

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE

**BOTANICHESKII
ZHURNAL**

Volume 106

№ 4

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 A. L. Budantsev

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

Moscow

2021

СОДЕРЖАНИЕ

Том 106, номер 4, 2021

СООБЩЕНИЯ

- Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) рек, впадающих в озеро Эльтон
С. И. Генкал, О. Г. Горохова 315
- Мониторинг изменения растительного покрова
на осушенном мезотрофном травяно-сфагновом болоте в Южной Карелии
С. И. Грабовик, Л. В. Канцерова 324
- Synanthropic flora of the Desna plateau (Sumy Region, Ukraine)
L. V. Koval and L. M. Horshkova 336
- Изменчивость числа хромосом и хромосомные перестройки
у *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири
Т. С. Седельникова, А. В. Пименов 353
- Строение гинецея и семязачатка у *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae)
Г. М. Анисимова, И. И. Шамров 363
- Андромоноэция и ее проявление в соцветиях *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae)
в Московской области
В. Н. Годин, Т. В. Архипова, А. Н. Тагиева 382

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

- Первые находки *Protoperidinium laticeps* и *P. thulesense* (Dinophyta: Peridinales)
в морях Европейской Арктики
А. А. Олейник, О. В. Човган 397
- Новые находки папоротников на Кавказе
И. Н. Тимухин, А. И. Шмаков, Б. С. Туниев 405

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- Ольга Владимировна Ребристая (к 90-летию со дня рождения)
*О. В. Хитун, О. Г. Баранова, В. А. Бубырева, Т. М. Королева,
В. В. Петровский, А. Д. Потемкин, М. Ю. Телятников* 409

Contents

Vol. 106, No. 4, 2021

Communications

- Diatom algae (Bacillariophyta) of the rivers flowing into Lake Elton
S. I. Genkal, O. G. Gorokhova 315
- Monitoring of vegetation cover change in a drained mesotrophic herb-Sphagnum mire
in Southern Karelia
S. I. Grabovik, L. V. Kantserova 324
- Synanthropic flora of the Desna Plateau (Sumy Region, Ukraine)
L. V. Koval, L. M. Horshkova 336
- Variability of chromosome number and chromosomal rearrangements
in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in arid conditions of the Lower Volga and Southern Siberia
T. S. Sedel'nikova, A. V. Pimenov 353
- Gynoecium and ovule structure in *Sedum kamschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae)
G. M. Anisimova, I. I. Shamrov 363
- Andromonoecy and its manifestation in inflorescences of *Chaerophyllum aromaticum* (Apiaceae)
in Moscow Region
V. N. Godin, T. V. Arkhipova, A. N. Tagieva 382
-

Floristic Records

- First records of *Protoperidinium laticeps* and *P. thulesense* (Dinophyta: Peridinales)
in the European Arctic seas
A. A. Oleinik, O. V. Chovgan 397
- New records of Pteridophyta in the Caucasus
I. N. Timukhin, A. I. Shmakov, B. S. Tuniyev 405
-

Jubilees and Memorial Dates

- Olga Vladimirovna Rebristaya (on the 90-years anniversary)
*O. V. Khitun, O. G. Baranova, V. A. Bubyreva, T. M. Koroleva, V. V. Petrovsky,
A. D. Potemkin, M. Yu. Telyatnikov* 409
-

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (BACILLARIOPHYTA) РЕК, ВПАДАЮЩИХ В ОЗЕРО ЭЛЬТОН

© 2021 г. С. И. Генкал^{1,*}, О. Г. Горохова^{2,**}

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742, Россия

² Институт экологии Волжского бассейна, филиал Самарского научного центра РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, Самарская обл., 445003, Россия

*e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

**e-mail: o.gorokhova@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.11.2020 г.

После доработки 10.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Изучение фитопланктона притоков (Большая Саморода, Ланцуг, Солянка, Чернавка, Хара) гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область) с помощью сканирующей электронной микроскопии выявило 93 вида, разновидностей и форм диатомовых водорослей из 40 родов. Из них 45 оказались новыми для исследованных рек, в том числе 3 новых для флоры России (*Amphora hassiaca*, *Halamphora* cf. *luciae*, *Nitzschia frustulum* var. *bulnheimiana*) и 10 форм определены только до рода. Наибольшее видовое богатство отмечено в родах *Halamphora* и *Nitzschia* (по 6) и *Navicula* (16 таксонов). Максимальное число видов и разновидностей обнаружено в устьях рек Хара (40) и Б. Саморода (68). Наиболее широкое распространение в исследованных водотоках имеют *Achnanthes longipes*, *Conticribra weissflogii*, *Fallacia pygmaea*, *Navicula capitatoradiata*, *N. lanceolata*, *N. salinarum*, *N. trivialis*, *Nitzschia frustulum*, *Tryblionella hungarica*. Уточнено систематическое положение 30 таксонов из опубликованного ранее видового состава, что с учетом наших данных позволило в значительной степени расширить состав Bacillariophyta исследованных рек на видовом (с 124 до 168 таксонов) и родовом (с 33 до 53) уровнях.

Ключевые слова: Bacillariophyta, фитопланктон, озеро Эльтон, притоки, электронная микроскопия, ревизия

DOI: 10.31857/S0006813621040037

Исследования альгофлоры высокоминерализованных рек бассейна гипергалинного озера Эльтон (Волгоградская область) проводились при оценке биоразнообразия и выявления особенностей организации планктонных и донных сообществ аридного региона Приэльтонья (Yatsenko-Stepanova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016). Bacillariophyta формируют 47–51% таксономического состава альгофлоры рек Приэльтонья. Биомасса диатомовых в планктоне рек достигает 9.18–30.88 мг/л, в фитобентосе – 0.5–10.3 г/м². Сведения о таксономическом составе диатомовых водорослей соленых рек немногочисленны. В 1998 и 2001 гг. сотрудниками Волгоградского отделения ГосНИОРХ указано на преобладание в альгофлоре рек Bacillariophyta. Для реки Хара указано наличие 79 видов и внутривидовых таксонов Bacillariophyta из 2 классов, 5 порядков, 5 семейств и 25 родов (Burkova, 2012). В устьевых участках 7 рек Приэльтонья (Хара, Ланцуг, Солянка, Чернавка, Карантинка, Большая Саморо-

да, Малая Саморода) зарегистрирован 101 вид Bacillariophyta из 35 родов (Yatsenko-Stepanova et al., 2015). По данным многолетних исследований в 2008–2018 гг. в составе Bacillariophyta планктонных и бентосных сообществ этих 7 рек отмечено 60 и 73 вида и внутривидовых таксона соответственно (Gorokhova, Zinchenko, 2016). Согласно литературным сведениям для 5 притоков озера Эльтон (Большая Саморода, Ланцуг, Солянка, Чернавка, Хара) по данным световой микроскопии зарегистрировано 124 вида и разновидности диатомовых из 33 родов, включая 10 форм, определенных только до рода (Yatsenko-Stepanova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016).

Цель работы – изучение диатомовых водорослей притоков гипергалинного озера Эльтон с использованием методов электронной микроскопии и проведение ревизии видового состава.

Таблица 1. Гидролого-географические и физико-химические характеристики рек бассейна оз. Эльтон
Table 1. Hydrological-geographical and physico-chemical characteristics of the rivers of the Elton Lake basin

Показатель Index	Река/River				
	Хара Khara	Лансуг Lantsug	Чернавка Chernavka	Солянка Solyanka	Б. Саморода B. Samoroda
Координаты (устьевой участок) Coordinates (river mouth)	49°12'N 46°39'E	49°12'N 46°38'E	49°12'N 46°40'E	49°10'N 46°35'E	49°07'N 46°47'E
Уклон, % Slope, %	0.91	2.06	5.38	5.52	1.77
Длина, км Length, km	46.4	19.9	5.2	6.7	24.3
Ширина, м Width, m	2.0–59.0	1.5–45.0	1.0–8.0	1.0–5.0	3.5–35.0
Площадь водосбора, км ² Water catchment area, km ²	177.0	126.0	18.4	17.8	130.0
Скорость течения, м/с Current, m/s	0.01–1.1	0.04–0.23	0.05–0.4	0.02–0.4	0.03–0.25
Глубина, м Depth, m	0.05–3.0	0.05–1.6	0.05–0.8	0.05–0.8	0.05–1.0
pH	6.8–10.0	6.9–8.9	6.5–8.4	6.9–8.4	7.4–8.8
O ₂ , мг/л O ₂ , mg/l	3.4–31.3	1.8–46.0	2.9–33.8	2.9–35.0	6.2–31.0
Температура воды, °C Water temperature, °C	12.0–33.0	14.9–33.1	12.5–33.1	15.1–30.2	12.3–31.1
Общая минерализация, г/л Total mineralization, g/l	6.6–41.4	4.6–30.0	17.2–31.7	25.1–29.0	4.0–26.3

Примечание. Приведены пределы колебаний и расчетные величины параметров.
 Note. Fluctuation limits and calculated values of the parameters are given.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Соленое самосадочное озеро Эльтон на севере Прикаспийской низменности и семь впадающих в него рек с естественно высоким уровнем минерализации, являются уникальным природно-территориальным комплексом аридного региона в бассейне Нижней Волги. Территория имеет большое природоохранное значение и входит в состав природного парка “Эльтонский”. Гидролого-гидрографические особенности и химический состав воды рек определяются геологическим строением водосборного бассейна с преобладанием соленосных и карбонатных отложений, наряду с другими факторами (климат, рельеф) при ярко выраженных сезонных колебаниях уровня воды, обуславливающих изменение минерализации (табл. 1).

Питание рек осуществляется за счет атмосферных осадков и подземных вод (Vodno-bolotnye..., 2005). По величине минерализации воды реки относятся к солоноватым или мезогалинным с минерализацией <25 г/л и водам с морской соленостью или полигалинным с минерализаци-

ей >25 г/л (Alekin, 1970). По соотношению главных ионов воды рек — хлоридно-сульфатные, натриевой, натрий-магниевой и магниевой групп с характерным сезонным изменением величин их содержания (Zinchenko et al., 2011, 2017). Концентрация общего фосфора и азота в воде всех рек соответствует эвтрофному состоянию (Nomokonova et al., 2013).

Отбор проб фитопланктона проводился на участках среднего течения и в устьях пяти рек разного уровня минерализации (табл. 1). Пробы собраны в мае 2012, 2014, 2015, 2019 и августе 2008, 2012, 2013, 2018 гг. Отбор проведен батометром в горизонте 0–0.5 м, а на станциях с глубиной до 0.5 м зачерпыванием; пробы фиксировали 40% раствором формальдегида, концентрировали фильтрацией через мембранные фильтры с диаметром пор 1 мкм с применением вакуумного насоса. Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Balonov, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM–25S.

