating. – *Trends Ecol. Evol.* 11 (2): 73–79.
[https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)81046-9](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81046-9)
- Brunet J., Charlesworth D. 1995. Floral sex allocation in sequentially blooming plants. – *Evolution*. 49 (1): 23–44.
<https://doi.org/10.2307/2410293>
- Charlesworth D. 2006. Evolution of plant breeding systems. – *Curr. Biol.* 16 (17): R726–735.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.068>
- Dem'yanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). – *Bot. Zhurn.* 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Dem'yanova E.I., Shestakova O.M., Detkova A.G. 2000. About sexual structure of gynodioecious populations of

- plants of Apiaceae in the West Ural territories. — Vestnik Permskogo universiteta. Biology. 2: 58–61 (In Russ.).
- Downie S.R., Spalik K., Katz-Downie D.S., Reduron J.-P. 2010. Major clades within Apiaceae subfamily Apioideae as inferred by phylogenetic analysis of nrDNA ITS sequences. — Plant Div. Evol. 128 (1–2): 111–136. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0005>
- Endress P.K. 2020. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. — Bot. J. Linn. Soc. 193 (1): 5–18. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa001>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — Bot. Zhurn. 104 (5): 669–683 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — Bot. Zhurn. 105 (3): 236–252 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Ialamova J.I. 2020. Sexual types of flowers morphology in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae). — BIO Web of Conferences. 24: 00025. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400025>
- Godin V.N., Perkova T.V. 2017. Flowering biology and sexual polymorphism in the Apiaceae species (Moscow region). — Bot. Zhurn. 102 (1): 35–47 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- Grosset H.E. Modificational variability of *Seseli peucedanoides* (Bieb.) K.-Pol. and the sexual polymorphism of this species and *Heracleum sibiricum* L. — Byulleten MOIP. Otd. Biologii. 79 (6): 57–77 (In Russ.).
- Hegi J. 1926. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Munchen. Bd. 5. H. 2. S. 1415–1457.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Bd 2. T. 1. Leipzig. 705 s.
- Kuznetzova T.V. 1982. Morfologiya sotsvetij semeystva zontichnykh Umbelliferae Juss. — Apiaceae Lindl.) [The morphology of inflorescences of the family Umbelliferae (Umbelliferae Juss. — Apiaceae Lindl.)]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Moscow. 16 p. (In Russ.).
- Kuznetzova T.V., Timonin A.C. 2017. Inflorescence: morphology, evolution, bearing on taxonomy (considered in the light of Bohr's principle of complementarity. Moscow. 183 p. (In Russ.).
- Lloyd D.G., Webb C.J. 1977. Secondary sex characters in plants. — Bot. Rev. 43 (2): 177–216. <https://doi.org/10.1007/BF02860717>
- Lovett-Doust J. 1980. Floral sex ratio in andromonoecious Umbelliferae. — New Phytol. 85 (2): 265–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04468.x>
- Mandenova I.P. Rod Borshchevik — *Heracleum* L. — In: Flora USSR. Vol. 17. Moscow; Leningrad. P. 223–259 (In Russ.).
- Pangalo K.I. 1943. Sex and flowering in cultivated Cucurbitaceae. — Bot. Zhurn. 28 (1): 10–23 (In Russ.).
- Pellmyr O. 1987. Multiple sex expressions in *Cimicifuga simplex*: dichogamy destabilizes hermaphroditism. — Biol. J. Linn. Soc. 31 (2): 1161–1174. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb01987.x>
- Plunkett G.M., Pimenov M.G., Reduron J.P., Kljukov E.V., van Wyk B.E., Ostroumova T.A., Henwood M.J., Tilney P.M., Spalik K., Watson M.F., Lee B.Y., Pu F.D., Webb C.J., Hart J.M., Mitchell A.D., Muckensturm B. 2018. Apiaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. 15: 9–206. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_2
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — Plant Div. Evol. 128 (8): 181–220. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Sandina I.B. 1959. Borshchevik Sosnovskogo (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), ego biologiya i opyt vyrashchivaniya v Leningradskoy oblasti [Sosnovsky's hogweed (*Heracleum sosnowskyi* Manden.), its biology and cultivation experience in the Leningrad region]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci.]. Leningrad. 18 p. (In Russ.).
- Sazyperova I.F. 1984. *Heracleum* species of the USSR — new fodder plants. Leningrad. 223 p. (In Russ.).
- Schlessmann M.A. 2010. Major events in the evolution of sexual systems in Apiales: ancestral andromonoecy abandoned. — Plant Div. Evol. 128 (1–2): 233–245. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0011>
- Schubert M.T.R., van Wyk B.E. 1997. A revision of *Centella* series Capenses (Apiaceae). — Nord. J. Bot. 17 (3): 301–314. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00318.x>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.
- Spalik K. 1991. On evolution of andromonoecy and “overproduction” of flowers: A resource allocation model. — Biol. J. Linn. Soc. 42 (3): 325–336. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1991.tb00566.x>
- Tkachenko K.G. 1989. Features of flowering and seed productivity of some species of *Heracleum* L. grown in the Leningrad region. — Rast. resursy. 25 (1): 52–61 (In Russ.).
- Webb C.J. 1981. Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. — New Zealand J. Bot. 19 (4): 335–338. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1981.10426389>
- Wróblewska A. 1992. Flowering and pollen value of selected species of umbelliferous family — Umbelliferae Juss. (Apiaceae Lindl.) in Lublin region. Part 1. Biology and abundance of flowering. — Acta agrobotanica. 45 (1–2): 5–24. <https://doi.org/10.5586/aa.1992.001>
- Yampolsky C., Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. — Bibliotheca Genetica. 3: 1–62.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)

© 2021 г. Н. А. Карнаухова^{1,*}, И. Ю. Селютин^{1,**}, С. Я. Сыева^{2,***}

¹ Центральная сибирская ботаническая сад СО РАН,
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

² Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий,
Научный городок, 35, Барнаул, 656910, Россия

*e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

**e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

***e-mail: serafima-altai@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2020 г.

После доработки 22.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

В статье приведены результаты исследований по репродуктивной биологии *Hedysarum theinum* Krasnob. в природных популяциях Республики Алтай и Северного Казахстана. Вид вегетативно неподвижен, его размножение осуществляется только семенным путем. Установлено, что *Hedysarum theinum* относится к растениям со средней (от 38.0 до 66.6%) семенной продуктивностью в условиях Северного Казахстана (центр ареала), что достаточно для регулярного возобновления популяций и поддержания стабильности их возрастной структуры. В северной части ареала в Республике Алтай *Hedysarum theinum* признан редким и подвержен высокой антропогенной нагрузке. Показано, что здесь семенная продуктивность у этого вида значительно ниже (от 22.1 до 40.1%) и не во всех популяциях самовозобновление может быть успешным.

Ключевые слова: *Hedysarum theinum*, Республика Алтай, Северный Казахстан, семенная продуктивность, процент сенификации, плодообразование, биология прорастания семян

DOI: 10.31857/S0006813621060065

Изучение редких видов в естественных местах произрастания и при переносе в условия культуры включает в себя исследование вопросов семенной продуктивности и биологии прорастания семян. Это важно также для разработки мер охраны в природной среде обитания и для переноса их в условия интродукции. Редкий вид Республики Алтай *Hedysarum theinum* Krasnob. (Krasnaya..., 2007) интенсивно используется как лекарственное растение (“красный корень”) и в местах заготовки находится на грани исчезновения или уже уничтожен (Karnaukhova, 2007). Вид вегетативно неподвижен, его размножение осуществляется только семенным путем.

Без знания особенностей воспроизводства и размножения вида невозможно дать оценку современного состояния, биоразнообразия растений, его перспективного развития и устойчивого использования.

Высокий жизненный уровень популяций обусловлен оптимальными экологическими условиями, частой сменой поколений, когда она дополняется большим числом подрастающих особей за

счет высокой семенной продуктивности (Uranov, 1960).

По мнению многих авторов (Khodachek, 1970; Levina, 1981; Boronnikova, 1999, и др.), семенная продуктивность является одним из наиболее важных показателей, характеризующих роль вида в фитоценозе и адаптацию растений к условиям окружающей среды, что позволяет судить об успешности всех предшествующих репродуктивных процессов растений. Под семенной продуктивностью понимают число семян или плодов, образующихся на одной особи или образующихся на единицу площади популяционного поля (Vaynagi, 1990).

Самоподдержание ценопопуляции обуславливает реальная семенная продуктивность, или число жизнеспособных семян, которое производится всеми особями изучаемого вида в популяции. Как правило, она составляет незначительную часть потенциальной семенной продуктивности (максимально возможное количество семян, которое способно производить растение, популяция и фитоценоз за определенный промежуток време-

ни при условии, что все возможные в цветках семязачатки смогут сформировать зрелые семена) и зависит от многих факторов: способа и условий опыления, наличия фитофагов, изменчивости погодных условий и т.п., что приводит к ее значительной вариабельности. Величина потенциальной семенной продуктивности (ПСП) зависит от генетической программы вида (тип гинецея, число семязачатков в завязи, число цветков на генеративном побеге), а также от физиологических факторов (возрастное и жизненное состояние особи); экологических факторов (ресурсы и условия среды обитания растений); ценологических факторов (сферы обитания растений со всеми живыми организмами сообщества) (Khodachek, 1970, 1974, 2000; Levina, 1981; Zlobin, 2000). Реальная семенная продуктивность (РСП) является скорее биценологической, чем биологической характеристикой вида. На эту величину оказывает влияние весь комплекс биотических и абиотических факторов среды. Снижение числа завязавшихся семян по сравнению с количеством семязачатков может быть вызвано несколькими вероятными причинами, среди которых нарушения эмбриогенеза, неблагоприятные условия внешней среды в период закладки репродуктивных органов и плодобразования, недостаточное количество опылителей, повреждение завязавшихся семян насекомыми. Поэтому для более полной характеристики репродуктивного процесса растений используется коэффициент продуктивности — $K = \text{РСП/ПСП}$ или % семенификации, который отражает характер взаимодействия организма и условий обитания (Levina, 1981; Vaynagi, 1973).

Актуальность настоящих исследований диктуется необходимостью выяснения причин слабого восстановления *Hedysarum theinum* — редкого в Республике Алтай растения. Изучение его репродуктивной биологии в центре (Северный Казахстан) и на краю ареала (Республика Алтай), позволит выявить его адаптивные возможности и предложить определенные подходы, необходимые для разработки методов его сохранения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Hedysarum theinum (копеечник чайный) — высокогорный альпийский вид, имеющий дизъюнктивный среднеазиатско-южносибирский ареал. Встречается в высокогорном поясе на альпийских, субальпийских лугах, каменистых склонах, вдоль ручьев, на лесных лугах в Западном Алтае в пределах Восточного Казахстана и Республики Алтай, на Тарбагатае и Джунгарском Алатау и горных массивах Западной Монголии (Flora Sibiri, 1994). Сбор материала по репродуктивной биологии *H. theinum* проводили с 2000 по 2020 г. в высокогорьях Русского и Казахстанского Алтая в диапазоне высот от 1600 до 2100 м над ур. м. (табл. 1).

Семенную продуктивность (СП) *H. theinum* изучали у средневозрастных генеративных растений, определяли СП по Т.А. Работнову (Rabotnov, 1960), И.В. Вайнагий (Vaynagi, 1973), С.С. Харкевичу (Kharkevich, 1966), Е.В. Кучерову с соавторами (Kucherov et al., 1976). Для более полной характеристики репродуктивного процесса использовали коэффициент продуктивности K (%).

Определение всхожести семян, энергии прорастания и жизнеспособности семян проводили по методике определения всхожести семян (Semena..., 2011). Всхожесть семян проверяли в лабораторных условиях после 6 месяцев хранения в двух вариантах: при температуре 18–20°C и при 0–5°C у скарифицированных и нескарфицированных семян.

Под всхожестью понимали способность семян давать нормальные проростки за определенный срок при оптимальных условиях проращивания. Процент всхожести устанавливали отношением нормально проросших семян к общему их количеству, взятому для проращивания. Для бобовых это чаще всего 10 дней (Semena..., 2011). К числу всхожих относили семена, имеющие нормально развитый корешок размером не менее длины семени. Жизнеспособность определяли проращиванием при обычных условиях, установленных для определения всхожести, но с предварительной обработкой семян путем скарификации.

Полученные данные обработаны статистически (Vaynagi, 1974; Lakin, 1990; Plokhinskiy, 1970) при помощи пакета программ Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ОБСУЖДЕНИЕ

Семенная продуктивность, как составляющая репродуктивного процесса, является одним из важных показателей жизнеспособности вида в конкретных условиях. Важную роль в плодобразовании играют факторы, связанные с особенностями строения и развития репродуктивных органов, которые определяются генотипом (Plotnikova, Kudryashkina, 1976; Kuznetsova, 1978; Charlesworth, 1989; Orel, Semenova, 1989).

Соцветие видов рода *Hedysarum* L. секции *Gamotion* представляет собой цветоносную (флоральную) зону моноподиально нарастающего побега. Сложные соцветия, главная ось которых заканчивается простой кистью, относят к гетеротетическим (Fyedorov, Artyushenko, 1979). Боковые соцветия располагаются в пазухах листьев срединной формации. По Т.В. Кузнецовой и др. (Kuznetsova et al., 1992) — это синфлоресценция, т. е. совокупность цветоносных осей годичного побега, включающая главную ось с верхушечной флоральной единицей и все параклади, ветвящиеся иногда до третьего порядка. По мнению

Таблица 1. Некоторые показатели семенной продуктивности *Hedysarum theinum*
 Table 1. Some indexes of seed productivity of *Hedysarum theinum*

№ п/п, местообитание, высота над ур. моря, экспозиция склона, крутизна склона, фитоценоз Number, habitat, altitude, slope exposure, slope steepness, phytocenosis	Число соцветий на побег- Number of inflorescences per shoot	Число цветков в соцветии Number of flowers in inflorescence	Число бобов в соцветии Number of beans in inflorescence	Число семян в бобе Number of seeds in bean	ПСР PSP	РСР RSP	Эффективность плодородия, % Fruit efficiency, %	К, %
Северо-Восточный Казахстан, Риддерский район, окрестности Мало-Ульбинского водохранилища; хребты Ивановский, Проходной Белок North-East Kazakhstan, Ridder District, environs of Malo-Ulbinskoye reservoir; Ivanovsky and Prohodnoy Belok ridges								
1. Ульбинская , 1635 м, западная, 2°. Субальпийское полидоминантное высокоотравье	3.9 ± 0.2	50.0 ± 2.1	28.3 ± 2.7	3.5 ± 0.2	10654.6	5083.7	56.6	47.7
1. Ulbinskaya , 1635 m, W, 2°. Subalpine polydominant tall grasses								
2. —, 1665 м, северо-западная, 2°. Субальпийский луг	4.9 ± 0.3	55.8 ± 2.3	30.6 ± 2.2	3.85 ± 0.1	20308.1	9216.6	54.8	45.4
2. —, 1665 m, NW, 2°. Subalpine meadow								
3. —, 1831 м, северо-западная, 5°. Альпийский луг	2.7 ± 0.2	45.5 ± 2.5	31.6 ± 3.0	4.3 ± 0.1	2849.0	1897.6	69.5	66.6
3. —, 1831 m, NW, 5°. Alpine meadow								
4. —, 1950 м, вершина горы. Альпийский луг	2.4 ± 0.2	37.2 ± 1.9	24.1 ± 2.2	3.5 ± 0.3	2706.2	1556.6	64.7	57.5
4. —, 1950 m, mountain top. Alpine meadow								
5. Проходной белок , 1692 м, юго-юго-западная, 1°. Субальпийский луг	3.4 ± 0.2	45.7 ± 2.7	20.5 ± 2.4	3.8 ± 0.2	24246.6	9051.9	44.9	37.3
5. Prohodnoy Belok , 1692 m, SSW, 1°. Subalpine meadow								
6. —, 1746 м, северная, 3–4°. Альпийский луг	2.9 ± 0.2	40.4 ± 2.2	21.3 ± 2.0	3.8 ± 0.3	7025.1	3091.1	52.8	44.0
6. —, 1746 m, N, 3–4°. Alpine meadow								
7. —, 1749 м, юго-западная, 15°. Субальпийское высокоотравье	3.9 ± 0.2	56.3 ± 2.6	31.9 ± 1.5	2.8 ± 0.2	14630.4	5638.5	56.7	38.5
7. —, 1749 m, SW, 15°. Subalpine tall grasses								
8. —, 1787 м, северная, 20°. Субальпийский луг	3.6 ± 0.3	62.5 ± 3.6	39.3 ± 4.4	3.6 ± 0.2	18598.2	10068.2	62.9	54.1
8. —, 1787 m, N, 20°. Subalpine meadow								
9. —, 1804 м, северо-восточная, 14°. Альпийский луг	3.7 ± 0.4	61.7 ± 2.3	35.1 ± 3.2	3.8 ± 0.2	12759.3	6709.1	56.9	52.6
9. —, 1804 m, NE, 14°. Alpine meadow								
10. —, 1836 м, северная, выровненная терраса. Альпийский луг	3.4 ± 0.2	41.9 ± 2.1	25.5 ± 2.1	3.7 ± 0.2	9882.7	5274.1	60.8	53.4
10. —, 1836 m, N, leveled terrace. Alpine meadow								
11. Ивановский хребет , 1689 м, юго-западная, 20°. Разнотравное листовичное редколесье	3.4 ± 0.2	45.1 ± 2.2	20.7 ± 2.3	3.9 ± 0.2	10196.3	4272.5	45.9	41.9
11. Ivanovsky Ridge , 1689 m, SW, 20°. Forb larch woodland								
12. —, 1769 м, северо-западная, 10°. Субальпийский луг	3.3 ± 0.2	47.1 ± 2.0	29.7 ± 1.5	4.1 ± 0.2	8651.2	4862.3	63.1	56.2
12. —, 1769 m, NW, 10°. Subalpine meadow								
13. —, 1770 м, северо-восточная, 1–2°. Субальпийский луг	3.8 ± 0.3	59.3 ± 2.6	24.3 ± 2.3	3.7 ± 0.2	9453.0	3794.2	41.0	40.1
13. —, 1770 m, NE, 1–2°. Subalpine meadow								

Таблица 1. Окончание

№ п/п, местообитание, высота над ур. моря, экспозиция склона, крутизна склона, фитоценоз Number, habitat, altitude, slope exposure, slope steepness, phytocenosis	Число соцветий на побег Number of inflorescences per shoot	Число цветков в соцветии Number of flowers in inflorescence	Число бобов в соцветии Number of beans in inflorescence	Число семян в бобе Number of seeds in bean	ПСП PSP	РСП RSP	Эффективность плодородия, % Fruit efficiency, %	К, %
14. —, 2018 м, восточная, 3°. Альпийский луг	2.2 ± 0.1	28.2 ± 2.0	12.0 ± 1.2	4.2 ± 0.1	4325.3	1644.7	42.6	38.0
14. —, 2018 м, Е, 3°. Alpine meadow								
15. —, 2056 м, северная, 3°. Альпийский луг	2.9 ± 0.2	37.4 ± 2.7	21.2 ± 2.6	4.6 ± 0.2	6765.6	3561.1	56.7	52.6
15. —, 2056 м, N, 3°. Alpine meadow								
Республика Алтай, Усть-Коксинский район, Кайтанакское лесничество, гора Красная (отроги Катунского хребта) Altai Republic, Ust-Koksinsky District, Kaytanak forestry, Krasnaya Mountain (spurs of the Katunsky Ridge)								
16. Красная , 1600 м, пойма реки Бирюкса. Бобово-разнотравно-злаковое сообщество	4.0 ± 0.4	34.6 ± 1.8	15.2 ± 2.2	5 ± 0.0	15167.9	5537.1	43.9	36.5
16. Красная , 1600 м, floodplain of the Biryuksa River. Legume-forb-grass community								
17. —, 1700 м, восточная, 20°. Субальпийский разноотправный луг (заготовка корня)	3.6 ± 0.2	46.0 ± 14.0	16.5 ± 3.5	4.0 ± 0.6	9332.4	2060.0	35.9	22.1
17. —, 1700 м, Е, 20°. Subalpine forb meadow (root harvesting)								
18. —, 1800 м, юго-западная, 20°. Кедрово-пихтовое редколесье	3.0 ± 0.2	43.7 ± 3.3	20.9 ± 4.2	4.0 ± 0.3	10173.9	3355.7	47.8	33.0
18. —, 1800 м, SW, 20°. Cedar pine-fir woodland								
19. —, 1900 м, западная, 45°. Колючиково-кирейное сообщество (после пожара)	3.9 ± 0.4	48.6 ± 1.9	19.4 ± 3.6	4.0 ± 0.4	30569.2	8538.6	39.9	27.9
19. —, 1900 м, W, 45°. Sweetvetch-willowherb community (after fire)								
Республика Алтай, Онгудайский район/Altai Republic, Ongudaysky District								
20. Семиринский хребет , 1957 м, восточная. Заросли <i>Juniperus sibirica</i> на стыке альпийки и субальпийки	3.07 ± 0.1	25.8 ± 1.5	10.6 ± 1.3	3.8 ± 0.13	4690.6	1558.1	41.1	33.2
20. Семиринский хребет , 1957 м. <i>Juniperus sibirica</i> thickets at the junction of the alpine and subalpine								
21. —, макросклон г. Сарлык, 1951 м, западная, 45°. Ерниковые заросли	2.6 ± 0.24	26.0 ± 1.6	7.5 ± 1.3	3.3 ± 0.24	2101.0	476.2	28.8	22.7
21. —, macro slope of Sarlyk, 1951 m, W, 45°. Dwarf birch thickets								
22. Теректинский хребет , 1600 м, западная, 20°. Лиственнично-кедровое редколесье	2.3 ± 0.21	34.3 ± 2.1	15.7 ± 2.2	3.5 ± 0.3	4411.5	1770.2	45.9	40.1
22. Terektin Ridge , 1600 m, W, 20°. Larch-cedar pine woodland								

Примечание: ПСП — потенциальная семенная продуктивность, РСП — реальная семенная продуктивность, К, % — коэффициент продуктивности, %.
Note: PSP — potential seed productivity, RSP — real seed productivity, K, % — productivity coefficient, %.

Т.В. Кузнецовой (Kuznetsova, 1998) число паракладиев и число порядков их ветвления являются наиболее изменчивыми параметрами структуры соцветия и легко варьируют при улучшении условий произрастания и минерального питания в сторону увеличения, а при ухудшении условий — в сторону уменьшения.

По срокам цветения *H. theinum* относится к летне-цветущим растениям: зацветает в середине июня на высоте 1700 м над ур. м. и позднее на 20–30 дней в верхнем пределе распространения (2100 м над ур. м.). Массовое цветение происходит в конце июня — начале июля. По данным Э. Э. Сеппар (Seppar, 1971), суточная периодичность цветения исследованных видов копеечников, опыляющихся насекомыми, тесно связана с погодно-климатическими факторами, биологией цветка, с деятельностью насекомых-опылителей. Однако определенный ритм цветения может быть обусловлен причинами не только внешнего, но и внутреннего характера — генетической природой самого растения. Цветки у *H. theinum* обычного мотылькового типа, обоеполые, окраска венчика ярко-малинового цвета. Цветки копеечника протандричны, вскрывание пыльников происходит в фазу рыхлых бутонов (Knuth, 1899–1905; Kugler, 1955). Под тяжестью насекомого-посетителя лодочка отклоняется вниз, рыльце и пыльники остаются на месте и прикасаются к брюшку насекомого. Когда давление на лодочку прекращается, она возвращается в исходное положение и снова скрывает генеративный аппарат. При вскрывании пыльников рыльце еще головчатое. Созревание его происходит непосредственно перед раскрытием цветка, чаще всего в бутонах с едва приподнятым флагом. У только что раскрывающихся цветков рыльца головчатые, покрыты сочками, окрашиваются растворами солей, хотя и не очень интенсивно. По интенсивности окраски можно судить о степени зрелости рыльца. Рыльце расположено, как правило, выше пыльников на 2–3 мм. Целостность воспринимающей поверхности рыльца нарушается от малейшего механического прикосновения. Опылителями *H. theinum* в природных популяциях являются два вида шмелей (*Bombus sylvarum* L. — шмель лесной, *B. lapidarius* L. — шмель каменный). После посещения насекомого поверхность рыльца несколько деформируется. Экологическое значение разрушения поверхности рыльца бобовых заключается в том, что при этом пыльцевые зерна, достигающие тканей рыльца, приходят в соприкосновение с клеточным соком и прорастают (Mönch, 1911). Самостерильность многих бобовых, видимо, основана на том, что без механического разрушения поверхности рыльца пыльца не может на нем прорасти. опыты по изоляции цветков и соцветий *H. theinum*, поставленные нами, показали, что у изолированных цветков завязывания плодов не

происходит, плодоцветение в контроле довольно значительное. Единичные случаи завязывания плодов в изолированных соцветиях происходят после постукивания по цветку в фазе рыхлого бутона. Таким образом, морфология и физиология цветков копеечника не исключают самоопыления, но затрудняют его.

Лишь часть цветков густых кистей соцветия образуют бобы. Плоды видов рода *Hedysarum* — членистые бобы, имеющие 2–3 (1–7) члеников, распадающихся по ложным поперечным перегородкам (Levina, 1987). Односемянные членики эллиптические, негустосетчатые, голые или рассеянно опушенные, с окраиной или без окраины (Fedchenko, 1948). Семена овальные, плоские, с одной стороны слегка вогнутые (почковидные), коричневые или буровато-желтые, около 4 мм длиной и 3 мм шириной. Масса 1000 семян — 4–7 г. Согласно классификации типов органического покоя семян (Nikolaeva et al., 1985), копеечники следует отнести к типу семян с экзогенным физическим покоем, для которых характерна твердо-семянность. Одной из причин покоя семян является водонепроницаемость кожуры.

Цветение и созревание семян дружное. Лишь часть цветков густых кистей соцветия образуют бобы, причем из 4–8 семязачатков несколько отмирают и формируются бобы с 1–6, чаще 4 члениками с семенами. Плоды полностью созревают в конце августа, сентябре.

Как и у других видов, у *H. theinum* плод остается долгое время зеленым, а зрелый плод распадается по перетяжкам на членики. Семена не высыпаются, а прорастают, находясь в створке членика боба. По анатомическому строению створки его плода сильно отличается от строения створки плода других представителей бобовых, имеющих типичный для этого семейства плод (Plennik, Kuznetsova, 1964). С наружной стороны створка плода покрыта толстостенным эпидермисом с большим количеством железистых волосков и устьиц. Своеобразным является наличие очень крупных клеток с сильно перфорированными клеточными стенками, которые располагаются непосредственно под эпидермисом. Видимо, наличие таких клеток связано с биологической особенностью семян прорасти внутри плода. В остальном строение плода обычное, т.е. имеется мезофилл, представленный 2–3 рядами клеток, кристаллоносные клетки, пергаментный слой и внутренний эпидермис. На ранних фазах развития в зеленом плоде содержится крахмал. По мере созревания начинает преобладать масло.

Околоплодник *H. theinum* сетчатый, опушенный, с довольно широким крылом. Семена овальные, плоские, с одной стороны слегка вогнутые (почковидные), коричневые или буровато-желтые, около 4 (3.2–4.5) мм длиной и 3 (2.2–3.2) мм

шириной. Они довольно крупные, масса 1000 семян в среднем равна 9.6 г. Их окраска может быть зеленовато-желтого, зеленого, светло-коричневого (бежевого), коричневого цвета, темно-коричневого и темно-фиолетового (фиолетового) цвета, а степень спелости зависит от длины вегетационного периода в высокогорных местообитаниях в год сбора семян (Dorogina et al., 2009).

Средние показатели числа семян (и члеников) в бобе варьируют в зависимости от местообитаний (табл. 1). Так, в Северо-Восточном Казахстане на Проходном Белке и в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища отмечено по 3–4 семя на боб в среднем, на хребте Ивановском – 4–5 односемянных члеников на боб в среднем. В Республике Алтай в окрестностях горы Красной в Усть-Коксинском районе во всех местообитаниях отмечено 4–5, на Семинском и Теректинском хребтах – 3–4 семя на боб в среднем. Так же варьирует и число цветков и бобов в соцветии (табл. 1). Эффективность плодообразования (% завязавшихся бобов от числа цветков) при этом на хребте Ивановском – 41.0–63.1%, на Проходном Белке – 44.9–64.9%, на Ульбинском водохранилище – 56.8–69.5%. В Республике Алтай этот показатель на горе Красной в различных местообитаниях достигает лишь 47.8%, но минимален на горе Сарлык (Семинский хребет) – 28.8%.

Семенная продуктивность *H. theinum* подвержена значительным колебаниям по годам, а также зависит от высоты обитания вида и климатических условий вегетационного периода. На горе Красной в Центральном Алтае у *H. theinum* в 2003 году было в среднем 9 генеративных побегов, которые несли 45 соцветий и 9287 семязачатков, из которых затем в среднем на особь развилось 3393 семени, т.е. 36.5%. В 2000 году там же семенная продуктивность была значительно меньше: 12 соцветий на особь, на каждом – 18 бобов с 2–3 семенами в бобе и 468 семенами на особь.

Показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности сильно различаются. Так, максимальные показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности (соответственно 30569 и 1557 семян на особь в среднем) отмечены нами на западной экспозиции склона с уклоном 45° около вершины горы Красной в Республике Алтай на высоте 1900 м над ур. м. в копеечниково-кипрейном сообществе среди горелого редкостойного леса. Это, по-видимому, связано с активизацией отрастания спящих почек на каудексе *H. theinum* после пожара несколько лет назад и образования наибольшего числа генеративных побегов среди всех изученных местообитаний в Республике Алтай – 28 на особь в среднем.

В Казахстане максимум по потенциальной семенной продуктивности принадлежит особям, произраставшим в разнотравном субальпийском

лугу на высоте 1692 м над ур. м. на Проходном Белке (24247 семян на особь в среднем), а максимум по реальной семенной продуктивности (10068 семян) – в субальпийском разнотравном лугу, расположенном на склоне северной экспозиции на высоте 1787 м над ур. м.

Минимальные показатели потенциальной и реальной семенной продуктивности (соответственно 2101 и 476 семян на особь в среднем) отмечены на западном макросклоне г. Сарлык в Республике Алтай на высоте 1951 м над ур. м., в Северном Казахстане – в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища на такой же высоте в осоковом альпийском лугу (2706 и 1557 семян на особь).

Так как в большинстве случаев под влиянием различных факторов реальная семенная продуктивность оказывается намного ниже потенциальной, процент семинификации может служить надежным показателем “благополучия” семенного размножения и отражает характер взаимодействия организма и условий обитания. Для более полной характеристики репродуктивного процесса мы используем процент семинификации или коэффициент продуктивности $K = \text{PCP/ПСП} \times 100\%$. По данным И.В. Вайнагий (Vaynagi, 1974), этот коэффициент у дикорастущих бобовых довольно низкий: для десяти многолетних видов бобовых он варьировал от 1.1 до 32.3%. У изученных нами видов наиболее высокий процент образования полноценных семян (66.6%) отмечен в Казахстане в окрестностях Мало-Ульбинского водохранилища, на высоте 1831 м, в душистоколосковом альпийском лугу, минимальный – в Республике Алтай на горе Красная, в субальпийском разнотравном лугу, где ведется заготовка “красного корня” (22.1%).

Как отмечают многие авторы (Ponomarev, 1960; Dobretsova, Begovatova, 1974; Vaynagi, 1974; Kuznetsova, 1978; Levina, 1981), снижение числа завязавшихся семян по сравнению с количеством семязачатков может быть вызвано несколькими причинами, среди которых – нарушения эмбриогенеза, неблагоприятные условия внешней среды в период закладки репродуктивных органов и плодообразования, недостаточное количество опылителей, повреждение завязавшихся семян насекомыми. Так и у *H. theinum*, при высокой потенциальной семенной продуктивности показатели реального выхода полноценных зрелых семян в исследованных ценопопуляциях в Республике Алтай составляют 22.1–40.1%, в Северном Казахстане – 38.0–66.6%.

Известно, что семена бобовых растений, собранные в различных условиях произрастания по горному профилю от степного до альпийского пояса включительно, имеют различные диапазоны амплитуды температурных режимов прорастания. Семена степных экотипов лучше прорас-

Таблица 2. Морфометрическая характеристика проростков *Hedysarum theinum* различного происхождения (на горе Красная и репродукции ЦСБС)
Table 2. Morphometric characteristics of *Hedysarum theinum* seedlings of various origin (Krasnaya Mountain and reproduction of CSBG)

Признаки Signs	Название местообитания/Habitat name				
	16. Красная Krasnaya 1600 м	17. Красная Krasnaya 1700 м	18. Красная Krasnaya 1800 м	19. Красная Krasnaya 1900 м	ЦСБС CSBG
Длина семядоли, см Cotyledon length, cm	1.0 ± 0.03	1.1 ± 0.04	1.0 ± 0.03	0.9 ± 0.04	0.9 ± 0.04
Ширина семядоли, см Cotyledon width, cm	0.6 ± 0.01	0.6 ± 0.02	0.6 ± 0.02	0.5 ± 0.03	0.6 ± 0.04
Высота растения, см Plant height, cm.	7.4 ± 0.4	9.7 ± 0.6	8.5 ± 0.3	7.6 ± 0.9	6.2 ± 0.6
Длина листа, см Leaf length, cm	4.1 ± 0.3	4.7 ± 0.3	4.3 ± 1.2	4.0 ± 0.3	3.9 ± 0.3
Длина листочка, см Leaflet length, cm	1.1 ± 0.1	1.25 ± 0.1	1.2 ± 0.05	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.2
Ширина листочка, см Leaflet width, cm	0.5 ± 0.03	0.6 ± 0.04	0.6 ± 0.03	0.5 ± 0.05	0.8 ± 0.1
Число листьев Number of leaves	2.6 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.6 ± 0.2	2.7 ± 0.2	1.8 ± 0.2
Строение первых листьев Structure of first leaves	Тройчатые, 4% простых Ternate + 4% simple	Тройчатые, 12% простых Ternate + 12% simple	Тройчатые, 2% простых Ternate + 2% simple	Все листья тройчатые All leaves ternate	Простые, 20% тройчатых Simple + 20% ternate

тают при температуре 18–25°C, альпийских – 6–8°C (Reumers, Illi, 1978). Появление всходов у большинства видов приурочено к самому теплomu периоду года, июлю – августу, когда дневные температуры достигают 17–20°C, а ночные 1–7°C. В этот же период преобладающая часть видов вступает в фазу плодоношения. Многие виды сбрасывают зеленые плоды. Опадание незрелых семян многих бобовых в условиях высокогорья имеет большое биологическое значение, так как обеспечивает быстрое появление всходов при наступлении благоприятного периода (Plennik, 1976).

Прорастание семян *H. theinum* надземное. Основная масса проростков в естественных условиях появляется в конце июня, но в зависимости от условий обитания, этот процесс может начинаться в мае или начале июля. Две семядоли надземные, мясистые, овальные, зеленые, иногда с одного края слегка вогнутые, около 1 см длиной, 0.5 см шириной. Гипокотиль 0.8–1.5 см длиной и 0.08–0.1 см в диаметре, корешок около 5 см длиной, остальные показатели приведены в таблице 2.

При интродукции *H. theinum* в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) учитывались лабораторная и полевая всхожесть при посеве семян в разные сроки (под зиму, весной – в мае, или летом – в июле).

При долговременном хранении семян при комнатных условиях, многие семена резко сни-

жают свою всхожесть с увеличением сроков хранения. Одной из причин потери жизнеспособности семян является накопление генных мутаций, вызванных разрывами хромосом или процессами окисления запасных веществ (Vaunagi, 1974). Плохая водопроницаемость покровов семян *H. theinum* после хранения при комнатной температуре указывает на физиологический покой и предполагает необходимость скарификации (Nikolaeva et al, 1985). Скарифицированные семена очень хорошо набухают и лучше прорастают на свету, чем в темноте. Процесс набухания практически не зависит от температуры среды проращивания и полностью заканчивается за 1–2.5 суток с момента увлажнения. В результате определения лабораторной всхожести скарифицированных семян выяснилось, что для вида характерна одновершинная кривая скорости прорастания семян с максимумом на 7-й день эксперимента. В среднем она равна 52.1% на 4-й день опыта, 54.6% – на 7-й, на 10-й день осталось 23.6% жизнеспособных проростков. Жизнеспособные проростки из чашек Петри были высажены в вегетационные сосуды. При дальнейшем выращивании рассады в камеральных условиях при искусственном освещении (17 часов в сутки), выяснилось, что выживает в среднем только 7.7% всех особей и они проходят до высадки в открытый грунт (обычно – в

мае) следующие стадии развития: проросток, ювенильную, имматурную (Karnaukhova, 2007).

Наиболее надежным способом посева семян *H. theinum* является посев под зиму неочищенных односемянных члеников бобов, собранных в этом же вегетационном периоде. При таком посеве полевая всхожесть весной может достигать 90–96%. Это связано с биологическими свойствами вида: строением створки плода и способностью зеленых семян прорасти в нестабильных условиях высокогорного пояса.

Таким образом, высокие показатели семенной продуктивности и всхожести семян в природных условиях позволяют сохранять устойчивость ненарушенных популяций в различных горных поясах Северного Казахстана и Республики Алтай.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный комплекс исследований в разных популяциях позволил получить данные о современном состоянии репродуктивного процесса у редкого в Республике Алтай *Hedysarum theinum*. Изучение семенной продуктивности в естественных фитоценозах позволило судить о степени адаптации растений к условиям местообитания.

На основании проведенных исследований установлено, что *H. theinum* относится к растениям со средней (от 38.0 до 66.6%) семенной продуктивностью в центре ареала (Северный Казахстан), что достаточно для регулярного возобновления популяций и поддержания стабильности их возрастной структуры.

В Республике Алтай этот вид подвержен высокой антропогенной нагрузке и отнесен к редким, семенная продуктивность значительно ниже ($K = 22.1–40.1\%$) и не во всех популяциях самовозобновление может быть успешным. В местах интенсивной заготовки корней *H. theinum* отмечены наиболее низкие показатели эффективности плодообразования и образования полноценных семян.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проектам № АААА-А21-121011100007-6 и АААА-А21-121011290025-2. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU 440534. Работа по сбору материала выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий (проект № АААА-А20-120052990004-4), при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Республики Алтай № 20-44-

040002 p_a “Биологический потенциал, состояние и рациональное использование растений семейства Fabaceae на природных и сеяных кормовых угодьях Горного Алтая” № АААА-А20-120052990004-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Boronnikova] Боронникова С.В. 1999. Семенная продуктивность некоторых видов сем. *Campanulaceae* (Пермская область). — Раст. ресурсы. 35 (2): 43–48.
- Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so more ovules than seeds. — *Nature*. 338 (2): 21–22.
- [Dobretsova, Begovatova] Добрецова Т.Н., Беговатова Н.А. 1974. Влияние фитоценотической среды на семенную продуктивность мари белой (*Chenopodium album* L.) и некоторые особенности биологии ее семян. — В кн.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. С. 152–158.
- [Dorogina et al.] Дорогина О.В., Карнаухова Н.А., Агафонова М.А. 2009. Взаимосвязь между изменчивостью по электрофоретическим спектрам полипептидов семян и эколого-географическими условиями произрастания популяций *Hedysarum theinum* Krasnob. (сем. Fabaceae). — Сибир. экол. журн. 6: 795–799.
- [Fedchenko] Федченко Б.А. 1948. Род копеечник — *Hedysarum* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 13. М. — Л. С. 259–319.
- [Flora Sibiri] Флора Сибири. 1994. Новосибирск. Т. 9. 280 с.
- [Fyedorov, Artyushenko] Федоров А.А., Артюшенко З.Т. 1979. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л. 293 с.
- [Karnaukhova] Карнаухова Н.А. 2007. Особенности развития *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. в природных условиях и при интродукции в Центральный сибирский ботанический сад (г. Новосибирск). — Раст. ресурсы. 43 (3): 14–25.
- [Kharkevich] Харкевич С.С. 1966. К изучению *Polygonum alpinum* auct. fl. Саус. — Новости сист. высш. раст. 3: 81–86.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 1970. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра. — Бот. журн. 55 (7): 995–1010.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 1974. Семенная продуктивность арктических растений в фитоценозах Западного Таймыра. Л. 24 с.
- [Khodachek] Ходачек Е.А. 2000. Популяционный и ценогический аспекты изучения репродукции растений в условиях Арктики. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 432–439.
- Knuth P. (and Loew E.). 1899–1905. Handbuch der Blütenbiologie. I–III, 2. Engelmann (Leipzig). 2973 p.
- [Krasnaya...] Красная книга Республики Алтай (растения). 2007. Горно-Алтайск. 271 с.
- Kugler H. 1955. Einführung in der Blütenökologie. Stuttgart. 345 p.
- [Kuznetsova] Кузнецова В.М. 1978. Сравнительное изучение цветения и плодоношения экзотов на родине и в районах интродукции. — Бюлл. ГБС. 110: 18–22.

- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1998. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов. — Журн. общ. биол. 59 (1): 74–103.
- [Kuznetsova et al.] Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. 1992. Соцветия: морфологическая классификация. СПб. 127 с.
- [Kuchеров et al.] Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б. 1976. Полезные растения Южного Урала. М. 262 с.
- [Lakin] Лакин Г.Ф. 1990. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов. М. 352 с.
- [Levina] Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). М. 96 с.
- [Levina] Левина Р.Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.
- Mönch K. 1911. Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. Beihefte zum Botanischen Zentrbl. Bd 27. Drezden.
- [Nikolaeva et al.] Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 347 с.
- [Orel, Semenova] Орел Л.И., Семенова Е.В. 1989. Эмбриологические особенности опавших и развивающихся завязей *Faba bona* (Fabaceae). — Бот. журн. 74 (4): 467–471.
- [Plennik] Пленник Р.Я. 1976. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая (на примере родовых комплексов *Astragalus* L. и *Oxytropis* DC.). Новосибирск. 216 с.
- [Plennik, Kuznetsova] Пленник Р.Я., Кузнецова Г.В. 1964. Вопросы формирования и строения семени и плода копеечника забытого. — Труды ЦСБС. 7: 56–64.
- [Plokhinskiy] Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М. 367 с.
- [Plotnikova, Kudryashkina] Плотникова И.В., Кудряшкина Р.И. 1976. Зависимость опадения плодов черной смородины от числа семян и положения на кисти. — Бюлл. ГБС. 99: 40–47.
- [Ponomarev] Пономарев А.Н. 1960. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М. С. 9–19.
- [Rabotnov] Работнов Т.А. 1960. Методика изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М., Л. С. 20–262.
- [Reymers, Illi] Реймерс Ф.Э., Илли И.Э. 1978. Прорастание семян и температура. (Справочные данные по растениям полевой культуры Сибири и Дальнего Востока). Новосибирск. 168 с.
- [Semena...] Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. ГОСТ 12038-84. 2011. М. 65 с.
- [Seppar] Сеппар Э.Э. 1971. К антекологии некоторых видов рода *Hedysarum* L. О ритмах цветения копеечников. — Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. 11: 55–60.
- [Uranov] Уранов А.А. 1960. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 67 (3): 77–92.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1973. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. — Раст. ресурсы. 9(2): 287–296.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59 (6): 826–831.
- [Vaynagi] Вайнагий И.В. 1990. Методика определения семенной продуктивности представителей семейства Лютиковых. — Бюлл. ГБС. 155: 86–90.
- [Zlobin] Злобин Ю.А. 2000. Потенциальная семенная продуктивность. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. СПб. С. 247–262.

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *HEDYSARUM THEINUM* (FABACEAE)

N. A. Karnaukhova^{a,#}, I. Ju. Selyutina^{a,##}, and S. Ya. Syeva^{b,###}

^a Central Siberian Botanical Garden SB RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

^b Federal Altai Scientific Center for Agrobiotechnology Science
Town, 35, Barnaul, 656910, Russia

[#]e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru

^{##}e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

^{###}e-mail: serafima-altai@mail.ru

The article presents the results of research on the reproductive biology of *Hedysarum theinum* Krasnob. in natural populations of the Altai Republic and Northern Kazakhstan. The species is vegetatively immobile, reproducing by seed only. It was found that *H. theinum* belongs to the plants with an average (38.0 to 66.6%) seed productivity in the conditions of Northern Kazakhstan (the center of the species range), which is sufficient for the regular renewal of populations and maintaining the stability of their age structure. The indexes of fruit and seed formation in the studied populations of Northern Kazakhstan also indicate a fairly good adaptability and compliance of the ecological conditions of the habitats with biological requirements of the species. In the northern part of the range, in the Altai Republic, *H. theinum* is recognized as rare and subject to high anthropogenic pressure. There, it was shown that the seed productivity of the species was significantly lower (22.1

to 40.1%) and self-renewal was successful not in all populations. Therefore, the highest indexes of the efficiency of fruit formation and the formation of full-fledged seeds were noted in the center of diversity, namely Northern Kazakhstan, the lowest ones at the edge of the range, especially in the habitats with anthropogenic pressure, in the Republic of Altai.

Keywords: *Hedysarum theinum*, Altai Republic, Northern Kazakhstan, seed productivity, seed production percentage, fruit formation, biology of seed germination

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS under the project “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods” AAAA-A21-121011290025-2. When preparing the publication, materials from the biore-source scientific collection of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS “Collections of living plants in open and closed ground”, USU 440534 were used. The work on collecting the material was carried out within the framework of the state assignment of the Federal Altai Scientific Center of Agrobiotechnology (project No. AAAA-A18-118011990105-0), with the support of the Russian Foundation for Basic Research and the Government of the Altai Republic No. 20-44-040002_r_a “Biological potential, state and rational use of plants of the Fabaceae family on natural and seeded forage lands of the Altai Mountains” No. AAAA-A20-120052990004-4.

REFERENCES

- Boronnikova S.V. 1999. Semennaya produktivnost' nekotorykh vidov sem. Campanulaceae (Permskaya oblast'). [Seed productivity of some species of this family Campanulaceae (Perm region)]. – Rast. resursy. 35 (2): 43–48 (In Russ.).
- Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so more ovules than seeds. – Nature. 338 (2): 21–22.
- Dobretsova T.N., Begovatova N.A. 1974. Vliyaniye fitotse-noticheskoy sredy na semennuyu produktivnost' mari beloy (*Chenopodium album* L.) i nekotoryye osobennosti biologii yeye semyan. [The influence of the phytocenotic environment on the seed productivity of *Chenopodium album* L. and some features of the biology of its seeds]. – In: Voprosy biologii semennogo razmnozheniya. Ul'yanovsk. P. 152–158 (In Russ.).
- Dorogina O.V., Karnaukhova N.A., Agafonova M.A. 2009. Relationships between the variability of electrophoretic profiles of seed polypeptides and the ecological-geographic conditions of the habitats of populations of *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae). – Contemporary Problems of Ecology. 2 (6): 506–509.
- Fedchenko B.A. 1948. Rod kopeyechnik – *Hedysarum* L. – In: Flora of the USSR. Vol. 13. Moscow; Leningrad. P. 259–319 (In Russ.).
- Flora Sibiri. 1994. [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 9. 280 p.
- Fyedorov A.A., Artyushenko Z.T. 1979. Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Sotsvetiye. [Atlas of Descriptive Morphology of Higher Plants. Inflorescence]. Leningrad. 293 p. (In Russ.).
- Karnaukhova N.A. 2007. Osobennosti razvitiya *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. v prirodnykh usloviyakh i pri introduktsii v Tsentral'nyy sibirskiy botanicheskiy sad (g. Novosibirsk). [Development features of *Hedysarum theinum* (Fabaceae) Krasnob. in natural conditions and when introduced to the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk)]. – Rast. resursy. 43 (3): 14–25 (In Russ.).
- Kharkevich S.S. 1966. K izucheniyu *Polygonum alpinum* auct. fl. Sauc. [To the study of *Polygonum alpinum* auct. fl. Cauc.]. – Novosti Sist. Vyssh. Rast. 3: 81–86 (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 1970. Semennaya produktivnost' i urozhay semyan rasteniy v tundrakh Zapadnogo Taymyra. [Seed productivity and seed yield of plants in the tundra of Western Taimyr]. – Bot. Zhurn. 55 (7): 995–1010 (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 1974. Semennaya produktivnost' arkticheskikh rasteniy v fitotsenozakh Zapadnogo Taymyra. [Seed productivity of arctic plants in phytocenoses of Western Taimyr]. Leningrad. 24 p. (In Russ.).
- Khodachek Ye.A. 2000. Populyatsionnii i tsenoticheskii aspekty izucheniya reproduktivnykh rasteniy v usloviyakh Arktiki. [Population and coenotic aspects of the study of plant reproduction in the Arctic]. – In: Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 432–439 (In Russ.).
- Knuth P. (and Loew E.). 1899–1905. Handbuch der Blütenbiologie. I–III, 2. Engelmann (Leipzig). 2973 p.
- Krasnaya kniga Respubliki Altay (rasteniya). [Red Book of the Altai Republic (plants)]. 2007. Gorno-Altaysk. 271 p. (In Russ.).
- Kugler H. 1955. Einführung in der Blütenökologie. Stuttgart. 345 p.
- Kuznetsova V.M. 1978. Sravnitel'noye izucheniye tsveteniya i plodonosheniya ekzotov na rodine i v rayonakh introduktsii. [Comparative study of flowering and fruiting of exotic plants at home and in the areas of introduction]. – Byulleten' GBS. 110: 18–22 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V. 1998. Reduktsionnyye yavleniya v oblasti sotsvetiya: sushchnost' i rol' reduktivnykh evolyutsii modul'nykh organizmov. [Reduction phenomena in the inflorescence area: the essence and role of reduction in the evolution of modular organisms]. – Zhurnal obshchey biologii. 59 (1): 74–103 (In Russ.).
- Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovlev G.P. Sotsvetiya: morfologicheskaya klassifikatsiya. [Inflorescences: morphological classification]. St. Petersburg. 127 p. (In Russ.).

- Kucherov Ye.V., Baykov G.K., Gufranova I.B. 1976. Poleznye rasteniya Yuzhnogo Urala. [Useful plants of the South Urals]. Moscow. 262 p. (In Russ.).
- Lakin G.F. 1990. Biometriya. Uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsial'nostey vuzov. [Biometrics. Textbook for biological specialties of universities]. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1981. Reproduktivnaya biologiya semennykh rasteniy (Obzor problemy). [Reproductive biology of seed plants (Review of the problem)]. Moscow. 96 p. (In Russ.).
- Levina R.Ye. 1987. Morfologiya i ekologiya plodov. [Fruit morphology and ecology]. Leningrad. 160 p. (In Russ.).
- Mönch K. 1911. Über Griffel und Narbe einiger Papilionaceae. Beihefte zum Botanischen Zentrbl. Bd 27. Dresden.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. 1985. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan. [Handbook for germination of dormant seeds]. Leningrad. 347 p. (In Russ.).
- Orel L.I., Semenova Ye.V. 1989. Embriologicheskiye osobennosti opavshikh i razvivayushchikhsya zavyazey *Faba bona* (Fabaceae). [Embryological features of fallen and developing ovaries *Faba bona* (Fabaceae)]. — Bot. Zhurn. 74 (4): 467–471 (In Russ.).
- Plennik R.Ya. 1976. Morfologicheskaya evolyutsiya bobovykh Yugo-Vostochnogo Altaya (na primere rodovykh kompleksov *Astragalus* L. i *Oxytropis* DC.). [Morphological evolution of legumes of South-Eastern Altai (on the example of the generic complexes *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC.)]. Novosibirsk. 216 p. (In Russ.).
- Plennik R.Ya., Kuznetsova G.V., 1964. Voprosy formirovaniya i stroyeniya semeni i ploda kopeyechnika zabytogo. [Questions of the formation and structure of the seed and fruit of the *Hedysarum neglectum*]. — Trudy Tsentral'nogo Sibirskogo botanicheskogo sada. 7: 56–64 (In Russ.).
- Plokhinskiy N.A. 1970. Biometriya. [Biometrics]. Moscow. 367 p. (In Russ.).
- Plotnikova I.V., Kudryashkina R.I. 1976. Zavisimost' opadeniya plodov chernoy smorodiny ot chisla semyan i polozheniya na kisti. [Dependence of the fall of black currant fruits on the number of seeds and position on the brush]. — Byull. Glavnogo Botan. Sada. 99: 40–47 (In Russ.).
- Ponomarev A.N. 1960. Izucheniye tsveteniya i opyleniya rasteniy. [Study of flowering and pollination of plants]. — In: Polevaya geobotanika. Vol. 2. Moscow. P. 9–19 (In Russ.).
- Rabotnov T.A. 1960. Metodika izucheniya semennogo razmnozheniya travyanistykh rasteniy v soobshchestvakh. [Methods for studying seed reproduction of herbaceous plants in communities]. — In: Polevaya geobotanika. Vol. 2. Moscow, Leningrad. P. 20–262 (In Russ.).
- Reymers F.E., Illi I.E. 1978. Prorastaniye semyan i temperatura. (Spravochnyye dannyye po rasteniyam polevoy kul'tury Sibiri i Dal'nego Vostoka). [Seed germination and temperature. (Reference data on field crop plants in Siberia and the Far East)]. Novosibirsk. 168 p. (In Russ.).
- Semena sel'skokhozyaystvennykh kul'tur. 2011. Metody opredeleniya vskhozhesti. GOST 12038-84. [Agricultural seeds. Methods for determining germination. GOST 12038-84]. Moscow. 65 p. (In Russ.).
- Seppar E.E. 1971. K antekologii nekotorykh vidov roda *Hedysarum* L. O ritmakh tsveteniya kopeyechnikov. [On the antecology of some species of the genus *Hedysarum* L. On the rhythms of the flowering of *Hedysarum*]. — Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biol. nauki. 11: 55–60 (In Russ.).
- Uranov A.A. 1960. Zhiznennoye sostoyaniye vida v rastitel'nom soobshchestve. [The life state of the species in the plant community]. — Byull. MOIP. Otd. biol. 67 (3): 77–92 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1973. Metodika statisticheskoy obrabotki materiala po semennoy produktivnosti rasteniy na primere *Potentilla aurea* L. [Method of statistical processing of material on seed productivity of plants on the example of *Potentilla aurea* L.]. — Rast. Resursy. 9 (2): 287–296 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1974. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the method of studying the seed productivity of plants]. — Bot. Zhurn. 59 (6): 826–831 (In Russ.).
- Vaynagiyy I.V. 1990. Metodika opredeleniya semennoy produktivnosti predstaviteley semeystva Lyutikovykh. [Method for determining the seed productivity of representatives of the Ranunculaceae family]. — Byull. GBS. 155: 86–90 (In Russ.).
- Zlobin Yu.A. 2000. Potentsial'naya semennaya produktivnost'. [Potential seed productivity]. — In: Embriologiya tsvetkovykh rasteniy. Terminologiya i kontseptsii. Vol. 3. St. Petersburg. P. 247–262 (In Russ.).

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE) В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Е. В. Бажина

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
Академгородок, 50, строение 28, Красноярск, 660036, Россия
e-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 21.12.2020 г.

После доработки 30.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) в горах Южной Сибири характеризуется низким качеством семян. Исследования динамики формирования женских генеративных структур позволяют определить особенности и критические этапы развития семян, а также установить причины нарушений, приводящих к их низкому качеству. Изучено развитие женских генеративных почек и мегаспорогенеза у пихты сибирской в экосистемах гор Южной Сибири. Выявлено, что темпы развития генеративных структур у пихты определяются температурой воздуха, при этом сроки варьируют по годам и в зависимости от локальных погодных-климатических условий произрастания. Мейоз при мегаспорогенезе проходит весной и завершается до опыления. Особенностью мейоза является асинхронность делений не только у разных деревьев, но и в пределах одного мегастробила. Нормальное строение и развитие женских генеративных структур определяют высокий репродуктивный потенциал вида.

Ключевые слова: *Abies sibirica* Ledeb., женские генеративные почки, мегаспорогенез, сроки и темпы развития

DOI: 10.31857/S000681362106003X

Структурные особенности развития генеративных элементов хвойных хорошо освещены в многочисленных работах (Hutchinson, 1915; Kozubov, 1974; Singh, 1978; Singh, Owens, 1981, 1982; Trenin, 1988; Tretyakova, 1990; Moshkovitch, 1992). Однако, отдельные вопросы, например, особенности мегаспорогенеза, взаимодействие мужского гаметофита и семязачатка в период их совместного развития изучены у ограниченного количества видов. Между тем, многие лесообразующие виды хвойных часто характеризуются низкими показателями семенной продуктивности и качества семян (Nekrasova, Ryabinkov, 1978; Minina, Tretyakova, 1983; Matveeva et al., 2017).

В настоящее время одна из острых проблем в усыхающих темнохвойных (пихтовых) древостоях гор Южной Сибири (хр. Хамар-Дабан, Западный и Восточный Саяны, Кузнецкий Алатау) – образование жизнеспособных семян (Voronin, 1989; Vazhina, Tretyakova, 2001; Vazhina, 2018). Процессы естественного возобновления в усыхающих древостоях проходят неудовлетворительно. Основная причина наблюдаемых нарушений – низкое качество семян пихты сибирской (*Abies sibirica*

Ledeb.) (Vazhina, 1998). В низкогорных биоценозах большая их часть повреждается энтомофитными вредителями – пихтовым сеоедом (*Megastigmus specularis* Walley, Hymenoptera: Torymidae) и шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* F.) – бабочкой подсемейства узкокрылых огневок (Phycitinae), в высокогорных и части среднегорных биоценозов преобладают пустые семена (Vazhina, 1998; Vazhina, Belova, 2013). Исследования динамики формирования женских генеративных структур позволяют определить особенности и критические этапы развития, а также установить причины нарушений, приводящих к низкому качеству семян.

Цель настоящих исследований – изучение развития женских генеративных почек и мегаспорогенеза у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в горах Южной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в течение ряда лет (1992–2004, 2010 и 2019 гг.) в разнотравных и крупнотравных группах типов леса в среднегорье Восточного Саяна (территория национального

парка “Столбы”, 480–520 м над ур. м.), средне- и высокогорье Западного Саяна (хр. Арадан, 800 м над ур. м., хр. Ойский, 1420 м над ур. м.). Климат района исследований — резко континентальный (среднегодовая температура $+0.5^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков — 485 мм/год) (Spravochnik..., 1967, 1969). Погодно-климатические условия в период исследований оказались благоприятными для развития — положительные среднесуточные температуры воздуха, количество осадков в период развития пыльцы — 0–39.1 мм. Сумма эффективных температур рассчитывалась для среднегорья Восточного Саяна по данным ближайшей метеостанции — “Столбы” (600 м над ур. м.), для высокогорных экосистем Западного Саяна — метеостанции “Оленья речка” (1400 м над ур. м.).

В период заложения и развития генеративных почек (третья декада июня — первая декада октября, первая декада мая — первая декада июня) с верхней части крон здоровых средневозрастных (100–130 лет) деревьев периодически (два-три раза в неделю) проводился сбор женских почек и мегастробиллов. Образцы фиксировались по Навашину, либо в смеси Карнуа (3 : 1) (Pausheva, 1980). Материал промывался при фиксировании по Навашину в проточной воде, по Карнуа — в 70% растворе этилового спирта, затем проводилось его обезвоживание в серии спиртов до 80%. Далее готовились постоянные препараты по общепринятым методикам (Prozina, 1960; Pausheva, 1980). Образцы пропитывались парафином, через промежуточную жидкость (ксилол), и заливались в “парафиновые пряники”, из которых готовились парафиновые блоки. Резка блоков проводилась на ротационных микротоммах Mikrotom (Германия) и М-2 (Россия). Срезы наклеивались на предметные стекла, высушивались, депарафинировались серией спиртово-ксилольных смесей и окрашивались. Окрашивание проводилось красителями синим (RS) и красным (2RS) (Ivanov, 1982), гематоксилином по Гейденгайну (Jensen, 1962), генцианвиолетом с подкраской эозином (Pausheva, 1980). Окрашенные срезы обезвоживались через серию спиртово-ксилольных растворов, заключались в канадский бальзам и высушивались. Материал просматривался на микроскопе Микромед-2 (Россия) с видеокамерой и выходом на монитор. Математическая обработка проводилась по общепринятым методикам с использованием пакета Microsoft Excel-2013.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование женских почек. Локализация и сроки заложения примордиев мегастробиллов у хвойных различны даже в пределах одного семейства (Kozubov, 1974). У пихты сибирской женские

почки закладываются в верхней части кроны на побегах текущего года по окончании их роста. Их заложение происходит субэпидермально в виде бугорка меристематической ткани (рис. 1а, б). Этот процесс осуществляется в конце июня-начале июля, при этом сроки несколько варьируют в зависимости от условий произрастания (табл. 1). Примордии мегастробиллов у пихты сибирской закладываются исключительно на верхней стороне побега. Как правило, закладывается две почки — одна у основания побега, вторая — ближе к апексу. На первых этапах развития женские почки морфологически не отличаются от вегетативных почек. Крайне редко, при наличии благоприятных условий (хр. Арадан, 2019 г.) может закладываться и большее количество почек (рис. 1б). Кроме того, наблюдалась полимеризация, когда из одной почки, формировались два мегастробила (рис. 1д, е).

В начале июля (отмечено 01–05 июля в 1993, 1995, 1997, 2010 и 2019 гг.) женские почки, как правило, уже четко различимы на верхней стороне побега. В этот период почка представляет собой бугорок меристематической ткани размерами от 51.05×53.8 до 68.4×94.1 мкм, с развитой апикальной зоной, в субэпидермальных слоях которой идут деления клеток (рис. 2а). В апикальной зоне почки клетки более мелкие, интенсивно окрашиваются.

Развитие мегастробиллов. Примордии мегастробиллов быстро растут — в первой-второй декадах июля на флангах апекса начинается дифференциация: отчлениются спирально расположенные бугорки — зачатки кроющих чешуй (брактей) (рис. 2б). В конце второй-начале третьей декады июля (18–23.07.2019) размер почек увеличивается более чем в два раза (до $96–124 \times 112–125$ мкм). В первой декаде августа в разрезе мегастробила насчитывается 7–8 кроющих чешуй, в основании которых выделяется зона (26×51 мкм, $V = 4.5–9.8\%$) с активно делящимися клетками — формируется зачаток семенной чешуи. В конце первой декады августа мегастробилы достигают размеров 2.14×2.04 мм, при этом кроющие чешуи составляют около 0.37×0.35 мм. Однако, размеры значительно варьируют (коэффициент вариации — 31.3–52.1%). Аналогичная динамика развития наблюдается и в высокогорных экосистемах (Западный Саян, 1400 м над ур. м.) — в начале августа (4.08.2010 г.) мегастробилы достигают размеров 0.35×0.44 мм, в разрезе насчитывается 6–10 кроющих чешуй размерами около 0.50×0.70 мкм. В течение всего августа идут активные деления и к концу третьей декады (28.08.1995 г.) мегастробилы увеличиваются до $7.50–8.72$ мм, кроющие чешуи достигают размеров $2.1 \times 0.45–0.55$ мм (рис. 2с), в одном мегастробиле их насчитывается до 150 шт. (в разрезе — 20–25). Зачаток семенной чешуи — массивный, его размеры со-

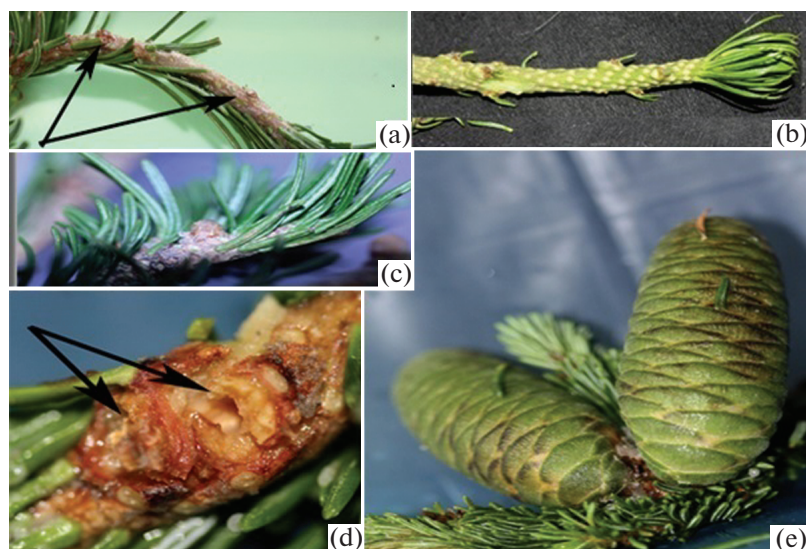


Рис. 1. Женский генеративный побег пихты сибирской: а–б – женские почки на верхней стороне побега (стрелки, хвоя на побегах удалена), 1–5.07.2019; с – женская почка в период зимнего покоя (октябрь–март); д–е – две шишки, развившиеся из одной почки (е) и следы от них (д), 10.09.2019.

Fig. 1. *Abies sibirica* female generative shoot: а–b – seed-cone buds on the upper side of the shoot (arrows, needles removed), July 1–7, 2019; с – seed-cone bud during winter rest (from October till March); д–е – two seed-cones (е) and their traces (d) developed from one buds, September 10, 2019.

ставляют 0.64×0.51 мм, отдельные клетки его внешнего слоя дают интенсивное ярко-голубое окрашивание (на белки). На этой стадии мегастробилы уходят в зимний покой. Внешне они выглядят засмоленной почкой диаметром 0.6–0.9 см (рис. 1с).

Развитие возобновляется в апреле (первая-вторая декады), когда уже при минимуме тепла ($t_{\geq 5^{\circ}\text{C}} = 0.9^{\circ}\text{C}$) и в семенной, и в кроющей чешуях наблюдаются активные деления клеток. Клетки эпидермального слоя делятся периклиально, а субэпидермального слоя и внутренних тканей семенной чешуи антиклинально и периклиально. Активные деления продолжаются до конца мая, при этом семенные чешуи значительно увеличиваются. В начале апреля на адаксиальной стороне семенных чешуй закладывается два семязачатка. В начале второй декады апреля (12.04.1995 и 1998 гг.), когда семенная чешуя превышает 1/3 высоты кроющей (рис. 2д), диаметр семязачатков в основании конуса нарастания составляет 252–300 мкм, в апикальной части – 131–206 мкм, высота – 324–346 мкм. В этот период клетки на халазальном полюсе семязачатка более плоские, плотные, тогда как на микропиллярном – крупные, рыхлые, с крупными ядрами, в них идут активные деления. В центральной части семязачатка клетки также крупные и окрашиваются менее интенсивно. Клетки субэпидермального слоя нуцеллуса семязачатка делятся периклиально, формируя наружу парietаль-

ный слой, а внутрь – спорогенные клетки. В конце первой декады мая (7–9.05.1995 г.) в семязачатке идентифицируются 1-слойный наружный эпидермис, ниже которого сформированы 4–8 слоев клеток парietальной ткани, в центре – мегаспороцит с довольно толстой клеточной стенкой и крупным ядром, в котором просматриваются 2–3 ядрышка (рис. 2е, ф). Клетки внутреннего слоя парietальной ткани – довольно крупные, угловатые, интенсивно окрашенные, 2–3-ядерные. У голосеменных (Singh, 1978) несколько клеток могут функционировать как материнские клетки мегаспор, но у пихты сибирской четко выделяется одна клетка.

Мегаспорогенез. В конце первой–начале второй декад апреля (08–12.04.1995 и 2003 гг.) в мегаспорангиях видны археспориальные клетки. Мегаспороцит, окруженный концентрическими слоями клеток, четко идентифицировался лишь в конце первой – начале второй декад мая. Во второй-третьей декадах мая (сумма $t_{\geq 5^{\circ}\text{C}} = 40–43.5^{\circ}\text{C}$, 2004 и 1995 гг.) мегаспороцит делится с образованием линейной тетрады мегаспор. На стадии профазы первого деления (пахитена) в ядре еще видны крупные ядрышки, цитокинез после первого деления не наблюдался. В середине третьей декады мая (25.05.1995 г.) у трех нижних клеток тетрады начинают закладываться клеточные перегородки по симультантному типу, верхняя мегаспора к этому времени уже дегенерировала (рис. 2h).

Таблица 1. Сроки развития женских почек и мегастробилов
Table 1. Timing of bud and megastrobile development

Стадии развития Development stages	Сроки и сумма эффективных температур ($t_{\geq 5^{\circ}\text{C}}$) Phenology and sum of effective temperatures ($t_{\geq 5^{\circ}\text{C}}$)	Место произрастания Localities
Формирование примордиев мегастробилов Formation of megastrobile primordia	1.07.95 (≤ 247.1)	Западный Саян: West Sayan: высокогорье (хр. Ойский) high mountains, Oiskiy Ridge
	5.07.2019 (≤ 1135)	среднегорье (хр. Арадан) middle mountains, Aradan Ridge
	3.07.1993 (≤ 469.2)	высокогорье (хр. Ойский) high mountains, Oiskiy Ridge
	5.07.1995 (≤ 255)	Среднегорье Восточного Саяна Middle mountains, East Sayan
Дифференциация почек Differentiation of buds	5–23.07.2019 ($\leq 460.9–1573$)	хр. Арадан, хр. Ойский Aradan and Oiskiy ridges
Формирование кроющих и семенных чешуй Formation of bracts and ovuliferous scales	1–28.08.1995 ($\leq 652.7–996.2$), 4.08.2019 (≤ 1655)	хр. Ойский Oiskiy Ridge
Стадия археспориальных клеток Stage of archesporial cells	8–25.04.95 (0.9–6.4) 12.04.98 (4.7)	Среднегорье Восточного Саяна: отроги хр. Центральный Middle mountains, East Sayan: spurs of the Central Ridge
Стадия мегаспороцита, деления Stage of megasporocyte, divisions	07–25.05.1995 (18.7–60.4)	там же same place

Каждая мегаспора в тетраде представляет типичную гаплоидную клетку ($n = 24$). Функциональная халазальная мегаспора формирует мегагаметофит, остальные – быстро дегенерируют, возможно, обеспечивая ее питание. В конце мая (25.05.1995 г.) в отдельных семязачатках у микропилярного полюса еще видны дегенерирующие мегаспоры. Мейоз проходит до опыления, профазы первого деления начинается в период полного смыкания чешуй на стадии “закрытая шишка”.

Мейотические деления завершаются в течение 7–10 дней и идут асинхронно в разных семязачатках. В один срок (25.05.1995 г.) в мегастробилах одного дерева наблюдались и мегаспороциты на различных стадиях мейоза и вакуолизованная функциональная мегаспора. В разных семязачатках одного мегастробила можно наблюдать и стадии профазы (лептотена – пахитена) и метафазы второго деления (17.05.1995 г.). Динамика мегаспорогенеза определяется температурой воздуха. Как правило, мегаспороцит идентифицируется уже в начале мая при минимальной сумме эффективных температур $t_{\geq 5^{\circ}\text{C}} = 16.2–18.7^{\circ}\text{C}$ (Восточ-

ный Саян, 1995 и 2003–2004 гг.). При этом в разновысотных популяциях среднегорья (520 и 640–720 м над ур. м.) темпы развития практически совпадают. В то же время, при затяжной и холодной весне (1998 и 2004 гг.), развитие шло медленнее, и мегаспороцит сформировался только во второй декаде мая ($t_{\geq 5^{\circ}\text{C}} = 24.9^{\circ}\text{C}$).

Клетки нуцеллуса, непосредственно прилегающие к мегаспороциту, становятся плоскими, лизируют и на стадии тетрад некоторые из них еще дают окрашивание. Следующие слои клеток – крупнее, с интенсивно окрашивающимися ядрами, некоторые клетки – 2-ядерные. Молодая функциональная мегаспора крупная, сферическая, с большим ядром в центре и достаточно толстой клеточной стенкой, быстро вакуолизуется. Вокруг мегаспоры идентифицируются 2–5 слоев радиально расположенных клеток с плотной цитоплазмой и крупными ядрами. Клетки, непосредственно прилегающие к мегаспоре, плоские, некоторые – слабоокрашенные, в процессе развития они разрушаются, содержимое их, очевидно, используется на питание мегаспоры и развивающегося женского гаметофита. В период мега-

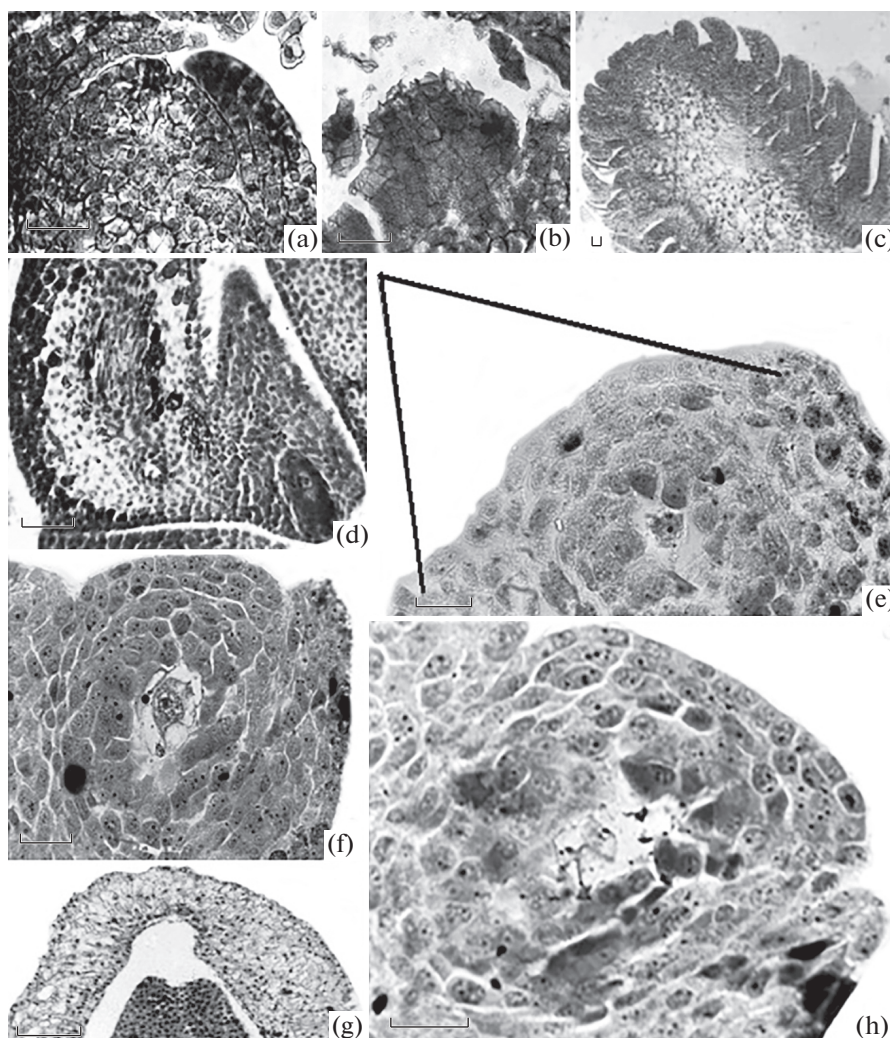


Рис. 2. Развитие женских генеративных почек и семязачатка: a–b – апекс почки, 5.07.2019; c – мегастробил осенью первого года развития 27.08–1.10.95; d–h – весеннее развитие мегастробила: d – семенная чешуя в пазухе кроющей, вид сбоку, в основании семенной чешуи формируется семязачаток, в котором находится мегаспороцит на стадии лептотены, 12.05.95; e – апикальная часть семязачатка, в центре нуцеллуса виден мегаспороцит, стрелками показан интегумент, 12.05.04; f, h – то же на стадии пахитены (f), 17.05.95 и тетрады мегаспор (h), 25.05.95; g – верхняя часть семязачатка в период завершения опыления, сформирована “подушка” нуцеллуса, 02.06.95. Масштабная линейка: ab, d – 50 мкм, c – 100 мкм, e–f, h – 20 мкм, g – 70 мкм.

Fig. 2. Development of seed-cone generative buds and ovules: ab – seed-cone apex as they appear in June 1–5, 2019; c – seed-cone bud collected at late August (27th) – early October (1st), 1995; dh – seed-cone development at spring: d – ovuliferous scale in the bract axil. Side view. Ovule at the base of ovuliferous scale, megasporocyte at leptotene stage, May 12, 1995; e – ovule apex – megasporocyte at the center of nucellus, integument is shown by arrows, May 12, 2004; f, h – the same at pachytene stage (f), May 17, 1995 and megaspore tetrads stage (h), May 25, 1995; g – ovule top at the end of pollination period, nucellar depression is formed, June 2, 1995. Scale bars, μm : ab, d – 50, c – 100, ef, h – 20, g – 70.

спорогенеза в клетках нуцеллуса наблюдаются митозы.

Формирование интегумента. В период зимнего покоя мегастробилы пихты покрыты несколькими слоями покровных чешуй (рис. 1c). Дифференциация примордия семязачатка на нуцеллус и интегумент происходит осенью, но начинает интегумент оформляться во второй декаде апреля, когда размер достигает 312×314 мкм. К концу

мейоза он обрастает нуцеллус со всех сторон, но на верхушке семязачатка не срывается. В период начала мейотических делений (вторая декада мая) интегумент может достигать половины высоты либо верхнего края нуцеллуса, а к моменту формирования функциональной мегаспоры он немного превышает верх нуцеллуса.

Клетки апикальной части нуцеллуса лизируют и формируют углубление (так называемую “по-

душку” для пыльцевых зерен) (рис. 2g). Развитый интегумент 3-слойный, дифференцирован на наружный эпидермис, с довольно крупными толстостенными клетками, интегументальную паренхиму, клетки которой несколько вытянуты радиально, и внутренний эпидермис с толстостенными удлиненными клетками, дающими интенсивное окрашивание на углеводы.

Знания о структурных особенностях элементов женских почек в процессе формирования обеспечивают понимание их функциональной роли в процессах половой репродукции. Развитие женских генеративных структур у пихты сибирской соответствует модели, характерной для многих хвойных видов (Kozubov, 1974; Tretyakova, 1990; Moshkovitch, 1992; Singh, 1978 и др.). Мегаспорогенез начинается на неделю-две позже микроспорогенеза (Bazhina et al., 2007) при большей сумме эффективных температур. Развитие проходит приблизительно в те же сроки, что и у пихты Салаира (Nekrasova, Ryabinkov, 1978), однако динамика определяется температурными условиями (табл. 1). В горных экосистемах Саян и хр. Хамар-Дабан (среднегорье и высокогорье), так же, как и в пихтачах Салаирского кряжа, женские почки у пихты визуально идентифицируются уже в начале июля, при этом сроки незначительно варьируют в зависимости от погодных условий года развития и высоты местности. Ранее было показано, что на южной границе равнинной части ареала пихты в низкогорных экосистемах (Кемеровская обл.) примордии мегастробилов в 1968 г. идентифицировались только 15 июля (Nekrasova, 1970), однако, автор не указывает сумму температур. Рассчитанная по методике Н.П. Поликарпова с соавторами (Polikarpov et al., 1986) по данным ближайшей метеостанции (Колпашево), сумма эффективных температур для 1968 г. на эту дату составила 190°C. Таким образом, сумма температур ($t \geq 5^\circ\text{C}$) на период заложения женских генеративных почек в горных экосистемах Саян и на южной границе ареала в Западной Сибири практически совпадают. Полагаем, что инициация женских генеративных почек проходит при сумме эффективных температур $t_{\geq 5^\circ\text{C}}$ около 200°C. На первых этапах развития женские почки визуально не отличаются от мужских и вегетативных. Однако, настоящие исследования показали, что, как и у видов *Picea* (Atlas..., 1980), для них характерно наличие развитой апикальной меристемы, которая отсутствует у почек иного типа.