При определении водорослей использовали современные определители и систематические сводки (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991; Krammer, 1997a, b, 2000, 2002, 2003; Reichardt, 1999; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Levkov et al., 2013, 2016; Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследованных реках по данным электронной микроскопии выявлено 93 таксона диатомовых водорослей (цифрами обозначены номера рек: 1 — Хара, 2 — Ланцуг, 3 — Чернавка, 4 — Солянка, 5 — Большая Саморода, * — новые для флоры рек): *Achnanthes brevipes* C. Agardh var. *brevipes* — 1, 2, 3, 4, 5; *A. brevipes* var. *intermedia* (Kütz.) Cleve — 5; *A. longipes* C. Agardh — 1, 2, 3, 4, 5; **Achnantidium biasolettianum* (Grunow) Lange-Bert. — 3; *A. sp.* — 5; *Amphipleura sp.* — 5; **Anomoeoneis sphaerophora* f. *costata* (Kütz.) Schmid — 5; **A. sphaerophora* f. *scupta* (Ehrenb.) Krammer — 5; *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen — 1; *Campylodiscus clypeus* Ehrenb. — 5; *Cocconeis pediculus* Ehrenb. — 1, 2; *C. placentula* var. *euglypta* (Ehrenb.) Grunow — 1, 5; *C. placentula* var. *lineata* (Ehrenb.) van Heuck — 1, 4, 5; *Conticribra weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples et D.M. Williams — 1, 2, 3, 5; **Craticula halophila* (Grunow) D.G. Mann — 2; *Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kütz.) D.M. Williams et Round — 5; *Cyclotella distunguenda* Hust. — 5; *C. meneghiniana* Kütz. — 1, 2, 5; **C. meduanae* H. Germ. — 5; **Cymbella cymbiformis* C. Agardh — 2, 5; *C. lanceolata* (C. Agardh) C. Agardh — 1, 2; *C. tumida* (Bréb.) van Heurck — 1; *Diadesmis sp.* — 2; **Encyonema cespitosum* Kütz. — 5; **E. lange-bertalotii* Krammer — 3; **E. cf. persilesiacum* Krammer — 5; *E. sp.* — 5; *Entomoneis palidosa* var. *subsalina* (Cleve) Krammer — 5; *Fallacia pygmaea* (Kütz.) Stickle et D.G. Mann — 1, 2, 4, 5; **Fragilaria capucina* Desm. — 1, 5; **F. famelica* (Kütz.) Lange-Bert. — 1, 2, 5; **F. vaucheriae* (Kütz.) J.B. Petersen — 1; **Frustulia saxonica* Rabenh. — 2; **Gomphonema micropus* Kütz. — 1, 2, 5; *G. olivaceum* (Hornem.) Bréb. — 4; *G. sp. 1* — 5; *G. sp. 2* — 5; *G. sp. 3* — 5; **G. utae* Lange-Bert. et Reichardt — 2, 5; **Gyrosigma peiconis* (Grunow) Hust. — 1, 2; **G. spencerii* (Quekett) Griffith et Henfr. — 1; **Halamphora aponina* (Kütz.) Levkov — 5; **H. hassiaca* (Krammer et Strecker) Lange-Bert. — 4, 5; *H. hybrida* (Grunow) Levkov — 3, 5; **H. cf. lineata* (W. Greg.) Levkov — 1; **H. cf. luciae* (Cholnoky) Levkov — 5; *H. sp. 1* — 1; *H. sp. 2* — 5; **Hantzschia spectabilis* (Ehrenb.) Hust. — 5; *Hippodonta hungarica* (Grunow) Lange-Bert., Metzeltin et A. Witkowski — 1, 2, 5; *Luticola mutica* (Kütz.) D.G. Mann — 1; *Navicula capitatoradiata* H. Germ. — 1, 2, 3, 5; *N. cincta* Ehrenb. — 2; **N. exilis* Kütz. — 1, 5; **N. lanceolata* (C. Agardh) Ehrehb. — 1, 2, 3, 5; **N. cf. libonensis* Schoemann — 4, 5; **N. margalithii* Lange-Bert. — 5; **N. meniscus* Schum. — 3, 5; **N. op-*

pugnata Hust. — 2; *N. radiosa* Kütz. — 2, 5; **N. reinhardtii* (Grunow) Grunow — 5; *N. rhyncephala* Kütz. — 1; *N. salinarum* Grunow — 1, 2, 3, 5; *N. sp.* — 5; **N. trivialis* Lange-Bert. — 1, 2, 3, 4, 5; *N. veneta* Kütz. — 2; **Nitzschia amphibia* Grunow — 1, 2; *N. fonticola* Grunow — 5; *N. frustulum* (Kütz.) Grunow — 1, 3, 4, 5; **N. frustulum* var. *bulnheimiana* (Rabenh.) Grunow — 4, 5; **N. hantzschiana* Rabenh. — 5; **N. perminuta* (Grunow) Perag. — 1; *Opephora olsenii* M. Möller — 5; *Planothidium delicatulum* (Kütz.) Round et Bukht. — 1, 5; *Pleurosigma elongatum* W. Sm. — 5; *Prestauroneis crucicula* (W. Sm.) Genkal et Yarusshina — 2, 5; **P. protracta* (Grunow) Kulikovskiy et Glushchenko — 5; *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bert. — 5; **Staurosira elliptica* (Schum.) D.M. Williams et Round — 5; **Staurosirella pinnata* (Ehrenb.) D.M. Williams et Round — 5; **Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman — 1; **S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller — 5; **Surirella cf. amphioxys* W. Sm. — 3; *S. brebissonii* Krammer et Lange-Bert. — 5; **S. brigtwelii* var. *baltica* (Schum.) Krammer — 5; *S. ovalis* Bréb. — 5; **S. robusta* Ehrenb. — 1, 5; **S. subsalsa* W. Sm. — 5; *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams et Round — 1, 2, 5; **Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal — 1, 2, 5; **Tryblionella acuminata* W. Sm. — 1, 4, 5; *T. constricta* (Kütz.) Poulin — 1, 5; *T. hungarica* (Grunow) Freng. — 1, 2, 4, 5; *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compere — 2. Из них 8 таксонов (преимущественно солоноватоводные) — редкие и новые для флоры России и 10 форм — определенные только до рода. Ниже приведены их краткие диагнозы, синонимика, экологические особенности, распространение, оригинальные микрофотографии.

Achnantidium sp. (рис. 1, 1). Створка 94 мкм дл., 17 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Amphipleura sp. (рис. 1, 2). Створка 80 мкм дл., 12 мкм шир., штрихов 9 в 10 мкм.

Halamphora hassiaca (Krammer et Strecker) Lange-Bert. (рис. 1, 3). Створки 13.6–23.6 мкм дл., 3.4–5 мкм шир., штрихов 28–33 в 10 мкм.

Германия, воды с высокой минерализацией (Krammer, 1997 b).

Новый для флоры России.

Anomoeoneis sphaerophora f. *costata* (Kütz.) Schmid (рис. 1, 4). (*Navicula costata* Kütz., *Anomoeoneis costata* (Kütz.) Hust., *Anomoeoneis polygamma* (Ehrenb.) Cleve). Створка 228 мкм дл., 50 мкм шир.

Европа, космополит, воды с высокой минерализацией (Krammer, Lange-Bertalot, 1986).

Редкий для флоры России.

Diadesmis sp. (рис. 1, 5). Створка 21.4 мкм дл., 7 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм.

Encyonema sp. (рис. 1, 6). Створка 22.8 мкм дл., 7.8 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

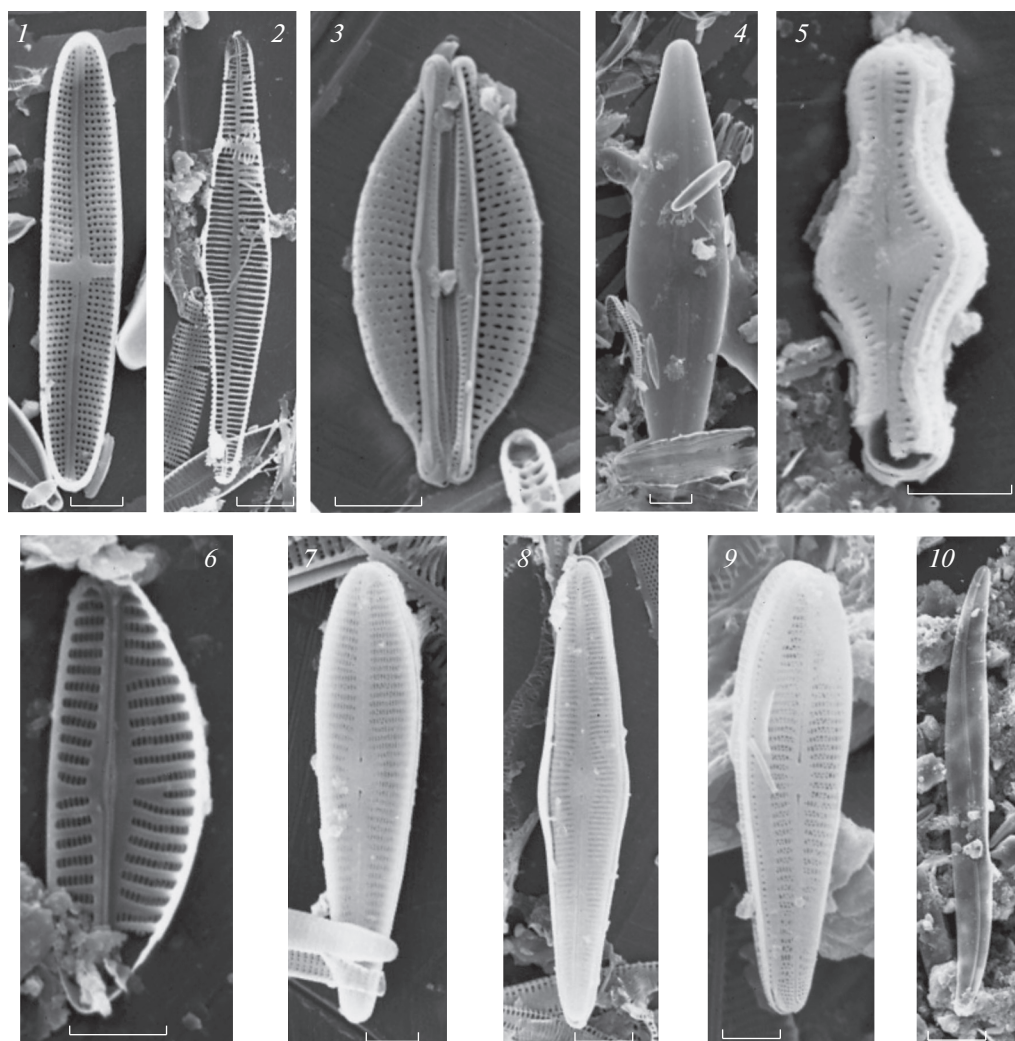


Рис. 1. 1 – *Achnantheidium* sp., 2 – *Amphipleura* sp., 3 – *Amphora hassiaca*, 4 – *Anomoeoneis sphaerophora* f. *costata*, 5 – *Diadesmis* sp., 6 – *Encyonema* sp., 7 – *Gomphonema* species 1, 8 – *Gomphonema* species 2, 9 – *Gomphonema* species 3, 10 – *Gyrosigma peiconis*. 1, 2, 6, 10 – створки с внутренней поверхности; 3–5, 7–9 – створки с наружной поверхности. СЭМ. Масштаб: 1, 2, 8 – 10 мкм; 3, 5, 6, 7, 9 – 5 мкм; 4, 10 – 20 мкм.