Развитие мегастробилов у пихты сибирской проходит аналогично другим видам *Abies* – примордии семенных чешуй закладываются до периода зимнего покоя, а мейоз осуществляется весной (Singh, Owens, 1981, 1982, Owens, Molder, 1985). Показано (Singh, 1978), что у голосеменных в нуцеллусе одна или несколько гиподермальных археспориальных клеток делятся периклинально, форми-

руя внутрь первичные спорогенные клетки и наружный первичный париетальный слой, который позже образует массивную париетальную ткань сверху первичной спорогенной ткани. Мегаспорангий у пихты крассинуцелятный (массивный).

Сроки формирования мегаспороцита у видов сем. Pinaceae различаются. Так, у *Pinus laricio* Poir. (syn. *Pinus nigra* Arn.) он обнаруживается за две недели до пыления (Chamberlain, 1935), у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и кедра сибирского (*Pinus sibirica* Do Tour) – после опыления (Sarvas, 1962; Kozubov, 1974; Tretyakova, 1990). У пихты сибирской, как и у других представителей *Abies*, мегаспороцит формируется до опыления (в низкогорье Восточного Саяна – первая декада мая, сумма $t_{\geq 5^\circ\text{C}} = 16.2\text{--}24.9$) и во второй-третьей декадах мая (за неделю-две до опыления) – претерпевает мейоз. Таким образом, мейоз при мегаспорогенезе наблюдается на неделю-две позже, чем при микроспорогенезе (Bazhina et al., 2007). Он происходит при большей сумме эффективных температур, что снижает вероятность повреждения клеток поздневесенними заморозками; деления, как и при микроспорогенезе проходят асинхронно. Асинхронность развития объясняется отсутствием у голосеменных плазмодесм и цитоплазматических мостиков между микроспороцитами, которые характерны для покрытосеменных растений (Moitra, Bhatnagar, 1982). Наблюдаемые различия в темпах развития семязачатков квалифицируются как норма. Асинхронность наблюдается у различных видов сем. Pinaceae. Она может быть вызвана различиями в температурных условиях либо в питании развивающихся спор (Kozubov, 1974; Tretyakova, 1990; Moshkovitch, 1992). Возможно, значительная асинхронность развития генеративных органов у пихты является одним из механизмов устойчивости, определяющим надежность существования вида в резких градиентах среды (горные биоценозы).

Развитие мегаспор у пихты сибирской проходит достаточно динамично. В частности, показано, что у *A. grandis* Lindl. мегаспороцит может находиться на стадии пахитены около 3 недель, что, возможно, справедливо и для других видов рода (Singh, Owens, 1982). Однако у пихты сибирской в первой-второй декадах апреля идентифицировать мегаспороциты еще не представляется возможным. Они выделялись только в первой декаде мая и уже в середине третьей декады мая завершали мейоз. Аналогичные сроки развития для Кемеровской обл. указывает Т.П. Некрасова (Nekrasova, 1970), при этом автор отмечает, что расположение ядер тетраэдрическое, однако иллюстраций она не приводит. Настоящие исследования показали линейное расположение ядер в тетраде у пихты си-

бирской, как и у других представителей *Abies* (Owens, Molder, 1985).

Клеточные стенки при мегаспорогенезе у пихты сибирской закладываются по симультантному типу. Согласно Р. Martens (1966), наличие каллозы между спорами — реликтовый механизм. У некоторых других видов хвойных после первого деления образуется диада, а после второго — триада мегаспор (Khromova, 1986; Trenin, 1988; Tretyakova, 1990). Для *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. и *A. amabilis* (Dougl.) Forbes показано также, что две средние клетки не разделены клеточными стенками (формируется триада) (Singh, Owens, 1981, 1982). У пихты сибирской на стадии формирования тетрад оболочки четко идентифицируются у трех нижних клеток. Как и у большинства хвойных, функциональной мегаспорой является халазальная, остальные быстро дегенерируют, вероятно, обеспечивая до некоторой степени ее дополнительное питание. Протопласт молодых мегаспор содержит маленькие вакуоли, крахмалсодержащие пластиды, митохондрии и диктиосомы, значительную часть у микропилярного полюса клетки занимает эндоплазматический ретикулум. Во время роста функциональной мегаспоры специальная мембрана связывает ее с дегенерирующими клетками тетрады (Singh, 1978). Показано, что функциональная мегаспора, расположенная на халазальном конце, получает в наследство весь материнский митохондрион, а остальные, лишенные митохондрий, деградируют (Trenin, 1988).

Вокруг молодой мегаспоры четко выделяются несколько (4–5) слоев крупных угловатых рыхло расположенных клеток с большими межклетниками. Образование вокруг мегаспор губчатой ткани, состоящей из 2–5 слоев, с радиально расположенными клетками с плотной цитоплазмой и крупными ядрами характерно для представителей сем. Pinaceae (Moshkovitch, 1992). Прохождение мегаспорогенеза коррелирует с инициацией и формированием интегумента. Места инициации интегумента на примордии семязачатка голосеменных сильно различаются (Allen, 1963; Owens, Molder, 1974; Stanlake, Owens, 1974). У пихты сибирской, как и у видов *Pseudotsuga* и *Tsuga*, интегумент иницируется около верхушки примордия семязачатка, когда будущий нуцеллус уже содержит мегаспороцит.

Определить температурные условия развития мегаспор достаточно сложно, так как развитие спорогенной ткани у пихты проходит асинхронно. Динамика различается в разные годы. Так, в один срок (25.05.1995 г.) даже в одном мегастробиле наблюдались и тетрады мегаспор, и ранние функциональные, и уже вакуолизованные мегаспоры. Вероятно, поэтому не удалось зафиксировать период покоя после мегаспорогенеза, хотя известно, что у голосеменных функциональная

мегаспора после формирования впадает в кратковременный покой, необходимый для подготовки дальнейшего развития и, только затем вакуолизируется и делится. Показано (Singh, 1978), что в этот период активизировавшиеся диктиосомы продуцируют множество пузырьков аппарата Гольджи, эндоплазматический ретикулум меняет первоначальную ориентацию и у вакуолей формируются радиальные шероховатые стенки, не связанные с мембраной. Очевидно, у пихты сибирской период покоя короткий и наступает неравномерно.

ВЫВОДЫ

1. Формирование женских эмбриональных структур у пихты происходит аналогично большинству видов хвойных умеренной зоны с однолетним циклом генеративного развития. Генеративные почки образуются в конце июня — начале июля, в год, предшествующий опылению, при этом в первый год развитие идет до формирования примордия семенной чешуи.

2. Мегаспорогенез и развитие гаметофита проходит весной следующего года и начинается на неделю-две недели позже микроспорогенеза при большей сумме эффективных температур. Тетрада мегаспор линейная, клеточные перегородки закладываются по симультантному типу.

3. Темпы развития определяются температурой воздуха, при этом сроки варьируют по годам в соответствии с локальными условиями произрастания. Процессы развития в мегастробиле проходят асинхронно, мейоз завершается до периода опыления.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты 11-04-00281, 20-05-00540. Работа по обработке и анализу материала выполнена в рамках государственного задания 0356-2019-0024.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Allen G.S. 1963. Origin and development of the ovule in Douglas fir. — For. Sci. 9: 386–393.
- [Atlas...] Атлас ультраструктуры растительных тканей. 1980. Петрозаводск. 456 с.
- [Bazhina] Бажина Е.В. 1998. Семенная продуктивность макростробила и качество семян пихты сибирской в зоне влияния Байкальского целлюлозно-бумажного комбината. — Лесоведение. 2: 10–15.
- [Bazhina] Бажина Е.В. 2018. Состояние древостоев пихты сибирской (*Abies sibirica*) и распределение химических элементов по ярусам ее кроны в лесных экосистемах ООПТ юга Красноярского края. — Заповедная наука. 3 (2): 40–53.

- Bazhina E.V., Belova N.V. 2013. The loss of *Abies sibirica* seed stock from *Megastigma specularis* Walley gamage in the middle mountains of East Sayan. — Abstr. of World Biodiversity Congress-2013. November 26–30. Chuang Mai, Thailand. P. 53.
- [Bazhina et al.] Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н. 2007. Мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна. — Лесоведение. 1: 57–64.
- [Bazhina, Tret'yakova] Бажина Е.В. Третьякова И.Н. 2001. К проблеме усыхания пихтовых лесов. — Успехи современной биологии. 121 (6): 626–631.
- Chamberlain C.J. 1935. Gymnosperms: structure and evolution. Chicago, Illinois. 484 p.
- [Ivanov] Иванов В.Б. 1982. Активные красители в биологии. М. 224 с.
- Hutchinson A.H. 1915. Fertilization in *Abies balsamea*. — Bot. gaz. 69: 457–472.
- Jensen W.A. 1962. Botanical histochemistry. Principles and practice. San Francisco and London. 408 p.
- [Khromova] Хромова Л.В. 1986. Эмбриологические процессы при ксеногамии и межвидовых скрещиваниях у некоторых видов сосны из подрода *Diploxylon* Коehne: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж. 23 с.
- [Kozubov] Козубов Г.М. 1974. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л. 136 с.
- Martens P. 1966. Du megasporange cryptogamique a l'ovule gymnospermique. — In: Trends in plant morphogenesis. London. 329 p.
- [Matveeva et al.] Матвеева Р.Н., Милютин Л.И., Буторова О.Ф., Братилова Н.П. 2017. Отбор деревьев кедрового высокопродуктивной способности на географической лесосеменной плантации. — Лесн. журн. (Изв. высш. учеб. заведений). 2: 9–20.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.2.9>
- [Minina, Tret'yakova] Минина Е.Г., Третьякова И.Н. 1983. Геотропизм и пол у хвойных. Красноярск. 198 с.
- Moitra A., Bhatnagar S.P. 1982. Ultrastructural, cytochemical and histochemical studies on pollen and male gamete development in gymnosperms. — Gamete Res. 5 (1): 71–112.
- [Moshkovitch] Мошкович А.М. 1992. Эмбриология хвойных: Pinales, Cupressales, Taxales. Кишинев. 249 с.
- [Nekrasova] Некрасова Т.П. 1970. Морфогенез генеративных почек пихты сибирской. — Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер. Биол. 10(2): 35–41.
- [Nekrasova, Ryabinkov] Некрасова Т.П., Рябинков А.П. 1978. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск. 150 с.
- Owens J.N., Molder M. 1974. Bud development in western hemlock. II. Initiation and early development of pollen cones and seed cones. — Can. J. Bot. 52: 283–294.
- Owens J.N., Molder M. 1985. The reproductive cycles of true firs. — Information Services Branch Ministry of Forests. Victoria, British Columbia. 35 p.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1980. Практикум по цитологии растений. М. 271 с.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 226 с.
- [Prozina] Прозина М.Н. 1960. Ботаническая микротехника. М. 199 с.
- Sarvas R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — Comm. Inst. Forestal. Fenniae. 53 (4): 198.
- Singh H. 1978. Embryology of gymnosperms. Berlin. 302 p.
- Singh H., Owens J.N. 1981. Sexual reproduction in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). — Can. J. Bot. 59: 2650–2666.
- Singh H., Owens J.N. 1982. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis* Lindl.). — Can. J. Bot. 60: 2197–2214.
- [Spravochnik...] Справочник по климату СССР. В. 21. Ч. II. 1967. Л. С. 87.; В. 21. Ч. IV. 1969. Л. С. 189.
- Stanlake E.A., Owens J.N. 1974. Female gametophyte and embryo development in western hemlock (*Tsuga heterophylla*). — Can. J. Bot. 52: 885–893.
- [Trenin] Тренин В.В. 1988. Введение в цитоэмбриологию хвойных. Петрозаводск. 151 с.
- [Tret'yakova] Третьякова И.Н. 1990. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск. 157 с.
- [Voronin] Воронин В.И. 1989. Действие серосодержащих эмиссий на пихту сибирскую в Южном Прибайкалье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 19 с.

MEGASPOROGENESIS OF *ABIES SIBIRICA* (PINACEAE) IN SOUTHERN SIBERIA

E. V. Bazhina

V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russia
e-mail: genetics@ksc.krasn.ru

Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in the South Siberian mountains is characterized by poor seed quality. Studies of the development of female generative structures can reveal the features and critical stages of seed development, as well as to determine the causes of poor seed quality. The development of female generative buds and megasporogenesis in Siberian fir in the mountains of Southern Siberia was studied. The rate of the development is determined by air temperature and its timing varies somewhat depending on year and local weather and climatic conditions. Meiosis at megasporogenesis occurs in spring and completes before pollination. The peculiarity of the meiosis at megasporogenesis is asynchronous divisions not only in different

trees, but also within the same megastrobiles. The normal structure and development of female generative structures determine a high reproductive potential of the species.

Keywords: *Abies sibirica* Ledeb., female generative buds, megasporogenesis, terms and rates of development

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is sincerely grateful to anonymous reviewers who provided valuable comments on the manuscript. The work is performed with support of a grant of the Russian Foundation for Basic Research within the project nos. 11-04-00281, 20-05-00540. The study was carried out within the framework of the state assignment no. 0356-2019-0024 of the V.N. Sukachev Institute SB RAS.

REFERENCES

- Allen G.S. 1963. Origin and development of the ovule in Douglas fir. — *For. Sci.* 9: 386–393.
- Atlas ultrastructurey rastitelnykh tkaney [Atlas of plant tissue ultrastructure]. 1980. Petrozavodsk. 456 p. (In Russ.).
- Bazhina E.V. 1998. Seed production and quality in *Abies sibirica* Ledeb. in zone exposed to influence of the Baikal Pulpaner Factory. — *Russian Journal of Forest Science*. 2: 10–15 (In Russ.).
- Bazhina E.V. 2018. Siberian fir (*Abies sibirica*) state and chemical element allocation in tree crown in forest ecosystems of protected areas in south of Krasnoyarsk region (Russia). — *Nature Conservation Research*. 3 (2): 40–53 (In Russ.).
<https://doi.org/10.24189/ncr.2018.064>
- Bazhina E.V., Belova N.V. 2013. The loss of *Abies sibirica* seed stock from *Megastigmus specularis* Walley gamage in the middle mountains of East Sayan. — *Abstr. of World Biodiversity Congress-2013*, 26–30 November 2014. Chuang Mai, Thailand. P. 53.
- Bazhina E.V., Kvitko O.V., Muratova E.N. 2007. Meiosis at microsporogenesis and pollen viability in siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) in the Middle Eastern Sayan Mountains. — *Russian Journal of Forest Science*. 1: 57–64 (In Russ.).
- Bazhina E.V., Tretyakova I.N. 2001. Towards a problem of Fir decline. — *Uspekhi Sovremennoy Biologii*. 121 (6): 626–631 (In Russ.).
- Chamberlain C.J. 1935. *Gymnosperms: structure and evolution*. Chicago, Illinois. 484 p.
- Ivanov V.B. 1982. *Active dyes in biology*. Moscow. 224 p. (In Russ.).
- Hutchinson A.H. 1915. Fertilization in *Abies balsamea*. — *Bot. gaz.* 69: 457–472.
- Jensen W.A., 1962. *Botanical histochemistry. Principles and practice*. San Francisco, London. 408 p.
- Khromova L.V. 1986. Embryologic processes at xenogamy and interspecific crossing in some *Pinus* species subgenus *Diploxylon* Koehne: *Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Voronezh*. 23 p. (In Russ.).
- Kozubov G.M. 1974. The biology of conifers fruiting on the north. Leningrad. 136 p. (In Russ.).
- Martens P. 1966. Du megasporange cryptogamique a l'ovule gymnospermique. — In: *Trends in plant morphogenesis*. London. 329 p.
- Matveeva R.N., Milyutin L.I., Butorova O.F., Bratilova N.P. 2017. Selection of high reproductive siberian cedar trees in the geographic seed plantation. — *Lesnoy Zhurnal*. 2: 9–20 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.2.9>
- Minina E.G., Tretyakova I.N. 1983. Geotropizm and sex in conifers. Krasnoyarsk. 198 p. (In Russ.).
- Moitra A., Bhatnager S.P. 1982. Ultrastructural, cytochemical and histochemical studies on pollen and male gamete development in gymnosperms. — *Gamete Res.* 5 (1): 71–112.
- Moshkovitch A.M. 1992. *Embryology of conifers: Pinales, Cupressales, Taxales*. Kishinev. 249 p. (In Russ.).
- Nekrasova T.P. 1970. Morphogenesis of generative buds of *Abies sibirica*. — *Bull. Siberian Branch of Academy of Sciences of the USSR. Ser. Biol.* 10 (2): 35–41 (In Russ.).
- Nekrasova T.P., Ryabinkov A.P. 1978. *Fruit set of Abies sibirica*. Novosibirsk. 150 p. (In Russ.).
- Owens J.N., Molder M. 1985. *The reproductive cycles of true firs*. — Information Services Branch Ministry of Forests. Victoria, British Columbia. 35 p.
- Pausheva Z.P. 1980. *Praktikum po tzitologii rasteniy. [Practicum on plant cytology]*. Moscow. 304 p. (In Russ.).
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. *Climate and mountain forests of Southern Siberia*. Novosibirsk. 226 p. (In Russ.).
- Prozina M.N. 1960. *Botanical microtechnology*. Moscow. 199 p. (In Russ.).
- Sarvas R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — *Comm. Inst. Forestal. Fenniae*. 53 (4): 198.
- Singh H. 1978. *Embryology of gymnosperms*. Berlin. 302 p.
- Singh H., Owens J.N. 1981. Sexual reproduction in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*). — *Can. J. Bot.* 59: 2650–2666.
- Singh H., Owens J.N. 1982. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis* Lindl.). — *Can. J. Bot.* 60: 2197–2214.
- Spravochnik po klimatu SSSR. [USSR Climate Reference Book]. 1969. Is. 21. Part II. 1967. Leningrad. P. 87. Is. 21. Part IV. Leningrad. P. 189 (In Russ.).
- Stanlake E.A., Owens J.N. 1974. Female gametophyte and embryo development in western hemlock (*Tsuga heterophylla*). — *Can. J. Bot.* 52: 885–893.
- Trenin V.V. 1988. *Introduction to embryology of conifers*. Petrozavodsk. 151 p. (In Russ.).
- Tretyakova I.N. 1990. *Embryology of conifers (physiological aspects)*. Novosibirsk. 157 p. (In Russ.).
- Voronin V.I. 1989. Effect of sulfur-containing emissions on siberian fir in the southern Baikal region: *Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Krasnoyarsk*. 19 p. (In Russ.).

НАХОДКА *Vitex trifolia* ssp. *litoralis* (Lamiaceae) в Республике Абхазия

© 2021 г. И. Н. Тимухин^{1,*}, Б. С. Туниев^{1,**}

¹ ФГБУ “Сочинский национальный парк”
ул. Московская, 21, Сочи, 354000, Россия

*E-mail: timukhin77@mail.ru

**E-mail: btuniyev@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.

После доработки 23.01.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Для территории Республики Абхазия (Западное Закавказье) впервые приводится чужеродный вид *Vitex trifolia* L. subsp. *litoralis* Steenis с песчаных пляжей мыса Пицунда.

Ключевые слова: Республика Абхазия, новый вид, инвазия

DOI: 10.31857/S0006813621060119

Род *Vitex* L. на территории Абхазии представлен аборигенным видом средиземноморского происхождения – *Vitex agnus-castus* L. Он, как и по всему Черноморскому побережью Кавказа, довольно редко отмечается на приморских песках, песчано-галечных наносах рек и на обнаженных морских склонах (Kolakovsky, 1980).

В 2020 г. впервые на Черноморском побережье Республики Абхазия найден инвазивный вид – *Vitex trifolia* L. subsp. *litoralis* Steenis (= *Vitex rotundifolia* L.). Родина – Юго-Восточная Азия. Гербарный сбор (SNP, Абхазия, устье р. Бзыбь, приморские пески, 29 IX 2020, Тимухин И.Н.).

Материал собран в 2020 г. в ходе флористического обследования маршрутным методом северо-восточного побережья Черного моря в Республике Абхазия, Гагрском районе, на мысе Пицунда. Гербарные сборы хранятся в Гербарной коллекции Сочинского национального парка (SNP).

Широко известный как “beach vitex”, произрастающий в Юго-Восточной Азии, включая Китай и Японию, *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* массово заготавливался как лекарственное сырье. В пределах естественного ареала места обитания вида сильно нарушены, что привело к угрозе исчезновения вида и к его включению в список важных для сохранения диких лекарственных растений в Китае и Японии (Sun et al., 2019).

Вместе с тем, во многих странах Тихоокеанского побережья, куда *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* был интродуцирован, он включен в список ядовитых сорняков. Быстро занимая, как многие инвайдеры, доминирующее положение в хрупких пляжно-дюнных экосистемах, он, являясь аллело-

патом, вытесняет и способствует вымиранию аборигенных литоральных видов (Cousins et al., 2010).

В Абхазии *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* обнаружен на морском побережье (приморская супралитораль) в Гагрском районе на мысе Пицунда, в левобережье устья р. Бзыбь. Более 10 экз., произрастающих диффузно на расстоянии не более 20 м друг от друга и на удалении около 70 м от берега моря, отмечены в сообществе маритимальной растительности с такими видами, как *Stachys maritima* Gouan, *Tribulus terrestris* L., *Imperata cylindrica* (L.) P. Beauv., *Plantago arenaria* Waldst. et Kit., *P. lanceolata* L., *Cakile euxina* Pobed., *Glaucium flavum* Crantz, *Calystegia soldanella* (L.) R.Br., *Pancratium maritimum* L., *Euphorbia paralias* L., и, включающей чужеродные виды, – *Lolium loliaceum* (Bory et Chaub.) Hand.-Mazz., *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Общая площадь произрастания составляет около 2000 кв. м.

Vitex trifolia subsp. *litoralis* – быстро растущий многолетний стланиковой формы раскидистый кустарник высотой 10–60 см. Стебли слабо четырехгранные, укореняющиеся в узлах, ползучие, хаотично распростерты до 10 метров длиной. Молодые веточки шелковисто-войлочные. Листья сидячие на коротких черешках, округлые от 1 до 2 см. Соцветия – укороченная пирамидальная метелка с приторно-сладким ароматом. Цветки зигоморфные с короткими густо опушенными цветоножками. Венчик пурпурно-лиловый. Созревающие плоды округлые 5–6 мм в диаметре, черные, сухие, с 2–3 семенами (Wu, Raven, 2016). В Абхазии, в период наблюдения в сентябре, на растениях имелись как соцветия, так и вызревшие плоды с семенами.

На Черноморском побережье Кавказа натурализовавшийся вид впервые был обнаружен в прибрежной Аджарии (Грузия) (Kikodze et al., 2010). Покрываемая инвайдером территория Грузии оценивалась в 0.04% от общей площади республики (в понимании Thalmann et al., 2015 – 67.900 км²), но предполагалось, на основе моделирования в программе MaxEnt, что в перспективе покрытие увеличится до 3.66%. Подчеркивалось отсутствие вида на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), одновременно был дан прогноз, что и в дальнейшем вид не будет встречаться ни на одной из ООПТ Грузии, как в современных, так и в изменяющихся климатических условиях, т.к. потенциал распространения вида будет ограничен (Thalmann et al., 2015).

Находка вида в Абхазии свидетельствует о несостоятельности этих прогнозов. Благодаря легкости плодов *Vitex trifolia* subsp. *litoralis*, они хорошо переносятся течениями на большие расстояния и штормовые волны выбрасывают их на берег (Cousins et al., 2010). Теплые климатические условия влажных субтропиков побережья Абхазии и развитые широкие песчаные пляжи мыса Пицунда благоприятствовали вселению вида.

Появление нового агрессивного вида-аллелопата в Абхазии может привести в дальнейшем к исчезновению уникальных видов супралиторальной флоры и их сообществ. На участке супралитораля в месте обнаружения *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* массово произрастают редкие виды: *Euphorbia paralias*, *Cakile euxina*, *Glaucium flavum*, *Calystegia soldanella*, *Pancratium maritimum*, включенные в список рекомендуемых видов к занесению в Красную книгу Республики Абхазия (Тимухин и др., 2018).

В этой связи, необходим мониторинг обнаруженной группировки вида, рекогносцировочное обследование расположенных южнее песчаных супралиторалей Абхазии и возможное принятие оперативных решений по уничтожению *Vitex trifolia* subsp. *litoralis*.

Из известных методов борьбы с *Vitex trifolia* subsp. *litoralis* (Cousins et al., 2010), укажем применение гербицидов и механический способ. Во избежание использования химикатов, можно выкапывать или вытягивать из песка растения с удалением всех корней и их остатков. Желательно производить работы до сентября – момента созревания плодов, во избежание рассеивания семян.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Зернову Александру Сергеевичу за помощь в определении вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Cousins M.M., Briggs J., Gresham C., Whetstone J., Whitwell T. 2010. Beach vitex (*Vitex rotundifolia*): an invasive coastal species. – *Invasive Plant Science and Management*. 3: 340–345.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Müller-Schärer H. 2010. The alien flora of Georgia. 36 p. [Kolakovskiy]
- Колаковский А.А. 1980. Флора Абхазии. Изд. 2-е. Т. 1. Тбилиси. 210 с.
- Sun Y., Yang H., Zhang Q., Qin L., Li P., Lee J., Chen S., Rahman K., Kang T., Jia M. 2019. Genetic diversity and its conservation implications of *Vitex rotundifolia* (Lamiaceae) populations in East Asia. – *PeerJ* 7:e6194. <https://doi.org/10.7717/peerj.6194>
- Thalmann D.J.K., Kikodze D., Khutsishvili M., Kharazishvili D., Guisan A., Broennimann O., Muller-Scharer Y. 2015. Areas of high conservation value in Georgia: present and future threats by invasive alien plants. – *Biol. invasions*. 17: 1041–1054.
- [Timukhin et al.] Тимухин И.Н., Тания И.В., Туниев Б.С. 2018. Редкие виды сосудистых растений, рекомендуемых к занесению в Красную книгу Республики Абхазия. – В кн.: Биологическое разнообразие Кавказа и юга России. Матер. XX Юбил. Междунар. науч. конф. Махачкала. С. 269–280.
- Wu Z.Y., Raven P.H. (eds.). 2016. *Vitex rotundifolia* L. – In: *Flora of China*. Vol. 17. Beijing. P. 30. http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=2

FINDING OF *VITEX TRIFOLIA* SUBSP. *LITORALIS* (LAMIACEAE) IN THE REPUBLIC OF ABKHAZIA

I. N. Timukhin^{a, #} and B. S. Tuniyev^{a, ##}

^a Sochi National Park Moskovskaya Str., 21, Sochi, 354000, Russia

[#]e-mail: timukhin77@mail.ru

^{##}e-mail: btuniyev@mail.ru

For the first time, the alien species *Vitex trifolia* L. subsp. *litoralis* Steenis is recorded in the sandy beaches of Pitsunda Cape in the Republic of Abkhazia (Western Transcaucasia).

Keywords: Republic of Abkhazia, new record, invasion

ACKNOWLEDGMENTS

The authors express their gratitude to Alexander S. Zernov for his help in determining the species.

REFERENCES

- Cousins M.M., Briggs J., Gresham Ch., Whetstone J., Whitwell T. 2010. Beach Vitex (*Vitex rotundifolia*): An Invasive Coastal Species. — *Invasive Plant Science and Management*. 3: 340–345.
- Kikodze D., Memiadze N., Kharazishvili D., Manvelidze Z., Müller-Schärer H. 2010. The alien flora of Georgia. 36 p.
- Kolakovsky A.A. 1980. Flora of Abkhazia. Vol. 1. Tbilisi. 210 p. (In Russ.).
- Sun Y., Yang H., Zhang Q., Qin L., Li P., Lee J., Chen S., Rahman K., Kang T., Jia M. 2019. Genetic diversity and its conservation implications of *Vitex rotundifolia* (Lamiaceae) populations in East Asia. — *PeerJ* 7:e6194. <http://doi.org/10.7717/peerj.6194>
- Thalmann D.J.K., Kikodze D., Khutsishvili M., Kharazishvili D., Guisan A., Broennimann O., Müller-Schärer H. 2015. Areas of high conservation value in Georgia: present and future threats by invasive alien plants. — *Biol. Invasions*. 17: 1041–1054. <http://doi.org/10.1007/s10530-014-0774-2>
- Timukhin I.N., Taniya I.V., Tuniyev B.S. 2018. Rare species of vascular plants recommended for including into Red Data Book of Republic of Abkhazia. — In: *Biologicheskoe raznoobrazie Kavkaza i yuga Rossii. Makhachkala*. P. 269–280 (In Russ.).
- Wu Z.Y., Raven P.H. (eds.). 2016. *Vitex rotundifolia* L. — In: *Flora of China*. Vol. 17. Beijing. P. 30. http://www.efloras.org/flora_page.aspx?flora_id=2

О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ *POTENTILLA DEPRESSA* (ROSACEAE)

© 2021 г. А. А. Кечайкин^{1,*}, Ф. Мюллер², Н. Б. Ермаков³,
В. В. Корженевский³, М. В. Скапцов¹, А. И. Шмаков¹

¹ Южно-Сибирский ботанический сад, Алтайский государственный университет
пр. Ленина, 61, Барнаул, 656049, Россия

² Технический университет Дрездена, Институт ботаники
ул. Момзенштрассе, 13, Дрезден, Д-01062, Германия

³ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
ул. Никитский спуск, 52, пгт. Никита, Ялта, 298648, Россия

*e-mail: alekseikechaikin@mail.ru

Поступила в редакцию 02.08.2020 г.

После доработки 10.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Впервые выявлены новые морфологические признаки, отличающие *Potentilla depressa* от близкородственного *Potentilla humifusa* и подтверждающие его видовую самостоятельность. В ходе ревизии литературных данных выяснилось, что один из этих признаков (особенности скульптуры поверхности орешков) ранее не указывался для видов рода *Potentilla*. Лектотипифицировано название *Potentilla depressa*. Приведены данные об аутентичных образцах *P. opaciformis*. Приводятся фотографии некоторых морфологических признаков.

Ключевые слова: Крым, эндемик, интродукция, лектотипификация, секция *Aureae*

DOI: 10.31857/S0006813621040062

Считающийся эндемиком Крымского полуострова вид *Potentilla depressa* D.F.K. Schltdl. относится к секции *Aureae* (Lehm.) Juz., представители которой чрезвычайно разнообразны. Они обитают на равнинах и в среднегорьях, в альпийском и субальпийском поясе умеренных широт, а также в арктической зоне. Согласно последним данным, для полуострова Крым из секции *Aureae* приводятся также *P. patula* Waldst. et Kit. (Kamelin, 2001), *P. heptaphylla* L. (Kurtto et al., 2004; Yena, 2012) и *P. crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch (Kamelin, 2001 (как *P. verna* L.); Kurtto et al., 2004; Yena, 2012). Однако последний вид недавно был предложен к исключению из состава флоры Крыма, так как его указание было основано на неверно идентифицированных гербарных материалах (Kechaykin et al., 2018). Наиболее близкими к *P. depressa* являются *P. adenophylla* Boiss. и *P. humifusa* D.F.K. Schltdl. Некоторые авторы рассматривали *P. depressa* в качестве синонима *P. humifusa* (Soják, 1993, 2004, 2009, 2012; Kurtto et al., 2004), а монограф рода Т. Вольф частично отнес оба эти вида (включая *P. adenophylla*) к описанному им *P. opaciformis* Th. Wolf (Wolf, 1908). Диагноз *P. opaciformis* был составлен на основе множества гербарных экземпляров, собранных из разных

мест Восточной Европы и Азии. Впоследствии этот вид стал рассматриваться как синоним *P. humifusa* (Yuzepchuk, 1941; Stankov, Taliev, 1949; Peşmen, 1972; Soják, 1993, 2004, 2012; Kurtto et al., 2004). Таксономическая нестабильность в отношении этих видов вполне обоснована. И *P. depressa*, и *P. humifusa* были описаны по сборам из коллекции П.С. Палласа. Их названия и краткие диагнозы даны К.Л. Вильденовом и указаны непосредственно на этикетках, приложенных к гербарным материалам. Позднее эти названия были обнародованы в одной из работ Д.Ф. Шлехтендаля (Schlechtendal, 1816). Ниже приводим часть их протологов.

“41) *Potentilla depressa*. P. foliis radicalibus septenatis, caulinis quinatis ternatisve foliolis obovatis serratis adpresso pilosis, caulibus parvifloris procumbentibus. Auf den hohen Gebürgen von Taurien, dem Caucasus auch in der Nähe von Tiflis. ...”; “42) *Potentilla humifusa*. P. foliis radicalibus septenatis, caulinis ternatis simplicibusve foliolis obovatis serratis adpresso pilosis, caulibus ramosis prostratis multifloris, pedicellis capillaribus. In felsigten Gegenden von Sibirien, durch Pallas entdeckt. ...” (Schlechtendal, 1816: 289–290).

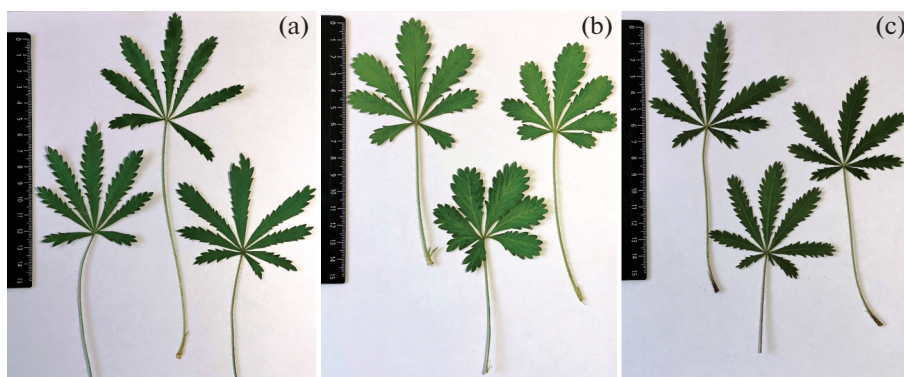


Рис. 1. Формы листовых пластинок *Potentilla depressa* и *P. humifusa* в интродукции.

а – *P. humifusa* (экземпляры из Западного Алтая: Третьяковский район); б – *P. depressa* (экземпляры из Крыма: плато Чатырдаг); с – *P. humifusa* (экземпляры из Восточно-Казахстанской области: Курчумский хребет).

Fig. 1. Forms of *Potentilla depressa* and *P. humifusa* leaves in cultivation.

а – *P. humifusa* (specimens from Western Altai: Tretyakovskiy district); б – *P. depressa* (specimens from Crimea: Chatyrdag Plateau); с – *P. humifusa* (specimens from the East Kazakhstan Region: Kurchum Range).

Из этих двух диагнозов следует, что *P. depressa* отличается от *P. humifusa* лишь малоцветковыми распростертыми стеблями (а не многоцветковыми и многоветвистыми стелющимися). К тому же, *P. humifusa* имеет волосовидные (нитевидные) цветоножки. Вероятнее всего, Вильденов, впервые увидев образцы, собранные на верхнем плато Чатырдага, причем, судя по всему, на ранних стадиях цветения, обозначил их как новый вид, не похожий на *P. humifusa*, на основе географической приуроченности, не вдаваясь особо в морфологические отличия. Стоит отметить, что аутентичные экземпляры *P. depressa*, собранные из окрестностей Тифлиса, нами не обнаружены.

Позже таксономическую путаницу в понимание *P. depressa* и *P. humifusa* внес Т. Вольф, частично синонимизировав их с *P. opaciformis* (Wolf, 1908). При этом Вольф описал внутри *P. opaciformis* три новых формы и одну разновидность, не указав, к какому из этих таксонов относятся *P. depressa* и *P. humifusa*. Особое внимание мы акцентируем здесь на *P. opaciformis* f. *glandulosa*, где как синоним цитируется *P. adenophylla*. Ниже приводим часть протолога этой формы.

“...Planta tota glandulis flavis sessilibus ± crebris obsita. interdum viscido-glandulosa. – Wenn die Drüsen in geringer Zahl und zerstreut auftreten, sind sie nur unter dem Mikroskop zu erkennen; zuweilen steigert sich aber der Drüsenreichtum derart, daß die ganze Pflanze kleberig wird und kleine Insekten an ihr hängen bleiben (“*P. muscicapa*”!). So sah ich sie besonders schön aus der Krim (leg. Gallier 1900) und von Jaila (leg. N.A. Busch 1905)” (Wolf, 1908: 575). Согласно диагнозу, растения, относящиеся к данной форме, липкие от многочисленных желтоватых железок, а наиболее типичные из них обитают в Крыму. Однако *P. adenophylla* описан

по сборам с Кавказа (Boissier, 1843), о чем свидетельствуют данные протолога и аутентичных материалов, хранящихся в Гербарии ЛЕ. Вероятнее всего, Вольф подразумевал под этой формой *P. depressa*, что согласуется с последующими литературными данными.

Во “Флоре СССР” *P. depressa*, *P. humifusa* и *P. adenophylla* приводятся как самостоятельные виды (Yuzerchuk, 1941), отличающиеся несколькими морфологическими признаками. Рассмотрим основные отличия между *P. depressa* и *P. humifusa*, которые указаны С.В. Юзепчуком. По сравнению с *P. humifusa* экземпляры *P. depressa* в живом состоянии клейкие на ощупь от многочисленных густо расположенных по всему растению железок, что соответствует данным Вольфа (Wolf, 1908). Кроме этого, *P. depressa* имеет сравнительно короткие черешки листьев, обратнойцевидные или широко-обратнойцевидные листочки с (2) 3–6 (7) тупыми или закругленными зубцами с каждой стороны (рис. 1б), а также более широкие и тупые чашелистики. На данный момент это главные и единственные морфологические признаки, отличающие *P. depressa* и *P. humifusa*, не считая географической приуроченности, которые были позже использованы другими авторами при составлении ключей для определения (Stankov, Taliev, 1949; Kamelin, 2001). По мнению И. Союка, *P. depressa* и *P. adenophylla* являются внутривидовыми единицами *P. humifusa*, поскольку из-за многочисленных переходных форм для них не может быть определена четкая и надежная разделительная граница, а география при этом не играет особой роли (Soják, 2009). Автор также указывал, что изучение морфологических различий в условиях интродукции поможет выявить проблемы классификации этого сложного комплекса рас.

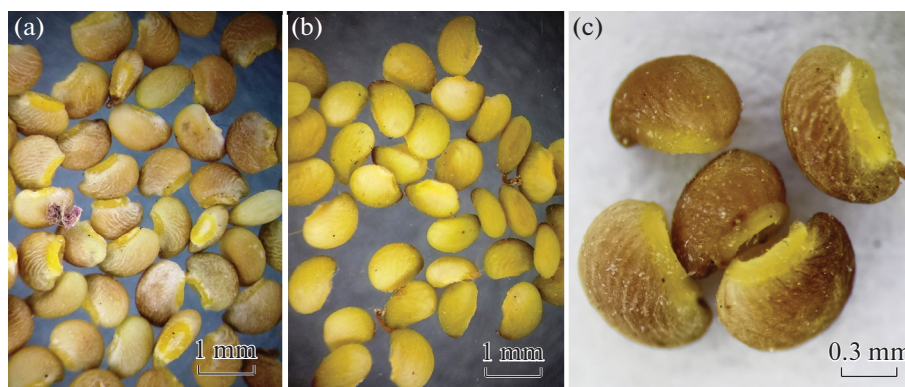


Рис. 2. Внешний вид орешков *Potentilla depressa* и *P. humifusa*.

а – орешки *P. depressa*, собранные с экземпляров в природе в Крыму на плато Чатырдаг; б – орешки *P. humifusa*, собранные с экземпляров в природе на Западном Алтае в Третьяковском районе; с – орешки *P. depressa*, собранные с экземпляров в интродукции.

Fig. 2. Forms of *Potentilla depressa* and *P. humifusa* nutlets.

а – *P. depressa* nutlets collected from specimens in nature in Crimea on the Chatyrdag Plateau; б – *P. humifusa* nutlets collected from specimens in nature in Western Altai in the Tretyakovskiy district; с – *P. depressa* nutlets collected from specimens in cultivation.