Fig. 1. 1 – *Achnantheidium* sp., 2 – *Amphipleura* sp., 3 – *Amphora hassiaca*, 4 – *Anomoeoneis sphaerophora* f. *costata*, 5 – *Diadesmis* sp., 6 – *Encyonema* sp., 7 – *Gomphonema* species 1, 8 – *Gomphonema* species 2, 9 – *Gomphonema* species 3, 10 – *Gyrosigma peiconis*. 1, 2, 6, 10 – internal view of valve; 3–5, 7–9 – external view of valve. SEM. Scale bars: 1, 2, 8 – 10 μm ; 3, 5, 6, 7, 9 – 5 μm ; 4, 10 – 20 μm .

Gomphonema sp. 1 (рис. 1, 7). Створка 38.9 мкм дл., 8.9 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

Gomphonema sp. 2 (рис. 1, 8). Створка 47 мкм дл., 7.9 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

Gomphonema sp. 3 (рис. 1, 9). Створка 80 мкм дл., 13.3 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм.

Gyrosigma peiconis (Grunow) Hust. (рис. 1, 10). (*Pleurosigma peisonis* Grunow, *Gyrosigma wansbeckii* var. *peiconis* (Grunow) Cleve). Створки 141–154 мкм дл., 14.5–16.4 мкм шир., штрихов 17 в 10 мкм, ареол 22–24 в 10 мм.

Европа, воды с высокой минерализацией Krammer, Lange-Bertalot, 1986), солоноватоводно-пресноводный вид (Opredelitel', 1951).

Редкий для флоры России.

Halamphora aponina (Kütz.) Levkov (рис. 2, 1). (*Amphora aponina* Kütz., *Amphora coffeaeformis* var. *aponina* (Kütz.) P.A. Archibald et Schoeman). Створка 22 мкм дл., 5 мкм шир., штрихов 26 в 10 мкм.

Солоноватоводно-морской, широко распространенный вид (Levkov, 2009).

Редкий для флоры России.

Halamphora cf. *lineata* (W. Greg.) Levkov (рис. 2, 2). (*Amphora lineata* W. Greg.) Створки 47.8–48.6 мкм дл., 7.8–8.3 мкм шир., штрихов 19–20 в 10 мкм.

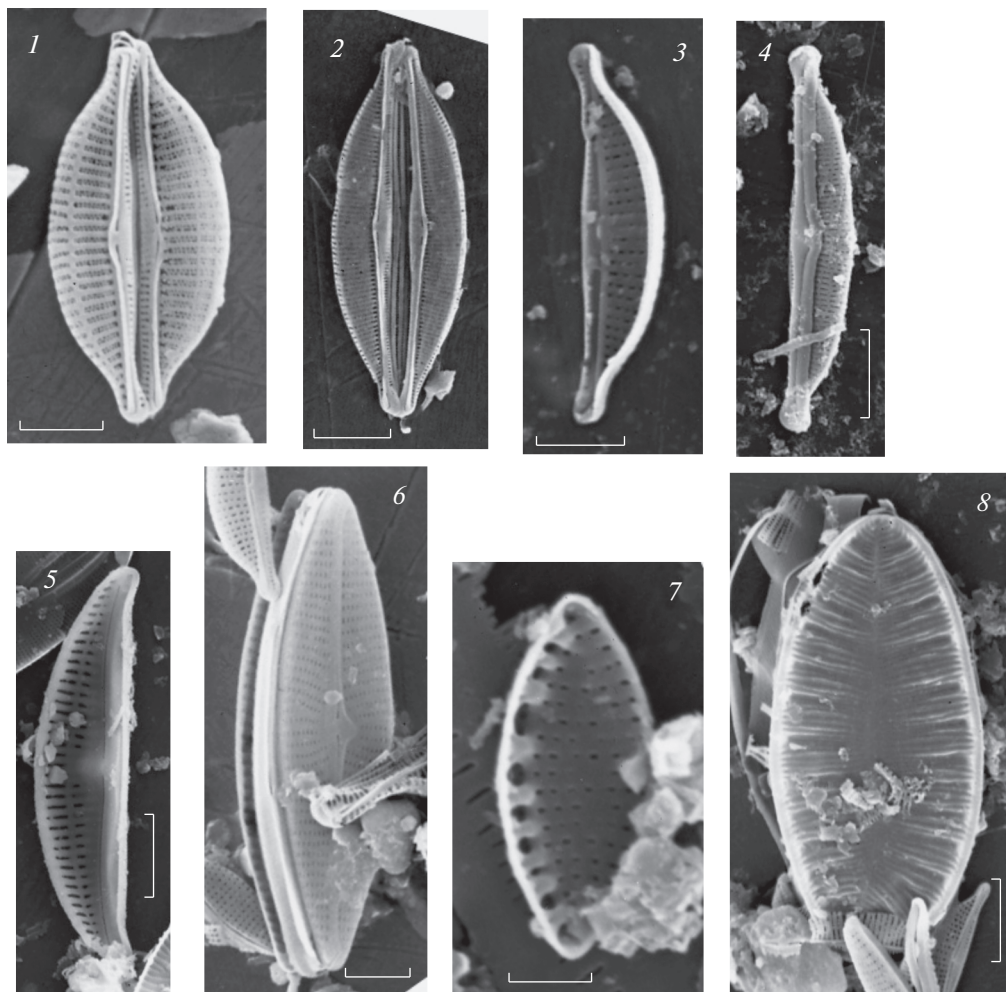


Рис. 2. 1 – *Halamphora aponin*, 2 – *Halamphora* cf. *lineata*, 3 – *Halamphora* cf. *luciae*, 4 – *Halamphora* species 1, 5 – *Halamphora* species 2, 6 – *Navicula* sp., 7 – *Nitzschia frustulum* var. *bulnheimiana*, 8 – *Surirella subsalsa*. 1, 2, 4, 6 – створки с наружной поверхности; 3, 5, 7, 8 – створки с внутренней поверхности. СЭМ. Масштаб: 1, 3, 6, 7 – 5 мкм; 2, 4, 5, 8 – 10 мкм.
Fig. 2. 1 – *Halamphora aponin*, 2 – *Halamphora* cf. *lineata*, 3 – *Halamphora* cf. *luciae*, 4 – *Halamphora* species 1, 5 – *Halamphora* species 2, 6 – *Navicula* sp., 7 – *Nitzschia frustulum* var. *bulnheimiana*, 8 – *Surirella subsalsa*. 1, 2, 4, 6 – external view of valve; 3, 5, 7, 8 – internal view of valve. SEM. Scale bars: 1, 3, 6, 7 – 5 μm; 2, 4, 5, 8 – 10 μm.

Морской, вероятно широко распространенный вид (Levkov, 2009).

Редкий для флоры России.

Halamphora cf. *luciae* (Cholnoky) Levkov (рис. 2, 3). (*Amphora luciae* Cholnoky). Створка 20.7 мкм дл., 4.3 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм.

Европа, пресноводный вид с неясным распространением (Levkov, 2009).

Новый для флоры России.

Halamphora sp. 1 (рис. 2, 4). Створка 42.8 мкм дл., 7.1 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Halamphora sp. 2 (рис. 2, 5). Створка 48.6 мкм дл., 11.4 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Navicula sp. (рис. 2, 6). Створка 40 мкм дл., 10 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, линейол 35 в 10 мкм.

Nitzschia frustulum var. *bulnheimiana* (Rabenh.) Grunow (рис. 2, 7). Створки 6–12.3 мкм дл., 2.9–4.4 мкм шир., фибул 10–14, штрихов 20–24 в 10 мкм.

Европа (Krammer, Lange-Bertalot, 1988).

Новый для флоры России.

Surirella subsalsa W. Sm. (рис. 2, 8). Створка 50 мкм дл., 24.3 мкм шир., ребер 4 в 10 мкм.

Европа, солоноватоводный вид (Krammer, Lange-Bertalot, 1988).

Редкий для флоры России.

ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальное число таксонов обнаружено в устьях рек Хара (40) и Б. Саморода (68), что совпадает с литературными данными (Yatsenko-Ste-

panova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016). Наиболее насыщенными в таксономическом плане в нашем материале оказались роды *Halamphora* и *Nitzschia* — по 6 и *Navicula* — 16 таксонов, что также соответствует данным световой микроскопии (Yatsenko-Stepanova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016). Наиболее широкое распространение в этих водотоках имеют *Conticribra weissflogii*, *Fallacia pygmaea*, *Navicula capitatoradiata*, *N. lanceolata*, *N. salinarum*, *N. trivialis*, *Nitzschia frustulum*, *Tryblionella hungarica*. По литературным данным в исследованных реках зафиксировано 124 вида и разновидности диатомовых водорослей из 33 родов, включая 10 форм, определенных только до рода (Yatsenko-Stepanova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016). Из 93 видов и разновидностей, относящихся к 40 родам, обнаруженных нами в исследованных реках, 45 оказались новыми для флоры этих водотоков и 3 — для флоры России. При этом, 17 родов (*Achnanthydium*, *Amphipleura*, *Conticribra*, *Craticula*, *Ctenophora*, *Diaedsmis*, *Encyonema*, *Fallacia*, *Frustulia*, *Halamphora*, *Hippodonta*, *Luticola*, *Planothidium*, *Prestauroneis*, *Staurosira*, *Tabularia*, *Ulnaria*) оказались новыми для этих водотоков.

Следует учесть, что в последние годы изменилось систематическое положение или таксономический ранг у многих водорослей, поэтому опубликованные данные по видовому составу требуют корректирования. Ряд представителей рода *Amphora* переведен в род *Halamphora* и, соответственно, в опубликованные списки нужно вносить изменения: *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz. — *Halamphora coffeaeformis* (C. Agardh) Levkov, *A. coffeaeformis* var. *acutiuscula* (Kütz.) Hust. — *H. acutiuscula* (Kütz.) Levkov, *A. coffeaeformis* var. *angularis* (Grunow) Cleve — *H. angularis* (Grunow) Levkov, *A. holsatica* Hust. — *H. holsatica* (Hust.) Levkov (Levkov, 2009). *Cyclotella distinguenda* var. *unipunctata* (Hust.) Håk. et Carter приводится в качестве синонима к *C. costei* Druatg et Straub (Houk et al., 2010). Представители этого вида относятся к мелкоразмерным (4–17 мкм) и его находка требует подтверждения с помощью методов электронной микроскопии. Вид *C. stelligera* Cleve et Grunow переведен в род *Discostella* — *D. stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee (Houk et al., 2010), *Cymbella cistula* (Ehrenb.) Kirchn. сведен в синонимику к *C. neocistula* Krammer (Krammer, 2002), другие представители этого рода переведены в род *Encyonema*: *Cymbella elginensis* Krammer — *E. elginensis* (Krammer) D.G. Mann, *C. prostrata* (Berk.) Cleve — *E. prostrata* (Berk.) Kütz., *C. silesiaca* Bleisch — *E. silesiacum* (Bleisch) D.G. Mann (Krammer, 1997a), *C. pusilla* Grunow в настоящее время рассматривается как *Navicymbula pusilla* (Grunow) Krammer (Kulikovskiy et al., 2016; Krammer, 2003). В списке приводится *Diatoma vulgare* Vory и два морфотипа этого вида — *ovalis* и *producta* (Yatsen-