На основании вышеизложенных аргументов нами была предпринята новая попытка анализа этой группы близкородственных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы по *P. depressa* и *P. humifusa* собраны авторами во время полевых исследований в горной части полуострова Крым, Западном Алтае и Казахстане в 2018 и 2019 гг. Собранные образцы хранятся в Гербарии Алтайского государственного университета (АЛТВ). Несколько живых экземпляров *P. depressa* с плато Чатырдаг и *P. humifusa* с предгорий Западного Алтая (Алтайский край) и Восточно-Казахстанской области были высажены на участках Южно-Сибирского ботанического сада (Алтайский край, г. Барнаул) для последующих наблюдений в условиях интродукции. Для дополнительного сравнения и анализа морфологических признаков также были использованы материалы Гербариев Никитского ботанического сада (YALT), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW; Seregin, 2017), Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE), Ботанического сада и Ботанического музея Берлин-Далема (В) и Технического университета Дрездена (DR). Общий объем исследованных материалов составил около 40 экземпляров *P. depressa* и более 150 *P. humifusa*, включая особи, которые наблюдались в природе. Акронимы Гербариев приведены согласно Index Herbariorum (Thiers, 2020). Фотографии отдельных морфологических признаков выполнены при помощи стереомикроскопа МБС-10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе анализа материалов *P. depressa* и *P. humifusa* удалось выявить новые морфологические признаки, отличающие их, связанные с генеративными органами. Одним из таких признаков является скульптура поверхности орешков. Зрелые орешки *P. depressa* явственно морщинистые от мелких продольных бороздок (рис. 2а, с). У *P. humifusa* они гладкие или с едва заметными мелкими морщинками (рис. 2б). К тому же у орешков *P. depressa* в месте их срастания с цветоложем формируется особый вырост в виде утолщенного кольца светло-желтого цвета (рис. 2а, с). Данный морфологический признак для видов секции *Aureae* и рода *Potentilla* в целом ранее не указывался. Вероятнее всего, этот вырост может служить для распространения орешков насекомыми (к примеру, муравьями). У *P. humifusa* такие образования отсутствуют или слабо выражены (рис. 2б). Кроме этого, на аутентичном материале можно выделить еще один морфологический признак, отличающий *P. depressa* от *P. humifusa*, упущенный К.Л. Вильденовом. Остатки прилистников, стеблей и черешков листьев *P. depressa* на каудексе покрыты густо расположенными жесткими беловатыми волосками до 2 мм длиной (рис. 3). Каудекс *P. humifusa* в средней части не опушен, а в верхней части имеются лишь единичные волоски.

Изучение гербарных материалов, наблюдения этих растений в природе и в условиях интродукции показали, что большинство морфологических признаков, указанных выше, являются стабильными для обоих видов (рис. 1; 2) и никаких переходных форм между *P. depressa* и *P. humifusa*



Рис. 3. Лектотип *Potentilla depressa*

Fig. 3. *Potentilla depressa* lectotype

(B, B -W 09961 -01 0; <https://herbarium.bgbm.org/object/BW09961010>, image ID: 357854).

на территории Крымского полуострова не существует. Также в условиях интродукции было выявлено, что длина черешков листьев у *P. depressa* довольно изменчива и может достигать или превышать длину черешков *P. humifusa* (рис. 1, B). Данный признак не является устойчивым при различении этих видов.

Таким образом, с учетом выявленных новых отличий мы признаем видовую самостоятельность крымского эндемика *P. depressa* и ниже лектотипифицируем этот вид.

Potentilla depressa D.F.K. Schldl. 1816, Mag. Neuesten Entdeck. Gesammten Naturk. Ges. Naturf. Freunde Berlin, 7: 289.

Lectotype (designated here): “*P. depressa*. In superioris montis Tschaterdagh (Pallas)” (B, barcode B-W 09961-01 0) (рис. 3).



Рис. 4. Аутентичный экземпляр *Potentilla opaciformis* (LE).

Fig. 4. *Potentilla opaciformis*, authentic specimen (LE).

Согласно протологу, первыми экземплярами, на основании которых Вольф признал самостоятельность *P. opaciformis*, послужили сборы Н.С. Турчанинова 1839 года из окрестностей Красноярска, определенные как *P. opaca* L. (Wolf, 1908). Нами обнаружено шесть экземпляров, соответствующих этим данным (пять в LE и один в DR). Изображение одного из них, хранящегося в фондовых коллекциях LE, мы приводим ниже (рис. 4). Другие аутентичные образцы *P. opaciformis* хранятся в Гербариях DR, LE и YALT. После тщательного исследования нами данных материалов оказалось, что все они морфологически идентичны типу *P. humifusa*, также описанного из Сибири. Стоит отметить, что Т. Вольф синонимизировал *P. depressa* и *P. humifusa* с *P. opaciformis* частично (pp.), однако не привел их в других разделах своей монографии ни в качестве самостоятельных видов, ни среди синонимов (Wolf, 1908).

К сожалению, у нас не было возможности наблюдать *P. adenophylla* в природе и условиях интродукции. Итоги поисков литературных данных о культивировании этого вида также оказались безуспешными. В связи с этим вопрос об отнесе-

нии *P. adenophylla* в синонимы к *P. depressa* или *P. humifusa* или подтверждении его видовой самостоятельности пока остается открытым.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность профессору, доктору биологических наук Владимиру Ивановичу Дорофееву за ценные комментарии по морфологии плодов *Potentilla depressa*. За оказанную помощь при исследовании фондовых коллекций благодарят кураторов гербариев LE и MW. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научного проекта № 20-04-00183 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Boissier P.E. 1843. Rosaceae. — In: *Diagn. Pl. Orient.* Vol. 1. Lipsiae. P. 3–9.
- [Kamelin] Камелин Р.В. 2001. Род Лапчатка — *Potentilla* L. — В кн.: *Флора Восточной Европы*. Т. 10. СПб. С. 394–452.
- [Kechaikin et al.] Кечайкин А.А., Шмаков А.И., Скапцов М.В., Ермаков Н.Б., Корженевский В.В. 2018. Дополнения к флоре Крымского полуострова. — *Turczaninowia*. 21 (4): 5–8. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.1>
- Kurto A., Lampinen R., Junikka L. 2004. Rosaceae (*Spiraea* to *Fragaria*, excl. *Rubus*). — In: *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe*. Vol. 13. Helsinki. P. 1–320.
- Peşmen H. 1972. *Potentilla*. — In: *Flora of Turkey and East Aegean Islands*. Vol. 4. Edinburgh. P. 41–68.
- [Rubtsov] Рубцов Н.И. 1972. Определитель высших растений Крыма. Л. 555 с.
- Schlechtendal D.F.K. 1816. Uebersicht der in Willdenows Pflanzensammlung aufbewahrten *Potentillen*. — *Mag. Neuesten Entdeck. Gesammten Naturk. Ges. Naturf. Freunde Berlin*. 7: 283–297.
- Seregin A.P. (Ed.) 2017. Collection “Moscow Digital Herbarium”. Depository of Live Systems (branch “Plants”): Electronic resource. — Moscow State University, Moscow. <https://plant.depo.msu.ru/module/collectionpublic?openparams=%5Bopen-id%3D1524305%5D> (Accessed 28.07.2020).
- Soják J. 1993. Taxonomic remarks on some Mediterranean taxa of *Potentilla*. — *Preslia*. 65: 117–130.
- Soják J. 2004. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125 (3): 253–340. <https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0253>
- Soják J. 2005. *Potentilla* L. s.l. (Rosaceae) in Flora Europae Orientalis (Notes on *Potentilla* XVIII). — *Candollea*. 60 (1): 59–78.
- Soják J. 2009. *Potentilla* L. (Rosaceae) in the former USSR; second part: comments Notes on *Potentilla* XXIV. — *Feddes Repert.* 120 (3–4): 185–217. <https://doi.org/10.1002/fedr.200911102>
- Soják J. 2012. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in Asia (excluding the former USSR), Africa and New Guinea. Notes on *Potentilla* XXVIII. — *Plant Diversity and Evolution*. 130 (1–2): 7–157. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2012/0130-0060>
- [Stankov, Taliev] Станков С.С., Талиев В.И. 1949. Определитель высших растений европейской части СССР. М. 1151 с.
- Thiers B.M. 2020. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. Bronx, New York, USA: New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium, New York Botanical Garden. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed 28.07.2020).
- Wolf T. 1908. Monographie der Gattung *Potentilla*. — *Biblioth. Bot.* 16 (71): 1–713.
- [Yena] Ена А.В. 2012. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь. 232 с.
- [Yuzerchuk] Юзепчук С.В. Rosoideae. — В кн.: *Флора СССР*. Т. 10. М., Л. С. 78–223.

ABOUT THE SPECIES INDEPENDENCE OF *POTENTILLA DEPRESSA* (ROSACEAE)

A. A. Kechaykin^{a, #}, F. Müller^b, N. B. Ermakov^c, V. V. Korzhenevsky^c,
M. V. Skaptsov^a, and A. I. Shmakov^a

^a South-Siberian Botanical Garden, Altai State University
Lenina Str., 61, Barnaul, 656049, Russia

^b Technische Universität Dresden, Institut für Botanik
Mommstraße, 13, Dresden, D-01062, Deutschland

^c Nikitsky Botanical Garden — National Scientific Center RAS
Nikitskiy Spusk Str., 52, Nikita, Yalta, 298648, Russia

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

Based on morphological characteristics revealed for the first time, the species independence of the Crimean endemic *Potentilla depressa* is confirmed. In contrast to the closely related *P. humifusa*, the nuts of *P. depressa* are wrinkled because of small longitudinal grooves. A special outgrowth looking like a thickened light yellow ring is formed in the place of joint with the receptacle. This character was not previously indicated for *Potentilla* species. For the first time *P. depressa* was successfully introduced and cul-

tivated in the conditions of the south of Western Siberia. Most of the morphological characters of *P. depressa*, except for the length of leaf petioles, are stable under conditions of introduction. The lectotype of *P. depressa* is designated. The type material is illustrated in the article, as well as the photographs of some morphological characters.

Keywords: Crimea, endemic, introduction, lectotypification, section *Aureae*

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to Professor, Doctor of Biological Sciences Vladimir Ivanovich Dorofeev for valuable comments on the morphology of *Potentilla depressa* seeds. Thanks to the curators of Herbaria LE and MW for their assistance in the study of fund collections. The study was supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research within the framework of scientific project no. 20-04-00183 A.

REFERENCES

- Boissier P.E. 1843. Rosaceae. — In: *Diagn. Pl. Orient.* Vol. 1. Lipsiae. P. 3–9.
- Kamelin R.V. 2001. Rod Lapchatka — *Potentilla* L. — In: *Flora Europaeae Orientalis.* Vol. 10. St. Petersburg. P. 394–452 (In Russ.).
- Kechaykin A.A., Shmakov A.I., Skaptsov M.V., Ermakov N.B., Korzhenevsky V.V. 2018. Additions to the flora of Crimean Peninsula. — *Turczaninowia.* 21 (4): 5–8 (In Russ.).
<https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.1>
- Kurto A., Lampinen R., Junikka L. 2004. Rosaceae (*Spiraea* to *Fragaria*, excl. *Rubus*). — In: *Atlas Florae Europaeae. Distribution of Vascular Plants in Europe.* Vol. 13. Helsinki. P. 1–320.
- Peşmen H. 1972. *Potentilla*. — In: *Flora of Turkey and East Aegean Islands.* Vol. 4. Edinburgh. P. 41–68.
- Rubtsov N.I. 1972. *Opređitel' vysshikh rasteniy Kryma* [Determinant of higher plants of Crimea]. Leningrad. 555 p. (In Russ.).
- Schlechtendal D.F.K. 1816. Uebersicht der in Willdenows Pflanzensammlung aufbewahrten *Potentillen*. — *Mag. Neuesten Entdeck. Gesammten Naturk. Ges. Naturf. Freunde Berlin.* 7: 283–297.
- Seregin A.P. (Ed.) 2017. Collection “Moscow Digital Herbarium” — Depository of Live Systems (branch “Plants”): Electronic resource. — Moscow State University, Moscow. — Available at: <https://plant.depo.msu.ru/module/collectionpublic?open-params=%5Bopen-id%3D1524305%5D> (accessed: 28 July 2020).
- Soják J. 1993. Taxonomic remarks on some Mediterranean taxa of *Potentilla*. — *Preslia.* 65: 117–130.
- Soják J. 2004. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in the former USSR (identification key, checklist and figures). Notes on *Potentilla* XVI. — *Bot. Jahrb. Syst.* 125 (3): 253–340.
<https://doi.org/10.1127/0006-8152/2004/0125-0253>
- Soják J. 2005. *Potentilla* L. s.l. (Rosaceae) in Flora Europae Orientalis (Notes on *Potentilla* XVIII). — *Candollea.* 60 (1): 59–78.
- Soják J. 2009. *Potentilla* L. (Rosaceae) in the former USSR; second part: comments Notes on *Potentilla* XXIV. — *Feddes Repert.* 120 (3–4): 185–217.
<https://doi.org/10.1002/fedr.200911102>
- Soják J. 2012. *Potentilla* L. (Rosaceae) and related genera in Asia (excluding the former USSR), Africa and New Guinea. Notes on *Potentilla* XXVIII. — *Plant Diversity and Evolution.* 130 (1–2): 7–157.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2012/0130-0060>
- Stankov S.S., Taliev V.I. 1949. *Opređitel' vishykh rasteniy Evropeyskoy chasti SSSR* [Determinant of higher plants of the European part of the USSR]. Moscow. 1151 p. (In Russ.).
- Thiers B.M. 2020. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff.* Bronx, New York, USA: New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium, New York Botanical Garden.
<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (accessed: 28 July 2020).
- Wolf T. 1908. *Monographie der Gattung Potentilla*. — *Biblioth. Bot.* 16 (71): 1–713.
- Yena A.V. 2012. Spontaneous flora of the Crimean Peninsula. Simferopol. 232 p. (In Russ.).
- Yuzepchuk S.V. 1941. Rosoideae. — In: *Flora SSSR.* Vol. 10. Moscow; Leningrad. P. 1–508 (In Russ.).

ОБЗОР НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДСТВА *SCUTELLARIA SUPINA* s.l. (LAMIACEAE)

© 2021 г. М. С. Князев

Ботанический сад Уральского отделения РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144, Россия
e-mail: knyasev_botgard@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.
После доработки 17.12.2020 г.
Принята к публикации 22.12.2020 г.

Приводятся новые данные о видовом разнообразии и хорологии шлемников рода *Scutellaria supina* L. s.l. (Lamiaceae) в Восточной Европе (в границах бывшего СССР), на Урале, Алтае, на востоке Казахстана; дан ключ для их определения. Как типичный *Scutellaria supina* L. s.str. рассматривается шлемник, распространенный на Урале. Обозначены типы названий некоторых видов *Scutellaria*. Описаны два новых для науки вида.

Ключевые слова: *Scutellaria*, секция *Lupulinaria*, типификация, новые виды, Украина, Россия, Казахстан

DOI: 10.31857/S0006813621040086

В статье рассматриваются некоторые виды ряда *Lupinariae* A. Hamilt. (= *Supinae* Juz.) секции *Lupulinaria* A. Hamilt. рода *Scutellaria* L. (Yuzepczuk, 1954), а именно – европейские, уральские, алтае-саянские, восточноказахстанские желтоцветковые и белоцветковые географические расы, которые В.Н. Гладковой (Gladkova, 1978) объединяются в полиморфный *Scutellaria supina* L. s.l. Из обзора исключены имеющие более отдаленное родство горные среднеазиатские *S. irregularis* Juz., *S. knorringiae* Juz., *S. xanthosiphon* Juz. и др., а также синецветковые виды Алтайско-Саянской горной страны *S. altaica* Ledeb. ex Sweet, *S. mongolica* Sobolevsk. В пределах группы видов, наиболее близких к *S. supina*, С.В. Юзепчук (Yuzepczuk, 1954) различал *S. chitrovoi* Juz., *S. cisvolgensis* Juz., *S. cretica* Juz., *S. oxyphylla* Juz., *S. verna* Bess. и *S. supina* L. s.str. Как типичный *S. supina* s.str. он (Yuzepczuk, 1949) предлагал рассматривать сибирские растения. Однако, как будет показано ниже, типовой образец *S. supina* (LINN 751.4), скорее всего, имеет уральское происхождение, а его морфологические особенности вполне соответствуют уральским растениям. Таким образом, по моему мнению, *S. supina* является приоритетным названием для *S. oxyphylla*. Критическое сравнение морфологических особенностей видов ближайшего родства *S. supina* s.l. в гербарных коллекциях LE, MW, SVER, NS позволило показать, что *S. verna* и *S. cretica* вполне надежно могут быть различены друг от друга и от *S. supina* s.str.,

тогда как *S. chitrovoi* и *S. cisvolgensis* не имеют устойчивых различий и должны быть объединены с типичным *S. supina* s.str. Из Южной Сибири и сопредельного Восточного Казахстана нами описаны два новых для науки вида рода *S. supina* L. s.l.

Ниже приводим обзор видов, наиболее близких к *S. supina* L. s.l.

Род Шлемник – *Scutellaria* L.

Лектотип: *Scutellaria galericulata* L.

Секция *Lupulinaria* A. Hamilt. 1832, Bull. Bot. (Geneva), 11–12: 279; id. 1832, Mem. Soc. Linn. Lyon, 1: 279; Гладкова, 1978, во Фл. европ. части СССР, 3: 140.

Тип: *S. supina* L. (= *S. lupulina* L., nom. illeg.).

Series *Lupinariae* A. Hamilt. (= *Supinae* Juz.)

Тип – тип названия секции.

1. *S. supina* L. 1753, Sp. Pl.: 598; Гладкова, 1978, во Фл. европ. части СССР, 3: 140, р. п., quoad typo; Плаксина, 2001, Консп. фл. Волго-Урал. региона: 199; Козьминых, 2007, в Илл. опред. раст. Перм. края: 610; Куликов, 2005, Консп. фл. Челяб. обл.: 322; он же, 2010, Опред. сосуд. раст. Челяб. обл.: 598, табл. 106, 1. ≡ *S. alpina* subsp. *supina* (L.) I.V.K. Richardson, 1972, in Fl. Europ. 3: 135, р. п., quoad typo. ≡ *S. lupulina* L. 1763, Sp. Pl., ed. 2: 835, nom. illeg.; A. Hamilt. 1832, Bull. Bot. (Geneva), 11–12: 280; Lessing, 1834, in Linnaea, 9: 157; Десятова-Шостенко, 1936, во Фл. Юго-Вост. европ. части СССР, 6: 137. ≡ *S. alpina* L. var. (β.) *lupulina* (L.)

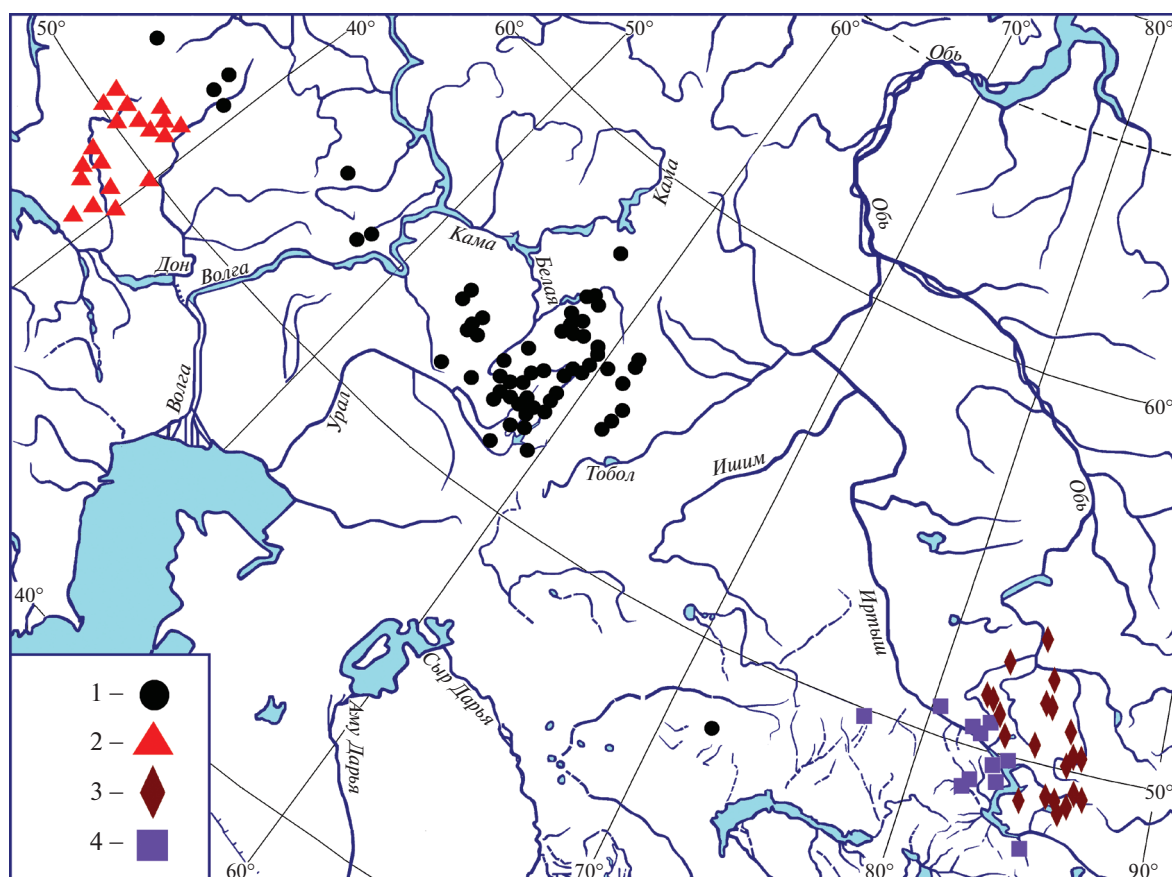


Рис. 1. Распространение.

Fig. 1. Distribution.

1 – *Scutellaria supina* s.str.; 2 – *S. cretica*; 3 – *S. oreades*; 4 – *S. stepposa*.

Benth. 1848, in DC., Prodr. 12: 412, p.p., quoad typo; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3, 1: 394, p. p., quoad typo; Korsh. 1898, Tent. Fl. Ross. Or.: 337. – Lectotypus (Edmondson in Jarvis et al., 2001: 519): “2. lupulina” (lecto – LINN 751.4). – Ис.: Gmelin, 1758, Fl. Sib.: 229, tab. 48; Горчаковский и Шурова, 1982, Редк. исчез. раст. Урала: 165, рис. 109 (quoad nomen *Scutellaria oxuphylla*).

= *S. oxuphylla* Juz. 1949, в Список раст. Герб. фл. СССР, 11: 149; id. 1954, во Фл. СССР, 20: 182; табл. 11, рис. 1. – Lectotypus (hic designatus): “[Башкирия] Месягутовский кантон, берег р. Юрезани около с. Ежовки, щебенчатый склон, 10 VII 1930, [А.К.] Носков, [П.Х.] Михайлов”; scheda Juzepczukii cum identific. (lecto – LE01064196!) (из образцов, хранящихся в LE, которые, по всей видимости, изучены С.В. Юзепчуком, только на процитированном образце есть авторское определение).

= *S. chitrovoi* Juz. 1949, в Список раст. Герб. фл. СССР, 11: 147; id. 1954, Фл. СССР, 20: 181; Князев, 2009, в Рябинина и Князев, Опред. сосуд. раст. Оренб. обл.: 541; табл. 117. – Lectotypus (hic designatus): “Орловская обл., Елецкий р-н, на извест-

няковых осыпях и ломках прав. бер. р. Сосны под г. Ельцом выше ж.-д. моста, 11 VI 1906, В. Хитрово” (lecto – LE01064205!; isolecto – LE01064204!, MW, MHA!).

= *S. cisvolgensis* Juz. 1949, в Список раст. Герб. фл. СССР, 11: 149; id. 1954, Фл. СССР, 20: 182. – Турус: “Ульяновская губ. Сызранский уезд, между с. Канадей и с. Лава, Лавинская степь, ближе к опушке леса, 17 VI 1913, А.П. Шенников” (holo – LE 01064203!) (процитированный образец снабжен этикеткой С.В. Юзепчука “турус”).

Распространение и экология. **Ц.**¹ (Волж.-Дон.: Липецкая, север Воронежской, восток Пензенской обл., Мордовия); **В.** (Волж.-Кам.: юг Пермского края, Башкортостан; Заволж.: Оренбургская и Челябинская обл.); **Зап. Сиб.** (Верх.-Тоб.: Челябинская обл.); **Прибалх.** (Карагандинская обл. Казахстана – горы Актау юго-восточнее ж.-д. ст. Жана-Арка) (рис. 1.1). – Каменистые степные скло-

¹ Распространение видов на территории бывшего СССР указывается по районам “Флоры СССР”, для обозначения которых использованы сокращения, общепринятые в отечественной таксономической литературе.



Рис. 2. Морфология *Scutellaria supina* s.str. (1), *S. oreades* (2), *S. stepposa* (3).

а – общий вид; б – средний стеблевой лист, характер опушения на его верхушке и при основании; в – нижний стеблевой лист и характер опушения на черешке. Масштабные линейки – 1 см.

Fig. 2. Morphology of *Scutellaria supina* s.str. (1), *S. oreades* (2), *S. stepposa* (3).

а – habit; б – middle stem leaf and details of indumentum on its apex and base; в – lower stem leaf and details of indumentum on its petiole. Scale bars – 1 cm.

ны, чаще на обнажениях известняков, доломитов, мергелей. Петрофитно-степной, восточноевропейский и южноуральский вид.

S. supina L. впервые описан под полиномиальным названием по культурным образцам коллекции Ботанического сада Упсалы – Hortus Upsaliensis (Linnaeus, 1748); действительно обнаружен под бинимиальным названием *S. supina* в “Species Plantarum” (Linnaeus, 1753) с прямой ссылкой на “Hortus Upsaliensis”. Во втором издании “Species Plantarum” (Linnaeus, 1763) также дается прямая ссылка на описание в “Hortus Upsaliensis”, но вид приводится под названием *S. lupulina*, которое поэтому является излишним и незаконным согласно Международному кодексу номенклатуры (Turland et al., 2018: Art. 52.1). По мнению Юзепчука (Yuzepczuk, 1949) *S. supina* был описан по материалу сибирского происхождения, соответственно именно сибирские растения должны рассматриваться как типичный *S. supina* L. s.str. Однако проведенное мной исследование

сканированного изображения типового образца LINN 751.4 позволило уверенно отождествить *S. supina* с географической расой, произрастающей в лесостепной зоне от верховьев Дона до Южного Урала, т.е. с *S. oxyphylla* (incl. *S. cisvolgensis*, *S. chitrovoi*). От растений из Южной Сибири этот вид можно отличить по вполне развитым черешкам самых верхних листьев, практически голым листьям и очень короткому опушению стеблей серповидно изогнутыми книзу шипиками (рис. 2.1), тогда как у горных южносибирских растений *S. supina* auct. ближайшие к соцветию листья сидячие, на стебле, черешках, листовых пластинках есть примесь длинных прямых волосков, особенно заметная в нижней части побегов (рис. 2.2). Признаки типа *S. supina* (LINN 751.4) и описание (“Folia... utrinque glabra... Corollae luteae [Листья... с обеих сторон голые... Венчики желтые]”) (Linnaeus, 1748: 173) соответствуют именно урало-восточноевропейской расе. Наиболее вероятно, что семена для коллекции Hortus Upsa-

liensis были получены от И.Г. Гмелина (Johann Georg Gmelin) — время появления *S. supina* в коллекции Ботанического сада Упсалы соответствует возвращению Гмелина в 1743 г. из Камчатской экспедиции (Gmelin, 1752) и началу переписки с К. Линнеем (Gmelin, 1861). Гмелин мог собрать семена *S. supina* s.l. не только в Сибири, но и на Южном Урале, поскольку в 1742 г. экскурсировал (Gmelin, 1752) вдоль восточного склона Урала, в том числе в июле 1742 г. от Усть-Карагайской крепости (в настоящее время районный центр Челябинской области пос. Карагайский) к Верхнеяцкой крепости (в настоящее время г. Верхнеуральск) и далее до горы Магнитной вниз по течению р. Урал (до 1775 г. река называлась Яик). По современным данным (Куликов, 2005) *S. supina* sporadически встречается по июльскому маршруту Гмелина, а время экскурсии соответствует окончанию цветения и началу созревания семян этого вида. В третьем томе “Flora Sibirica” Гмелин дает пространное описание *Scutellaria foliis cordatis...* (Gmelin, 1758: 229, n 52; tab. 48) с берегов р. Урал (“In montosis Iaici loci [по Яицким холмам]”), а также помещает узнаваемый рисунок с цветками и плодами — несомненный *S. supina* s.l. (рис. 3). Во “Flora Sibirica” это единственное описание шлемника рассматриваемой группы. Таким образом, с очень большой вероятностью типичный *S. supina* s.str. описан по материалу из верхнего течения р. Урал и является приоритетным синонимом *S. oxyphylla*.

Мы отчасти согласны с Гладковой (Gladkova, 1978) о сомнительном статусе некоторых “мелких” видов *S. supina* s.l. из Восточной Европы. На наш взгляд, невозможно объективно отличить *S. supina* s.str. (= *S. oxyphylla*) от *S. chitrovoi* и *S. cisvolgensis* — предлагаемые Юзепчуком (Yuzepczuk, 1949) отличительные признаки формы листьев, размеров цветков и их окраски перекрываются значительной внутривидовой изменчивостью каждой из этих географических рас. С другой стороны, *S. verna* и *S. cretica* имеют ряд устойчивых отличительных признаков (даются ниже в ключе) и могут рассматриваться как самостоятельные виды.

2. *S. verna* Bess. 1809, Prim. Fl. Galic. 2: 43; Юзепчук, 1954, Фл. СССР, 20: 170; Гладкова, 1978, во Фл. европ. части СССР, 3: 141, in adnot. ad *S. supina* s.l.

Описан из Западной Украины в долине р. Днестр “In monte ad fluvium Dniester sito prope Zalezczyki. Floret April, Majo”. Typus: неизвестен (KW?).

Распространение и экология. 3. (Молд.; Причерн.). — Известняковые склоны, sporadически. — **Общ. распр.:** Ср. Евр. (восточные районы Румынии, Венгрия).

Tom. III. Tab. XLVIII.



Рис. 3. Изображение *Scutellaria supina* во “Flora Sibirica” (Gmelin, 1758: tab. LVIII).

Fig. 3. Image of *Scutellaria supina* in “Flora Sibirica” (Gmelin, 1758: tab. LVIII).

Как и большинство других типов В. Бессера (Wilibald von Besser), типовой материал *S. verna* должен был находиться в национальном гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW). По нашей просьбе С.Л. Мосякин и Н.Н. Шиян провели специальный поиск вероятного типа. К сожалению, тип ими не был найден. В гербарии БИН РАН есть два образца *S. verna*, которые могут быть отнесены, но лишь с существенными оговорками, к типовому материалу: "*Scutellaria lupulina*; ad Tanaissen, in aprici elatei; Herb. Besser" (LE!); "*Scutellaria lupulina* sc. *verna*; Podolia, Herb. W. Besser" (LE!). Оба образца по морфологическим особенностям соответствуют классическому описанию. Тем не менее, я пока воздержусь от выделения какого-либо из выявленных образцов в качестве неотипа, поскольку предполагаю провести дополнительные поиски гербарных образцов, более соответствующих протологу.

3. *S. cretica* Juz. 1941, в Тр. Н-д. инст. бот. 4: 205; id. 1954, Фл. СССР, 20: 180; Клоков, 1960, в Фл. УРСР, 9: 53.

Lectotypus (hic designatus): "Харьковская губ., мел близ Святогорского монастыря, 4 VIII 1889, Д. Литвинов" (lecto — LE 01036369!).

Распространение и экология. **Причерн.** (Донецкая обл. Украины); **Нижн.-Дон.** (Луганская обл. Украины, Ростовская обл. России); **Сред.-Днепр.** (Харьковская обл. Украины, Белгородская, Курская и Воронежская обл. России). — Меловые склоны, спорадически. — **Общ. распр.:** Эндемик степной зоны Восточной Европы в границах бывшего СССР. — Рис. 1.2.

4. *S. oreades* Knjaz., sp. nov.

— *S. supina* auct. non L.: Крыл. 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2301, p. max. p., excl. pl. in Uralo invent.; Юзепчук, 1954, во Фл. СССР, 20: 183; Зуев, 1997, во Фл. Сибири, 11: 165.

— *S. alpina* β. *lupulina* (L.) Benth. 1848, in DC., Prodr. 12: 412, p.p., excl. typo; Ledeb. 1849, Fl. Ross. 3: 394, p.p.

— *S. lupulina* α. *bicolor* Bunge, 1830, in Ledebour, Fl. Alt. 2: 393.

Planta perennis, suffruticosa, caulibus haud pluribus, 15–35 cm alt., basi lignescentibus procumbentibus (et hic plerumque radicanibus), parum supra ascendentibus, flexuosis et hic pilis longis (ca. 1 mm lg.) rectis patentibus diffuse tectis, tota fere longitudine pilis (aculeolis) minutissimis obsitis, superne (in inflorescentia) glandulis stipitatis et pilis patentibus rectis densissime vestitis; folia caulina suprema (infra inflorescentiae) sessilia basi margine pilis longis (ca 1 mm lg.) plus minusve praedita; folia caulina media brevipetiolata, 2–3.5 cm lg., 1–2.5 cm lt., ovata longitudine latitudinem sesqui superantia, basi truncata vel rotundata, margine irregulatiter dentata, apice obtusa, dentibus utrinque 4–10 obtusis, versus apicem integerrima; utrinque viridia, supra brevissime exasperata,

subtus tota facie resinoso-punctata, minutissime puberulis; petiolis foliorum mediorum plerumque 2–4 mm lg., infimorum ca. 10 mm lg. Spicastra terminalia initio ca. 3–4 cm lg. densiuscula, dein elongata ad 8 cm lg., verticillastris laxiuscule dispositis, bracteis 12–20 mm lg., 7–12 mm lt., late ovatis, ovatis, submembranaceis, pallide viridibus plerumque versus apicem violascentibus, glandulosis et pilosis, margine integerrimis, glandulis stipitatis brevibus et pilis simplicibus longis ciliatis, nervis parum prominibus; calyx sub anthesi parvus scutello incluso 2–2.5 mm lg. dense pilosus et glandulosus; corolla majuscula 2–4 (4.5) cm lg., subalba, labio superior extus et intus pilosa et glandulosa, apice dentibus intense violaceis. — Fig. 2.2. — Fl. VI–VII. Fr. VIII.

Многолетник, полукустарничек, стебли немногочисленные, 15–35 см дл., при основании простирающиеся и одревесневающие (и здесь нередко укореняющиеся), несколько выше приподнимающиеся и здесь рассеяно покрыты длинными (около 1 мм дл.) оттопыренными прямыми волосками и, кроме того, по всей длине покрыты мельчайшими волосками (шипиками), сверху (в соцветии) покрыты стебельчатыми железками и очень густыми простыми оттопыренными прямыми волосками; верхние листья (под соцветием) сидячие, при основании по краю б.м. снабжены длинными (около 1 мм дл.) волосками, а также мельчайшими волосками; средние стеблевые листья 2–3.5 см дл., 1–2.5 см дл., на коротких черешках (обычно 2–4 мм дл.), яйцевидные, с длиной, в 1.5 раза превышающей ширину, при основании усеченные или округлые, по краю нерегулярно зубчатые, на верхушке тупые, с каждой стороны с 4–10 тупыми зубцами, на верхушке цельнокрайные; с обеих сторон зеленые, сверху мельчайше шероховатые, снизу точно-железистые, покрыты мельчайшим пушком; черешки нижних листьев около 10 мм дл. Верхушечное соцветие первоначально около 3–4 см дл., густоватое, затем вытягивающееся до 8 см дл., с расставленными мутовками, прицветники 12–20 мм дл., 7–12 мм шир., широкоовальные, овальные, почти перепончатые, бледно-зеленые, на верхушках обычно с фиолетовым окрашиванием, железистые и волосистые, цельнокрайные, с более короткими стебельчатыми железками и длинными простыми волосками, с жилками б.м. выступающими; чашечки некрупные, с щитком 2–2.5 мм дл., густожелезистые и волосистые; венчик довольно крупный, 2–4 (4.5) см дл., белый, с верхней губой снаружи и внутри волосистой, железистой, на верхушке с зубцами интенсивно фиолетовыми. — Рис. 2.2. — Цв. VI–VII. Пл. VIII.

Affinitas (родство). А *S. supina* L. s.str. (= *S. oxyphylla*), cui proxima, statura humiliore, caulibus basi radicanibus, pilis longis (ca. 1 mm lg.) praeditis, foliis caulinis superioribus sessilibus (nec brevipetiolatis) basi margine plerumque plus minusve ciliatis, floribus ma-

loribus albo- (nec luteo-albo-) coloribus differt. — От наиболее близкого *S. supina* L. s.str. (= *S. oxyphylla*) отличается меньшей высотой, стеблями при основании укореняющимися, покрытыми длинными (около 1 мм дл.) волосками, самыми верхними листьями сидячими (а не на коротких черешках), при основании по краям с длинными ресничками, более крупными чисто-белыми (а не желтоватыми) цветками.

Турпс: “Растения Горного Алтая, Бийский округ, район Черного Ануя, около Мариинского перевала, южный склон горы, 16 VI 1929, Н.А. Винтер, Е.Г. Победимова” (holo — LE 01043868!).

Распространение и экология. **Алт.** (Восточно-Казахстанская обл. Казахстана — юго-восток; Республика Алтай и Алтайский край России), — **Общ. распр.:** ?Монголия (Южный Алтай). Произрастает по горным лугам, а в лесном поясе по берегам горных рек. — Рис. 1.3.

Paratypі (Паратипы). **Казахстан.** Семипалатинская обл., Усть-Каменогорский уезд, горы Алтай, правый склон долины р. Сарымсақты, [ниже] Курчумской, в горах Сарымсақты, каменистые россыпи ниже древних морен, 16 VII 1909, В. и А. Резниченко (LE!); там же, вершина сланцевой горы Арал-түбе, влево от дороги, р. Сарымсақты в пяти верстах ниже станицы Алтайское, скелетная почва, 10 VI 1910, они же (LE!); [Южный Алтай] Катон-Карагай, Нарымский хребет, по восточному склону, 1100 [м.н.м.], 29 VI 1930, П. Смирнов (MW!); Altai merid., in alpebus Narymensibus ad fontes fl. Suchaja pr. pag. Katon-Karagai, locis glareosis, ca. 1900 m.s.m., 11 VII 1930, P. Smirnov (LE!, MW!). **Россия.** Алтай: окрестности с. Бешпельтир по Онгудайскому тракту, открытый склон горы, 24 VI 1924, А. Котунников (подпись неразборчива) (MW!); Усть-Коксинский р-н, окр. с. Катанды, южный склон, 10 IX 1983, Ю.М. Маскаев (NS!, MW!); там же, окр. д. Тюнгур, 50°10' с.ш., 86°18' в.д., 4 км вниз по течению р. Катуні от деревни, галечник, 22 VII 1983, Д. Шауло, Д. Туллер (NS!, MW!); там же, разреженный березовый лес, 21 VII 1983, Д. Шауло, Е. Щенникова (NS!, MW!).

В бассейнах верхнего течения р. Томь (Кемеровская обл.) и р. Абакан (Хакасия) *S. oreades* полностью замещается своеобразным шлемником, возможно, гибридного происхождения (*S. supina* s.l. × *S. mongolica*?). Он вполне четко отличается от моего *S. oreades* отсутствием длинных волосков в опушении листьев, развитыми черешками верхних листьев, а в популяциях во время массового цветения также по более или менее выраженному полихроизму — изменчивости окраски цветков от чисто-белой к голубоватой до светло-синей. От *S. altaica* и *S. mongolica* этот шлемник хорошо отличается отсутствием длинных прямых волосков в опушении листьев и верхней части стеблей, бо-

лее бледной окраской венчика; кроме того, от *S. altaica* — развитыми черешками верхних листьев, а от *S. mongolica* — усеченным (а не клиновидным) основанием верхних листьев. Белоцветковая форма этого шлемника была намечена к описанию Юзепчуком как *S. klotovii* Juz. (ined., in schedulis, LE!); с другой стороны, синецветковые растения этого вида из бассейнов верхнего течения Томи и Абакана он (Yuzepczuk, 1954) определял как *S. altaica*. В.В. Зуев (Zuev, 1997: 164) отождествлял синецветковые формы этого вида из бассейна р. Томь (Кемеровская обл.) с *S. mongolica*, а белоцветковые формы из бассейна верхнего течения Абакана (в Хакасии) — с *S. supina* s.l. (Zuev, 1997: 165). Я считаю, что это вполне обособленный, хотя и полиморфный (полихроичный) вид, но воздерживаюсь от его описания, поскольку для корректного суждения о вероятном родстве, особенности изменчивости, распространении, вероятной гибридизации с *S. oreades* и *S. mongolica* и др. необходимы достаточно глубокие исследования in situ, а не анализ очень скудного гербарного материала.

5. *S. stepposa* Knjaz., sp. nov.

— *S. supina* auct. non L.: Крыл. 1937, Фл. Зап. Сиб. 9: 2301, p. min. p., excl. pl. in Uralo invent.; Юзепчук, 1954, во Фл. СССР, 20: 183, p. min. p.

Planta perennis, suffruticosa, caulibus pluribus, 30–45 cm alt., basi lignescentibus plus minusve subrectis vel ascendentibus et hic pilis longis (ca. 1 mm lg.) rectis patentibus rariusculis praeditis, tota fere longitudine pilis (aculeolis) minutissimis obsitis, superne (in inflorescentia) glandulis stipitatis et pilis patentibus rectis densissime vestitis; folia caulina suprema (infra inflorescentiae) sessilia; folia caulina media subsessilia vel brevipedolata, 3–4 cm lg., 1–2.5 cm lt., ovata longitudine latitudinem sesqui-duplo superantia, basi truncata vel vix subcordata, margine irregulariter dentata, apice acutiuscula, dentibus utrinque 6–10 obtusis, versus apicem integerrima; utrinque viridia, supra brevissime exasperata, subtus tota facie resinosa-punctata, minutissime puberulis; petiolis foliorum mediorum plerumque 2–4 mm lg., infimorum ca. 10 mm lg. Spicastra terminalia initio ca. 3.5–4.5 cm lg. densiuscula, dein elongata ad 8 cm lg., verticillastris laxiuscule dispositis, bracteis 10–15 mm lg., 5–10 mm lt., late ovatis, ovatis, submembranaceis, pallide viridibus, glandulosis et pilosis, margine integerrimis, glandulis stipitatis brevibus et pilis simplicibus longis ciliatis, nervis parum prominintibus; calyx sub anthesi parvus scutello incluso 2–2.5 mm lg. dense pilosus et glandulosus; corolla 2–3 cm lg., subalba, labio superior extus et intus pilosa et glandulosa, apice dentibus intense violaceis. — Fig. 2.3. — Fl. V–VI. Fr. VI.

Многолетник, полукустарничек, стебли многочисленные, 30–45 см выс., при основании древеснеющие, почти прямые или восходящие и

здесь с длинными (около 1 мм дл.) прямыми оттопыренными редковатыми волосками, кроме того, по всей длине с мельчайшими волосками (шипиками), сверху (в соцветии) густо покрыты стебельчатыми железками и оттопыренными прямыми волосками; верхние листья (под соцветием) сидячие; средние стеблевые листья на коротких черешках (2–4 мм дл.) или почти сидячие, 3–4 см дл., 1–2.5 см шир., яйцевидные, с длиной, в 1.5–2 раза превышающей ширину, при основании усеченные или слегка сердцевидные, островатые, по краю нерегулярно зубчатые, с каждой стороны с 6–10 зубцами, на верхушке цельнокрайные; с обеих сторон зеленоватые, сверху мельчайше шероховатые, снизу по всей поверхности точечно-железистые, мельчайше опушенные; черешки самых нижних листьев – около 10 мм дл. Конечное соцветие первоначально около 3.5–4 см дл., густоватое, затем вытягивается до 8 см дл., с расставленными мутовками, с прицветниками 10–15 мм дл., 5–10 мм шир., широкояйцевидными, яйцевидными, почти перепончатыми, бледно-зелеными, железистыми и волосистыми, цельнокрайными, с более короткими стебельчатыми железками и длинными простыми волосками, с б.м. выпуклыми жилками; чашечки мелкозубчатые, с щитком 2–2.5 мм дл., густо опушенные железистыми и простыми волосками; венчик 2–3 см дл., почти чисто-белый, с верхней губой снаружи и изнутри волосистой, железистой, на верхушке с зубцами интенсивно фиолетовыми. – Рис. 2.3. – Цв. V–VI. Пл. VI.

Affinitas (родство). A *S. supina* L. s.str. (= *S. oxyphylla*) caulibus plus pluribus, basi subrectis (nec ascendentis) inferne pilis longis (ca. 1 mm lg.) praeditis, foliis caulinis superioribus sessilibus (nec brevipetiolatis) supra brevissime densiuscule exasperatis (nec in demidio superior glabris), floribus albo- (nec luteo-albo-) coloribus differt. A *S. oreades* statura altiore, caulibus plus pluribus, basi subrectis haud radicantis, foliis caulinis superioribus haud ciliatis, floribus minoribus – От *S. supina* L. s.str. (= *S. oxyphylla*) отличается более многочисленными побегами, при основании почти прямыми (а не восходящими) внизу с длинными (около 1 мм дл.) волосками, верхними листьями сидячими (а не на коротких черешках), сверху довольно густо мельчайше шероховатыми (а не голыми в верхней половине), белыми цветками (а не желтоватыми). От *S. oreades* отличается большей высотой, более многочисленными стеблями, при основании почти прямыми и не укореняющимися, верхними стеблевыми листьями при основании без ресничек, более мелкими цветками.

Typus: “Семипалатинская обл., Зайсанский уезд., горы Окпекты, долина р. Кенсай, южные скалы, 26 VI 1914, В. Сапожников, В. Генина” (holo – LE 00050772!).

Распространение и экология. **Ирт.** (Восточно-Казахстанская обл. Казахстана – юг); **Дж.-Тарб.** (Восточно-Казахстанская обл. Казахстана – хр. Тарбагатай) – **Общ. распр.:** ?Китай (Южный Тарбагатай). Произрастает по степным горным склонам. – Рис. 1.4.

Paratypi (Паратипы). **Казахстан.** In sylvaticis ad fl. Uldschar circa montes Tarbagatai; in rupesribus prope Buchtarminsk, 1840, Karelin et Kirilloff (MW!); Кальджирская долина, по левую сторону р. Кальжира, по дороге к оз. Маркокулю, ущелье, 4 VIII 1908, Б.А. Келлер (LE!); **Семипалатинская обл., Зайсанский уезд, Тарбагатай**, близ истоков р. Аягуз, луговой склон, 27 VI 1914, В. Сапожников, В. Генина (LE!); там же, Ой-Кезень-Сартой, сухие каменистые склоны, 1 VII 1914, они же (LE!); там же, истоки р. Базар, альпийские и субальпийские луга, 27 VI 1914, В. Генина (LE!); Семипалатинская обл., **Усть-Каменогорский уезд**, около пос. Екатериновки, 13 VI 1914, В. Василевский (LE!); Семипалатинская обл., бассейн Аягуза, горы Беркара, северный склон 6 км от аула (к востоку от г. Аягуза), рассеченное логами высокое плато, 7 VIII 1955, В. Грубов, Н. Любарский (LE!); Восточно-Казахстанская обл., Калбинский хребет, 14 км к СЗ от с. Никитовка, 4 VII 1965, В.И. Василевич, З.В. Карамышева, Н.И. Никольская, Е.И. Рачковская, И.Н. Сафронова (LE!); там же, по дороге от Красного Кордона на с. Самарку, пер. 1260 м., 6 VII 1965, А. Юнатов (LE!); там же, 6 км к СВ от с. Самарское, 22 VII 1965, З.В. Карамышева, Н.И. Никольская, Е.И. Рачковская, И.Н. Сафронова (LE!).

Довольно резко обособленно к северо-западу от основного ареала местонахождение на востоке Казахского мелкосопочника: Семипалатинская обл., Каркаралинский уезд, горы Куу, в логах, 23 VI 1914, С.Е. Кучеревская (LE!). Эти растения отличаются от типичных заметно более частыми длинными оттопыренными волосками на стеблях.

Ключ для определения видов ряда *Lupinariae* (= *Supinae*) в границах бывшего СССР

(нумерация дается только для рассмотренных выше видов и соответствует нумерации в обзоре)

1. Венчики двухцветные, с желтой трубкой и фиолетовой – пурпурной верхней половиной. Эндемик Тянь-Шаня *S. xanthosiphon* Juz.

+ Венчики равномерно синие, фиолетовые, если же с желтой (желтоватой) трубкой, то с синим или фиолетовым окрашиванием лишь на лопастях верхней губы 2

2. Основной фон окраски венчика от бледно-голубого до фиолетового 3

+ Основной фон окраски венчика от чисто-белого до желтого, но верхушки лопастей венчика нередко фиолетовые, синие или бурые 5

3. Верхние стеблевые листья на хорошо развитых (2–3 мм дл.) черешках, при основании ширококлиновидные. Эндемик Тувы. *S. mongolica* Sobolevsk.

+ Верхние стеблевые листья сидячие или на черешках не более 1.5 мм дл., при основании усеченные или слегка сердцевидные 4

4. Верхние стеблевые листья (ближайшие к соцветию) сидячие, при основании по краю хотя бы с единичными, длинными (0.5–1 мм дл.) прямыми волосками. Цветки синие. Эндемик Западно-Алтая. *S. altaica* Fisch. ex Sweet

+ Верхние стеблевые листья на черешках 0.5–1.5 мм дл., при основании по краю только с мельчайшими серповидными шипиками. Цветы бледно-голубые, голубые, светло-синие. Вид, распространенный в бассейнах Томи и Абакана *S. klopotovii* Juz. ined. (?*S. mongolica* × *S. supina* s.l.)

5. Основания верхних и средних листьев глубоко-сердцевидные; в опушении листьев есть примесь коротких железистых волосков. Эндемик Западного Тянь-Шаня *S. knorringiae* Juz.

+ Основания верхних и средних листьев клиновидные, усеченные или слегка сердцевидные; листья не железистые 6

6. Наиболее развитые листья довольно глубоко надрезанные, с немногочисленными (2–3, редко 4), неравнобоко-яйцевидными зубцами (городками) с каждой стороны. Эндемик хребта Саур. *S. irregularis* Juz.

+ Наиболее развитые листья лишь слегка надрезанные, с (4) 5–9 (12) мелкими зубцами (городками) с каждой стороны. Виды не встречающиеся на хребте Саур. 7

7. По краю оснований верхних листьев (не учитывая нижние цельнокрайные прицветные листья!), по краю их черешков, ребрам стебля ниже прикрепления черешков, есть длинные (1–2 мм дл.) прямые волоски 8

+ Край черешков и основания верхних листьев, ребра верхней четверти стебля покрыты только мелкими (до 0.5 мм дл.) серповидно изогнутыми шипиками 9

8. В опушении нижних междоузлий годичных побегов есть примесь длинных (более 1 мм) оттопыренных волосков. Самые верхние листья сидячие. Цветки 3–4 (4.5) см дл., белые с яркими синими пятнами на лопастях верхней губы. Горный алтайский вид 4. *S. oreades* Knjaz.

+ В опушении нижних междоузлий годичных побегов длинные оттопыренные волоски отсутствуют. Самые верхние листья на коротких черешках. Цветки 2–3 см дл., желтоватые, с бледными синими пятнами на лопастях верх-

ней губы. Эндемик Карпат и сопредельных территорий 2. *S. verna* Bess.

9. Средние листья на черешках 5–7 мм дл., ланцетные, продолговато-яйцевидные, примерно равной ширины или немного (не более чем в 1.5 раза) шире наиболее крупных прицветников. Венчик 1.5–2 см дл. Восточноевропейский вид меловых обнажений 3. *S. cretica* Juz.

+ Средние листья на столь же коротких (восточноказахстанский *S. stepposa*) или на более длинных (10–15 мм дл. и более) черешках, яйцевидные, в (1.5) 2–3 раза шире наиболее развитых прицветников. Венчик 2–3 (3.5) см дл. Виды, не произрастающие на меловых обнажениях 10

10. Стебли многочисленные, обычно неветвящиеся, прямые или лишь при основании дуговидно восходящие (формируется густой, б.м. вытянутый вверх “кустик”). Самые верхние листья (исключая цельнокрайные, переходные к прицветникам) сидячие; 2–3-я от соцветия пара листьев на коротких, 1–3 (5) мм дл. черешках. Эндемик Тарбагатая и сопредельных горных территорий 5. *S. stepposa* Knjaz.

+ Стебли в нижней половине лежащие, дуговидно восходящие, вместе с ветвями формирующие довольно густую приземистую куртину. Самые верхние листья на черешках 1–3 мм дл.; 2–3-я от соцветия пара листьев на черешках 5–10 мм 11

11. Стебли многочисленные, в нижней половине не ветвящиеся; на нижних междоузлиях есть примесь в опушении длинных (около 1 мм) оттопыренных прямых волосков. Основной фон венчика чисто-белый, иногда с голубым окрашиванием; на лопастях верхней, а часто и нижней губы яркие крупные фиолетовые пятна. Вид, распространенный в бассейнах рр. Томь и Абакан *S. klopotovii* Juz. ined. (типичная белоцветковая форма).

+ Стебли малочисленные, но в нижней половине с длинными ветвями; длинных прямых волосков в опушении нижних междоузлий нет. Основной фон венчика кремовый, желтоватый; на лопастях верхней губы мелкие фиолетовые или бурые пятна. Субэндемик Южного Урала с немногими обособленными местонахождениями в Восточной Европе и Казахском мелкосопочнике 1. *S. supina* L. s.str.

(от *S. stepposa* типичный *S. supina* s.str. также хорошо отличается с обеих сторон почти голыми и лишь в нижней половине скудно шероховатыми листьями, тогда как у *S. stepposa* листья с обеих сторон густо и равномерно шероховатые).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены по теме НИР АААА-А17-117072810011-1 “Исследование и охрана фенотипиче-

ского и генотипического разнообразия флоры и растительности России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Gladkova] Гладкова В.Н. 1978. Род *Scutellaria* L. — Шлемник. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 3. С. 137–141.
- Gmelin J.G. 1752. Reise durch Sibirien von dem Jahre 1733 bis 1743. T. 4. Göttingen, Verlegt Abram Vandenhoecks seel., Wittwe. 692 s., errata: 8 s.
- Gmelin J.G. 1758. Flora Sibirica sive historia plantarum Sibiriae. III. Petropoli: Academiae Scientiarum. 286 p., 58 tab.
- Gmelin J.G. 1861. Reliquias quae supersunt. Stuttgart. 196 s.
- [Kulikov] Куликов П.В. 2005. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург — Миасс. 537 с.
- Linnaeus C. 1748. Hortus Upsaliensis. Stockholmiae. 306 p.
- Linnaeus C. 1753. Species plantarum. Holmiae. 1200 p.
- Linnaeus C. 1763. Species plantarum, ed. 2. T. 2. Holmiae, 1763. P. 784–1684, index.

Jarvis C.E., Cafferty S., Forrest L.L. 2001. Typification of Linnaean plant names in Lamiaceae (Labiatae). — Taxon. 50: 507–523.

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Regnum Veg. 159, Glashütten: Koeltz Botanical Books. 254 p. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>

[Yuzepczuk] Юзепчук С.В. 1949. *Scutellaria chitrovoi* Juz. sp. nov. (N 3472). — В кн.: Список растений гербария флоры СССР. Т. 11. С. 147–149.

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

[Zuev] Зуев В.В. 1997. *Scutellaria* L. — Шлемник. — В кн.: Флора Сибири. Т. 11. Новосибирск. С. 161–165.

REVIEW OF SOME SPECIES OF *SCUTELLARIA SUPINA* s.l. AFFINITY (LAMIACEAE)

M. S. Knyazev

Botanical Garden, Ural Branch of RAS
Vos'mogo Marta Str., 202b, Yekaterinburg, 620144, Russia
e-mail: knyasev_botgard@mail.ru

A taxonomic analysis of species of the *Scutellaria* L. series *Supinae* Juz. is performed. New data on the species taxonomy within this group and their distribution in the Eastern Europe (former USSR), the Urals, Altai, Eastern Kazakhstan are provided. An identification key to the species of *Scutellaria supina* group is given. The Linnaean *S. supina* L. s.str. is identified with the Ural members of this group. The types of several names are designated. New species *Scutellaria oreades* Knjaz. and *S. stepposa* Knjaz. are described.

Keywords: *Scutellaria*, section *Lupulinaria*, typification, new species, Ukraine, Russia, Kazakhstan

ACKNOWLEDGEMENTS

The investigation was carried out within the framework of the research project AAAA-A17-117072810011-1.

REFERENCES

- Gladkova V.N. 1978. Rod *Scutellaria* L. — Shlemnik [Genus *Scutellaria* L.]. — In: Flora of European part of USSR. Vol. 3. Leningrad. P. 137–141 (In Russ.).
- Gmelin J.G. 1752. Reise durch Sibirien von dem Jahre 1733 bis 1743. T. 4. Göttingen, Verlegt Abram Vandenhoecks seel., Wittwe. 692 s., errata: 8 s.
- Gmelin J.G. 1758. Flora Sibirica sive historia plantarum Sibiriae. III. Petropol: Academiae Scientiarum, 286 p., 58 tab.
- Gmelin J.G. 1861. Reliquias quae supersunt. Stuttgart. 196 s.

Kulikov P.V. 2005. Konspekt flory Chelyabinskoi oblasti (sosudistye rasteniya) [Synopsis of the flora of the Chelyabinsk Region (vascular plants)]. Ekaterinburg — Miass. 537 p. (In Russ.).

Linnaeus C. 1748. Hortus Upsaliensis. Stockholmiae. 306 p.

Linnaeus C. 1753. Species plantarum. Holmiae. 1200 p.

Linnaeus C. 1763. Species plantarum, ed. 2. T. 2. Holmiae, 1763. P. 784–1684, index.

Jarvis C.E., Cafferty S., Forrest L.L. 2001: Typification of Linnaean plant names in Lamiaceae (Labiatae). — Taxon. 50: 507–523.

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the

- Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Veg.* 159, Glashütten: Koeltz Botanical Books. 254 p.
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Yuzepczuk S.V. 1949. *Scutellaria chitrovoi* Juz. sp. nov. (N 3472). — In: A list of Plants in the Herbarium of the Flora USSR. Vol. 11. P. 147–149. (In Russ. and Latin).
- Yuzepczuk S.V. 1954. Rod *Scutellaria* L. — Shlemnik [Genus *Scutellaria* L.]. — In: Flora URSS. Vol. 20. Moscow; Leningrad. P. 72–225 (In Russ.).
- Zuev V.V. 1997. *Scutellaria* L. — Rod Shlemnik [Genus *Scutellaria* L.]. — In: Flora Sibiriae. Vol. 11. Novosibirsk. P. 161–165.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ
И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

КОНСПЕКТ ТИПОВОЙ СЕКЦИИ РОДА *STACHYS* (LAMIACEAE)
В СТАРОМ СВЕТЕ

© 2021 г. Т. В. Крестовская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru

Поступила в редакцию 29.05.2020 г.

После доработки 02.02.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Представлен таксономический обзор типовой секции рода *Stachys* L. в Старом Свете. Дополнено описание секции, в частности впервые отмечены такие особенности строения цветка, как нижняя губа, отогнутая от верхней почти под прямым углом, тычинки, выдающиеся из трубки венчика до половины (а не только до края) верхней губы, а также белый цвет венчика, более характерный для видов из Африки. Установлено, что на территории Старого Света встречается 37 видов типовой секции. Предложены ключи для определения видов, подвидов и разновидностей. Приведены сведения о типовом материале, обозначены лектотипы 11 принятых названий и синонимов: *Stachys adulterina* Hemsl., *S. affinis* Bunge, *S. baicalensis* Fisch. ex Benth., *S. chinensis* Bunge ex Benth., *S. circinata* L'Hér. subsp. *zaiana* Emberger et Maire, *S. leptodon* Dunn, *S. madagascariensis* Briq., *S. oblongifolia* Wall. ex Benth., *S. riederi* Cham. ex Benth., *S. sieboldii* Miq., *S. trichophylla* Baker. Уточнены данные по экологии, географическому распространению видов и северная граница распространения рода в Евразии.

Ключевые слова: Lamiaceae, *Stachys*, секция *Stachys*, систематика, Старый Свет

DOI: 10.31857/S0006813621060077

Статья является продолжением серии наших публикаций по систематике рода *Stachys* L. в Евразии и Африке. Она посвящена критическому обзору видов типовой секции рода. Работа сделана на основе данных классической систематики с использованием морфолого-географического метода, также были приняты во внимание молекулярно-филогенетические данные, почерпнутые из литературы. Таксономический анализ видов был основан на изучении коллекций, включая типовые образцы, в Гербариях ВВИ, ВС, ВМ, ВР, С, СДБИ, Е, Н, НУЖ, ФИ, К, КУН, КВ, SZ, LE, LD, МА, МВ, NS, NSK, Р, РЕ, PR, S, UPS, VLAD, W и др. В природе нам удалось изучить многие виды в некоторых регионах Евразии: от побережья Атлантики в Португалии до Курильских островов и Камчатки и от севера Скандинавии и Восточной Европы до стран Ближнего Востока, Индии и Юго-Западного Китая. Африканские виды проанализированы на основе изучения гербарных коллекций. Была изучена обширная таксономическая литература, включающая основные монографии (Bentham, 1834, 1848; Boissier, 1879; Briquet, 1897; Bhattacharjee, 1980), крупные и региональные “Флоры”, а также статьи, касающиеся критического изучения систематики отдельных таксонов этой секции в Старом

Свете (Omel'chuk-M'yakushko, Zinchenko, 1974; Derviz-Sokolova, 1975 и др.). Ранее нами были опубликованы работы, касающиеся систематики некоторых видов секции, их номенклатуры, типификации и положения в системе рода (Krestovskaya, 2004 и др.).

Видовой состав и объем секции (под разными названиями) менялись от трех видов при ее описании В.С.Ж. Dumortier (1827) до 37 у G. Bentham (1834) и 32 у J. Briquet (1897). Многие из их числа впоследствии были отнесены к другим секциям. Так, в Старом Свете из 11 видов, которые Bentham (1834) причислял к типовой секции, в ее составе осталось только 4 вида. С конца XIX века монографические исследования в мировом масштабе по этому роду не проводились и объем секции увеличивался за счет описания новых видов в рамках региональных исследований Евразии, Африки и Америки. Виды рода с территории Нового Света были изучены С. Erling (1934), вместо деления на секции им были использованы “группы”, и к “группе X” (~ типовой секции) было отнесено 14 видов. Отметим, что только 3 вида типовой секции (*S. aspera* Michx., *S. palustris* L. и *S. sylvatica* L.) являются общими для территории Старого и Нового Света, причем последний вид в

Новом Свете скорее всего следует рассматривать как натурализовавшийся.

В Старом Свете все 37 видов (совпадение с числом видов у Bentham (1834) случайно) типовой секции представляют собой многолетние растения. Их основные признаки: наличие корневищ, высокорослый габитус, обильная облиственность (у большинства видов), присутствие прицветников, 6–8-цветковые “мутовки” соцветий, а также пурпурно-розовый (исключение – желтоцветковый *S. xanthantha* C.Y. Wu) или белый цвет венчика, последний, по нашим данным, более характерен для видов из Африки. К числу дополнительных признаков секции мы относим некоторые особенности строения венчика, верхняя губа которого прямая, а нижняя отогнута от верхней почти под прямым углом, тычинки, выдающиеся из трубки венчика до половины (а не только до верхнего края) верхней губы. По признакам эремов (шаровидные, обратнойцевидные, 2–2.5 мм дл.) виды секции *Stachys* также в целом образуют естественную группу.

Молекулярно-филогенетические исследования рода *Stachys* немногочисленны (Lindqvist, Albert, 2002; Scheen et al., 2010; Bendiksby et al., 2011; Salmaki et al., 2013, 2019 и некоторые др.), и только несколько видов из типовой секции были в них проанализированы. Среди евразийских видов в их число попали *S. sylvatica*, *S. palustris*, *S. baicalensis* Fisch. ex Benth. (= *S. aspera* Michx. subsp. *baicalensis* (Fisch. ex Benth.) Krestovsk., *S. affinis* Bunge (= *S. sieboldii* Miq.), *S. riederi* Cham. ex Benth. (= *S. aspera* subsp. *baicalensis*), *S. circinata* L'Hér., а среди африканских – *S. durandiana* Coss., *S. nigricans* Benth., *S. grandifolia* E. Mey. ex Benth. и *S. reptans* Hedge.

В работе С. Lindqvist, V.A. Albert (2002) некоторые американские виды из типовой секции (*S. tenuifolia* Willd., *S. pilosa* Nutt., *S. rigida* Nutt. ex Benth. и др.) вместе с видами из других секций были изучены в контексте их родства с гавайскими родами *Stenogyne* Benth., *Haplostachys* (A. Gray) W.F. Hillebr., *Phyllostegia* Benth., которые было предложено включить в состав рода *Stachys* наряду с еще несколькими родами, такими как *Sideritis* L., *Prasium* L. и др. В исследованиях А.-С. Scheen et al. (2010) и М. Bendiksby et al. (2011) островной восточноазиатский род *Suzukia* Kudo (2 вида) признан таксоном, близким к вышеуказанным американским видам, а также к евразийскому *S. sylvatica*. Этот род также предложено рассматривать в составе рода *Stachys*. По поводу рода *Suzukia* отметим, что его морфология близка к роду *Glechoma* L., а не к *Stachys* и совсем далека от видов типовой секции.

В работе Salmaki et al. (2013), посвященной изучению трибы Stachydeae Dumort. с помощью молекулярно-филогенетических маркеров ядер-

ной (ribosomal ITS) и хлоропластной (trnL intron, trnL-trnF spacer, rps16 intron) ДНК было исследовано более 80 видов *Stachys*, в том числе 5 видов (из 37) типовой секции из Старого Света (*S. sylvatica*, *S. palustris*, *S. circinata*, *S. durandiana* и *S. nigricans*). Филогенетический анализ полученных нуклеотидных последовательностей показал, что виды типовой секции оказались внутри большой гетерогенной клады среди других родов (*Stenogyne*, *Haplostachys*, *Phyllostegia*, *Suzukia* и др.), а также видов *Stachys* из других секций (отметим, что это таксоны с совершенно разной морфологией).

S. sylvatica и *S. palustris* образовали отдельную кладу, близкую к некоторым североамериканским видам из типовой секции, что вполне согласуется с данными морфологии и географии.

S. circinata оказался в одной кладе со средиземноморскими однолетниками *S. ocymastrum* (L.) Briq. и *S. corsica* Pers., а *S. durandiana* – в одной кладе с однолетником *S. arvensis* (L.) L., не имеющими с ними ничего общего в отношении морфологии. Результаты по этим 5 видам мы склонны оценивать критически, и их объединение в соответствующие клады не согласуется ни с морфологией, ни с типами жизненных форм. В большой гетерогенной кладе также оказались 3 вида с территории Африки и Мадагаскара – *S. nigricans* Benth., *S. grandifolia* и *S. reptans* Hedge, однако они образовали субкладу с видами из секции *Prostratae* Krestovsk. *S. nigricans* Benth. по данным морфологии – типичный представитель секции *Stachys*. *S. grandifolia* и *S. reptans*, возможно, занимают промежуточное положение между видами типовой секции и секции *Prostratae*, но окончательное решение по этим видам требует более подробного исследования.

В этой же статье (Salmaki et al., 2013), как и в работе Scheen et al. (2010), группа центральноафриканских и некоторых южноафриканских видов (*S. aculeolata* Hook. f., *S. aethiopica* L., *S. alpigena* T.C.E. Fr. и др.), прежде включавшаяся в состав типовой секции, оказалась дистанцирована от других ее видов в отдельную кладу. Эти виды уже были выделены нами в вышеупомянутую самостоятельную секцию *Prostratae* (Krestovskaya, 2007). В основу ее выделения нами положены признаки наличия у большинства видов простертого габитуса, колючих крючковидных волосков на стебле, малоцветковых “мутовок”, некоторые особенности венчика и др. Данные, полученные на основе филогенетических методов, подтвердили обоснованность выделения нами группы африканских видов из состава типовой секции, а поскольку они являются лишь частью большого комплекса из более чем полутора десятков близкородственных видов, результаты вероятно могут быть экстраполированы и на весь комплекс. Совпадение результатов, полученных на основе молекуляр-

ных и классических методов, именно по этой группе видов, на наш взгляд, оказалось наиболее интересным. В целом авторы исследования (Scheep et al., 2013) отмечают, что оно не дало окончательного ответа на понимание филогении трибы Stachydeae и рода *Stachys* и что, возможно, эти сложности могут быть связаны с процессами гибридизации. Это, по их мнению, требует дальнейшего углубленного изучения, в том числе на микро- и макроморфологическом уровне.

Возможно, интегральный подход, сочетающий результаты молекулярно-филогенетических и классических методов, является наиболее оправданным. В качестве подтверждения можно привести пример со *S. tibetica* Vatke, когда исключение этого вида из состава рода *Stachys* на основе данных морфологии (Krestovskaya, 2006) привлекло интерес к изучению его с помощью молекулярно-филогенетических методов (Bendiksby et al., 2014) и подтвердило его независимость от *Stachys*.

Среди других секций рода типовая секция, как в мировом масштабе, так и в Старом Свете, имеет самый обширный ареал. Он охватывает Евразию от Атлантического до Тихого океана в наибольшей степени в пределах Бореального подцарства Голарктики внутри Циркумбореальной и Восточно-Азиатской областей (согласно делению А.Л. Тактаджана (Takhtajan, 1978), за исключением его арктических территорий (Арктической провинции Циркумбореальной области), в меньшей степени в пределах Средиземноморского подцарства, за исключением пустынных (Сахаро-Аравийской области, ряда провинций Ирано-Туранской области) или высокогорных районов. Всего 4 вида секции представлены в Индийской и Индокитайской областях Палеотрописа. (В Северной Америке ареал секции располагается от Тихого до Атлантического океана, в пределах Бореального подцарства Голарктики (исключая Арктическую провинцию); в Мадреанской области количество видов существенно уменьшается до почти полного отсутствия в пустынных районах от Калифорнии до Техаса – Сонорской провинции Мадреанской области.) В Африке ареал секции простирается в пределах Юго-западно-средиземноморской и Южносредиземноморской провинций, Гвинео-Конголезской и части Судано-Замбезийской областей, а также в области Карру-Намиб и Капского царства. Виды этой секции распространены также на Канарских островах в Макаронезии (на островах Зеленого Мыса виды рода отсутствуют) и на Мадагаскаре. Среди всех остальных видов секции самый обширный ареал занимает *S. palustris*, охватывая практически весь евразийский фрагмент, а в Северной Америке его ареал приурочен к Циркумбореальной и Атлантическо-Североамериканской флористическим областям. Возможно, столь обширный ареал этого вида связан с длительной историей

его существования, экологической пластичностью, полусорной природой, наличием у его представителей длинных, хорошо развитых корневищ, увеличивающих его способность к распространению.

В результате исследования нами установлено, что на территории Старого Света встречается 37 видов из типовой секции. 16 из них распространены в Евразии, 3 в Европе и 15 в Азии. 18 видов – в Африке, 1 в Макаронезии и 5 (?6) на Мадагаскаре. 2 вида: *S. hydrophila* Boiss. и *S. circinata* L'Nég. – являются общими для Евразии и Африки, *S. circinata* общий для Европы (Испания) и Северо-Западной Африки, а *S. hydrophila* общий для Северной Африки (Северный Алжир) и Западной Азии (Западная Сирия, Ливан). 2 вида (*S. sylvatica* и *S. palustris*) общие для Европы и Азии. *S. sylvatica* – общий для Евразии и Макаронезии (Канарские острова). В типовой секции нет видов, общих для территории Европы, Азии и Африки. Нет общих видов для этой территории и в пределах всего рода, за исключением *S. arvensis* L. и *S. annua* L. из других секций, которые можно рассматривать в большей степени как адвентивные. Виды типовой секции из Мадагаскара являются его эндемиками.

Ниже приведен конспект видов секции, в котором для каждого вида и внутривидового таксона приводится принятое название, основные синонимы, сведения о типе, местообитании, экологические особенности, географическое распространение и необходимые примечания. В номенклатурных цитатах указываются только основные литературные источники.

В сведениях о типе подробность изложения определялась степенью изученности (или доступности для изучения) материала и включает сведения о регионе, откуда описан таксон, цитату типовой этикетки, реже (если информация типовой этикетки недоступна) приводится цитата из протолога. При лектотипификации в большинстве случаев приведены все 3 вышеуказанные позиции.

Порядок расположения видов в конспекте соотношен с особенностями их морфологии и географии.

При изложении сведений о географии приводились указания, в каком регионе Старого Света: Европе (Сев., Атл., Центр., Южн., Вост.), Азии (Зап., Средн., Южн., Вост. – Япония и Корея, Юго-Вост., Кавказ, Сибирь – Зап. и Вост., Дальн. Вост., Монголия, Китай), Африке (Сев., Зап., Юго-Зап., Центр., Южн.), Макаронезии или Мадагаскаре – распространен таксон, далее при необходимости использовалось административное деление регионов, иногда с добавлением физико-географических районов. Для территории Китая распространение дополнительно дано по про-

винциям, в том числе с привлечением сведений из “Флоры Китая” (Li, Hedge, 1994). Поскольку география секции очень обширна, ее изложение оказалось достаточно сложным, особенно для территории Африки, в том числе из-за изменения названий государств, районов, городов, озер и т. д., поэтому не всегда полностью удавалось придерживаться единообразной схемы.

Для видов с обширными ареалами географическое распространение приведено в том числе с указанием северного предела распространения в разных частях ареала, поскольку это значимо для уточнения распространения всего рода *Stachys* (северная граница рода в Европе и Западной Сибири совпадает с северной границей *S. palustris*, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке она определяется северным пределом распространения *S. aspera* subsp. *baicalensis*).

Stachys L. 1753, Sp. Pl.: 580.

Lectotypus: *S. sylvatica* L. (Green in Hitchcock, Green, 1929: 165; см. Turland et al., 2018: Art. 10.5–7).

Sect. *Stachys*. — *S. sect. Stachydotypus* Dumort. 1827, Fl. Belg.: 45, nom. inval. — *S. sect. Eustachys* Briq. 1897, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4, 3a: 262, nom. inval.

Многолетние травы с ползучими корневищами или с каудексом, без базальной розетки листьев. Стебли простые, реже в верхней части ветвистые, мохнатые или мелко прижато опушенные, очень редко голые. Листья яйцевидно-ланцетовидные, ланцетные или продолговатые, пильчатые или зубчато-пильчатые, на верхушке заостренные, в основании сердцевидные, округлые, усеченные или полусердцевидные, на черешках или почти сидячие. Прицветные листья сходной формы, но более мелкие и чаще цельнокрайные. Парциальные соцветия (4) 6–8 (10)-цветковые, расставленные или сближенные. Прицветники у большинства мелкие, 0.5–1.5 мм, щетинковидные. Цветоножки 1–2 (4) мм дл. Чашечка слабо двугубая, реже б.м. правильная, зубцы почти равные, прямые, очень редко отогнутые, заостренные. Трубка венчика длиннее чашечки, в нижней трети с выступом или без, снабжена кольцом (нектаростегием). Венчик розовый, фиолетовый или сиреневый, белый, исключительно редко — желтый. Тычинки длинные, достигают половины или края верхней губы венчика. Эремы шаровидные, обратнойцевидные, с вентральным ребром или без. $2n = 16, 20, 32, 34, 48, 64, 66, 68, 70, 80, 96, 100, 102, 104$. — Типус: generis lectotypus (*S. sylvatica* L.).

В Старом Свете 37 видов (Европа, Азия, Африка, Макаронезия, Мадагаскар). В Америке более 20 видов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕКЦИЙ

1. Прицветные листья без щетинковидного заострения на верхушке. Нижняя часть трубки венчика с выступом subsect 1. *Stachys*

+ Прицветные листья с щетинковидным заострением на верхушке. Нижняя часть трубки венчика без выступа subsect 2. *Circinatae*

Subject. 1. *Stachys*. — *Stachys* ser. *Sylvaticae* Knorring ex Omelczuk, 1974, Укр. бот. журн. 31, 5: 637, nom. inval. — Subsect. *Sylvaticae* (Knorring ex Omelczuk) R. Bhattacharjee, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 38: 80, nom. inval. — Корневища длинные, ползучие. Прицветные листья без щетинковидного заострения на верхушке. Нижняя часть трубки венчика с выступом. Растения влажных местообитаний. — Типус: generis lectotypus (*S. sylvatica* L.).

В Старом Свете 33 вида. Распространение совпадает с ареалом секции, в Сев. Африке — только в Алжире.

Наша попытка разделить подсекцию *Stachys* на “группу” *Sylvaticae* и “группу” *Palustres* или выделить самостоятельную подсекцию *Palustres* по признакам формы листьев (яйцевидные/ланцетные), длине черешка (длинные/короткие), форме основания листа (сердцевидная/усеченная) оказалась неудачной, поскольку часть видов из Африки (*S. tysonii* Scan, *S. nemorivaga* Briq., *S. obtusifolia* MacOwan, *S. grandifolia* E. Mey. и др.), с о. Мадагаскар (*S. forsythii* Hedge) и из Китая (*S. kouyangensis* (Vaniot) Dunn) имеют промежуточные признаки.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДСЕКЦИИ *STACHYS*

1. Листья продолговатые, ланцетовидные, продолговато-ланцетные, реже широколанцетовидные 2.

+ Листья эллиптические, яйцевидные, продолговато-яйцевидные, треугольно-яйцевидные, треугольные или сердцевидные 9.

2. Нижняя поверхность листьев густо серо войлочной-волосистая 6. *S. oblongifolia*

+ Нижняя поверхность листьев прижато опушенная, волосистая или голая 3.

3. Листья сидячие или почти сидячие 4.

+ Листья на черешках 6.

4. Листья в сухом состоянии почти черного цвета, продолговато-ланцетные, 30(60) мм дл, 3(10) мм шир. 20. *S. nigricans*

+ Листья в сухом состоянии зеленые, темно-зеленые или коричневатые 5.

5. Растения 12–35 см выс.; “мутовки” 6–18-цветковые; растения Мадагаскара . . 31. *S. sphae-rodonta*

+ Растения 15–100 см выс.; “мутовки” 4–8-цветковые; растения Южной Африки . . . 21. *S. sessilis*

6. Стебли простые; листьев 2–3 пары, сосредоточенных внизу стебля; растения Южной Африки 22. *S. simplex*

+ Стебли ветвящиеся, реже простые; листья многочисленные, распределенные по всему стеблю 7.

7 Листья узколинейно-ланцетные, “мутовки” расставленные; растения Анголы . . . 17. *S. gossweileri*

+ Листья продолговатые или продолговато-ланцетные; евразийские и североамериканские растения 8.

8. Стебли густо опушенные длинными, вниз направленными волосками; корневища на конце утолщенные. 1. *S. palustris*

+ Стебли оттопыренно-щетинковидные, прижато опушенные или почти голые; корневища на конце не утолщенные 2. *S. aspera*

9(1). Все растение, включая внутреннюю поверхность чашечки, густоволосистое . . . 7. *S. strictiflora*

+ Растение опушено иначе; внутренняя часть чашечки голая. 10.

10. Корневища не утолщены 11.

+ Корневища утолщены 28.

11. Листья с закругленной верхушкой, на коротких черешках, верхние почти сидячие; растения 20–30 см выс. 23. *S. obtusifolia*

+ Листья на выраженных черешках. 12.

12. Венчик желтый; черешки листьев до 5 см дл. 10. *S. xanthantha*

+ Венчик красноватый или белый. 13.

13. Листья треугольные или продолговато-треугольные 14.