ko-Stepanova et al., 2015), которые не имеют таксономического ранга, поэтому в списке необходимо оставить только *D. vulgare*. В список внесено несколько видов рода *Fragilaria*, которые также были переведены в другие роды и изменили свой таксономический ранг: *Fragilaria construens* f. *venter* (Ehrenb.) Hust. — *Staurosira venter* (Ehrenb.) Grunow, *F. fasciculata* (C. Agardh) Lange-Bert. — *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams et Round, *F. pulchella* (Ralfs ex Kütz.) Lange-Bertalot — *Ctenophora pulchella* (Ralfs ex Kütz.) D.M. Williams et Round, *F. ulna* var. *ulna* (Nitzsch) Lange-Bert. — *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *F. ulna* var. *acus* (Kütz.) Lange-Bert. — *Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal (Kulikovskiy et al., 2016; Lange-Bertalot et al., 2017). Аналогичная ситуация имеет место и среди представителей рода *Navicula*: *N. capitata* var. *hungarica* (Grunow) Ross — *Hippodonta hungarica* (Grunow) Lange-Bert., Metzeltin et A. Witkowski, *N. crucicula* (W. Sm.) Donkin — *Prestauroneis crucicula* (W. Sm.) Genkal et Yarushina, *N. mutica* Kütz. — *Luticola mutica* (Kütz.) D.G. Mann, *N. pygmaea* Kütz. — *Fallacia pygmaea* (Kütz.) Stickle et D.G. Mann, *N. spicula* (Hickie) Cleve — *Haslea spicula* (Hickie) Lange-Bert. (Lange-Bertalot, 2001; Levkov et al., 2013; Kulikovskiy et al., 2016; Genkal, Yarushina, 2017; Lange-Bertalot et al., 2017). Некоторые представители рода *Nitzschia* также поменяли свою родовую принадлежность: *Nitzschia constricta* (Kütz.) Ralfs — *Tryblionella constricta* (Kütz.) Poulin, *N. compressa* (Bailey) Boyer — *T. compressa* (Bailey) Poulin, *N. hungarica* Grunow — *T. hungarica* (Grunow) Freng., *N. tryblionella* Hantzsch in Rabenhorst — *T. tryblionella* (Hantzsch in Rabenhorst) Cantonati et Lange-Bert. (Poulin et al., 1990; Lange-Bertalot et al., 2017). Центрическая диатомовая водоросль *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) Fryxell et Hasle переведена в род *Conticribra* (*C. weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples et D.M. Williams (Stachura-Suchoples, Williams, 2009). В списке приводится вид *Stephanodiscus rotula* (Kütz.) Hendey (Yatsenko-Stepanova et al., 2015), находка которого требует подтверждения. Этот вид имеет большое сходство с *S. neoastraea* Håk. et Hickel, и именно последний имеет широкое распространение в водоемах и водотоках России (Genkal, 2009; Houk et al., 2014; Kulikovskiy et al., 2016). Кроме этого, *S. rotula* относится к ископаемым видам (Houk et al., 2014). В списке в качестве массового вида приводится *Chaetoceros mulleri* Lemmerm. (Yatsenko-Stepanova et al., 2015; Gorokhova, Zinchenko, 2016), представители которого относятся к нежесткоструктурным водорослям и, вероятно, по этой причине при подготовке препаратов для электронной микроскопии панцири разрушились. По мнению специалиста по этому роду Р.М. Гогорева по данным световой микроскопии это именно *C. mulleri*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследованных реках выявлено 93 таксона Bacillariophyta из 40 родов, в том числе 3 новых для флоры России. Проведенная ревизия опубликованного видового списка и наши данные в значительной степени расширили таксономический состав Bacillariophyta исследованных рек на видовом (со 124 до 168 таксонов) и родовом (с 33 до 53) уровнях. Максимальное число видов и разновидностей обнаружено в устьях рек Хара (40) и Б. Саморода (68). Самыми богатыми в таксономическом плане оказались роды *Halamphora*, *Nitzschia* и *Navicula*. Наиболее широкое распространение в исследованных водотоках имеют виды *Conticribra weissflogii*, *Fallacia pygmaea*, *Navicula capitatoradiata*, *N. lanceolata*, *N. salinarum*, *N. trivialis*, *Nitzschia frustulum*, *Tryblionella hungarica*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по темам “Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации” (АААА–А17–117112040040–3) и “Систематика, разнообразие и филогения водных автотрофных организмов России и других регионов мира” (№ АААА–А18–118012690095–4) при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17–04–00135). Выражаем свою признательность Р.М. Гогореву за помощь в определении видов рода *Chaetoceros*. Авторы выражают благодарность д.б.н., проф., Зинченко Татьяне Дмитриевне, заведующей лабораторией экологии малых рек ИЭВБ РАН за организацию и проведение экспедиционных и исследовательских работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Alekin] Алекин О.А. Основы гидрохимии. 1970. Л. 444 с.
 [Balonov] Балонов И.М. 1975. Подготовка водорослей к электронной микроскопии. – В кн.: Методика изучения биогеоценозов. М. С. 87–89.
 [Burkova] Буркова Т.Н. 2012. Таксономический состав альгофлоры планктона высокоминерализованной реки Хара. – Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 21 (3): 25–35.
 Genkal S.I., Yarushina M.I. 2017. On the morphology and taxonomy of *Parlibellus crucicula* (Bacillariophyta). – Inland Water Biology. 10 (4): 355–359. <https://doi.org/10.1134/S1995082917040058>
 [Gorokhova, Zinchenko] Горохова О.Г., Зинченко Т.Д. 2016. Особенности альгоценозов соленых рек юга России. – Вода: химия и экология. 11: 58–65.
 Houk V., Klee R., Tanaka H. 2010. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part 3. Stephanodiscaceae. A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella*. – Fottea. 10 (Supplement): 1–498.

Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. *Allgemeines und Encyonema* part. – Bibliotheca Diatomologica. 36: 1–382.
 Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis*. – Bibliotheca Diatomologica. 7: 1–469.
 Krammer K. 2000. *Pinnularia*. – In: Diatoms of Europe. Vol. 1. P. 1–703.
 Krammer K. 2002. *Cymbella*. – In: Diatoms of Europe. Vol. 3. P. 1–584.
 Krammer K. 2003. *Cymboplectra*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. – In: Diatoms of Europe. Vol. 4. P. 1–530.
 Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. – In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/1. Stuttgart. S. 1–876.
 Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae. Bd. 2/2. – In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. S. 1–536.
 Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*. Bd. 2/4. – In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. S. 1–437.
 [Kulikovskiy et al.] Куликовский М.С., Глушенко А.М., Генкал С.И., Кузнецова И.В. 2016. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль. 804 с.
 Lange-Bertalot H. 2001. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato Frustulia. – In: Diatoms of Europe. Vol. 2. P. 1–526.
 Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmittens-Oberreifenberg. 942 p.
 Levkov Z. 2009. *Amphora* sensu lato. – In: Diatoms of Europe. Vol. 5. P. 1–916.
 Levkov Z., Danijela Mitić-Kopanja, Erwin Reichardt. 2016. The diatom genus *Gomphonema* from the Republic of Macedonia. – In: Diatoms of Europe. Vol. 8. P. 1–552.
 Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. *Luticola*, *Luticolopsis*. – In: Diatoms of Europe. Vol. 7. P. 1–697.
 [Nomokonova et al.] Номоконова В.И., Зинченко Т.Д., Попченко Т.В. 2013. Трофическое состояние соленых рек бассейна озера Эльтон. – Известия Самарского научного центра РАН. 3 (1): 476–483.
 [Opredelitel'...] Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. 1951. М. 619 с.
 Poulin M., Bérard-Therriault L., Cardinal A., Hamilton P.B. 1990. Les diatomées (Bacillariophyta) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 9. Bacillariaceae. – Le Naturaliste Canadien. 117 (2): 73–101.
 Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema*. – Iconographia Diatomologica. 8: 1–203.
 Stachura-Suchoples K., Williams D.M. 2009. Description of *Conticribra tricircularis*, new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve

- (Bacillariophyta) and its freshwater origin. – Eur. J. Phycol. 44 (4): 477–486.
<https://doi.org/10.1080/09670260903225431>
- [Vodno-bolotnye...] Водно-болотные угодья Приэльто-
 нья. 2005. Волгоград. 27 с.
- Yatsenko-Stepanova T.N., Ignatenko M.E., Nemtseva N.V.,
 Gorokhova O.G. 2015. Autotrophic Microorganisms in
 River Outfalls of Lake Elton. – Arid Ecosystems. 5 (2):
 83–87.
<https://doi.org/10.1134/S2079096115020109>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Pop-
 chenko T.V. 2017. Macrozoobenthos in Saline Rivers
 in the Lake Elton Basin: Spatial and Temporal Dy-
 namics. – Inland Water Biology. 10 (4): 384–398.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040125>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Vykhrstjuk L.A., Shi-
 tikov V.K. 2011. Diversity and Structure of Macrozoo-
 benthic Communities in the Highly Mineralized Khara
 River (Territory adjacent to Lake Elton). – Biology
 Bulletin. 38 (10): 1056–1066.
<https://doi.org/10.1134/S106235901100190>

DIATOM ALGAE (BACILLARIOPHYTA) OF THE RIVERS FLOWING INTO LAKE ELTON

S. I. Genkal^{a,#} and O. G. Gorokhova^{b,##}

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences
 Borok, Yaroslavl Region, 152742, Russia

^b Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences –
 Branch of the Federal State Budgetary Institution of Sciences Samara Federal Research Scientific Center
 of Russian Academy of Sciences

Komzina Str., 10, Tolyatti, Samara Region, 445003, Russia

[#]e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.rue-mail

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

This electron microscopy study of phytoplankton from the rivers (Bolshaya Smoroda, Lantsug, Solyanka, Chernavka and Khara) flowing into a hyperhalinic lake Elton (Volograd Region) has revealed 93 species, varieties and forms of diatom algae from 40 genera. Forty five of them proved to be new for the studied rivers, including 3 new taxa for the flora of Russia (*Amphora hassiaca*, *Halamphora* cf. *luciae*, *Nitzschia frustulum* var. *bulnheimiana*), and 10 forms were identified to the genus only. The genera *Halamphora* and *Nitzschia* (6 taxa in each genus) and *Navicula* (16) have the highest species richness. The greatest number of species and varieties is recorded in the mouth of the Khara (40) and Bolshaya Smoroda rivers (68). The following species are the most widespread in the watercourses under study: *Conticribra weissflogii*, *Fallacia pygmaea*, *Navicula capitatoradiata*, *N. lanceolata*, *N. salinarum*, *N. trivialis*, *Nitzschia frustulum*, *Tryblionella hungarica*. The taxonomic position of 30 taxa from the earlier published species lists has been specified. Summarizing the published and our data, the composition of Bacillariophyta in the studied rivers has significantly increased at the level of species (from 124 to 168 taxa) and genera (from 33 to 53 ones).