+ Листья иной формы (эллиптические, продолговато-яйцевидные, яйцевидно-сердцевидные), не треугольные 16.

14. Листья треугольные, до 3 см дл.; трубка венчика прямая, длинная 13. *S. kouyangensis*

+ Листья продолговато-треугольные. 15.

15. Стебель опушен вниз направленными волосками, шершавый; листья с редкими щетинками 19. *S. erectiuscula*

+ Стебель железисто-войлочный, листья железисто опушенные 24. *S. tysonii*

16. Листья продолговато-эллиптические или продолговато-яйцевидные 17.

+ Листья яйцевидные или яйцевидно-сердцевидные 20.

17. Листья продолговато-эллиптические . . 18.

+ Листья продолговато-яйцевидные 19.

18. “Мутовки” 8–10-цветковые; венчик белый; растения Анголы и Замбии 18. *S. nemorivaga*

+ “Мутовки” 20–40-цветковые; венчик розовый; растения о. Мадагаскар 33. *S. forsythii*

19. Зубцы чашечки узколанцетовидные; венчик в 2–2.5 раза превышает чашечку. 32. *S. trichophylla*

+ Зубцы чашечки треугольные; венчик в 1.5–2 раза превышает чашечку. 11. *S. taliensis*

20. Листья яйцевидные 21.

+ Листья яйцевидно-сердцевидные 25.

21. Все листья, включая верхние, на черешках 22.

+ Верхние листья сидячие или почти сидячие; зубцы чашечки короткие (2 мм дл.) . . . 25. *S. kuntzei*

22. Листья яйцевидные; “мутовки” сближенные. 16. *S. pyramidalis*

+ Листья широкояйцевидные 23.

23. Зубцы чашечки с широким основанием, отогнутые; листья крупные (до 110 мм дл. и до 75 мм шир.) 27. *S. albiflora*

+ Зубцы чашечки узкие, не отогнутые. . . . 24.

24. Чашечка густо покрыта длинными волосками, зубцы с длинным остроконечием 28. *S. bolusii*

+ Чашечка густо покрыта короткими волосками, зубцы постепенно заостренные . . . 26. *S. grandifolia*

25(20). Соцветия короткие, с 3–5 “мутовками”; венчик в 1.5 раза превышает чашечку 29. *S. reptans*

+ Соцветия длинные, с 6–20 “мутовками” . 26.

26. “Мутовки” 2–6-цветковые; растения о. Мадагаскар. 30. *S. asperata*

+ “Мутовки” 6–8-цветковые; растения Европы, Сев. Африки и Ближнего Востока 27.

27. Листья на верхушке заостренные; трубка венчика длиннее чашечки. 14. *S. sylvatica*

+ Листья на верхушке притупленные; трубка венчика короче чашечки 15. *S. hydrophila*

28(10). Растения почти голые; зубцы чашечки с жестким заострением 5. *S. adulterina*

+ Растения опушенные. 29.

29. Зубцы чашечки линейно-ланцетовидные, отклоненные, на верхушке заостренные 12. *S. pseudophlomis*

+ Зубцы чашечки узкотреугольные, прямые . 30.

30. Растения сильно ветвистые, пушистые; листья сердцевидные 8. *S. arrecta*

+ Растения слабо ветвистые или с простыми стеблями; листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные 31.

31. Венчик белый; зубцы чашечки притупленные, б. м. отклоненные, 3 мм дл. . . 9. *S. geobombycis*

+ Венчик пурпурный или бледно-розовый . . 32.

32. Венчик красный или пурпурный; черешки листьев 3 см дл.; на концах столонов имеются клубни 4. *S. sieboldii*

+ Венчик бледно-розовый; столоны без клубней; листья продолговато-яйцевидные, кверху притупленно-округлые, бархатистые, зеленые 3. *S. komarovii*

1. *S. palustris* L. 1753, Sp. Pl.: 580; Benth. 1848, in DC., Prodr. 12: 470; Knorring 1954, во Фл. СССР, 21: 216; J. Lid et D.T. Lid, 2005, Norsk Flora: 669. — Описан из Европы (“Hab. in Europa ad ripas, inque cultis humidiusculus”). Lectotypus (Hedge, 1990): LINN 736.2 (photo!).

= *S. wolgensis* Vilensky, 1926, Сб. статей и матер. Госплана АССР, 1: 38. — Описан из поймы Б. Иргиза (“Самарская губ., в пойме р. Б. Иргиза... на лугах низкого уровня... азонального Волжского типа... 1919 г.”). Турус: неизвестен.

Протокол не содержит четкого указания, откуда описан вид, эти сведения приведены собирательно из разных частей статьи.

= *S. maeotica* Postr. 1950, Укр. бот. журн. 7, 2: 63. — Описан из Приазовья. Турус: “Таганрог, Миусский лиман, Наталиевская коса, 5 VIII 1946, С. Постригань” (KW — KW000025083, photo!).

На увлажненных и заболоченных местах, сырых лугах, по берегам рек, в предгорьях в лесах в тенистых местах и на опушках до среднего горного пояса, сорное в посевах. — Европа (за исключением некоторых о-вов Атлантики и арктических р-нов, где как сорное или заносное); Кавказ; Зап. Азия: сев. Турция, зап. Иран; Ср. Азия: Казахстан, Кыргызстан (Сев. Тянь-Шань); Сибирь — Зап. Сибирь: Ямало-Ненецкий АО ?заносное, Ханты-Мансийский АО (чаще вдоль рек), Тюменская обл., Томская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский кр., Респ. Алтай; Вост. Сибирь: Красноярский кр. (юг), Респ. Хакасия, Респ. Тыва; Дальн. Восток (заносное в антропогенно измененных местообитаниях): Амурская обл., Хабаровский кр., Сахалинская обл. и Приморский кр.; Китай (Сев.-Зап.: Синьцзян); ?Монголия; Южн. Азия: Индия (?Зап. Гималаи, ?Кашмир). [Сев. Америка (?заносное)].

В Сев. Европе *S. palustris* распространен в естественных местообитаниях в Норвегии почти до полярного круга (чаще вдоль рек), севернее как заносное; в Финляндии — примерно до 64–65° с.ш. В Вост. Европе (в России) встречается в арктических районах также как заносное или сорное на нарушенных местообитаниях в Мурманской обл., Архангельской обл., Коми и на Полярном Урале. В естественных условиях в Карелии доходит примерно до 63° с.ш., в Архангельской обл. единично до 65° (Лампожня) — 66° 11' (Мезень), в Коми до 65° 6' (Усть-Уса). В Зап. Сибири

до 66° 32' (Салехард и Лабытнанги) — вдоль рек в прибрежно-водных нарушенных экотопах и вдоль железных дорог, в Вост. Сибири как заносное(?) по берегам Енисея на север до Нижней Тунгуски (65° с.ш.). На Дальн. Востоке на север до Магаданской обл. заносное(?). В арктических районах Сибири и Дальнего Востока *S. palustris* не встречается.

Полиморфный вид, сильно варьирующий по степени опушения.

Экземпляры с широкими листьями на более длинных черешках, описанные J.E. Smith (1809) из Европы, представляют гибридные формы *S. palustris* с *S. sylvatica* L. (= *S. × ambigua* Sm.) (Wilcock, Jones, 1974).

2. *S. aspera* Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 2: 5; Epl. 1934, Feddes Repert. 80: 70; Krestovsk. 2004, Turczaninowia, 7 (4): 18. ≡ *S. palustris* L. subsp. *aspera* (Michx.) Derv.-Sok. 1975, Бюлл. Моск. о-ва исп. прир. отд. биол. 80, 3: 89, р.р., quoad pl. ex America Sept. — Описан из США (штат ?Южная Каролина) (“In campestribus Carolinae”). Specimina originalia: “*S. aspera* Michaux. Herbarium Richard” (P — P03519391!), “Ameriq. Sept. Michaux” (P — P00743732!).

В гербарии P хранятся 2 гербарных образца (P00743732 и P03519391), которые можно отнести к первоначальному материалу *S. aspera*. Несмотря на то, что ни один из них не имеет оригинальной этикетки, написанной рукой А. Michaux, их характерные особенности идентичны таковым на этикетках других образцов дублетного гербария Michaux, хранящегося в P (ср.: Semple et al., 2020: figs. 1–5). Исходя из сходства общего облика и фенофазы растений, смонтированных на образцах P00743732 и P03519391, мы предполагаем, что это части одного сбора. Отметим, что J.V. Nelson (1981) указал, что в Гербарии P хранится “изотип” *S. aspera*: “...without date, Michaux s.n. (isotype: P!; Photograph of isotype!)” (Nelson, 1981: 109). Очевидно, что Nelson имел в виду образец P00743732, т.к. на нем имеется ярлычок “Isotype”, однако такое цитирование не составляет типификации, поскольку подразумевает, что цитированный образец является дублетом другого образца — собственно “типа”. На данный момент мы воздерживаемся от обозначения лектотипа в надежде найти образец из собственного гербария Michaux, с оригинальной этикеткой, написанной его рукой.

Ключ для определения подвидов *S. aspera*

1. Листья широколанцетные с округлым, реже слегка сердцевидным основанием, со слабым щетинистым опушением или почти голые, на черешках 6–10 мм дл.; чашечка с коротким простым

или головчато-железистым опушением, реже почти голая с. **subsp. japonica**

+ Листья ланцетные, продолговато-ланцетные или линейно-продолговатые 2.

2. Растения обильно опушенные длинными щетинистыми волосками; чашечка покрыта длинными оттопыренными блестящими волосками; венчик 11–12 мм дл. . . . а. **subsp. baicalensis**

+ Растения почти голые или с очень редкими, равномерно рассеянными волосками на верхней поверхности и по жилкам на нижней; чашечка голая или с оттопыренными волосками по жилкам; венчик 13–15 мм дл. б. **subsp. chinensis**

а. **subsp. baicalensis** (Fisch. ex Benth.) Krestovsk. 2004, *Turczaninowia*, 7 (4): 20. ≡ *S. baicalensis* Fisch. ex Benth. 1834, *Labiata. Gen. Spec.*: 543; H.W. Li a. Hedge, 1994, in *Fl. China*, 17: 180. ≡ *S. aspera* var. *baicalensis* (Fisch. ex Benth.) Maxim. 1879, *Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou*, 54, 1: 44. — Описан из Вост. Сибири (“*Hab in Dahuria Fischer, in Sibiria orientali Pallas*”). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “*Dahuria [fl.], Fischer m.[ihi]*” (LE – LE01057481!).

= *S. riederi* Cham. ex Benth. 1831, *Linnaea*, 6: 570; Груб. 1982, *Опр. раст. Монг.*: 272. — Описан с Камчатки (“*Labiata Kamtschaticas quatuor a Riederо acceptas retulit amicissimus Erman...*”). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “*Kamt[schatka]. [fl.], Ried[er]. Hb.Cham[isso]*” (LE – LE01057487!).

На болотах и лугах, на переувлажненных почвах берегов рек, изредка на заброшенных пашнях, до 1700 м над ур. м. — Сибирь — Вост. Сибирь: Красноярский кр. (Байкитский р-н), Респ. Тыва (сев.-вост.), Иркутская обл., Респ. Бурятия, Забайкальский кр.; Респ. Саха (центр, юго-зап., юг); Дальн. Восток: Амурская обл., Хабаровский кр., Магаданская обл., Приморский кр., Сахалинская обл., Камчатский кр. (центр, юг); Монголия (Сев.-Вост.: Хэнтэй, Монгол. Даурия; Центр.: Хангай (вост); Вост.: Прихинганье); Китай (Сев.-Вост.: Хэйлуцзян, Цзилинь, Ляонин; Сев.: Шаньси, Шаньдун, Сев.-Зап.: Шенси; автономн. р-н Внутр. Монг.); Вост. Азия: п-ов Корея, Япония.

Северная граница распространения этого подвида проходит по Красноярскому краю (до 61.5° с. ш.), Прибайкалью, верховьям Лены в Иркутской области (57–58° с.ш.), центральной Якутии (до 60–62° с.ш.), Магаданской области (до 61–62° с.ш.), Хабаровскому краю и Камчатке (до 58° с.ш.) и определяет северную границу рода в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке.

б. **subsp. chinensis** (Bunge ex Benth.) Krestovsk. 2004, *Turczaninowia*, 7 (4): 20. ≡ *S. chinensis* Bunge ex Benth. 1834, *Labiata. Gen. Spec.*: 544; H.W. Li a. Hedge, 1994, in *Fl. China*, 17: 180. ≡ *S. aspera* var. *chinensis* (Bunge ex Benth.) Maxim. 1879, *Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou*, 54, 1: 45. ≡ *S. baicalensis*

Fisch. ex Benth. var. *chinensis* (Bunge ex Benth.) Kom. 1907, *Acta Horti Petrop.* 25: 370. — Описан из Сев. Китая (“*Hab. in China boreali Bunge*”). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “*Chin. Bor., 1833, Bunge*” (K – K000928829 photo!); ?specimen authenticum: “*China Boreal., 1835, Bunge*” (P – P00743616!).

= *S. palustris* var. *hispidula* Regel, 1862, *Mem. Acad. Sci. St. Petersburg.* 4: 119. — Описан с Дальнего Востока (юг Хабаровского края). Lectotypus (Krestovskaya, 2012): “[*Ussuri*] Kotscha-Mündung [1859] [fl.]. P.K. Маак” (LE – LE01057482!).

По берегам рек, на переувлажненных песках, на сырых местах, до 1200 м над ур. м. — Дальн. Восток: Амурская обл., Хабаровский кр., (юг), Приморский кр.; Китай (Сев.-Вост.: Хэйлуцзян, Цзилинь, Ляонин; Сев.: Шаньси, Хэбэй, Сев.-Зап.: Ганьсу, Шенси, автономн. р-н Внутр. Монг.); Вост. Азия: п-ов Корея.

с. **subsp. japonica** (Miq.) Krestovsk. 2004, *Turczaninowia*, 7 (4): 21. ≡ *S. japonica* Miq. 1865, *Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi*, 2: 111; H.W. Li a. Hedge, 1994, in *Fl. China*, 17: 181. ≡ *S. aspera* var. *japonica* (Miq.) Maxim. 1879, *Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou* 54, 1: 45. ≡ *S. baicalensis* Fisch. ex Benth. var. *japonica* (Miq.) Kom. 1907, *Acta Horti Petrop.* 25: 371. — Описан из Японии (“*Ad rivos: Siebold, Buerger. Inu Gama jap.; — in sylvis depressis ubis prope pagum Suso Katogi insulae Nippon legit indefessus Pierot*”). Lectotypus (Ohba et al., 2005): “*Japonia, Siebold*” (L – L0327712!); syntypus: “*In sylvis depressis ubis prope pagum Suso Katogi insulae Nippon*” (L – L0327713!).

По берегам рек, у ключей, до 2300 м над ур. м. — Дальн. Восток: Амурская обл., редко); Китай (Сев.-Вост.: Ляонин; Сев.: Хэбэй, Шаньдун; автономн. р-н Внутр. Монголия; Центр.: Хэнань, Цзянси; Вост.: Цзянсу, Аньхой, Чжецзян, Фуцзянь); Вост. Азия: Япония.

В Японии распространен преимущественно этот подвид.

Типовой подвид распространен в умеренных областях Северной Америки, где встречается на сырых лугах, болотах, по берегам рек и озер. Для него характерны малоцветковые (до 6 цветков) парциальные соцветия (“мутовки”), более короткие зубцы чашечки и более широкие (до 3 см) листья. Мы полагаем, что становление и развитие этого очень полиморфного вида связано с территорией Северной и Восточной Азии, а его проникновение в Северную Америку в прошлом, вероятно, происходило через Берингию. Рассмотрение азиатских подвидов в ранге самостоятельных видов проблематично из-за существования большого числа переходных форм между ними.

3. *S. komarovii* Knorring, 1953, *Not. Syst. (Leningrad)*, 15: 343; Крестовск. 1995, в *Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост.* 7: 343. — Описан с Дальнего Востока. Турус: “Владивостокский округ, Ханкайский рай-

он, село Новая Девица, у края распаханного склона сопки. 4 VII 1928 [цв.], № 696, В. Виршо" (LE – LE01057490!).

На сырых лугах. – Дальн. Восток: Приморский кр. (юг).

4. *S. sieboldii* Miq. 1865, Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi, 2: 112; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 18; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 181. – Описан по садовым образцам из семян, собранных предположительно в Японии ("Collecta in hort. bot. Desimae, probabiliter in Japonia indigena"). Lectotypus (Munro, in sched., 1983; Krestovskaya, hic designatus): "Herb. Lugd.-Batav., Japonia, S[iebold]." (L – L0003830 photo!), isolectotypus: "Herb. Lugd.-Batav., Japonia, Julio, S[iebold]." (L – L0003829 photo!).

Насколько нам удалось выяснить, выбор лектотипа *S. sieboldii* Miq. не был обнаружен Munro, поэтому мы обозначаем его здесь.

= *S. affinis* Bunge, 1833, Mem. Acad. Sci. St. Petersburg. Sav. Etr. 2: 51, non Fresen., 1833. – Описан из Сев. Китая ("Hab. in pratensibus prope Kantai. Fl. Junio mense". Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): "China [borealis]. [fl.] 1831, D[r] Bunge" (LE – LE01043023); isolectotypus: "Ch.[ina] b.[orealis] [fl.], mis. [it] Bunge. Herb. Ledeb." (LE – LE01043022); specimen originale: "Enum. Bor. Chin. 1833, Bunge" (K – K000928834!).

В Гербарии Р нам не удалось найти первоначальный материал *S. affinis*.

= *S. sieboldii* var. *malacotricha* Hand.-Mazz. 1934, Acta Horti Gothob. 9: 83. – Типус: ?

Ключ для определения разновидностей *S. sieboldii*

1. Растения опушенные a. var. *sieboldii*
 - + Растения почти голые. b. var. *glabrescens*
- a. var. *sieboldii*.

На влажных местах, а также как полупогруженное в воде, до 3200 м над ур. м. – Китай (Сев.: Шаньси, Хэбэй, Шаньдун; автономн. р-н Внутр. Монг.; Сев.-Зап.: Синьцзян, Ганьсу, Нинься, Шеньси; Центр.: Цинхай, культивируется в других провинциях); Вост. Азия: Япония.

Пищевое растение, у которого используются корневища с небольшими "клубнями", а растение целиком применяется как лекарственное при простуде и пневмонии (Li, Hedge, 1994).

b. var. *glabrescens* C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 222. – Описана из Китая (пров. Хубэй). Типус: "Hupeh: Tse-kwei, Sienn-nu-fung, 2400 m, T.P. Wang" (PE!).

На холмах, на выс. 2400 м над ур. м. – Китай (Центр.: Хубэй; Юго-Зап.: Сычуань).

5. *S. adulterina* Hemsl. 1890, J. Linn. Soc., Bot. 26: 300; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 20;

H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 182. – Описан из Китая, пров. Хубэй ("Hupeh: Patung district and Kuei (A. Henry!) Herb. Kew"). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): "Prov. Hupeh: Kuei, III 1889 [received], № 6192, A. Henry" (K – K000928831!); syntypi: "China [Hubei]: Patung district; Ichang, II 1887 [received], № 2459, A. Henry" (K – K000928832!); "Patung district; Ichang, V 1888 [received], № 4676, A. Henry" (E – E00284146!, K – K000928830!).

На окраинах садов, на выс. 1800 м над ур. м. – Китай (Центр.: Хубэй; Юго-Зап.: Сычуань).

6. *S. oblongifolia* Wall. ex Benth. 1829, in Wall., Pl. As. Rar. 1: 64; Benth. 1834, Labiat. Gen. Spec.: 545; Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind. 4: 676; T.C. Huang, 1978, Fl. Taiwan, 4: 258; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 181; W.X. Phuonng, 2000, Fl. Vietnam, 2: 158. – Описан из ?Восточной Индии, Бангладеш и Непала ("Hab. in Napalia et Silhet"). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): "[Napalia] Choudagberg [неразборчиво], VI 1821, № 2076-1a [Wall.]" (K – K001115064!), isolectotypus: "EIC [East India Company], Napalia [1821], № 2076-1, Wall." (K – K000898647!), isolectotypi: "Napalia, 1821, № 2076-1, Wall." (LE – LE00016857!, P – P00743677!); syntypus: "Burupa [неразборчиво], V 1821, № 2076-1b [Wall.]" (K – K001115065!); syntypi: "[Bangladesh] EIC, Silhet, № 2076-2 [Wall.]" (K – K000898646!, LE – LE00017860!); ?syntypus: "Silhet, 2706, Wallich. Herbarium Richard" (P – P04332667!).

Лектотип *S. oblongifolia* и синтип № 2076-1b (K001115065) смонтированы на одном гербарном листе. Номер 2706 на образце P04332667, – по-видимому, результат описки.

= *S. modica* Hance, 1882, J. Bot. 20: 292. – Описан из Юго-Зап. и Центр. Китая ("In prov. Szch'uan, a. 1881, leg. E.H. Parker; circa Wu-hu, prov. An-hwei, Maio 1881, coll. Bullock. (Herb. propr. n. 21916).").

Ключ для определения разновидностей *S. oblongifolia*

1. Листья на коротких черешках или сидячие; чашечка колокольчатая; венчик в 2 раза длиннее чашечки, с выступающей трубкой . . . a. var. *oblongifolia*

+ Листья на б.м. длинных черешках; чашечка конусовидно-колокольчатая; венчик слегка превышает чашечку, с трубкой, не выступающей из чашечки b. var. *leptopoda*

a. var. *oblongifolia*.

В бамбуковых лесах, на равнинах, среди кустарников, в тростниковых болотах, во влажных местах на выс. 200–1900 м над ур. м. – Китай (Центр.: Хэнань, Хубэй, Хунань, Цзянси; Вост.: Цзянсу, Аньхой; Южн.: Гуанси, Гуандун; Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань, Гуйчжоу), о-в Тайвань;

Юго-вост. Азия: Вьетнам; Южн. Азия: Индия (вост. — Ассам).

b. **var. leptopoda** (Hayata) C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 222; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 181. ≡ *Stachys leptopoda* Hayata, 1919, Icon. Pl. Formosan, 8: 93. — Описан с о-ва Тайвань (“Hab. Ako: leg. T. Kawakami, April. 1905”).

На сухих песчаных местах, на влажных полях, до выс. 500 м над ур. м. — Китай (Вост.: Фуцзянь, Южн.: Гуанси, Гуандун; Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань), о-в Тайвань; Южн. Азия: Индия (вост.).

7. ***S. strictiflora*** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 220; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 7; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 179. — Описан из Китая, пров. Юньнань. *Typus*: “Yunnan: Feng-ching (Shun-ning), 2100 m, 7 VII 1938, № 16578, T.T. Yu” (PE!).

Ключ для определения разновидностей *S. strictiflora*

1. Зубцы чашечки яйцевидно-ланцетовидные, шиловидно заостренные, явственно отогнутые в сторону. a. **var. strictiflora**

+ Зубцы чашечки яйцевидно-треугольные, заостренные, прямые b. **var. latidens**

a. **var. strictiflora.**

На травянистых склонах, на выс. 2100 м над ур. м. — Китай (Юго-Зап.: Юньнань).

b. **var. latidens** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 221. — Описана из Китая, пров. Юньнань. *Typus*: “Yunnan: Cheng-kang, 3400 m, № 16957, 24 VII 1938, T.T. Yu” (PE!, isotypus E — E00284157!).

На травянистых склонах, на выс. 3400–3500 м над ур. м. — Китай (Юго-Зап.: Юньнань).

8. ***S. arrecta*** L.H. Bailey, 1920, Gentes Herbarium, 1: 43; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 21; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 182. — Описан из Китая, пров. Хубэй. *Isotypus*: “Chikung Shan, border of Hubei and Henan on divide between Chang Jiang (“Yang-tze”) and Hwai He rivers, 32°N, 1500–2500’, 13 VI 1917, L.H. Bailey” (GH — GH00002079 photo!). *Holotypus*: ?

В лесах, тенистых долинах на выс. 1500–2000 м над ур. м. — Китай (Сев.: Шаньси, Хэбэй; Сев.-Зап.: Шенси; Центр.: Хэнань, Хубэй, Хунань; Вост.: Цзянсу, Аньхой, Чжецзян); Вост. Азия: Япония.

9. ***S. geobombycis*** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 222; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 183; Fu et al. 1999, Higher Pl. China, 9: 496. — Описан из Китая, пров. Чжецзян. *Typus*: “Chekiang: Lung-chuan, 19 V 1930, № 495, K.K. Tsoong” (PE!).

Ключ для определения разновидностей *S. geobombycis*

1. Венчик белый, зубцы чашечки треугольно-ланцетные, 3 мм дл., отклоненные . . . b. **var. alba**

+ Венчик красновато-фиолетовый, зубцы чашечки дельтовидные, 1,5 мм дл., прямые

. a. **var. geobombycis**

a. **var. geobombycis.**

На влажных местах, на выс. 200–700 м над ур. м. — Китай (Вост.: Чжецзян, Фуцзянь; Центр.: Хубэй, Хунань, Цзянси; Южн.: Гуанси, Гуандун).

Корневища используются в пищу, а все растение целиком применяется как лекарственное при переломах (Li, Hedge, 1994).

b. **var. alba** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 223. — Описана из Китая, пров. Гуанси. *Typus*: “Kwangsi: Chuan-hsien, № 81946, 12 VI 1937, Z.S. Chung” (PE!).

В широколиственных лесах, на выс. 600 м над ур. м. — Китай (Центр.: Хэнань; Южн.: Гуанси, Гуандун).

10. ***S. xanthantha*** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 224; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 22; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 183. — Описан из Китая, пров. Сычуань. *Typus*: “Szechuan: Nan-chuan, Kin-fu-shan, 2150 m, 18 VI 1957, № 62280, K.F. Li” (KUN!).

= *S. xanthantha* var. *gracilis* C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 225. — Описана из Китая, пров. Сычуань. *Typus*: “Szechuan: Hung-tsih, 2300 m s.m. 13 VII 1959, Szechuan-Expedition” (HK).

Во влажных местах на выс. 1900–2300 м над ур. м. — Китай (Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань).

11. ***S. taliensis*** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 225; H.W. Li, 1977, in Fl. Reip. Pop. Sin. 66, 2: 23; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 183. — Описан из Китая, пров. Юньнань. *Typus*: “Yunnan: Ta-li, 19 VI 1940, № 22978, R.C. Ching” (PE!).

В вечнозеленых и листопадных лесах на выс. 2000 м над ур. м. — Китай (Юго-Зап.: Юньнань).

12. ***S. pseudophlomis*** C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 226; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 183. — Описан из Китая, пров. Сычуань. *Typus*: “Szechuan: Hung-ya, 21 VII 1931, № 361, T.H. Tu” (PE!).

В бамбуковых лесах на выс. 800 м над ур. м. — Китай (Центр.: Хубэй; Юго-Зап.: Сычуань).

13. ***S. kouyangensis*** (Vaniot) Dunn, 1913, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 8: 167; H.W. Li a. Hedge, 1994, in Fl. China, 17: 183; W.X. Phuong, 2000, Fl. Vietnam, 2: 160. ≡ *Lamium kouyangense* Vaniot, 1904, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. ser.3, 14 (183): 175. — Описан из Китая (“Chine, Kouy-Tcheon, environs de Kouy-yang, plaine et montagne, cultures, bord des routes, Bodinier legit, 21 Juillet 1897, et 1 Juin 1898. Herbar Bodinier. n 1700”). *Typus*: ?

= *S. cardiophylla* Prain ex Dunn, 1911, J. Linn. Soc., Bot. 39: 497.

Среди кустарников, в смешанных лесах, на травянистых склонах на выс. 900–3800 м над ур. м. – Китай (Центр.: Хубэй, Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань, Гуйчжоу; Автономная обл. Тибет); Юго-вост. Азия: Мьянма, Вьетнам.

Очень полиморфный вид.

Ключ для определения разновидностей *S. kouyangensis*

1. Зубцы чашечки треугольные, прямые 2.
+ Зубцы чашечки ланцетовидные, слегка отклоненные или отогнутые в сторону 4.
2. Растения шелковисто-волосистые
. **var. villosissima**
+ Растения щетинисто-волосистые. 3.
3. Эремы яйцевидные, 1,2–1,5 мм дл.а
. **var. kouyangensis**
+ Эремы обратнойяйцевидные, 2,5–3 мм дл. **b. var. tuberculata**
4. Зубцы чашечки отогнутые в сторону, листья в основании сердцевидные. **e. var. leptodon**
+ Зубцы чашечки слегка отклоненные, листья в основании клиновидные. . . . **d. var. franchetiana**
a. var. kouyangensis.

На открытых травянистых склонах, среди кустарников, вдоль ручьев, на выс. 900–2800 м над ур. м. – Китай (Центр.: Хубэй, Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань, Гуйчжоу).

b. var. tuberculata (Hand.-Mazz.) C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 227. ≡ *Stachys sieboldii* Miq. var. *tuberculata* Hand.-Mazz. 1939, Acta Horti Gothob. 13: 348. – Описана из Китая. Isotypus: “Yunnan: Lang-ping Hsien, in ravine, 2400 m, 8 IX 1933, № 56065, H.T. Tsai” (PE!). Holotypus: ?

Среди кустарников, в смешанных лесах, на выс. 1600–3200 м над ур. м. – Китай (Юго-Зап.: Юньнань).

c. var. villosissima C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 228. – Описана из Китая, пров. Юньнань. Typus: “[Yunnan] Kunming, Hsi-Shan, prope Kao-Chiao, 1900 m, № 13525, 16 VI 1945, T.N. Liou” (PE!).

На открытых местах, на выс. 1200–1900 м над ур. м. – Китай (Юго-Зап.: Юньнань).

d. var. franchetiana (H. Leveille) C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 228. ≡ *Stachys franchetiana* H. Leveille, 1911, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 9: 246. – Описана из Тибета. Typus: “Thibet oriental, Tongolo, principonte de Kiala, № 727, 1893, J.A. Soulie” (E – E00284145!).

На травянистых склонах, вдоль ручьев, на окраинах полей, на выс. 2400–3800 м над ур. м. – Китай (Юго-Зап.: Сычуань, Юньнань; Автономная обл. Тибет).

e. var. leptodon (Dunn) C.Y. Wu, 1965, Acta Phytotax. Sin. 10, 3: 227. ≡ *Stachys leptodon* Dunn, 1913, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 8: 167. – Описана

из Китая, пров. Юньнань: “Yunnan, Yunnansen, Maire, 88, 182, 1591, 2022”. Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “Yunnan, vicinity of Yun-nansen, XI 1906 [received], № 88, E.E. Maire” (E – E00284149!, isolectotypus: K – K000928836!); syntypi: “Yunnan, vicinity of Yun-nan-sen, №2022, E.E. Maire” (E – E00284151!), “Yunnan, vicinity of Yun-nan-sen, № 182, E.E. Maire” (E – E00284152!).

На травянистых склонах, вдоль ручьев, на выс. 1200–2600 м над ур. м. – Китай (Юго-Зап.: Юньнань, Гуйчжоу).

14. *S. sylvatica* L. 1753, Sp. Pl.: 580; Benth. 1848, in DC., Prodr. 12: 469; Boiss. 1879, Fl. Or. 4: 726; Hook. f. 1885, Fl. Brit. Ind. 4: 676; Кнорр. 1954, во Фл. СССР, 21: 215; Ball. 1972, in Fl. Europ. 3: 154; Fu et al. 1999, Higher Pl. China, 9: 492; J. Lid et D.T. Lid, 2005, Norsk flora: 668. – Описан из Европы (“Habitat in Europae nemoribus umbrosis”). Lectotypus (Press in Jarvis, 1992: 570): “Herb. Clifford: 309, *Stachys* 1” (BM000646043 photo!).

= *S. trapezuntea* Boiss. 1859, Diagn. Pl. Orient., ser. 2, 4: 38.

В тенистых лесах, на опушках, среди кустарников и на высокотравных лугах, в горах до верхнего пояса, изредка как сорное. Европа: Атл., Центр., Вост. (в лесных районах); Южн. Европа – редко; Кавказ (все лесные районы); Зап. Азия: сев. Турция, зап. Иран; Ср. Азия: Казахстан (Джунгария, Тянь-Шань, Алтай), Кыргызстан; Сибирь – Зап. Сибирь: Тюменская обл., Томская обл., Новосибирская обл., Кемеровская обл., Алтайский кр., респ. Алтай); Вост. Сибирь (Хакасия); Китай (Сев.-Зап.: Синьцзян); Южн. Азия: Индия (Зап. Гималаи, Кашмир), Макаронезия (Канарские о-ва).

По сравнению с *S. palustris* северная граница *S. sylvatica* проходит южнее. На севере Скандинавии в арктических районах Норвегии (?заносное) доходит до 68–69° (Salangen: 68°54' с.ш., Tromso: 69°40' с.ш.); в естественных местообитаниях на севере Швеции, Финляндии и Норвегии встречается примерно в 400 км южнее полярного круга, в Карелии доходит до 62° с.ш., в Архангельской области до 62° (Кенозеро и Верхняя Тойма), в Коми до 61°4' (село Ыб; Сыктывкар), далее на восток до Урала и в Зауралье до широты Тобольска 58°11', Тюмени 57°09' и Томска 56°29' с.ш.

15. *S. hydrophila* Boiss. 1853, Diagn. Pl. Orient., ser. 1, 12: 81; Quezel et Santa, 1963, Nouv. Fl. Alger. 2: 815; Mouterde, 1979, Nouv. Fl. Lib. Syrie, 3, 2: 146. – Описан из Сирии (“Hab. in umbrosis ad rivulos et sepes Tripoli Syriae Boiss. (loco la Dervicheri) dicto fl. Junio (Boiss.)”). Syntypi: “Syria, Tripoli, ad ripos fluminis, VI 1846, Boissier” (P – P00743646!, P – P00743647!).

На сайте CGBG (Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève herbarium, <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/chg/in->

dex.php?lang=en), типовой материал по этому виду не представлен.

В тенистых местах, разреженных лесах. — Сев. Африка: Сев. Алжир; Зап. Азия: Сирия (зап.), Ливан.

16. *S. pyramidalis* J.K. Morton, 1962, J. Linn. Soc., Bot. 58, 372: 273; Hutchinson et Dalziel, 1963, in Fl. West Tropic. Afr., ed. 2, 2: 469; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4: 566. — Описан из Нигерии (“Dalziel 104 (K) from Lokoja in Northern Nigeria. Flowering in October”). *Typus* (fragm.): “Northern Nigeria, Lokoja, № 104” (GC — GC00000762°9 photo!).

Сведения о местообитании и экологии вида отсутствуют. — Зап. Африка: Нигерия (сев.). Этот вид известен только из местности Lokoja, откуда он описан.

17. *S. gossweileri* G. Taylor, 1931, J. Bot. 69 (Suppl. 2): 167; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4: 565. — Описан из Анголы. *Typus*: “Angola, Benguella, county of Ganguellas & Ambuellas, № 3549, J. Gossweiler” (K — K0000193105!, *isotypi*: BM — BM000910189! cum dat.: XII 1906; P!).

В тенистых местах. — Юго-Зап. Африка: Ангола.

18. *S. nemorivaga* Briq. 1894, Bot. Jahrb. Syst. 19: 192; Baker, 1900, in Fl. Tropic. Afr. 5: 467; Lebrun et Stork, 1997, in Enum. Pl. Fl. Afr. Trop. 4: 566. — Описан из Анголы (“Angola, Malandsche, im Schatten der Waldbaume (Mechov n. 287 — Nov 1879)”). *Holotypus*: утрачен (B); *neotypus* (Harvey, Demissew, 1994): “Zambia, Mwinilunga District, Matonchi farm in Brachystegia woodland, № 3068, 3 XI 1937, E. Milne-Redhead” (K — K000193106!).

В тенистых местах, в лесах из *Brachystegia*, вдоль полей и по берегам рек на выс. 1200–1330 м над ур. м. — Юго-Зап. Африка: Ангола, Центр. Африка: Демократическая Республика Конго, Южн. Африка: Замбия.

Y. Harvey и S. Demissew (1994) отмечают, что дизъюнкция в распространении вида между Анголой и Замбией связана скорее всего с отсутствием сборов в центральной и западной Анголе. Такая же дизъюнкция по той же причине прослеживается и у других родов губоцветных.

19. *S. erectiuscula* Gürke, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 28: 315; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 357; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 67. — Описан из Южной Африки (“Transvaal: In der Nahe der Stadt Lydenburg Wilms n. 1116, November 1894, fruchtend”). *Typus*: “Transvaal Lydenburg, 1894, № 1116, Wilms” (AMD — AMD0000095 photo!).

На травянистых склонах. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (вост., юго-вост.).

Редкий, малоизученный вид.

20. *S. nigricans* Benth. 1838, in E. Mey., Comm. Pl. Afr. Austr.: 238; id. 1848, in DC., Prodr. 12: 471;

Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 67. — Описан из Южной Африки (“In graminosis a) inter Omtata et Omsamwubo, alt 1000–2000 ped.; b) inter Omsamculo et Omcomas infra 500 ped.”). *Lectotypus* (Codd, 1985: 67): “Natal, between Umzimkulu [Omsamwubo] and Umkomaas Rivers, 1500', № 4729b, Drege” (K!); *isolectotypus*: “Zw. Umsamculo et Omcomas, 1500', 10 III 1832, № 4729b, Drege” (P — P02989969!); *syntypi*: “Port Natal et Afrique meridional, recu 1837, Drege” (G — G00424822 photo!); “a. Cap. [inter Omtata et Omsamwubo, alt 1000–2000'], Drege J.F.” (P — P02989970!, HAL — HAL0115124 photo!).

В горах, среди густой травы (grassland), на местах после пожаров на выс. 1300–1700 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (вост. и юго-вост.), Свазиленд.

21. *S. sessilis* Gürke, 1898, Bot. Jahrb. Syst. 26: 74; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 355; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 68. — Описан из Южной Африки (“Natal, Mtshanga, auf grasigen Hügeln, 630 m, M. Wood, 4806, 13 October 1892, bluhend”). *Lectotypus* (Codd, 1985, “type”): “Natal, Mtshanga, 2000', 13 X 1892, № 4806, J. Medley Wood” (K — K000193150!, *isolectotypi*: E — E00193536!, P!, W!).

В предгорьях, среди густой травы (grassland), на местах после пожаров. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (вост.), Лесото.

Морфологически обособленный вид, характеризующийся длинными прицветниками и трубкой венчика без кольца и выступа (последний признак сближает его с видами из секции *Circinatae* R. Bhattacharjee).

22. *S. simplex* Schltr. 1897, J. Bot. 35: 221; Comp-ton, 1976, Fl. Swaziland: 497; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 68. — Описан из Южной Африки (“In graminosis montium, “Saddleback Mountains”, prope Barberton, 4000–5000', November 1890, E.E. Galpin, № 1006”). *Lectotypus* (Codd, 1985, “holotype”): “Transvaal, Saddleback mtn. Barberton, 4000–5000', № 1006, XI 1890, E. Galpin” (K — K000193151!, *isolectotypi*: PRE — PRE02 37619-0 photo!, NH — NH0007790-0 photo!).

= *S. chrysotrichos* Gürke, 1901, Bot. Jahrb. Syst. 28: 316. — Описан из Южной Африки (“Transvaal, district Lidenburg, zwischen Middelburg und Crocodile-fluss (Wilms n. 1137, December 1883, bluchend”). *Lectotypus* (Codd, 1985, “type”): “Transvaal, distr. Lidenburg, between Middelburg and Crocodile River, № 1137, XII 1883, F. Wilms” (K!, *isolectotypus*: BM — BM000910176!).

= *S. pascuicola* Briq. 1903, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 3: 1086. — Описан из Южной Африки. *Lectotypus* (Codd, 1985, “type”): “Transvaal, “Elandsspruitbergen” (Steenkampsberg), 7600', 3 XII 1893, № 3844, R. Schlechter (K — K000414691!, *isolectotypi*: BM!, W!).

На травянистых склонах, часто подвергающихся пожарам, на каменистых склонах на выс.

1600–2100 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-вост.), Свазиленд.

23. *S. obtusifolia* MacOwan, 1893, Bull. Misc. inform. Kew, 73: 13; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 69, p.p. excl. Tyson 2561. — Описан из Южной Африки (“Hab. in clivis montium circa Clydesdale prope flumen Umzimvubu, Griqualand Orientalis, alt. 2,500 ped. Nov 1884, leg. W. Tyson — Herb. Austr. Afr., № 1298; Baziya, Tambukiland, Baur, № 75”). Lectotypus (Codd, 1985): “Cape, Baziya, Tambukiland, in the grass, 2000', II–III 1885, № 75, R. Baur” (K — K000414692!); syntypus: “In grammosis clivis circa Clydesdale pr[o]pe flum. Umzimvubu, Griqualand East, alt. 2500', XI 1884, № 1298, Tyson” (BM!, K — K000193152!, P!).

На травянистых склонах гор, часто подвергающихся пожарам, на выс. 700–2100 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-вост.).

Редкий вид. Цвет его венчика неизвестен.

24. *S. tysonii* Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 357; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 70. — Описан из Южной Африки (“Griqualand East; mountain slopes near Clydesdale, 2500' 2561, Tyson”). Lectotypus (Codd, 1985, “holotype”): “Cape, Griqualand Orientalis, in clivis circa Clydesdale, 2500', XI 1884, № 2561, Tyson” (K — K000193154!, isolectotypi: BOL, SAM).

На травянистых склонах гор на выс. 1000–2800 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-вост.), Лесото.

25. *S. kuntzei* Gürke, 1898, in Kuntze, Revis. Gen. Pl. 3, 3: 262; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 344; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 58. — Описан из Южной Африки. Lectotypus (Codd, 1985, “type”): “Natal, Van Reenen Kuntze s. n.” (NY); isolectotypus: “Natal, Van Reenen Pass, 1700–1900', s. n., 20 V 1894, Kuntze” (K — K000193122!).

Среди сканированных гербарных образцов на сайте NY (NYBG, 2021) *S. kuntzei* не обнаружен.

= *S. petrogenes* Briq. 1903, Bull. Herb. Boissier, Ser. 2, 3: 1085. — Описан из Южной Африки. Lectotypus (Codd, 1985, “type”): “Natal, Van Reenen, 5800', 4 III 1895, № 6969, R. Schlechter” (PRE: 0238323-0 photo!, isolectotypus: GRA — GRA0002443-0 photo!).

На травянистых склонах среди скал и уступов песчаника на высоте 1300–1750 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-вост., вкл. Калахари), Лесото.

26. *S. grandifolia* E. Mey. ex Benth. 1838, Comm. Pl. Afr. Austr. (Meyer): 239; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 342; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 55. — Описан из Южной Африки. (“a) In dumosis ad fluvium minorem inter Omtata et Omgaziana, b) inter Omsambubo et Cataractam magnam alt. 800–2000 ped.”). Lectotypus (Codd, 1985): “Cape, inter Omtata and Omzim-

vubu Rivers, № 4781a, 1836, Drege” (K — K000193120!, isolectotypus: P!).

На лесных окраинах и вдоль горных ручьев. — Южно-Африканская Республика (центр., юг и вост.), Свазиленд.

Исходя из данных генно-молекулярных исследований (Salmaki et al., 2013), возможно, этот вид близок к секции *Prostratae*: с последней его сближает характер соцветий с малым (3) количеством малоцветковых (4–6) мутовок. Однако по остальным данным морфологии он скорее ближе к видам типовой секции.

27. *S. albiflora* N.E. Br. 1901, Bull. Misc. inform. Kew, 1901: 191; Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 344; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 58. — Описан из Южной Африки. Lectotypus (Codd, 1985, “holotype”): “Natal, Drakensberg, 6000–7000', № 395, I 1895, Evans” (K — K000193123!, isolectotypus: PRE — 0238336-0 photo!).

В сообществах с *Leucosidea sericea* Eckl. et Zeyh. (Rosaceae), на выс. 2000–2200 м над ур. м. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-вост.).

28. *S. bolusii* Skan, 1910, Fl. Cap. 5, 1: 343; Codd, 1985, in Fl. South. Afr. 28, 4: 57. — Описан из Южной Африки. Lectotypus (Codd, 1985): “Cape, Malmesbury div., in sabulosis proper Hopefield et in colle prope Hoeyes Bay et Saldhana Bay, 100–200', № 12809, IX 1905, Bolus” (K — K000193121!, isolectotypus: PRE photo!).

Среди скал. — Южн. Африка: Южно-Африканская Республика (юго-зап.).

Редкий вид.

29. *S. reptans* Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. fam.175: 26. — Описан с о-ва Мадагаскар. Typus: “Env[irons] de Diego-Suarez, foret d'Ambre, ca 800 m, XII 1959 — I 1960, № 32025, H. Humbert” (P — P00541442!, isotypi: E!, K — K000193115!, MO: MO — 391447 photo!, P — P00541443!).

На этикетке голотипа указан номер № 32025, а в протологе, возможно, ошибочно — № 32055.

В тенистых лесах, на увлажненных местах у выходов базальта на выс. 500–1400 м над ур. м. — Мадагаскар (центр.).

Исходя из данных генно-молекулярных исследований (Salmaki et al., 2013), возможно, этот вид близок к секции *Prostratae*, с которой его сближает простертый габитус, соцветия с малым (3–5) количеством мутовок. Однако по остальным данным морфологии он ближе к видам типовой секции.

30. *S. asperata* Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. fam.175: 28. — Описан с о-ва Мадагаскар. Typus: “Massif de Marivorahona au sud-ouest de Manambato (haute Mahavavy du nord, distr. Ambilobe), foret ombrophil sur gneiss, 1750–2244 m, 18–26 III 1951, № 25691, H. Humbert et R. Capuron” (P — P00541458!, isotypi: MO — MO-391446 photo!, P — P00541459!).

В тенистых лесах, на выходах гнейсов в моховых расщелинах на выс. 500–2500 м над ур. м. — Мадагаскар (сев.).

Редкий вид, известный только из нескольких местонахождений.

31. *S. sphaerodonta* Baker, 1883, J. Linn. Soc., Bot. 20: 233; Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. 1: 29. — Описан с о-ва Мадагаскар (“Central Madagascar, Baron, 2127”). Lectotypus (Hedge, 1998, “type”): “Central Madagascar, № 2127, com rev. Baron, Oct. 1882” (K — K000193116!, isolectotypi: P — P00541438!, P00541439!, P00541440!).

В горах, на открытых травянистых участках и на окраинах полей на выс. 1400–2000 м над ур. м. — Мадагаскар (центр.).

32. *S. trichophylla* Baker, 1890, J. Linn. Soc., Bot. 25: 342; Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. fam. 175: 24. — Описан с о-ва Мадагаскар (“Imerina, Baron, 5116”). Lectotypus (I: Hedge, 1998: 24, “holotype”, “№ 5716 [err.]”; II: Krestovskaya, hic designatus): “Chiefly North-West Madagascar [Imerina], № 5116, R. Baron: res’d Sept. 1887” (K — K000193117!), isolectotypus: “Madagascar [Imerina], № 5116, R. Baron: purchased June 1889” (K — K000414651!).

На гербарном листе *S. trichophylla* в Гербарии Кью (K), относящемся к первоначальному материалу, смонтированы 2 экземпляра одного сбора № 5116: K000193117 и K000414651. I. Hedge (1998) процитировал в качестве “голотипа” лист в целом, без указания одного из двух образцов (этикетка “Holotype Specimen 5116” на гербарном листе также располагается между двумя образцами), тем самым фактически осуществив первую ступень лектотипификации. В связи с тем, что образцов два, мы проводим здесь вторую ступень типификации, сужая выбор до одного экземпляра (Turland et al., 2018: Art. 9.17).

Среди эрикоидных зарослей на влажных тенистых скалистых местах и под пологом леса, на выс. 1500–2000 м над ур. м. — Мадагаскар (сев.).

33. *S. forsythii* Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. fam. 175: 30. — Описан с о-ва Мадагаскар. Типус: “Madagascar, Antoetra, ...[неразборчиво] SW replacement de... secondaire a *Philippia* brules en 1955 (Ambositra), 1969, № 3158, P. Morat” (P — P00541453!).

Среди вторичной жестколистной растительности на местах после пожара, 1400 м над ур. м. — Мадагаскар (вост., известен только из locus classicus).

Subsect. 2. *Circinatae* R. Bhattacharjee, 1980, Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh, 38: 80. — *S. sect. Stachyotypus* Dumort. § *Ruderales* Benth. 1834, Labiat. Gen. Spec.: 528, p.p. — Растения без длинных корневищ. Прицветные листья на верхушке с щетинковидным заострением. Нижняя часть трубки венчика без выступа. Растения каменистых местообитаний.

Типус: *S. circinata* L’Hér.

К подсекции отнесены 4 вида, распространенные в Испании и на северо-западе Африки.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ ПОДСЕКЦИИ *CIRCINATAE*

1. Растения зеленоватые, шершавые от волосков 2.

+ Растения серовато-беловатые, волосисто опушенные, не шершавые 3.

2. Соцветие с б.м. расставленными “мутовками”; зубцы чашечки 3–5.5 мм дл.; трубка венчика слегка длиннее чашечки, верхняя губа венчика цельная 1. *S. circinata*

+ Соцветие со сближенными “мутовками”; зубцы чашечки 1.5–4 мм дл., с коротким остроко- нечием; трубка венчика короче чашечки, верхняя губа венчика выемчатая 3. *S. durandiana*

3. Трубка венчика короче чашечки; зубцы чашечки равны 1/3 ее трубки 4. *S. mialhesii*

+ Трубка венчика выдается из чашечки; зубцы чашечки равны половине ее трубки 2. *S. guyoniana*

1 (34). *S. circinata* L’Hér. 1786, Stirp. Nov.: 51, t. 26; Fennane et Tattou, 2005, Flore vasc. Maroc, 1: 272; Morales, 2010, in Fl. Iberica, 12: 219. — Описан из Туниса (“Habitat in Barbaria. Desfontaines... Tunete semina misit amicus Renatus Louiche Desfontaines... Legebat anno praeterito in montibus Zouwans regni Tunetani. Eamdem plantam copiosus observavit hoc anno in Atlante”). ?Типус: icon: L’Hér. 1786, l. c.: fig. 26.

= *S. velutina* Willd. 1814, Enum. Pl. Suppl.: 41. ?Типус: “*S. velutina* (W)” (B — B-W 10878-01 0!).

Вид сильно варьирует по степени опушения растений. В их распространении в Северной Африке нет явной географической приуроченности, и мы принимаем их в ранге разновидностей.

Ключ для определения разновидностей *S. circinata*

1. Растения густо опушенные . . a. var. *circinata*

+ Растения редко и слабо опушенные . . b. var. *zaiana*

a. var. *circinata*.

На известняковых скалах и в расщелинах, до 1550 м над ур. м. — Южн. Европа: Южн. Испания. Сев. Африка: Марокко, Алжир, Тунис.

b. var. *zaiana* (Emberger et Maire) Krestovsk. 2017, Бот. журн. 92, 11: 1532. ≡ *S. circinata* subsp. *zaiana* Emberger et Maire, 1932, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 23: 208. — Описана из Марокко (“Hab. in Imperii maroccani centralis montibus Zaianicis; Moulay Idriss Djorf inter Meknes et Ouldjet Soltane, ad alt. c. 700 m, in umbrosis (Emberger, 1926)”). Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “Morocco, Moulay Idris Djorf, lieux ombrages, 700 m, 7 V 1926, Emberger M.L.” (P — P00083241!, isolectotypi: MPU — MPU002838 photo!, RAB — RAB044651 photo!).

На скалистых местах в нижнем поясе гор. — Южн. Европа: Южн. Испания. Сев. Африка: Марокко, Алжир, Тунис.

2 (35). *S. guyoniana* De Noe ex Batt. et Trab. 1890, Fl. Algerie, 1: 704; Noe, 1859, in Munby, Cat. Pl. Alger: 24, nom. nud.; Quezel et Santa, 1963, Nouv. Fl. Alger. 2: 816. — Описан из Алжира (“Avril-mai, El-Kantara, sud Const.”). Lectotypus (Krestovskaya, 2017): “Pl. d’Algerie, El Kantara (sud de Constantene), IV 1888, Battandier, Trabut” (UPS!, isolectotypus: LD!).

На известняковых склонах, в тенистых местах, под пальмами, редко. — Сев. Африка: Алжир (сев.-вост., горы Орес, горы Ходна [= вост. Тель-Атласа]).

3 (36). *S. durandiana* Coss. 1874, Bull. Soc. Bot. France, 20: 256; Fennane et Tattou, 2005, Flore vasc. Maroc, 1: 272. — Описан из Марокко (“Yuxta Mequinez ab abbate Philippo Durand inventa”). Typus: ?

= *S. grantii* (Batt.) Batt. 1922, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 13: 33.

На глинистых террасах до высоты 650 м над ур. м. — Сев. Африка: Марокко (побережье Атлантики, Средний Атлас).

4 (37). *S. mialhesii* De Noe, 1855, Bull. Soc. Bot. France, 2: 584; Quezel et Santa, 1963, Nouv. Fl. Alger. 2: 816; Dobignar et Chatelain, 2012, Index Fl. Afr. Nord, 4: 334. — Описан из Алжира (“Hab. in provincia Algeriensis locis saxosis prope Milianah, in monte Mouzaiah prope Medeah et in montibus Ain-Telazit prope Blidah”). ?Syntypus: “Algeria, provenant de Milliana, 1 VI 1852” (K!).

В скалистых расщелинах, светлых лесах. — Сев. Африка: Алжир (сев.).

Stachys brachiata Bojer ex Benth., описанный из Мадагаскара, отнесен нами к секции *Stachys* провизорно. В связи с этим мы не включили его в ключ для определения и не присвоили ему номер. Габитуально он имеет некоторое сходство с южноафриканским *S. sessilis* и скорее близок к видам секции *Sylvaticae*.

Stachys brachiata Bojer ex Benth. 1834, Labiat. Gen. Spec.: 547; Hedge, 1998, in Fl. Madagasc. 1: 25. — Описан с о-ва Мадагаскар (“Hab. in Madagascaria Bojer Lyall”). Lectotypus (Hedge, 1998): “Madagas-

car, № 357, Lyall” (K — K000193110!); ?syntypus: “Madagascar, № 3996, Bojer” (M photo!).

= *S. madagascariensis* Briq. 1894, Bull. Herb. Boissier, Ser. 2: 139. — Lectotypus (Krestovskaya, hic designatus): “Central Madagascar, Sud-Betsileo, II 1881, № 3913, J. Hildebrandt” (G — G 00435967 photo!, isolectotypi: K — K000193111!, P — P00541456!, P00541457!).

На гербарном образце *S. madagascariensis*, выbranном нами в качестве лектотипа, имеется определение, сделанное J. Briquet.

В горах, на влажных скалах, а также среди ксерофильной растительности, на выс. 1200–2500 м над ур. м. — Мадагаскар (центр.).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках реализации государственного задания, тема “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”, (№ госрегистрации: АААА-А19-119031290052-1).

Приношу свою искреннюю благодарность Д.В. Гельману (БИН РАН) за ценную информацию, которая помогла в разработке единообразной схемы представления данных по географии. Благодарю А.Е. Грабовскую (БИН РАН) за содействие в поиске публикации по лектотипификации *Stachys japonica*. Особую благодарность выражаю И.В. Соколовой (БИН РАН) за поддержку и помощь в разрешении сложных вопросов типификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bendiksby M., Thorbek L., Scheen A.-C., Lindqvist C., Ryding O. 2011. An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae. — Taxon. 60 (2): 471–484.
<https://doi.org/10.1002/tax.602015>
- Bendiksby M., Salmaki Y., Brauchler C., Ryding O. 2014. The generic position of *Stachys tibetica* Vatke and amalgamation of the genera *Eriophyton* and *Stachyopsis* (Lamiaceae subfam. Lamioideae). — Plant Syst. Evol. 300: 961–971.
<https://doi.org/10.1007/s00606-013-0935-2>
- Benthham G. 1834. Labiatarum genera et species. London. 783 p.
- Benthham G. 1848. Labiatae. — In: De Candolle A.P. Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Pars 12. Parisiis. P. 27–603.
- Bhattacharjee R. 1980. Taxonomic studies in *Stachys* II. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 38 (1): 65–96.
- Boissier E. 1879. *Stachys*. — In: Flora orientalis. Vol. 4(2). Genevae et Basilea. P. 714–749.
- Briquet J. 1897. Labiatae. — In: Engler A.U., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. T. 4. Abt. 3a. Leipzig. S. 183–375.

- CGBG: Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève herbarium (G). 2020.
<https://www.villegge.ch/musinfo/bd/cjb/chg/advanced>
- Codd L.E. 1985. *Stachys* L. — In: Flora of Southern Africa. Vol. 28. Pt 4. Pretoria. P. 51–78.
- [Derviz-Sokolova] Дервиз-Соколова Т.Г. 1975. *Stachys palustris* L. s.l. (систематика и география). — Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 80 (3): 85–93.
- Dumortier B.C.J. 1827. *Florula Belgica, operis majoris prodromus. Tornaci Nerviorum*: J. Casterman. 172 p.
- Epling C. 1934. Preliminary revision of *Stachys*. — *Repert. Sp. Nov. Beih.* 80: 1–75.
- Harvey Y., Demissew S. 1994. *Stachys nemorivaga*: a neglected *Stachys* (Labiatae) from Africa. — *Kew Bull.* 49 (2): 353–358.
<https://doi.org/10.2307/4110272>
- Hedge I.C. 1990. Labiatae. — In: Flora of Pakistan. Vol. 192. Edinburgh. 310 p.
- Hedge I.C. 1998. *Stachys* L. — In: Flore de Madagascar et de Comores. Famille 175 (Labiatae). Paris. P. 21–41.
- Hitchcock A.S., Green M.L. 1929. Standard species of Linnean genera of Phanerogamae (1753–54). — International Botanical Congress, Cambridge (England), 1930: Nomenclature. Proposals by British botanists. London. P. 110–199.
- Jarvis C.E. 1992. Seventy-Two Proposals for the Conservation of Types of Selected Linnean Generic Names, the Report of Subcommittee 3C on the Lectotypification of Linnean Generic Names Author(s). — *Taxon.* 41 (3): 552–583.
- [Krestovskaya] Крестовская Т.В. 2004. Заметка о *Stachys aspera* Michx. (Lamiaceae). — *Turczaninowia.* 7 (4): 18–21.
- [Krestovskaya] Крестовская Т.В. 2006. *Menitskia* — новый род семейства Labiatae. — *Бот. журн.* 91 (12): 1892–1894.
- [Krestovskaya] Крестовская Т.В. 2007. Новая секция рода *Stachys* (Lamiaceae) из Африки. — *Бот. журн.* 92 (2): 285–293.
- [Krestovskaya] Крестовская Т.В. 2012. Типовые образцы сем. Lamiaceae Мартинов Сибири и Российского Дальнего Востока, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE). — *Turczaninowia.* 15 (3): 45–58.
- [Krestovskaya] Крестовская Т.В. 2017. Конспект видов рода *Stachys* (Lamiaceae) Северной Африки. — *Бот. журн.* 102 (11): 1527–1543.
- Li X.-w., Hedge I. 1994. Lamiaceae (Labiatae). Flora of China. Vol. 17. Beijing; St. Louis. P. 50–299.
- Lindquist C., Albert V.A. 2002. Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys* (Lamiaceae). — *Am. J. Bot.* 89: 1709–1724.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.10.1709>
- Nelson J.B. 1981. *Stachys* in southeastern United States. — *Sida.* 9 (2): 104–123.
- Ohba H., Akijama S., Thijsse G. 2005. Miquel's taxa of the vascular plants described from Japan in *Prolusio Florae Japonicae* and some other works. — In: The Botanical Collections: Proceedings of the symposium 'Siebold in the 21st Century' held at the University Museum, the University of Tokyo, in 2003. P. 31–140 (*Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo*, 41).
- [Omel'chuk-M'yakushko, Zinchenko] Омельчук-М'якушко Т.Я., Зинченко Т.В. 1974. До систематики українських чистеців (рід *Stachys* L.). — *Укр. бот. журн.* 31 (5): 636–640.
- Salmaki Y., Zarre S., Ryding O., Lindqvist C., Brauchler C., Heubl G., Barber G., Bendiksby M. 2013. Molecular phylogeny of tribe Stachydeae (Lamiaceae: subfamily Lamioideae). — *Mol. Phylogen. Evol.* 69 (3): 535–551.
<https://doi.org/10.1016/i.ympev.2013.07.024>
- Salmaki Y., Heubl G., Weigend M. 2019. Towards a new classification of tribe Stachydeae (Lamiaceae): naming clades using molecular evidence. — *Bot. Linn. Soc.* 190 (4): 345–358.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz021>
- Scheen A.-C., Bendiksby M., Ryding O., Mathhiesen C., Albert V.A., Lindqvist C. 2010. Molecular phylogenetics, character evolution, and suprageneric classification of Lamioideae (Lamiaceae). — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 97: 191–217.
<https://doi.org/10.3417/2007174>
- Semple J.C., Durand-Andro V., Flament G., Aupic C., Jabbour F. 2020. Typification of *Solidago retrorsa* Michx. (Asteraceae: Astereae). — *Phytoneuron.* 2020-69: 1–8.
- Smith J. E. 1809. *Stachys ambigua* Sm. — In: *English Botany.* London. Vol. 30: t. 2089.
- [Takhtadjan] Тахтаджян А.Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 247 с.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Glashütten: Koeltz Botanical Books.* (Regnum Vegetabile 159).
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Wilcock C.C., Jones B.M.G. 1974. The identification and origin of *Stachys* × *ambigua* Sm. — *Watsonia.* 10: 139–147.

SYNOPSIS OF THE GENUS *STACHYS* SECTION *STACHYS* (LAMIACEAE) IN THE OLD WORLD

T. V. Krestovskaya

Komarov Botanical Institute RAS

Prof. Popov Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia

e-mail: tatyana.krestovskaya@binran.ru, stachys@mail.ru

The article contains a revision of the type section of the genus *Stachys* L. in the Old World. The work is based on morphological data, critical review of the material kept in the most of main European and some Asian Herbaria, on the results of field observations in different regions of Eurasia and on vast taxonomic literature. Phylogenetic evidence known from the literature was also taken into account. The presented information includes main synonyms, type citations, data on ecology and distribution. Identification keys for the species, subspecies and varieties are given. The lectotypes of 11 names are designated: *Stachys adulterina* Hemsl., *S. affinis* Bunge, *S. baicalensis* Fisch. ex Benth., *S. chinensis* Bunge ex Benth., *S. circinata* L'Hér. subsp. *zaiana* Emberger et Maire, *S. leptodon* Dunn, *S. madagascariensis* Briq., *S. oblongifolia* Wall. ex Benth., *S. riederi* Cham. ex Benth., *S. sieboldii* Miq., *S. trichophylla* Baker. The most of species of the type section are perennial herbs with long rhizomes. The description of the section is enlarged, with the following traits specified for the first time: a straight upper lip, the lower lip arranged at 90° from the upper one, the stamens exerted as far as to half of the upper lip or to its edge, and white color of corolla more common for the species from Africa. According to our data the section comprises 37 species classified into 2 subsections: *Stachys* and *Circinatae* R. Bhattacharjee. The most of species of the type subsection are moisture-loving plants, inhabiting damp places, the members of the second subsection are xerophytes growing predominantly in stony places. 16 species occur in Eurasia (3 in Europe, 15 in Asia; 2 species, namely *S. palustris* L. and *S. sylvatica* L., are common to these regions, *S. sylvatica* being widespread predominantly in Europe). 18 species occur in Africa, 5 (?6) in Madagascar and only 1 (*S. sylvatica*) in Macaronesia (Canary Islands). 2 species, namely *S. hydrophila* Boiss. and *S. circinata* L'Hér., are common to Eurasia and Africa. All species from Madagascar are its endemics. *S. brachiata* Bojer ex Benth. is listed, though we are not quite sure that it belongs to the type section. The most species of the type section have quite restricted ranges, except for a widespread *S. aspera* Michx. distributed in Siberia, Far East and East Asian countries, and the above-mentioned *S. palustris*, with its most extensive distribution in the genus *Stachys*: the most part of Eurasia except its arctic and desert areas. The northern limit of the genus *Stachys* range in Eurasia is clarified.

Keywords: Lamiaceae, *Stachys*, section *Stachys*, taxonomy, Old World

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the institutional research project (№ AAAA-A19-119031290052-1.) of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences.

I am sincerely grateful to D.V. Geltman (Komarov Botanical Institute RAS) for a valuable information that helped to develop a uniform scheme of geographical data. I owe thanks to A.E. Grabovskaya (Komarov Botanical Institute RAS) for the help in search of the publication on lectotypification of *Stachys japonica*. Special thanks are due to I.V. Sokolova (Komarov Botanical Institute RAS) for her support and help with resolution of complex aspects of typification.

REFERENCES

- Bendiksby M., Thorbek L., Scheen A.-C., Lindqvist C., Ryding O. 2011. An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae. — *Taxon*. 60 (2): 471–484. <https://doi.org/10.1002/tax.602015>
- Bendiksby M., Salmaki Y., Brauchler C., Ryding O. 2014. The generic position of *Stachys tibetica* Vatke and amalgamation of the genera *Eriophyton* and *Stachyopsis* (Lamiaceae subfam. Lamioideae). — *Plant Syst. Evol.* 300: 961–971. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0935-2>
- Bentham G. 1834. *Labiatarum genera et species*. London. 783 p.
- Bentham G. 1848. *Labiatae*. In: De Candolle A.P. *Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*. Pars. 12. Parisiis. P. 27–603.
- Bhattacharjee R. 1980. *Taxonomic studies in Stachys* II. — *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 38(1): 65–96.
- Boissier E. 1879. *Stachys*. — In: *Flora orientalis*. Vol. 4 (2). Genevae et Basilea. P. 714–749.
- Briquet J. 1897. *Labiatae*. — In: Engler, A. u. Prantl, K. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. T. 4, Abt. 3a. Leipzig. S. 183–375.
- CGBG: Conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève herbarium (G). 2020. <https://www.villege.ch/musinfo/bd/cjb/chg/advanced>
- Codd L.E. 1985. *Stachys* L. In: *Flora of Southern Africa*. Vol. 28. Pt 4. Pretoria. P. 51–78.
- Derviz-Sokolova T.G. 1975. *Stachys palustris* L. s. l. (systematics and geography). *Byull. Mosk. Obsch. Ispyt. Priр., Biol.* 80(3): 85–93 (In Russ.).

- Dumortier B.C. J. 1827. *Florula Belgica, operis majoris prodromus*. Tornaci Nerviorum: J. Casterman. 172 p.
- Epling C. 1934. Preliminary revision of *Stachys*. — *Repert. Sp. Nov. Beih.* 80: 1–75.
- Harvey Y., Demissew S. 1994. *Stachys nemorivaga*: A Neglected *Stachys* (Labiatae) from Africa.— *Kew Bull.* 49 (2): 353–358.
<https://doi.org/10.2307/4110272>
- Hedge I.C. 1990. Labiatae. — In: Ali S. I., Nasir Y. J. (eds.), *Flora of Pakistan*. Vol. 192. Edinburgh. 310 p.
- Hedge I.C. 1998. *Stachys* L. — In: *Flore de Madagascar et de Comores. Famille 175 (Labiatae)*. Paris. P. 21–41.
- Hitchcock A.S., Green M.L. 1929. Standard-species of Linnean genera of Phanerogamae (1753–54). — In: *International Botanical Congress, Cambridge (England), 1930: Nomenclature. Proposals by British botanists*. London. P. 111–199.
- Jarvis C.E. 1992. Seventy-Two Proposals for the Conservation of Types of Selected Linnean Generic Names, the Report of Subcommittee 3C on the Lectotypification of Linnean Generic Names Author(s). — *Taxon.* 41 (3): 552–583.
- Krestovskaya T.V. 2004. Note on *Stachys aspera* Michx. (Lamiaceae). — *Turczaninowia.* 7 (4): 18–21 (In Russ.).
- Krestovskaya T.V. 2006. *Menitskia* — a new genus of the Labiatae family. — *Bot. Zhurn.* 91 (12): 1892–1894 (In Russ.).
- Krestovskaya T.V. 2007. A new section of the genus *Stachys* (Lamiaceae) from Africa. — *Bot. Zhurn.* 92 (2): 285–293 (In Russ.).
- Krestovskaya T.V. 2012. Type specimens of the Siberian and Russian Far Eastern taxa of Lamiaceae Martinov kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). — *Turczaninowia.* 15 (3): 45–58 (In Russ.).
- Krestovskaya T.V. 2017. Synopsis of the genus *Stachys* (Lamiaceae) of North Africa. — *Bot. Zhurn.* 102 (11): 1527–1543 (In Russ.).
- Li H.W., Hedge I.C. 1994. Lamiaceae (Labiatae). *Flora of China*. Vol. 17. Beijing; St. Louis. P. 50–299.
- Lindquist C., Albert V.A. 2002. Origin of the Hawaiian endemic mints within North American *Stachys* (Lamiaceae). — *Am. J. Bot.* 89: 1709–1724.
<https://doi.org/10.3732/ajb.89.10.1709>
- Nelson J. B. 1981. *Stachys* in southeastern United States. — *Sida.* 9 (2): 104–123.
- NYBG: New York Botanical Garden (NY). 2021.
<http://sweetgum.nybg.org/science/vh/> (Accessed 25.01.2021).
- Ohba H., Akiyama S., Thijsse G. 2005. Miquel's taxa of the vascular plants described from Japan in *Prolusio Florae Japonicae* and some other works. — In: *The Botanical Collections: Proceedings of the symposium 'Siebold in the 21st Century' held at the University Museum, the University of Tokyo, in 2003*. P. 31–140. (*Bull. Univ. Mus. Univ. Tokyo*, 41).
- Omel'chuk-M'yakushko T.Ja., Sinchenko T.V. Do sistematiki ukrains'kih chistezov (rid *Stachys* L.). — *Ukr. Bot. Zhurn.* 31 (5): 636–640 (In Ukr.).
- Salmaki Y., Zarre S., Ryding O., Lindqvist C., Brauchler C., Heubl G., Barber G., Bendiksby M. 2013. Molecular phylogeny of tribe Stachydeae (Lamiaceae: subfamily Lamioideae). — *Mol. Phylogen. Evol.* 69 (3): 535–551.
<https://doi.org/10.1016/i.ymp.2013.07.024>
- Salmaki Y., Heubl G., Weigend M. 2019. Towards a new classification of tribe Stachydeae (Lamiaceae): naming clades using molecular evidence. — *Bot. Journ. Linn. Soc.* 190 (4): 345–358.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz021n>
- Scheen A.-C., Bendiksby M., Ryding O., Mathhiesen C., Albert V.A., Lindqvist C. 2010. Molecular phylogenetics, character evolution, and suprageneric classification of Lamioideae (Lamiaceae). — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 97: 191–217.
<https://doi.org/10.3417/2007174>
- Semple J.C., Durand-Andro V., Flament G., Aupic C., Jabbour F. 2020. Typification of *Solidago retrorsa* Michx. (Asteraceae: Astereae). — *Phytoneuron.* 2020-69: 1–8.
- Smith J.E. 1809. *Stachys ambigua* Sm. — In: *English Botany*. Vol. 30. London. t. 2089.
- Takhtajan A.L. 1978. *The floristic regions of the world*. Leningrad. 247 p. (In Russ.).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books (Regnum Vegetabile 159).
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Wilcock C.C., Jones B.M.G. 1974. The identification and origin of *Stachys* × *ambigua* Sm. — *Watsonia.* 10: 139–147.

ШТРИХИ К ПОРТРЕТУ МИХАИЛА ВАСИЛЬЕВИЧА МАРКОВА. К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ (1900–1981)

© 2021 г. М. В. Марков

*Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская ул., 1/1, Москва, 119435, Россия
e-mail: markovsmail@gmail.com*

Поступила в редакцию 17.12.2020 г.
После доработки 05.02.2021 г.
Принята к публикации 16.02.2021 г.

DOI: 10.31857/S0006813621060089

27 ноября 2020 г. исполнилось 120 лет со дня рождения моего деда — известного ботаника Михаила Васильевича Маркова.

Желание написать мои воспоминания о Михаиле Васильевиче Маркове к 120-летию со дня его рождения побудило самолестное ощущение себя потомственным ботаником, стремление поделиться впечатлениями, еще живущими в моей памяти. Отчетливо осознавая неизбежность субъективизма в моей оценке пережитых вместе с Михаилом Васильевичем времен и событий, я полагаюсь все же и на достаточную объективность, когда опираюсь в своем рассказе на мнение о нем других людей, обладавших знаниями и опытом, подкрепляющими объективность, докторов биологических наук Б.М. Миркина, Ю.З. Кулагина., В.В. Туганова, Т.А. Терехиной. Но в отличие от того что знали, знают и помнят другие люди, я имел возможность наблюдать деда и в семейной обстановке, и в качестве преподавателя, учителя, которого я мог видеть как в аудитории, так и в полевой экспедиционной работе и который во многом повлиял на мою собственную судьбу и деятельность.

Поскольку деятельность моего деда уже была по основным вехам очень основательно охарактеризована на страницах “Ботанического журнала” в статье, посвященной 60-летнему юбилею, его ученицей Натальей Михайловной Куликовой, мне представляется логичным затронуть моим сообщением период жизни Михаила Васильевича после 1960 года, т.е. с того момента, когда я и сам стал лучше понимать важность его научных ботанических достижений.

К 2000 году (к столетнему юбилею Михаила Васильевича Маркова) был приурочен выпуск 10 номера двуязычного журнала “Казань”, и его главный редактор, мой школьный друг и одноклассник Юрий Балашов, опубликовал под руб-

рикой “Два века Казанского университета” материал “Дорогие имена”: собственную статью и десять статей, подготовленных учениками и коллегами Михаила Васильевича и иллюстрированных любительскими, но хорошими фотографиями. Часть материалов из этих статей я привожу в настоящей статье.

Коммунистом Михаил Васильевич был (не будучи при этом воинствующим атеистом), весьма фанатичным. Единственный известный мне компромисс, на который решился дед, питая слабость к сладкому, а нам, внукам, эта слабость очень даже импонировала, это приготовление куличей и творожной массы, именуемой попросту пасхой, на вполне советский праздник 1 мая.

Но честно и бескомпромиссно писать во всех автобиографиях о том, что совсем непродолжительное время, но служил он в белой армии (ухаживал за ранеными в госпитале) надо было иметь определенную смелость — времена-то были, ой, какие непростые.

Блестящая школа, пройденная Михаилом Васильевичем в гимназии, которую он окончил с золотой медалью, дала ему исключительно хорошие по тем временам знания. Со временем он стал одним из ведущих геоботаников страны.

Но в эти же годы ботаническая наука становится ареной ожесточенной идеологической борьбы. Господствующим мировоззрением становится упрощенный ламаркизм, замаскированный дарвинизмом. Позже это направление получило название лысенкизм. Сколько биологов пострадало в это время! Это не только Н.И. Вавилов, А.Р. Жебрак, Г.Д. Карпеченко, Д.А. Сабинин, их единомышленники и сторонники, но и вся прогрессивная часть биологов.

Трудно пришлось таким принципиальным людям, как Михаил Васильевич, и он всеми сила-

ми старался уходить от открытой конфронтации, занимаясь проблемой взаимоотношения леса и степи в пределах Закамья Татарии. Но совсем уйти от горячих дискуссий было невозможно, и потому в работах М.В. Маркова мы находим осторожное несогласие с догматизмом Лысенко и его приверженцев. Последнее было лишь формой своеобразной самозащиты, в отличие от многих биологов-марксистов того времени Михаил Васильевич сохранил себя как подлинный ученый, и его совесть осталась незапятнанной.

Я сам родился в 1951 году в Башкирии – в городе Янауле, где мама и папа работали школьными учителями после окончания филфака Казанского университета. В двухмесячном возрасте вместе с родителями переехал в Казань, и там меня воспитывали, не отдавая в детский сад.

Ежегодно летом мы отдыхали на даче. Меня вывозили чаще всего либо на университетскую биостанцию, где проходили летнюю практику студенты биологи, либо на дачу, которую снимали, как правило, недалеко от биостанции. Поначалу ходили до биостанции от железнодорожной станции “Обсерватория” пешком, двигаясь вдоль облесенной “горы” – на деле надпойменной террасы Волги. Почти не помню старую Волгу до затопления. Только отдельные картинки-эпизоды, которые, как правило, связаны с рыбалкой – самым сильным моим увлечением с детства. Интерес к биологии, а точнее, к животным и растениям, которые меня окружали на даче, возник именно в раннем детстве как-то органично, сам собой, а уж потом, позже, развивался во многом благодаря отцу. Поначалу этот интерес подкреплялся красотой и необычностью окружавшей меня природы, а иногда и просто азартом. Как я уже говорил, с самых малых лет я был страстным рыболовом, унаследовав это отношение к рыбалке от отца, но – в еще большей степени – от деда. Дед из-за своей всегдашней занятости имел возможность рыбачить крайне редко, но проявлял на рыбалке высшую степень удовольствия. Иногда (еще реже) его увлеченность вознаграждалась. Однажды он поймал за глаз очень крупного карася. И хоть подшучивали потом над ним и объясняли, что карась-де просто хотел посмотреть, кто это там рыбачит, и потому попался случайно, дед встречал эти шутки с полнейшей невозмутимостью. Позднее, когда я вывозил деда на рыбалку, он уже не имел необходимой ловкости (отчасти из-за очень сильной близорукости), но имел обыкновение теоретизировать: “Рыбу надо подсечь, а потом плавно вываживать”. Тщетно я пытался доказать ему, что между этими двумя операциями нельзя допускать провисания лески – именно в этот момент уже подцепленные им рыбы обычно сходили, – совладать с его теоретиче-

скими познаниями не было шансов. Вне зависимости от результатов рыбалки на вопрос, какую он поймал рыбу, дед всегда настолько широко разводил руки, что обязательно отодвигал одной рукой задавшего вопрос собеседника. Полагая, что таким образом можно выработать у себя терпеливость, Михаил Васильевич никогда не разрезал веревок, связанных узлами, а терпеливо развязывал их и в воспитательных целях демонстрировал этот процесс мне.

В качестве регулярного домашнего развлечения у нас практиковалась стрельба по бумажным мишеням из пневматической винтовки, приобретенной еще в 50-е годы. Дед учил меня стрелять из положения лежа. Сам он, несмотря на плохое зрение, стрелял довольно хорошо. Учил меня дед и игре в шахматы, а в школьный период у нас даже проводился семейный турнир. Первое место обычно занимал отец, а второе дед. Думал он в процессе игры очень капитально, долго. Когда я начал играть немного посильнее и деду стало труднее со мной справиться, турниры прекратились. Бабушка, заметив, как краснеет от напряжения дед, обдумывающий свой очередной ход, запретила нам играть, из-за беспокойства за дедушкино здоровье.

У дедушки было двое братьев, и они часто приходили к нам со своими семьями. По таким случаям устраивали застолья, в ходе которых звучало много песен. Пели на голоса и с большим увлечением. Особенно часто, иногда под балалайку или гитару, звучали народные и старые студенческие песни, и тогда Михаил Васильевич солировал, а братья его, да и все остальные участники застолья, включая меня, ему подпевали. Позже выяснилось, что и в ботанических экспедициях, организованных моим дедом, пение тоже было абсолютно необходимым атрибутом.

Принимая во внимание мой интерес к биологии, немало сил отдал дед, развивая у меня способности к рисованию. Необходимость уметь рисовать, которую для биолога-ботаника считал неоспоримой, Михаил Васильевич внушал мне с детства, причем подразумевалось не только умение рисовать растения или иные биологические объекты – дома мы рисовали с ним по воскресеньям фрагменты интерьера нашей квартиры или натюрморты, работая либо карандашом, либо акварелью с натуры. Сам он рисовал для непрофессионала очень неплохо.