Keywords: Bacillariophyta, phytoplankton, Lake Elton, tributaries, electron microscopy, revision

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was carried out within the state assignment (themes “Assessment of modern biodiversity and prognosis of its change in the Volga basin ecosystems under their natural and anthropogenic transformation”, No. AAAA-A17-117112040040-3, and “Systematics, diversity and phylogeny of aquatic autotrophic organisms in Russia and other parts of the world”, No. AAAA-A18-118012690095-4), and supported in part by Russian Foundation for Basic Research (project No. 17-04-00135). We thank R.M. Gogorev for his help with identification of the species of the genus *Chaetoceros*. The authors are also grateful to Doctor of Biological Sciences, Professor, Head of Laboratory of Minor Rivers Ecology of IEVB RAS, Tatiana Dmitrievna Zinchenko for organizing expeditions and conducting research work.

REFERENCES

- Alekin O.A. 1970. Osnovy gidrokhimii [Basics of hydro-chemistry]. Leningrad. 444 p. (In Russ.).
- Balonov I.M. 1975. Podgotovka vodorosley k elektronnoy mikroskopii [Preparation of algae for electron microscopy]. – In: Methods for the study of biocenoses. Moscow. P. 87–89 (In Russ.).
- Burkova T.N. 2012. Taxonomic structure algaeflora plankton river Hara with high-mineral waters. – Samarskaya Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii. 21 (3): 25–35 (In Russ.).
- Genkal S.I., Yarushina M.I. 2017. On the morphology and taxonomy of *Paralibellus crucicula* (Bacillariophyta). – Inland Water Biology. 10 (4): 355–359.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040058>
- Gorokhova O.G., Zinchenko T.D. 2016. The diversity and community structure of phytoplankton of highly min-

- eralized rivers of Elton lake Basin. — Voda: khimiya i ekologiya. 11: 58–65 (In Russ.).
- Houk V., Klee R., Tanaka H. 2010. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Part 3. Stephanodiscaceae. A. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella*. — Fottea. 10 (Supplement): 1–498.
- Krammer K. 1997a. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 1. *Allgemeines* und *Encyonema* part. — Bibliotheca Diatomologica. 36: 1–382.
- Krammer K. 1997b. Die cymbelloiden Diatomeen. Teil 2. *Encyonema* part., *Encyonopsis* und *Cymbellopsis*. — Bibliotheca Diatomologica. 7: 1–469.
- Krammer K. 2000. *Pinnularia*. — In: Diatoms of Europe. Vol. 1. P. 1–703.
- Krammer K. 2002. *Cymbella*. — In: Diatoms of Europe. Vol. 3. P. 1–584.
- Krammer K. 2003. *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*. — In: Diatoms of Europe. Vol. 4. P. 1–530.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Teil 1. Naviculaceae. — In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 2/1. Stuttgart. S. 1–876.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1988. Bacillariophyceae. Teil 2. Epithemiaceae, Bacillariaceae, Surirellaceae. Bd. 2/2. — In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. S. 1–536.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991. Bacillariophyceae. Teil. 4. Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Bd. 2/4. — In: Die Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. P. 1–437.
- Kulikovskiy M.S., Glushchenko A.M., Genkal S.I., Kuznetsova I.V. 2016. Identification book of diatoms from Russia. Yaroslavl. 804 p. (In Russ.).
- Lange-Bertalot H. 2001. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu lato Frustulia. — In: Diatoms of Europe. Vol. 2. P. 1–526.
- Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M. 2017. Freshwater benthic diatoms of Central Europe. Schmitten-Oberreifenberg. 942 p.
- Levkov Z. 2009. *Amphora* sensu lato. — In: Diatoms of Europe. Vol. 5. P. 1–916.
- Levkov Z., Danijela Mitić-Kopanja, Erwin Reichardt. 2016. The diatom genus *Gomphonema* from the Republic of Macedonia. — In: Diatoms of Europe. Vol. 8. P. 1–552.
- Levkov Z., Metzeltin D., Pavlov A. 2013. *Luticola*, *Luticolopsis*. — In: Diatoms of Europe. Vol. 7. P. 1–697.
- Nomokonova V.I., Zinchenko T.D., Popchenko T.V. 2013. Trophic state of saline rivers of the lake Elton basin. — Izvestia Samarskogo Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 3: 476–483 (In Russ.).
- Opredelitel' presnovodnykh vodorosley SSSR. Vyp.4. Diatomovye vodorosli [Key to freshwater algae of the USSR. Iss. 4. Diatom algae]. 1951. Moscow. 619 p. (In Russ.).
- Poulin M., Bérard-Therriault L., Cardinal A., Hamilton P.B. 1990. Les diatomées (Bacillariophyta) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Québec. 9. Bacillariaceae. — Le Naturaliste Canadien. 117 (2): 73–101.
- Reichardt E. 1999. Zur revision der gattung *Gomphonema*. — Iconographia Diatomologica. 8: 1–203.
- Stachura-Suchoples K., Williams D.M. 2009. Description of *Conticribra tricircularis*, new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) and its freshwater origin. — Eur. J. Phycol. 44 (4): 477–486.
<https://doi.org/10.1080/09670260903225431>
- Vodno-bolotnye ugodya Prieltonya. 2005. [Wetlands of the Elton Region]. Volgograd. 27 p. (In Russ.).
- Yatsenko-Stepanova T.N., Ignatenko M.E., Nemtseva N.V., Gorokhova O.G. 2015. Autotrophic Microorganisms in River Outfalls of Lake Elton. — Arid Ecosystems. 5 (2): 83–87.
<https://doi.org/10.1134/S2079096115020109>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Abrosimova E.V., Popchenko T.V. 2017. Macrozoobenthos in Saline Rivers in the Lake Elton Basin: Spatial and Temporal Dynamics. — Inland Water Biology. 10 (4): 384–398.
<https://doi.org/10.1134/S1995082917040125>
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V., Vykhrstjuk L.A., Shitikov V.K. 2011. Diversity and Structure of Macrozoobenthic Communities in the Highly Mineralized Khara River (Territory adjacent to Lake Elton). — Biology Bulletin. 38 (10): 1056–1066.
<https://doi.org/10.1134/S1062359011100190>

МОНИТОРИНГ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ОСУШЕННОМ МЕЗОТРОФНОМ ТРАВЯНО-СФАГНОВОМ БОЛОТЕ В ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

© 2021 г. С. И. Грабовик^{1,*}, Л. В. Канцерова^{1,**}

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910, Россия

*e-mail: svetagrab@yandex.ru

**e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2020 г.

После доработки 13.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

На территории Южной Карелии в подзоне средней тайги на лесоболотном научном стационаре Карельского НЦ РАН “Киндасово” в заказнике Койву-Ламбасуо ведется многолетний мониторинг растительности болот. В данной работе представлены результаты 36-летних исследований постмелиоративной динамики видового состава и структуры растительного покрова мезотрофного травяно-сфагнового болота “Близкое” (61°45'10.28"с.ш., 33°28'12.73"в.д.). Под влиянием осушения и сукцессий растительного покрова отмечается изменение видового состава растительного покрова, снижение его биоразнообразия в 30 метрах от мелиоративного канала и увеличение видового разнообразия на середине межканальной полосы. На середине межканальной полосы изменения в видовом составе происходят значительно медленнее, чем в 30 метрах от канала, так как удлинился период доминирования гигромезофильных и гигрофильных видов, но при дальнейшем действии осушения происходит уменьшение степени покрытия мезотрофного болотного разнотравья. С помощью бестрендового анализа выделено четыре периода увлажнения, каждый из которых обладает характерным для этого периода растительным покровом. Через 36 лет после осушения на месте мезотрофного травяно-сфагнового кочковато-топяного комплекса сформировался березово-травяной фитоценоз.

Ключевые слова: постмелиоративная динамика, растительный покров, травяно-сфагновое болото, ординация, Карелия

DOI: 10.31857/S0006813621040050

Болота имеют огромное значение, являясь резервуарами углерода, органических веществ, и пресной воды (P'yavchenko, 1985).

В республике Карелия болота занимают 3.63 млн га (21%), а заболоченные леса — 1.83 млн га (10.6%) (P'yavchenko, Kolomytsev, 1980). В связи с высокой заболоченностью, в Карелии в середине XX столетия были развернуты гидромелиоративные работы, которые существенно изменяли естественные ландшафты. Возросшее антропогенное влияние на болота приводит к нежелательным последствиям в состоянии естественных экосистем, которых можно избежать только при знании объективных законов внутренней организации и взаимосвязей этих систем с факторами среды. Результаты гидромелиорации могут быть положительными лишь при научно обоснованном прогнозе трансформации заболоченных лесов и болот, а это требует детального изучения растительности и продуктивности фитоценозов в

процессе естественных и антропогенных смен растительного покрова разных типов болот.

Вопросы антропогенной динамики растительности болот довольно широко освещаются как в нашей стране, так и за рубежом. Подробный литературный обзор был сделан нами в работах Kuznetsov, Grabovik, 2010; Grabovik et al., 2019.

По мнению Б.С. Маслова “основой мелиоративных исследований должны вновь стать мелиоративно-болотные стационары в разных природно-хозяйственных регионах в сочетании с математическим и физическим моделированием” (Maslov, 2008: 68).

Целью данной работы явилось представление результатов 36-летних исследований постмелиоративной динамики видового состава и структуры растительного покрова в пространственно-временном аспекте на примере мезотрофного травяно-сфагнового болотного массива “Близкое”.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

На территории Киндасовского лесо-болотного научного стационара Карельского научного центра РАН в 1970 г. были начаты комплексные научно-исследовательские работы по изучению структуры и динамики болот и заболоченных лесов в естественном состоянии и под влиянием мелиорации. В задачи исследования не входило измерение уровня грунтовых вод (УГВ) в течение вегетационного периода. УГВ на исследованных болотах был измерен только до осушения.

В климатическом отношении территория стационара характеризуется следующими средними многолетними данными: продолжительность вегетационного периода – 148 дней, температура воздуха за вегетационный период – 11.7°C, количество атмосферных осадков за год 565 мм, за вегетационный период – 316 мм (Chesnokov, 1979).

На территории стационара наиболее распространены четыре типа болотных массивов: сфагновый грядово-мочажинный олиготрофный, травяно-сфагновый мезотрофный, травяно-сфагново-гипновый (карельские кольцевые аапа болота) и мезотрофный сфагновый лесной (Elina et al., 1984). Значительная их часть до 1969 г. была в естественном состоянии, затем с 1969 по 1974 г. часть болот была осушена (рис. 1).

Стационарные исследования проводили в два этапа. На первом этапе основное внимание уделяли изучению растительности естественных (неосушенных) болот. На основании анализа аэрофотоснимков устанавливали соотношение растительных комплексов на болотах (Galkina, 1969). На выделенных по аэрофотоснимкам болотных комплексах выбирали наиболее типичные для них участки (по форме микрорельефа и растительному покрову) – пробные площади (ПП), на которых в последующие годы вели постоянные наблюдения. Всего было заложено 11 ПП (площадь от 0.3 до 0.5 га), здесь выполнялись геоботанические описания, отбирались образцы торфа на ботанический состав и степень разложения, а также измерялся УГВ на коврах, мочажинах, кочках и грядах до осушения.