Впоследствии умение рисовать мне очень пригодилось, когда дед попросил меня подготовить иллюстрации к его учебнику агрофитоценологии. Для своего же учебника геоботаники, изданного в 1962 году, он все иллюстрации готовил сам. Вообще самостоятельность в проведении ботанических исследований, постановке экспериментов и изобретении для них нехитрых приспособлений,

а также обчете статистических параметров Михаил Васильевич придавал очень большое значение.

К биологии меня пытались приобщать, заставляя делать дома иллюстрированные доклады. В качестве темы обычно выбирались особенности жизни какого-либо животного — птицы, ящерицы и т.п., — которые надо было изложить, снабдив собственноручно приготовленными иллюстрациями. Но о растениях тогда не было и речи — дед в то время моим биологическим воспитанием не занимался совсем. Он только приложил старания к преобразованию восьмилетней школы, где я учился, в десятилетку, добившись введения для нашего класса биологической специализации с посещением ряда аудиторных занятий в Казанском университете и летней учебной практики на биологической станции.

Только при поступлении в университет дедушка проявил свойственную ему командную волю — в том, чтобы я пошел на зоологию и речи быть не могло, хотя, как водится у мальчишек, животные интересовали меня больше. Я довольно спокойно воспринял дедовский нажим на том этапе и, надо сказать, никогда потом не сожалел о выборе ботанической специализации.

Михаил Васильевич читал нашему курсу “Общую ботанику”, делал это, на мой взгляд, не слишком захватывающе, но сам увлекался, много рисовал на доске, хотя и не старался сильно адаптировать и таким образом популяризовать ботаническую науку. Он всегда приходил на занятия с коробочкой цветных мелков. Вслед за логичным и, подчас, изрядно эмоциональным изложением материала вся доска покрывалась разноцветными рисунками и схемами. И сложный, избыточный новыми терминами материал становился понятнее и оставался в памяти надолго.

На экзамене, который он принимал у меня публично в присутствии ребят из нашей группы, дедушка устроил мне настоящую экзекуцию, задал уйму вопросов, после чего спросил мнение почтенной публики (моих однокашников, сидящих и ждущих своей очереди отвечать) относительно заслуженной мною оценки.

Большой опыт геоботанических исследований и чтения курса “Общая геоботаника” на кафедре университета к началу 1950-х годов привел Михаила Васильевича к мысли о необходимости написания учебника. Владимир Николаевич Сукачев, с которым он вел активную переписку, горячо поддержал эту идею.

Из письма, датированного 25 ноября 1951 года.

“Как у Вас идет написание учебника по геоботанике? Зная Ваши прекрасные работы, я уверен, что Вы дадите нашей ботанической молодежи

очень хороший учебник, в котором имеется такая большая потребность. Очень желателен его скорейший выход в свет”.

Из письма, датированного 20 апреля 1959 г.

“Дорогой Михаил Васильевич! От всего сердца приветствую Вас с написанием “Общей геоботаники”! Конечно, я с удовольствием прочту Вашу рукопись. Поэтому, как только сможете, присылайте ее мне. Ввиду важности скорейшего выхода в свет Вашей книги я не задержу ее у себя и постараюсь ее быстро прочесть. План Вашей книги я считаю вполне правильным. Крепко жму Вашу руку и шлю наилучшие пожелания. Ваш В. Сукачев”.

Учебник (Учебное пособие для государственных университетов и пед. институтов СССР) “Общая геоботаника”, изданный в издательстве Высшая школа в 1962 году, Михаил Васильевич писал очень тщательно, если не сказать скрупулезно, работая над ним как дома (нам внукам запрещали шуметь, поясняя, что дедушка пишет учебник), так и в университете, что явствует из воспоминаний Б.М. Миркина — выпускника кафедры ботаники Казанского университета 1959 г.

“Несмотря на то, что Михаил Васильевич был руководителем моей дипломной работы, мне так и не довелось быть вместе с ним в экспедиции. Большую часть периода нашего обучения шеф отдал ректорату, где ежедневно прятался за табличкой: “Проректор по научной работе. Прием от...”.

Видели в это время Михаила Васильевича мы часто, но наши встречи были коротки. Мы фактически жили на кафедре и после занятий оставались допоздна: разбирали свои материалы, слушали музыку, устраивали чай... Ежедневно Михаил Васильевич совершал обход помещений кафедры и, войдя к нам, спрашивал: “Ну как?”, мы, переминяясь с ноги на ногу, сообщали: “Разбираем корневича по видам”. Ответ был стереотипным: “Валяйте, валяйте”, — и мы слышали затухающие энергичные шаги. Марков уходил в кабинет заведующего и допоздна писал свой учебник”.

По мнению Н.М. Куликовой, характерной чертой Михаила Васильевича было бескорыстие. Даже когда он подготовил рукопись учебника “Общая геоботаника”, на которую была затрачена масса труда, да и потребовались немалые финансовые расходы, он отказался от гонорара — около пятнадцати тысяч рублей.

Две другие ученицы, А.С. Казанцева и Т.Н. Добрецова, пишут, что Михаил Васильевич был очень внимательным, добрым, отзывчивым и веселым человеком. Об этом знали все — и студенты, и его коллеги. Когда кому-то из студентов нужно было поехать на конференцию в другой город, а средств для этого не было, бухгалтерия и

тогда сэкономила на всем, Михаил Васильевич тут же выкладывал нужную сумму и с улыбкой желал начинающему ученому доброго пути и успехов. Пытаться возратить ему эти деньги было абсолютно бесполезно.

В экспедициях каждый член отряда получал полевое довольствие. Начальнику экспедиции полагалась самая солидная сумма. Михаил Васильевич никогда не брал эти деньги себе, все они расходовались на общие нужды экспедиции.

К Михаилу Васильевичу часто приезжали на консультации и стажировку ботаники из разных уголков нашей страны и из социалистических стран – Болгарии (Иван Николов Пенев), Германской демократической республики (Э. Манн) и др. В Польше учебник “Агрофитоценология” был переведен на польский язык и издан в Варшаве. Михаил Васильевич вел обширную переписку с отечественными и зарубежными ботаниками. И даже из той немногочисленной корреспонденции, которой мы располагаем, видно, какой вклад вносил он в развитие геоботаники как науки.

Михаил Васильевич обладал большим организаторским талантом. Он был постоянным членом оргкомитетов многочисленных Всесоюзных конференций, проводимых кафедрой, редактором и членом редколлегий местных и центральных изданий. Студенты и сотрудники университета знали его не только как заведующего кафедрой и отличного лектора, но и как декана, проректора по научной работе. И на этих постах Михаил Васильевич был строгим, принципиальным и требовательным руководителем.

Тесные творческие и человеческие контакты более полувека связывали Михаила Васильевича и Тихона Александровича Работнова. Из всей большой переписки достаточно привести выдержку только из одного письма, присланного Тихоном Александровичем к семидесятилетнему юбилею его коллеги М.В. Маркова.

“Дорогой Михаил Васильевич!

В Ваших работах содержался ценнейший фактический материал и в то же время много важных теоретических положений. Уже работы по изучению растительности Татарии и по изучению лугов обеспечили Вам видное место в Советской геоботанике. Однако Вы пошли дальше и за последнее десятилетие своими исследованиями и своей научно-организационной деятельностью содействовали развитию двух очень важных в теоретическом и прикладном отношении направлений – экспериментальной геоботаники и агрофитоценологии. Я был свидетелем как совещания, организованные Вами или организованные по Вашей инициативе, способствовали повыше-

нию Вашего авторитета, не только среди ботаников, но и среди агрономов. Для многих Вы стали учителем и постоянным консультантом.

Вы можете чувствовать себя счастливым, поскольку тот большой труд, который Вы вложили в научную, педагогическую и научно-организационную работу, дал превосходные результаты. Вы по праву занимаете одно из ведущих мест среди геоботаников СССР. Судя по тому, как Вы работали в последние годы, есть все основания надеяться на успех Вашей будущей деятельности.

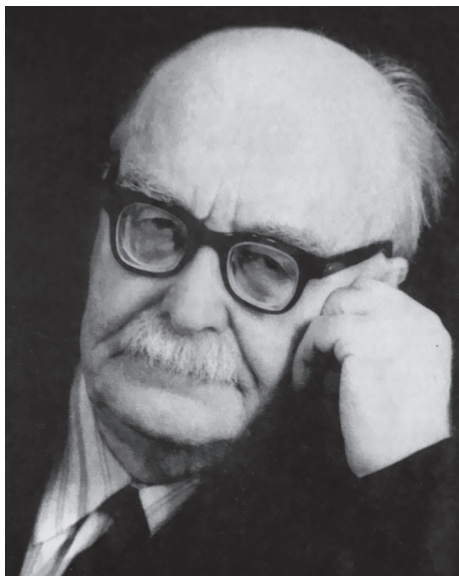
Я широко использую Ваши работы в курсах “геоботаника” и “луговедение”, которые я читаю в МГУ.

Приветствую Вас в связи с Вашим семидесятилетием, от всей души желаю Вам в течение долгих лет сохранить свойственные Вам энергию, энтузиазм и стремление развивать науку в связи с практикой. Желаю Вам новых больших успехов, здоровья, радостной жизни. Ваш Т. Работнов”.

Прекрасной школой специализации, судя по отзывам участников, были семинары Михаила Васильевича. Они проводились в форме дискуссий по самым актуальным вопросам геоботаники. На них мы не только входили в круг серьезных научных проблем, но и учились думать, отстаивать свою точку зрения. Очень точно атмосферу этих семинаров передает Б.М. Миркин, выпускник 1959 года, впоследствии доктор биологических наук, профессор Башкирского университета: “На спецсеминаре Марков заявлял: критикуйте меня! И мы критиковали. И он спорил на полном серьезе. Эта терпимость к инакомыслию, умение разделить научную дискуссию и личные отношения до сих пор вызывают у меня восхищение. Михаил Васильевич научил нас мыслить, искать, спорить и никогда не идти на сделку с совестью в научной дискуссии.

Как истинный педагог и воспитатель, Михаил Васильевич был глубоко убежден в силе личного примера. А личный пример он подавал во всем: будь то продумывание методики эксперимента, закладка опыта, обработка результатов исследований или экспедиционная работа. До 1970 года Михаил Васильевич – бессменный руководитель и душа всех экспедиций кафедры, экспедиций, в которых всегда царила деловая, дружеская атмосфера. Они были отличной школой для молодых исследователей. Ему было уже около семидесяти, а он продолжал ездить с экспедициями по полям. Иногда на открытой грузовой машине приходилось трястись по ухабам километров двести.

В таком случае, приезжая на место, ты только и думаешь, как хоть немного передохнуть. Но смотришь, – Михаил Васильевич вешает на плечо полевую сумку и уже шагает в сторону поля.



Михаил Васильевич Марков. 1980 г.
Mikhail Vasilyevich Markov. 1980.

Во время моей студенческой летней практики на биостанции Михаил Васильевич сильно интересовался, как углубляются мои знания местной флоры, но всегда охотно помогал, называя растения, о которых я его спрашивал. Не могу забыть, с какой нежностью в голосе он назвал мне принесенное мною крохотное растение из лютиковых — мышехвостник маленький. Поднеся его буквально к своему носу по причине очень сильной близорукости (минус 12), дед выдал название по латыни — *Myosurus minimus*. В его голосе и интонации звучала такая неподдельная любовь к растению, что это поразило меня до глубины души. С того момента я знал, как можно отличить настоящего ботаника от человека, занимающегося ботаникой из конъюнктурных соображений, ради карьеры. И, может быть, именно с этого момента у меня у самого окреп интерес к однолетним растениям, плодоносящим иногда даже при самых миниатюрных размерах, способных вызвать умиление.

В качестве объекта для моей научной студенческой работы он сначала дал мне ярутку полевую — растение с относительно крупными семенами, с которыми я в основном и проводил опыты. Именно от дедушки впервые я узнал о необходимости статистической обработки данных и от него получил первые наставления по применению статистики. Доводилось считать и на счетах, и на арифмометре, но считать обязательно, чтобы ощутить всю сладость достоверности выявленных подчас различий. Позднее яруткой дед стал заниматься сам, а мне предложил изучать пастушью сумку. Проводимые в то время агрофитоценологические экспедиции — маршрутные об-



Михаил Васильевич в экспедиции со студентами.
1971 г.
Mikhail Vasilyevich on an expedition with students. 1971.

следования территории республики — давали некоторый материал по этому виду. В экспедициях дед был предельно аскетичен и суров, создавая подчас ненужные сложности с целью их “успешного преодоления”. Помню, как в экспедициях все время страшно хотелось есть — полупоходной пищи, которую нам варили нанятые хозяйки в деревнях, явно не хватало “испорченному цивилизованной домашней пищей” юношескому организму. Деду до этого решительно не было никакого дела. Помню, бабушка, в основном поддерживавшая деду в его аскетизме, в одной из таких экспедиций почувствовала ко мне жалость и сводила в сельскую столовую. Первым, кого мы увидели с ней в столовой, был наш шофер, тайком пробравшийся туда, чтобы второй раз за день пообедать.

После окончания университета я по настоянию деду поступил в целевую аспирантуру в Московский университет на кафедру геоботаники под руководством Т.А. Работнова. Там мне очень приятно было узнать, с каким глубоким уважением относятся многие известные ботаники к моему деду. Я даже испытывал известную неловкость из-за того, что к оценке моих научных достижений стали относиться по особой мерке, отталкиваясь от дедовского стандарта. Открытку из ВАКа о присуждении мне степени кандидата биологических наук я получил из рук деду.

В экспедиции, которые были организованы как в научных, так и в учебных целях, Михаил Васильевич ездил регулярно до 70-летнего возраста. Он настолько вовлек меня в этот процесс, что и я до сих пор, в свои неполные 70 лет, ежегодно осуществляю экспедиционную ботаническую дея-

тельность и, побывав во многих регионах России от Полярно-альпийского ботанического сада до Камчатки, пока не вижу повода от нее отказываться.

Никогда я не слышал от деда жесткой критики в адрес кого-либо из ботаников. К своей роли одного из основателей агрофитоценологии он относился очень спокойно, никогда ее не переоценивал, да и не считал главным своим достижением.

Именно поэтому я с большим недоумением отношусь к запоздалым “резковатым с удальцей” выпадам ряда фитоценологов в адрес агрофитоценологов школы “Камышева–Маркова–Часовенной”. Даже если принять весьма скромную роль моего дедушки в развитии ботанической науки, прекрасным примером настоящего ученого, беззаветно преданного ботанике, он для меня, да и для всех, кто его знал, быть не перестанет.

TOUCHES TO THE PORTRAIT OF MIKHAIL VASILYEVICH MARKOV: TO THE 120th ANNIVERSARY OF HIS BIRTH (1900–1981)

M. V. Markov

*Moscow Pedagogical State University
Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119435, Russia
e-mail: markovsmail@gmail.com*

К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ПРОФЕССОРА МАРИНЫ СЕРГЕЕВНЫ БОЧ (1931–1998)

© 2021 г. В. А. Смагин

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: smagin.mire@gmail.com

Поступила в редакцию 22.01.2021 г.

После доработки 10.02.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

DOI: 10.31857/S0006813621060107

28 января 2021 года, исполнилось бы 90 лет Марине Сергеевне Боч, выдающемуся ученому-болотоведу, безвременно, 18 марта 1998 г. ушедшей из жизни. Марину Сергеевну отличала широта научных и общественных интересов, энергия, воля, последовательность в достижении поставленных целей. Девяностолетие со дня ее рождения – повод еще раз вспомнить замечательного ученого. Биография Марины Сергеевны, жизненные этапы и достигнутые результаты изложены в некрологе (Vasilevich et al., 1999), к которому приложен список ее публикаций. В данной статье хотелось подробнее остановиться на вкладе М.С. Боч в геоботанику и болотоведение. Сведения о ее природоохранной, педагогической, организаторской, консультативной работе, о вкладе в популяризацию науки вкратце приведены ранее (Vasilevich et al., 1999). Рассмотрение вклада в дело охраны природы и, в частности, охраны болот, находящихся в центре внимания М.С. Боч начиная с середины 1960-х годов, осталось вне рамок данной публикации.

Марина Сергеевна поступила в Ленинградский университет в 1948 г., закончив кафедру геоботаники в 1953 году, со следующего года продолжив обучение в аспирантуре Ботанического института. Стезю болотоведа М.С. Боч выбрала буквально с первого курса университета, когда начались ее исследования болота Чистый Мох (Ширинское), вблизи города Кириши. Этот массив был выбран К.Е. Ивановым для организации гидрометеорологической станции (ГМС), функционировавшей до начала 90-х годов XX века. В 1951 г. растительность этого болота явилась темой курсовой работы (4-й курс) Марины Сергеевны. Чистый Мох – эталон болот Северо-Запада, где представлены все элементы ландшафта и растительности выпуклых верховых грядово-мочажинных болот. Привязанность к этому болоту и людям, работавшим на болотной станции, Мари-

на Сергеевна сохраняла всю жизнь. В 1992 г. в книге “Очерки растительности ООПТ Ленинградской области” ею, совместно с В.И. Василевичем, написана подробнейшая характеристика растительности этого болотного заказника. На Чистом Мхе в дальнейшем М.С. Боч проводился ряд разноплановых исследований.

В 1954–1957 гг. Марина Сергеевна, будучи аспирантом Е.А. Галкиной, работала на болотах Средней Карелии, где обследовала 40 болотных массивов. На них ею сделано 450 геоботанических описаний, проанализировано около 2500 образцов торфа. Проведена классификация растительности и типология болотных массивов региона. В 1959 г. М.С. Боч защитила кандидатскую диссертацию “Растительный покров как показатель строения торфяной залежи”.

И по завершению исследований в Карелии, почти каждый полевой сезон, М.С. Боч работала на болотах разных регионов СССР: в 1958 г. – на болотах Западной Украины, в 1959 г. – на болотах Западной Белоруссии. На протяжении всех 1960-х годов Марина Сергеевна изучает болота тундровой зоны СССР – в 1961–1963 гг. – болота Большеземельской тундры вблизи Воркуты, Хальмер-Ю и на стационаре Сивая Маска, в 1965–1967 гг. – болота западного Таймыра, в 1968 г. – Ямала, в 1969 г. – низовьев Индигирки. Практически, она охватила исследованиями все основные районы тундровой зоны СССР, от востока европейской части до Восточной Сибири, где представлено все разнообразие болот тундровой зоны. Исследование проводилось методом геоботанических профилей с использованием материалов аэрофотосъемки. При этом сделано 600 геоботанических описаний, собрано и проанализировано около 1000 образцов торфа. Вопрос о болотах тундровой зоны решался разными исследователями по-разному, одни считали, что

они там есть, другие, что их нет, а есть бугристая и сфагновая тундра. Исследования М.С. Боч показали, что болота в тундре есть и имеют хорошо выраженные отличия — большую обводненность, наличие слоя торфа мощностью до 0.5 м, иную структуру поверхности, специфический набор видов: *Carex stans*, *C. chordorrhiza*, *Sphagnum squarrosum*, *S. fimbriatum* и др. Основным типом болот в тундре являются полигональные. Об этом первым написал Н.И. Пьявченко, М.С. Боч своими исследованиями подтвердила это. Полигональные болота она рассматривала как тип болот, образующихся в результате морозной трещиноватости грунта в зоне многолетней мерзлоты и имеющих специфическую полигональную структуру и комплексный характер растительности и торфяной залежи, обусловленный этой структурой. Марина Сергеевна выяснила, что арктические болота в основном олиготрофные, реже мезотрофные (опровергнув установившийся в литературе взгляд на то, что осоковые и гипновые сообщества приурочены исключительно к евтрофным местообитаниям). При этом отметив, что виды, характерные для евтрофных местообитаний в одних зонах, приурочены к олиготрофным — в других, меняя по широтному градиенту свои экологические шкалы. Другой особенностью полигональных болот является маломощность их торфяной залежи, что имело 2 объяснения — либо молодость, либо быстрое разложение торфа. М.С. Боч пришла к выводу, что причиной служит молодость болот.

В это же время Мариной Сергеевной начаты опыты по определению скорости разложения растительных остатков в торфе. Они проводились на мелкобугристом болоте вблизи стационара Сивая Маска, затем, в 1970-е гг., на аапа болотах в верховьях Печоры и под Ленинградом, на болоте Ламмин-Суо. Из этих исследований М.С. Боч сделала следующие выводы: 1) различные растения разлагаются с неодинаковой скоростью, и выделила по этому признаку группы видов, 2) разложение протекает с разной интенсивностью в разных природных зонах, 3) разложение интенсивно протекает по всей залежи, по крайней мере, в пределах верхнего метра, 4) главный фактор, влияющий на торфонакопление, — климат.

Первая половина 1970-х годов — время работы М.С. Боч в составе Верхнепечорской комплексной экспедиции на территории Печоро-Илычского заповедника и прилегающих к нему районов Северного Приуралья. При этом было детально исследовано 30 болотных массивов, выбранных по аэрофотоснимкам, через которые были намечены экологические профили. Болота изучались как маршрутным методом, так и на постоянных площадях, на которых проводились комплексные исследования. По результатам изучения растительности, состава и строения торфяной залежи, была

разработана типология болот Северного Приуралья. Было выяснено, что на Печерской низменности преобладают верховые болота, на Парме (холмистые предгорья Урала) есть грядово-мочажинные верховые болота, но большая часть массивов — аапа, на верхнепечерской равнине господствуют аапа болота. Это позволило уточнить границу восточноевропейской провинции аапа-болот, охватывающей среднее течение и верховья рек Печоры и Илыча, среднее течение р. Усы. На болотах заповедника были обнаружены новые местообитания редких для Республики Коми видов: *Rhynchospora alba*, *Juncus triglumis*, *Triglochin maritima*, *Sphagnum subnitens*, *Scorpidium scorpioides*. Ряд видов был встречен много южнее границы их известного на тот момент ареала на территории республики: *Eriophorum russeolum*, *Trichophorum cespitosum*, *Sphagnum lindbergii*. На ряде массивов были отмечены бугры с многолетней мерзлотой.

В 1975 г. все силы и время М.С. Боч ушли на подготовку работы Международного ботанического конгресса. Марина Сергеевна проводила экскурсию на Байкал.

С 1976 г. началась работа М.С. Боч на болотах Северо-Запада. К этому времени, начиная с работы в Печоро-Илычском заповеднике, в центре внимания Марины Сергеевны находятся вопросы классификации болотной растительности. Отечественная классификация растительности болот была разработана слабо. К тому времени единственной сводной обобщающей работой по классификации растительности была книга Ю.Д. Цинзерлинга (Czinzerling, 1938). Болотная растительность одними исследователями понималась как единый тип растительности, другими — как группа типов. Ко второй группе принадлежала и М.С. Боч, следуя Ю.Д. Цинзерлингу, выделявшему 9 типов болотной растительности. Марина Сергеевна долгое время придерживалась этого взгляда, затем (1986 г.) сократила их число до 5, а в 1993 г., ко времени написания сводки о растительности болот Северо-Запада, до 3: гидрофильно-древесный, гидрофильно-травяной, гидрофильно-моховой. Начало же работы по классификации болотной растительности приходится на время работы в Печоро-Илычском заповеднике. В 1980 г. публикуются две совместные с В.И. Василевичем статьи “Болота окрестностей Сегежского озера” и “Болота верховьев рек Печоры и Илыча”. Предварительно описания, выполненные в верховьях рек Печоры и Илыча, были разделены на блоки по доминанту мохового, эдификаторного на болотах, яруса. В пределах каждого из блоков, сортировкой описаний по группам видов, выделялись растительные ассоциации. Суть методики заключалась в выявлении групп видов, встречающихся преимущественно вместе, используя их для выделения ассоциаций. При этом учитывалась фитоценотическая заме-

щаемость видов. Там, где происходит смена доминанта другим, но экологически близким, и эта смена не сопровождается изменением остального видового состава сообществ, сообщества относились к одной ассоциации. Знание экологии видов помогало при выделении групп дифференциальных видов. При этом учитывалась и география видов, подчеркивающая своеобразие той или иной ассоциации. Для болот верховьев Печоры и Илыча были выделены 5 групп ассоциаций: *Sphagnum fuscum* (4 ассоциации), *S. angustifolium* (5), *S. warnstorffii* (4), *S. cuspidata* (7), *Drepanocladus vernicosus* (3). Дальнейшие работы по классификации растительности М.С. Боч проводила на материале, собранном на болотах Северо-Запада.

Важным событием в отечественном болотоведении стала публикация в 1979 г. книги “Экосистемы болот СССР”, написанной Мариной Сергеевной совместно с В.В. Мазингом. В ней дана характеристика различных компонентов болот СССР: растительности, торфа, животного мира. Основное внимание уделено рассмотрению болота как экосистемы. Дан обзор биотических сообществ болот, приведены итоги изучения первичной продукции болот и ее аккумуляции в торфе. Специальное внимание уделено процессам регуляции болотных экосистем. Другой раздел, занимающий большое место в работе, региональный обзор болот. Авторы придерживались понятия болотных зон, выделявшихся по ведущему типу болот и имевших пространственную протяженность через европейскую часть и Западную Сибирь. Там, где зональность не прослеживалась, выделялись группы провинций. Число зон, в сравнении с предложенным Н.Я. Кацем (Kats, 1971), сокращено на 2, были изменены названия некоторых зон. Были выделены следующие зоны: полигональных, бугристых, верховых грядово-мочажинных, сосново-сфагновых верховых и низинных травяных, осоковых и высокотравных низинных травяных болот, пресноводных и засоленных маршей. Кроме того, выделены группы провинций, не имеющих, по мнению авторов, зонального простираения: европейских аапа болот, континентальных провинций Сибири, морских провинций Дальнего Востока и высокогорных провинций Европы и Сибири. Всего выделено 46 провинций. Ряд провинций был выделен впервые, некоторые провинции Н. Я. Каца упразднены, у некоторых изменены названия. Дана сжатая характеристика каждой из провинций. Большое внимание в книге уделено вопросам охраны болот СССР, ее обоснованию и конкретным материалам по охране болот разных районов страны. В 1983 г. эта работа на английском языке опубликована во второй части 4-го тома серии *Ecosystems of the World*.

На Северо-Западе М.С. Боч участвует в работе и руководит следующими экспедициями: в 1976 г. —

на Сегежское болото и болота будущего Нижне-Свирского заповедника, в 1977 г. — на Мшинское болото, становящееся ядром Республиканского заказника, в 1978 г. проводится экспедиция по Ленинградской и Псковской области: болото Глебовское, болото Никандровское (ныне региональные заказники), болота вокруг озер Бронье и Ница (сейчас территория Национального парка “Себежский”), болота Изборской котловины. В этот же год организуется стационар во Всеволожском р-не Ленинградской обл., где закладываются пробные площади для многолетнего мониторинга растительности на профиле, проложенном вблизи от строящегося животноводческого комплекса “Спутник”. Проведено изучение болот юго-западного Приладожья. В 1979 г. исследуются болота Тосненского (вокруг оз. Пендиково) и Ломоносовского (Таменгонтский Мох) р-нов, проведен, с участием профессора Мазинга, круговой маршрут по Эстонии с заездом на о-в Сааремаа. Завершилась экспедиция подробным 10-дневным исследованием болот Изборской котловины, болот долины р. Обдех и приозерных болот у дер. Кучино Печорского р-на Псковской обл. Во второй половине лета совершен маршрут на северо-восток Ленинградской области, в Лодейнопольский и Подпорожский р-ны с подробным изучением растительности организуемого в то время Нижне-Свирского заповедника. В 1980 г. проведены две экспедиции. Первая — в Калининградскую область с заездом в Литву на болото Аукштумале. Вторая — на болота Южного Приладожья между устьями рек Сясь и Свирь, включая болота Загубского п-ова. В 1981 г. экспедиционный отряд под руководством Марины Сергеевны обследует болота южного побережья Финского залива, Сяберского заказника (Лужский р-н); болотную систему Зеленецкие Мхи на междуречье Волхова и Сясь (Волховский р-н); юго-востока Ленинградской области (р-н вокруг пос. Сомино). В 1982 г. М.С. Боч исследует растительность евтрофных болот Ордовикского плато, болот Валдайского р-на Новгородской области (на территории будущего Валдайского Национального парка); болот Центрально-Лесного заповедника в Тверской области. В 1983 г. Болотный отряд БИН под руководством М.С. Боч проводит экспедицию по Псковской обл., с изучением болот по юго-восточному берегу Псковского озера, Бежаницкой возвышенности и юго-востока области (Великолукский и Куньинский р-ны). В 1984 г. под руководством М.С. Боч болотный отряд БИНа исследует болота Волосовского (включая приозерную часть болота Большое у пос. Сырковицы), Киришского (Соколий Мох, Коврыгина Гладь), Лужского (Белый Камень), Тосненского (Кауштинское) р-нов Ленинградской и Маловишерского р-на Новгородской областей.



Марина Сергеевна Боч (слева) и Татьяна Корнельевна Юрковская идут на болото “Чистый Мох”. 1951 г. Фото Г.Я. Пономаревой, из архива Т.К. Юрковской.
Marina Sergeevna Botch (left) and Tatyana Kornelievna Yurkovskaya going to the “Chisty Mokh” bog. 1951. Photo by G.Ya. Ponomareva, from the archive of T.K. Yurkovskaya

Начиная с 1985 г. исследования выходят за пределы трех областей Северо-Запада, распространяясь на территорию Русского Севера. Первая экспедиция состоялась в июле 1985 г. в Мурманскую область. Исследовались болота Терского берега между устьями рек Умба и Варзуга, Лапландского заповедника и района вокруг Ловозера. На территории Ленинградской области в том году экспедиции проводились на юго-западе (у оз. Самро) и востоке (южная часть Поддубенско-Кусегской болотной системы). В 1986 г. первый маршрут охватил болота южной части Волкозарского п-ова (Остров — Лавния) и севера Подпорожского р-на (Важины — Токари). Второй маршрут прошел по болотам западной части Вологодской области. В 1987 г. исследовались болота западной Латвии (рекомендованные Л. Табакка), затем совершен маршрут в Архангельскую область, изучались болота Вельского, Шенкурского (междуречье Ваги и Северной Двины), Виноградовского р-нов. В 1988 г. обследованы болота Ремдовского п-ова в Псковской области, затем

продолжено изучение болот Архангельской области, в Холмогорском, Пинежском, Приморском и Плисецком р-нах. В 1989—1990 гг. в связи с подготовкой книги “Очерки растительности ООПТ Ленинградской области” (Ocherki..., 1992) исследования сосредотачиваются на болотах в уже созданных и планируемых заказниках и памятниках природы. В 1989 г. изучается растительность заказников Раковые Озера, Озеро Мелководное, Болото Низовское, Термоловский, Озеро Омчино, Чистый Мох и Нижне-Свирского заповедника. В 1990 г. обследована растительность болот заказников Озерное, Ламмин-Суо, Стрельненский берег, Котельский, Гостилицкий. В 1993 г. описывается растительность болот Юнтоловского заказника. В 1993—1994 гг. М.С. Боч участвует в комплексных экспедициях по изучению природы островов Финского залива, планируемых для включения в заповедник Ингерманландский. В 1995 г. исследуется растительность болот юго-западной части Республики Коми, в 1996 г. — Большого Соловецкого о-ва.

Северо-Запад во многих отношениях — пограничный регион. Здесь проходит граница Балтийского щита и Русской равнины, области морского и континентального климата. Территория региона находится в трех природных подзонах: средней, южной тайги и подтайги (хвойно-широколиственной). По региону проходят ареалы многих видов растений и типов растительных сообществ. Территория Северо-Запада сравнительно недавно (12000 лет назад) освободилась из-под ледника, значительную площадь несколько тысяч лет назад покрывали воды Литоринового моря. Все это сделало Северо-Запад интересным объектом для флористического и геоботанического исследования. Анализ флоры болот было посвящено мало работ, региональной сводки по болотам Северо-Запада не было. Мариной Сергеевной Боч такой анализ был сделан впервые. Причем, анализ флоры не только сосудистых растений, но и листостебельных мхов.

Дальнейшим этапом классификации болотной растительности явились статьи М.С. Боч “О классификации болотной растительности на примере сфагновых топей Северо-Запада РСФСР” (1986 г.) и “Сообщества из *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* на болотах Северо-Запада РСФСР. Опыт классификации” (1990 г.). При классификации растительности сфагновых топей Марина Сергеевна применила методы выделения ассоциаций согласно принципам флористической школы. Выделяя ассоциации и используя номенклатуру и названия флористической школы для внутриассоциационных единиц, для единиц более высокого ранга пользовалась названиями эколого-фитоценотической школы — тип, класс формаций, формация. В рамках формации *Sphagneta cuspidatae* (тип *Paludibryosa*, класс фор-



Марина Сергеевна Боч делает геоботаническое описание на болоте на Соловецких о-вах. 1997 г. Фото М.Г. Напреенко.
Marina Sergeevna Botch making relevé on the bog on the Solovetskiye Islands. 1997. Photo by M.G. Napreenko.

маций *Sphagnetea*) Марина Сергеевна выделила 3 ассоциации: *Cuspidato-Scheuchzerietum palustris*, *Cuspidato-Caricetum rostratae*, *Cuspidato-Caricetum lasiocarpae*. В 1990 г. она откажется от использования единицы “формация”, примет систему иерархических единиц флористической школы, но не откажется от использования высшей таксономической единицы — типа растительности.

Классификация всей растительности болот Северо-Запада представлена в 1992 г. в докторской диссертации М.С. Боч “Флора и растительность болот Северо-Запада и принципы их охраны” и в одноименной монографии. Растительность болот отнесена ею к 5 классам и 46 ассоциациям, причем 9 ассоциаций выделены впервые. Остальные ассоциации, соответствуя по названию европейским, по большей части, отличаются от них составом субассоциаций и вариантов. Это указывает на региональную специфику растительности болот.

На основании анализа ботанического состава 3700 образцов торфа, М.С. Боч выделено 22 вида торфа, рассматриваемых ею как палеоассоциации, существовавшие на болотах в различные эпохи голоцена. В торфе были найдены остатки 100 видов растений, т.е. 20% состава современной флоры болот. Поэтому сопоставление прошлых и современных сообществ было выполнено путем сравнения крупных единиц — типов растительности с видами торфа (палеоассоциациями), принадлежанием разным эпохам голоцена. Сравнение показало, что в современной растительности произошло увеличение доли растительности лесных болот (за исключением березняков). Увеличились сфагновые топяные сообщества, соответ-

ствующие торфы появились в субатлантическое время.

На протяжении последних 10–15 лет М.С. Боч проводила мониторинг растительности в заказнике Чистый Мох (верховом грядово-мочажинном болоте), в Нижне-Свирском заповеднике (на “молодых” низинных и переходных болотах) и в Юнтоловском заказнике. Она пришла к выводам, что на верховых болотах идут последовательные сукцессии (увеличение доли лесных видов в лесном кольце, увеличение покрытия *Sphagnum fuscum* и уменьшение его у пушицы и кустарничков на куполе болота). На низинных болотах — отмечены погодичные флуктуации, причем влияние на них температуры более заметно, чем осадков.

Мариной Сергеевной проведено районирование болот Северо-Запада. В пределах трех административных областей региона выделено 36 болотных районов.

К середине 1970-х годов, в связи с природоохранной деятельностью (и изучением литературы на эту тему), выработкой критериев значимости болот, в том числе, их фильтрующей роли в качестве “почек ландшафта”, М.С. Боч обратила внимание на возможность практического приложения этой специфики болотных экосистем. Поэтому она предложила использовать болотные экосистемы для очистки загрязненных стоков с животноводческих ферм в Ленинградской области. В то время создавались крупные животноводческие комплексы, проблема очистки стоков была актуальной. Очистные сооружения отфильтровывали из стоков твердую фракцию, но выходящая с них, так называемая, “осветленка”, тре-

бовала дальнейшей, технологически трудной доочистки. Болотные экосистемы с их фильтрующей способностью могли справиться с такой доочисткой. Опытно-промышленная очистка животноводческих стоков проводилась на двух болотах в Ленинградской области. Оказалось, что болотные системы площадью несколько сот гектар, состоящие из мезотрофных и евтрофных болот, способны очищать большие объемы осветленных стоков практически круглогодично, без существенного ущерба для растительности. Болота небольших размеров, могут выполнять функцию очистки в течение короткого промежутка времени и при условии равномерного распределения стоков по всей площади. Затем им требуется время на восстановление. Наименее подходят для такого использования небольшие верховые болота с сосной.

Много времени и сил М.С. Боч уделяла организаторской деятельности, координируя работу болотоведов страны, организуя их съезды. В течение длительного времени была председателем секции Болотоведения ВБО. Ею выполнен большой объем работ по популяризации научных работ коллег, Марина Сергеевна постоянно писала рецензии на их работы в Ботанический и Реферативный журналы. Крупной вехой в этом деле стала публикация в 1978 г. сводки "Достижения современного болотоведения".

Многообразной и насыщенной была деятельность Марины Сергеевны по популяризации научных знаний. М.С. Боч постоянно оказывала консультации сотрудникам различных производственных и научно-исследовательских организаций. Участвовала в проведении ряда экспертиз.

Марина Сергеевна вела большую педагогическую деятельность, читала курс болотоведения студентам Ленинградского и Калининградского университетов, руководила работой 7 аспирантов, большая часть которых успешно защитилась, а круг лиц, считающий себя учениками Марины Сергеевны, значительно шире.

Научное наследие М.С. Боч – более 200 печатных трудов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Czinzerling] Цинзерлинг Ю.Д. 1938. Растительность болот. – Растительность СССР. 1: 355–428.
- [Kats] Кац Н.Я. Болота земного шара. М. 1971. 295 с.
- [Ocherki...] Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. 1992. – Труды Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова РАН. Нов. сер. 5: 253.
- [Vasilevich et al.] Василевич В.И., Кузьмина Е.О., Смагин В.А., Юрковская Т.К. 1999. Памяти Марины Сергеевны Боч. – Бот. журн. 84 (4): 145–157.

ON THE 90th ANNIVERSARY OF PROFESSOR MARINA SERGEEVNA BOTCH (1931–1998)

V. A. Smagin

*Komarov Botanical Institute RAS
Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
e-mail: smagin.mire@gmail.com*

REFERENCES

- Czinzerling Yu.D. 1938. Rastitel'nost' bolot [Swamp vegetation]. – Rastitel'nost' SSSR. 1: 355–428.
- Kats N.Ya. 1971. Bolota zemnogo shara [Swamps of the Earth]. Moscow. 295 p.
- Ocherki rastitel'nosti osobo okhranyaemy'kh prirodny'kh territoriy Leningradskoy oblasti. 1992. [Sketches of vegetation of specially protected natural territories of the Leningrad region]. – Trudy' Botan. in-ta im. V.L. Komarova RAN. Nov. ser. 5: 253.
- Vasilevich V.I., Kuz'mina E.O., Smagin V.A., Yurkovskaya T.K. 1999. In memory of Marina Sergeevna Botch. – Bot. Zhurn. 84 (4): 145–157 (In Russ.).

Указатель новых названий растений
Index to new plant names

Сосудистые растения
Plantae vasculares

<i>Scutellaria oreades</i> Knjaz., sp. nov.	589
<i>Scutellaria stepposa</i> Knjaz., sp. nov.	590

Указатель обозначенных типов
Index to designated types

<i>Potentilla depressa</i> D.F.K. Schldtl.	582
<i>Scutellaria chitrovoi</i> Juz.	586
<i>Scutellaria cretica</i> Juz.	589
<i>Scutellaria oxyphylla</i> Juz.	586
<i>Stachys adulterina</i> Hemsl.	602
<i>Stachys affinis</i> Bunge	602
<i>Stachys baicalensis</i> Fisch. ex Benth.	601
<i>Stachys chinensis</i> Bunge ex Benth.	601
<i>Stachys circinata</i> L'Hér. subsp. <i>zaiana</i> Emberger et Maire	608
<i>Stachys leptodon</i> Dunn	604
<i>Stachys madagascariensis</i> Briq.	608
<i>Stachys oblongifolia</i> Wall. ex Benth.	602
<i>Stachys riederi</i> Cham. ex Benth.	601
<i>Stachys sieboldii</i> Miq.	602
<i>Stachys trichophylla</i> Baker	607