Горизонтальная структура растительного покрова изучалась методом крупномасштабного картирования (Elina et al., 1984) на постоянных пробных площадях (ППП), размеры которых (от 50 до 150 м²) зависели от сложности структуры болотного комплекса и величины отдельных элементов микрорельефа. Площадь исследуемой ПП болотного массива “Близкое” составляет 0.5 га (рис. 1), а площадь ППП – 150 м² (рис. 2).

Второй этап начался в первое десятилетие после осушения и характеризовался детализацией ранее выполненных исследований, внимание акцентировалось на динамике растительного покрова, структуре и биологической продуктивно-



Рис. 1. Схема болотных массивов стационара “Киндасово” (Elina, 1977).

Типы болотных массивов: I – сфагновый грядово-мочажинный олиготрофный; II – мезотрофный травяно-сфагновый; III – мезотрофный сфагновый лесной; IV – южнокарельский вариант кольцевого аапа типа. 7 – болотный массив “Близкое”, ■ – пробная площадь.

Fig. 1. Scheme of mire ecosystems of the “Kindasovo” Experimental Research Station (Elina, 1977).

Types of mires: I – ombrotrophic ridge-hollow bog; II – mesotrophic herb-Sphagnum; III – mesotrophic Sphagnum-forest mire; IV – aapa mire. 7 – mire ecosystem “Blizkoye”, ■ – sample plot.

сти комплексов. Исследования динамики видового состава и структуры растительного покрова выполнялись апробированными и модифицированными методами (Grabovik, 1989, Grabovik et al., 2019). Наблюдения за динамикой видового состава растительного покрова вели на постоянных метровых площадках (1 м²) (ПМП) (рис. 2), расположенных в пределах ПП изучаемого болотного комплекса.

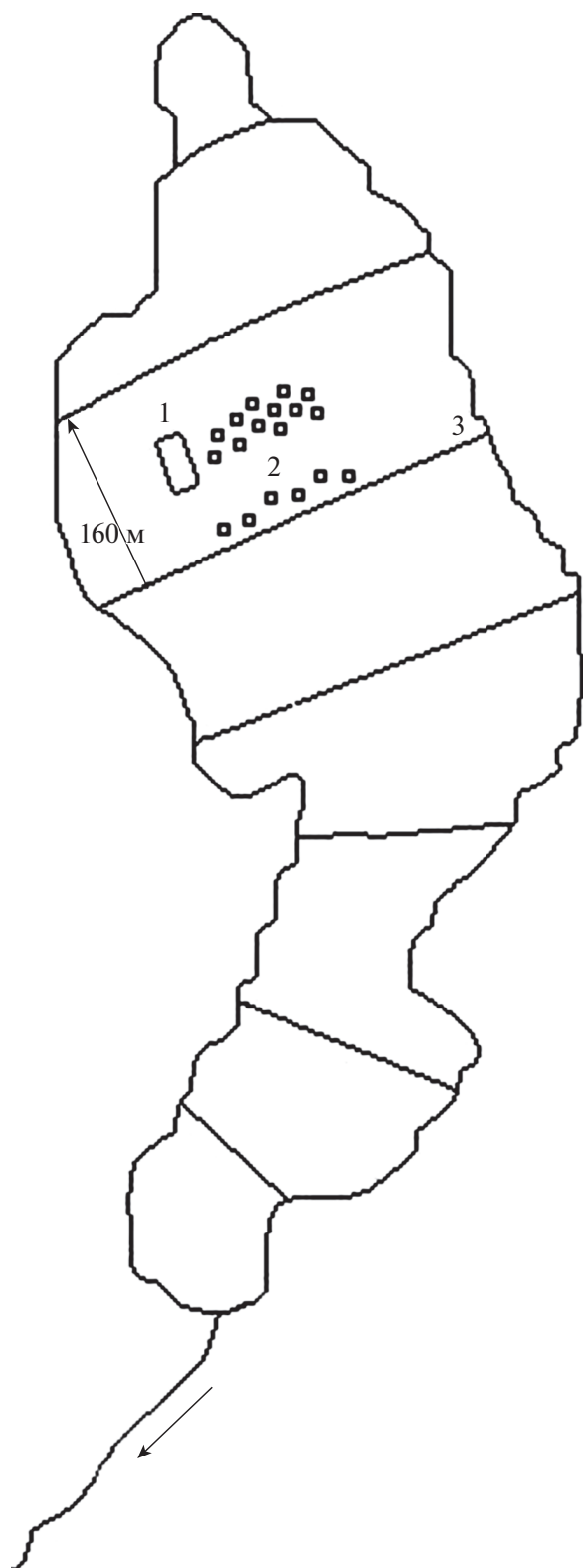


Рис. 2. Схема размещения участков на болоте “Близкое”.

1 – постоянная пробная площадка; 2 – постоянные метровые площадки; 3 – мелиоративные каналы.

Fig. 2. Scheme of plots location in the mire “Blizkoye”.

1 – permanent sample plot; 2 – 1-m² permanent sample plots; 3 – meliorative channels.

Названия сосудистых растений и мхов приводятся по сводкам (Czerepanov, 1995; Ignatov et al., 2006, 2017; Kravchenko, 2007; Ignatov, Milyutina, 2007). Основные таксационные показатели древостоя определялись методами, применяемыми в лесной таксации (Anuchin, 1982).

В работе используются эколого-ценотические группы (ЭЦГ) видов (Kuznetsov, 2005), выделенные эмпирически для болот Карелии по их отношению к условиям увлажнения, проточности, освещенности и трофности местообитаний, а также сопряженности в сообществах (Kuznetsov, 2002).

Для установления степени сходства видового состава растительных сообществ 1971 года (контроль) с растительными сообществами других лет (с 1972 по 2007 г.) использовали коэффициент Жаккара (K) (Vasilevich, 1969), который вычисляли по формуле:

$$K = \frac{c}{a + b - c} \times 100\%,$$

где a – число видов в сообществах 1971 года, b – число видов в сообществах других лет, c – число общих видов в сообществах a и b .

Для установления экологических особенностей выделенных сообществ и определения их положения в экологическом пространстве был использован бестрендовый анализ соответствия (Detrended correspondence analysis, или DCA ординация), реализованный Hill, Gauch (1980) в прикладном пакете для обработки геоботанических данных DECORANA. В качестве анализируемого параметра использовался показатель проективного покрытия видов (в %) для растительных сообществ ПМП. Нагрузки на оси в ординации рассчитаны с использованием коэффициента Сьеренсена.

Мезотрофный травяно-сфагновый болотный массив “Близкое”, площадью 10 га, глубиной торфяной залежи около 1 метра. До осушения центральная часть болота была занята мезотрофным травяно-сфагновым кочковато-топяным комплексом, в котором кочки занимали 30%, мочажины – 70%. В понижениях в течение вегетационного периода УГВ колебался от 0 до +5 см, а на повышениях – 15–25 см ниже поверхности сфагнового ковра. Для более детального изучения горизонтальной структуры растительного покрова в центральной части участка было сделано крупномасштабное картирование. Кочки были заняты кустарничково-осоково-сфагновыми сообществами, с единичными низкими (до 2 м) *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. В неглубоких мочажинах до осушения были сообщества ассоциации *Carex lasiocarpa* – *Menyanthes trifoliata* и *Carex lasiocarpa* – *Sphagnum subsecundum*. Видовое богатство болотного участка до осушения было невелико и

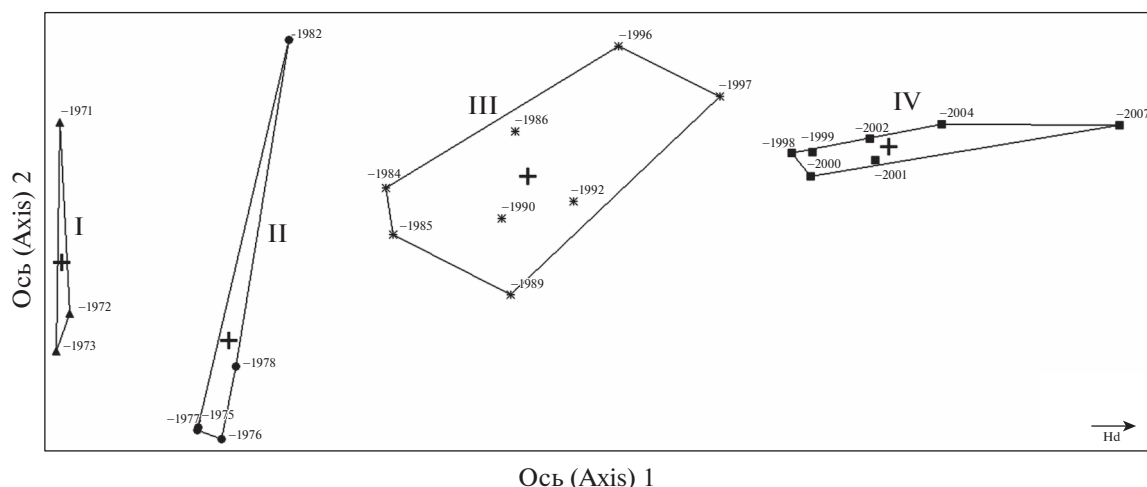


Рис. 3. Ординационная диаграмма растительных сообществ на постоянных метровых площадках, расположенных в 30 метрах от мелиоративного канала в разные годы исследования.

Римские цифры – периоды увлажнения.

Fig. 3. Ordination chart of plant communities in permanent 1-m² sample plots located 30 m from the ditch in different years.

Roman numerals – drainage periods.

включало 29 видов: из них деревья – 2, кустарнички – 5, травы – 16 и мхи – 6.

В 1970 г. болото было осушено редкой сетью открытых каналов через 160 метров. В настоящее время каналы заросли травянистой растительностью. Мониторинг изменений растительного покрова велся на постоянных метровых площадках (ПМП) 1 × 1 м, заложенных на коврах и мочажинах на разном удалении от мелиоративных каналов (в более интенсивно осушенной части болотного участка, в 30-ти метровой полосе от канала, а также на середине межканальной полосы. Всего заложено 18 ПМП (рис. 2). Первые наблюдения сделаны в год проведения гидромелиорации болотного массива (контроль).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика видового состава растительного покрова в 30-метровой полосе вдоль мелиоративного канала

Бестрендовый анализ соответствия был проведен для растительных сообществ ПМП в 30-метровой полосе. Ординационная диаграмма (рис. 3) демонстрирует наличие четко выраженного хронологического градиента (с 1971 по 2007 годы исследования), который в растительных сообществах соответствует градиенту увлажнения от более влажных местообитаний к менее влажным. Анализ показал высокую нагрузку на ось 1, которая объясняет 76% изменчивости. Вдоль градиента нами выделено четыре группы (скопления) растительных сообществ, характеризующиеся степенью увлажнения за разные годы исследова-

ния. На ось 2 приходится очень низкая нагрузка, всего 1%.

В первую (I) группу (период осушения с 1971 по 1973 год) входят кустарничково-осоково-травяно-моховые сообщества мезоолиготрофных, гидрофильных водно-болотных видов сосудистых растений и мхов. За данный период осушения исчезли виды эколого-ценотических групп, таких как *Scheuchzeria palustris* и *Carex livida* (табл. 1), которые характерны для сильно обводненных застойных мочажин: *Carex chordorrhiza*, *C. canescens*, *C. limosa*, *C. livida*, и мхов *Sphagnum angustifolium*, *S. subsecundum*. Доминантными видами сообществ данного периода являются *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata*. Они по-прежнему сохраняют высокую константность, но проективное покрытие *C. lasiocarpa* снижается с 35 до 15%, а *Menyanthes trifoliata* увеличивается с 20 до 30%.

Во вторую (II) группу (период осушения с 1975 по 1982 год) входят кустарничково-разнотравные сообщества мезотрофных, гидрофильных болотных видов. Различные виды болотных растений реагируют на осушение неодинаково. Одни быстро отмирают (виды ЭЦГ *Chamaedaphne calyculata*), а другие испытывают явное угнетение и отмирают постепенно (виды ЭЦГ *Menyanthes trifoliata*). Встречаются виды, которые развиваются даже лучше и роль их в покрове заметно увеличивается после осушения, особенно *Calamagrostis neglecta* и *Comarum palustre* (табл. 1). Их проективное покрытие в растительных сообществах, в отличие от первых лет осушения, резко возрастает в среднем с 5–10% до 25–40%. Данные виды относятся к ЭЦГ *Carex acuta*, произрастающих в топяных местообитаниях, ежегодно заливаемых на довольно

Таблица 1. Постмелиоративная динамика видового состава растительного покрова мезотрофного травяно-сфагнового болота в 30 метрах от мелиоративного канала
Table 1. Post-drainage dynamics of the species composition of the vegetation cover of the mesotrophic herb-Sphagnum mire located 30 m from the ditch

Видовой состав (Plant species)	Периоды осушения (Drainage periods)/Годы (Years)							
	I		II		III		IV	
	1971	1973	1975	1982	1984	1997	1998	2007
Группа (Group) Chamaedaphne calyculata*								
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	IV ³	IV ⁷	IV ⁶	—	—	—	—	—
<i>Andromeda polifolia</i> L.	IV ²	III ¹	II ⁺	—	—	—	—	—
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	II ⁺	III ¹	II ⁺	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	IV ⁵	—	—	—	—	—	—	—
<i>S. divinum</i> Elatberg et Hassel.	—	I ⁺	II ²	—	I ⁺	—	III ²	I ¹
Группа (Group) Scheuchzeria palustris								
<i>Carex limosa</i> L.	I ⁺	I ⁺	—	—	—	—	—	—
Группа (Group) Carex lasiocarpa								
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	V ³³	V ¹⁷	IV ⁶	IV ⁹	III ⁷	II ⁺	II ¹	—
Группа (Group) Carex livida								
<i>Carex livida</i> (Wahlenb.) Willd.	II ⁺	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	V ¹⁸	V ⁶	—	—	—	—	—	—
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske	IV ⁵	—	—	IV ³⁸	—	—	—	—
Группа (Group) Menyanthes trifoliata								
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	V ²²	V ²⁶	V ¹⁶	IV ¹¹	III ⁷	I ¹	—	—
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	V ²	IV ⁺	II ⁺	I ⁺	—	—	—	—
<i>Carex chordorrhiza</i> Ehrh.	V ⁵	II ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	IV ²	V ⁺	IV ⁺	—	—	I ²	I ⁺	—
Группа (Group) Calla palustris								
<i>Salix myrtilloides</i> L.	IV ⁵	IV ⁵	IV ²	II ¹	—	—	—	—
<i>Carex canescens</i> L.	IV ⁷	I ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ⁺
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	—
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	—	—	—	—	—	—	I ⁺	—
Группа (Group) Carex acuta								
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrt.) Gaertn., B. Mey. et Scherb.	V ¹⁰	V ⁵	V ³⁵	V ³³	IV ¹⁸	III ²	IV ²	—
<i>Comarum palustre</i> L.	IV ⁷	V ⁴	V ⁴	V ²³	IV ²⁹	IV ¹⁰	V ⁷	II ³
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.	IV ⁺	V ⁴	V ⁴	IV ⁴	IV ⁵	III ²	IV ⁴	IV ⁺
<i>Galium palustre</i> L.	IV ³	V ⁺	III ⁺	V ¹	III ⁺	V ²	IV ²	I ⁺
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	IV ⁺	IV ⁺	IV ⁺	III ⁺	III ¹	I ⁺	II ⁺	—
Группа (Group) Saxifraga hirculus								
<i>Epilobium palustre</i> L.	—	—	—	—	III ¹	—	—	—
Группа лесных видов (Group of forest species)								
<i>Rubus idaeus</i> L.	—	—	—	—	—	—	II ⁵	II ²⁰
<i>Angelica sylvestris</i> L.	—	—	—	—	—	I ⁺	II ¹	—
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	—	—	—	—	—	I ²	IV ¹⁴	V ⁹

Таблица 1. Окончание

Видовой состав (Plant species)	Периоды осушения (Drainage periods)/Годы (Years)							
	I		II		III		IV	
	1971	1973	1975	1982	1984	1997	1998	2007
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) Y.P. Fuchs	—	—	—	—	—	—	IV ²	IV ²⁰
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	—	II ⁺	II ⁺	III ⁺	I ⁺	III ¹²	V ⁹	V ⁵
<i>Geum rivale</i> L.	—	—	—	—	—	I ²	I ³	I ⁺
<i>Trientalis europaea</i> L.	—	—	—	—	—	I ¹	I ⁺	—
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	—	—	—	—	—	—	—	IV ⁴
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	—
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov.	—	—	—	—	—	I ¹	I ²	I ⁺
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	—	—	—	—	—	—	—	II ⁺

Примечание.*— Эколого-ценотические группы. Единично встречающиеся виды в таблицу не включены. В таблицу не вошли все годы исследования из-за достаточно большого объема материала.

Note.*— Ecological-cenotic groups. Species occurring as single individuals are not included in the Table. Not all years of the study were included in the Table due to a considerable amount of the material.

длительное время. Количество осадков за данный период было выше средней нормы (в среднем 450 мм).

Сравнение коэффициента сходства первого года осушения с последующими годами I и II периодов показало снижение сходства видового состава растительных сообществ с 74% в 1972 году до 45% в 1982 году. Это связано с тем, что в первые годы осушения резко проявляется дренажный эффект на ПМП, находящихся ближе к мелиоративному каналу и происходит смена более влаголюбивых видов на менее влаголюбивые. Ослабление фитоценотической роли болотных растений создало наиболее благоприятные условия для естественного облесения болот уже в первые 7–10 лет после осушения. В это время гигромезофильные и мезофильные виды (конкуренты всходов древесных пород) еще не получили широкого распространения. Происходит массовый занос семян *Betula pubescens*, которые попадают в благоприятную для прорастания среду. Число особей *Betula pubescens* высотой от 0.5 до 5.5 м достигает 3400 экз./га.

В третью (III) группу (период осушения с 1984 по 1997 год) входят березово-травяные сообщества мезотрофных, гигромезофильных болотных видов. Растения гигрофильные угнетаются, конкуренция с их стороны практически устраняется. В напочвенном покрове ковров и бывших мочажин за этот период осушения большинство болотных видов продолжает сохраняться, но жизнеспособность их снижается, они не цветут и не плодоносят (ЭЦГ *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex acuta*). Происходит изреживание травяного покрова, появляются виды (относящиеся к ЭЦГ лесных видов), хотя и в незначительном количе-

стве, отсутствовавшие здесь до осушения. На низких приствольных кочках в сообществах появляются *Deschampsia cespitosa*, *Polytrichum longisetum* и *Dicranum scoparium*.

Сравнение коэффициента сходства первого года осушения с последующими годами III периода показало, что коэффициент Жаккара снижается, но незначительно: с 39% в 1984 году до 35% в 1997 и число общих видов колеблется от 7 до 9.

В сформировавшемся березово-травяном фитоценозе общее число стволов составило 1850 экз./га, в том числе *Betula pubescens* 1700. Средний диаметр 5.6 см, высота — 6.9 м. Значительная часть *Betula pubescens* появилась здесь уже после осушения.

В четвертую (IV) группу (период осушения с 1998 по 2007 год) входят березово-травяные сообщества, мезотрофных, мезофильных лесо-болотных и преимущественно лесных видов.

В напочвенном покрове ковров болотные растения еще сохранились, но проективное покрытие их значительно снизилось, продолжается внедрение лесных видов (табл. 1) и в сложении напочвенного покрова они уже играют значительную роль. ЭЦГ лесных видов указывают на переменность водного режима и динамические связи болот и лесов. Доминантными видами сообществ данного периода являются *Equisetum sylvaticum*, *Deschampsia cespitosa*, *Dryopteris carthusiana*. Из сообществ исчезли *Carex lasiocarpa* и *Menyanthes trifoliata*, которые в первом периоде осушения были доминантными видами. Также исчезли *Equisetum fluviatile* и *Tyselium palustre*. В сообществах появились встречающиеся ранее 1998 г. виды мхов: *Climacium dendroides*, *Polytrichum longi-*

Таблица 2. Постмелиоративная динамика видового состава растительного покрова мезотрофного травяно-сфагнового болота на середине межканальной полосы

Table 2. Post-drainage changes of the species composition of the vegetation cover in the mesotrophic herb-Sphagnum mire in the middle of a drained row

Видовой состав (Plant species)	Периоды осушения (Drainage periods)/Годы (Years)							
	I		II		III		IV	
	1971	1973	1975	1982	1984	1997	1998	2007
Группа (Group) Chamaedaphne calyculata*								
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	IV ³	III ³	IV ³	I ³	—	—	—	—
<i>Andromeda polifolia</i> L.	V ⁸	IV ⁵	IV ⁵	—	—	—	—	—
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	IV ⁴	IV ⁴	V ³	—	—	I ⁺	I ⁺	—
<i>Sphagnum angustifolium</i> (C.E.O. Jensen ex Russow) C.E.O. Jensen	—	—	I ¹	II ⁺	I ¹	I ⁺	—	—
<i>S. divinum</i> Elatberg et Hassel.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ¹
Группа (Group) Scheuchzeria palustris								
<i>Carex limosa</i> L.	I ⁺	I ⁺	—	—	—	—	—	—
Группа (Group) Carex lasiocarpa								
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh.	IV ²⁵	V ¹⁴	V ¹¹	V ¹⁶	V ³¹	III ⁵	II ⁺	—
Группа (Group) Carex livida								
<i>Carex livida</i> (Wahlenb.) Willd.	I ⁺	I ⁺	—	—	—	—	—	—
<i>Sphagnum subsecundum</i> Nees	IV ²⁹	III ⁵	III ⁵	—	—	—	—	—
<i>Warnstorfia exannulata</i> (Bruch et al.) Loeske	—	I ¹	I ¹	II ¹	—	—	—	—
Группа (Group) Menyanthes trifoliata								
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	IV ⁶	V ¹³	V ⁹	V ⁹	V ¹⁵	V ⁹	IV ⁴	II ¹
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck.	II ⁺	II ⁺	II ⁺	—	—	—	—	—
<i>Carex chordorrhiza</i> Ehrh.	V ²⁰	I ¹	I ⁺	I ⁺	—	—	—	—
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	—	V ¹	II ⁺	—	II ⁺	II ¹	—	—
Группа (Group) Calla palustris								
<i>Salix myrtilloides</i> L.	IV ¹³	IV ⁸	IV ⁹	IV ⁴	I ⁺	—	—	—
<i>Carex canescens</i> L.	I ⁺	II ⁺	I ²	—	—	—	III ²	—
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	—	—	—	—	—	—	I ¹	I ¹
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	—	—	—	—	—	—	I ¹	I ¹
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ⁺
Группа (Group) Carex acuta								
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrt.) Gaertn., B. Mey. et Scherb.	—	IV ⁵	IV ¹¹	V ²⁷	III ¹⁸	V ⁷	V ⁷	V ⁹
<i>Comarum palustre</i> L.	V ¹¹	V ⁶	V ⁸	V ²¹	V ⁴³	V ⁶	V ⁶	IV ⁶
<i>Galium palustre</i> L.	III ³	IV ⁺	IV ⁺	V ²	III ¹	IV ⁵	III ¹	III ⁺
<i>Naumburgia thyrsoiflora</i> (L.) Reichenb.	III ⁺	V ¹	V ⁴	V ³	III ¹	IV ³	V ⁵	III ⁺
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Rafin.	IV ⁺	IV ⁺	V ³	V ¹	IV ¹	II ⁺	III ⁺	I ⁺
Группа (Group) Saxifraga hirculus								
<i>Epilobium palustre</i> L.	II ⁺	—	—	II ⁺	III ¹	I ⁺	—	I ⁺
Группа лесных видов (Group of forest species)								
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	—	III ⁺	II ⁺	III ⁺	—	III ⁴	IV ¹	I ⁺
<i>Drepanocladus polygamus</i> (Bruch et al.) Hedenäs	—	—	II ¹	II ¹	—	—	—	—
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	—	—	—	—	—	I ¹	I ¹	I ¹

Таблица 2. Окончание

Видовой состав (Plant species)	Периоды осушения (Drainage periods)/Годы (Years)							
	I		II		III		IV	
	1971	1973	1975	1982	1984	1997	1998	2007
<i>Geum rivale</i> L.	—	—	—	—	—	III ³	—	I ⁺
<i>Angelica sylvestris</i> L.	—	—	—	—	—	I ¹	I ¹	I ¹
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	III ⁶
<i>Trientalis europaea</i> L.	—	—	—	—	—	I ²	III ²	II ⁺
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) Y.P. Fuchs	—	—	—	—	—	—	III ¹	III ⁶
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ⁺
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ⁺
<i>Brachythecium rivulare</i> Bruch et al.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	V ⁵
<i>Polytrichum longisetum</i> Sw. ex Brid.	—	—	—	—	—	—	I ⁺	I ⁺

Примечание. *— Эколого-ценотические группы. Единично встречающиеся виды в таблицу не включены. В таблицу не вошли все годы исследования из-за достаточно большого объема материала.

Note. *— Ecological-cenotic groups. Species occurring as single individuals are not included in the Table. Not all years of the study were included in the Table due to a considerable amount of the material.

setum, *Brachythecium rivulare*, *Pseudobryum cinclidioides*.

В целом произошло значительное снижение сходства видовой состава (коэффициент Жаккара снизился с 24% в 1998 г. до 10% в 2007 г.).

Следует отметить, что такие светлюбивые растения, как *Calamagrostis neglecta* и *Deschampsia cespitosa* образуют здесь злаковые сообщества, которые на открытых местах (в окнах) препятствуют лесовозобновительному процессу. А такие виды, как *Angelica sylvestris*, *Dryopteris cartusiana*, *Equisetum sylvaticum*, *Trientalis europaea*, *Rubus idaeus* и др., составляют группу теневыносливых видов, наибольшее распространение которых отмечается под пологом *Betula pubescens*.

За этот период осушения в составе древостоя произошли существенные изменения. Состав древостоя 9Б₃₅ 1С₅₅, относительная полнота 0.9. Общее число стволов древостоя сократилось до 1658 экз./га, в том числе *Betula pubescens* до 1516.

Растительный покров до осушения был представлен 20 видами сосудистых растений и мхов, который через 36 лет после осушения представлен 13 видами, и только три вида являются общими: *Comarum palustre*, *Galium palustre* и *Naumburgia thyrsoiflora*. Они обладают широкой экологической пластичностью, что позволяет им существовать в различных эколого-фитоценотических условиях.

Динамика видовой состава растительного покрова на середине межканальной полосы

Бестрендовый анализ соответствия также был проведен для растительных сообществ ПМП на

середине межканальной полосы (рис. 4). Здесь также значительна нагрузка на ось 1 (79%), интерпретируемая, как хронологический градиент, соответствующий градиенту увлажнения. Нагрузка на ось 2 низкая, 1%. Нами выделены четыре группы растительных сообществ, характеризующиеся степенью увлажнения за разные годы исследования.

На середине межканальной полосы (табл. 2) изменения в видовом составе происходят в том же направлении, что и в приканальной полосе, но значительно медленнее, удлинился период доминирования гигромезофильных и гигрофильных видов, но при дальнейшем действии осушения происходит уменьшение степени покрытия мезотрофного болотного разнотравья. Внедрение лесных видов здесь отмечается только с 1998 года, но доля их участия в почвенном покрове совсем незначительна.

При слабой степени осушения *Calamagrostis neglecta* сохраняет очень высокий коэффициент участия в растительном покрове, он разрастается, продуцирует мощную дернину и слой сухой ветоши 5–7 см, в результате чего облесения не наблюдается, так как происходит вымокание семян древесных пород.

Сравнение коэффициента сходства первого года осушения с последующими годами показало снижение сходства видовой состава с 65% в 1972 г. до 19% в 2007 г. Растительный покров до осушения был представлен 17 видами сосудистых растений и мхов, который через 36 лет после осушения сократился до 22 видов, из которых 6 являются

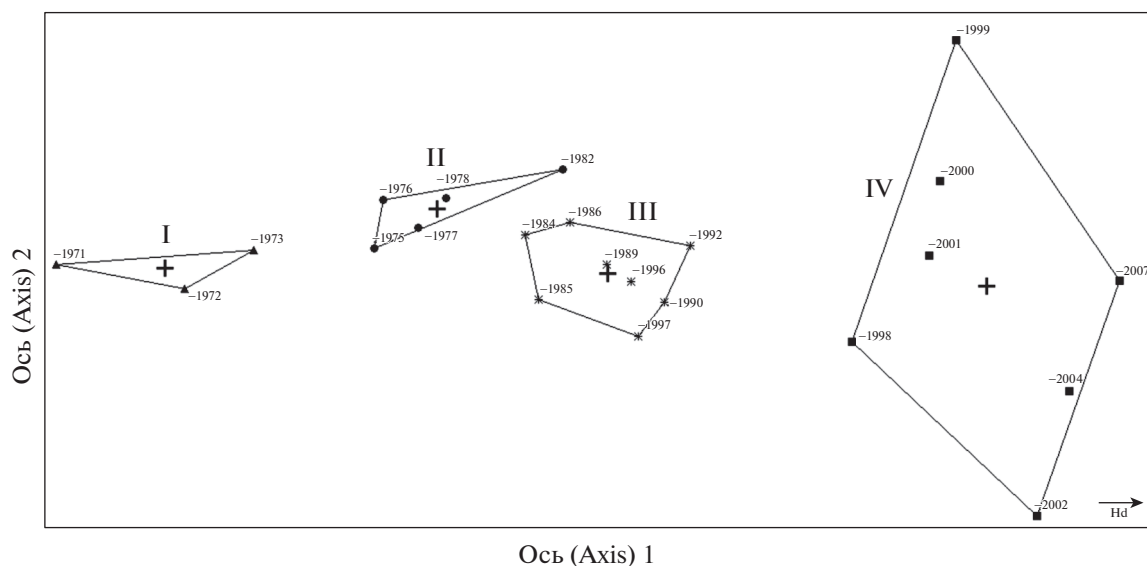


Рис. 4. Ординационная диаграмма растительных сообществ на постоянных метровых площадках, расположенных на середине межканальной полосы в разные годы исследования.

Римские цифры – периоды увлажнения.

Fig. 4. Ordination chart of plant communities in permanent 1-m² sample plots located in the middle of a drained row in different years.

Roman numerals – drainage periods.

общими: *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora* и *Thyselium palustre*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг изменения растительного покрова на осушенном мезотрофном травяно-сфагновом болоте “Близкое” Южной Карелии позволил проследить ход сукцессий растительности, выражающийся в обобщенных временных сериях. Эти серии являются моделью, отображающей направление происходящих смен фитоценозов во времени под влиянием осушения.

Под влиянием осушения и сукцессий растительного покрова на месте мезотрофного травяно-сфагнового кочковато-топяного комплекса через 36 лет после осушения сформировался березово-травяной фитоценоз. В древесном ярусе общее число стволов составляет 1658 экз./га, в том числе *Betula pubescens* 1516 экз./га.

В напочвенном покрове виды эколого-ценологических групп *Chamaedaphne calyculata*, *Scheuchzeria palustris* и *Carex livida*, которые произрастают в сильно обводненных застойных мочажинах, чутко реагируют на изменение гидрологического режима и выпадают из растительного покрова в первый период осушения. При дальнейшем действии осушения (II и III периоды) происходит угнетение видов таких ЭЦГ, как *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Carex acuta*,

характеризующихся высокой степенью увлажнения. Через 30 лет (IV период) в сложении напочвенного покрова значительную роль играют виды ЭЦГ лесных видов, индицирующие переменность водного режима, а роль большинства видов в растительном покрове незначительна, так как они находятся на границах своих фитоценологических амплитуд.

Сравнение коэффициента сходства первого года осушения с последующими годами показало снижение сходства видового состава, как в 30-метровой полосе от канала (с 24% в 1998 году до 10% в 2007), так и на середине межканальной полосы (с 65% в 1972 году до 19% в 2007 году). Под влиянием осушения в 30-метровой полосе отмечается не только изменение растительного покрова, но и снижение его биоразнообразия (с 20 видов в 1972 году до 13 – в 2007), из которых только три вида являются общими: *Comarum palustre*, *Galium palustre* и *Naumburgia thyrsoflora*. На середине межканальной полосы в течение 36 лет происходит увеличение видового разнообразия с 17 до 22 видов, в сообществах на ПМП еще сохраняются болотные виды растений, а также появляются и лесные, при этом шесть видов являются общими: *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora* и *Thyselium palustre*.

Главным экологическим фактором, обеспечивающим свыше 2/3 всей изменчивости растительности на постоянных метровых площадках, как на середине межканальной полосы, так и в

30-метровой полосе является хронологический градиент, который в растительных сообществах соответствует градиенту увлажнения от более влажных местообитаний к менее влажным. На ординационной диаграмме нами выделено четыре периода увлажнения, каждый из которых определяется характерным для этого периода растительным покровом. В первые три года осушения растительный покров был представлен кустарничково-осоково-травяно-моховыми сообществами мезоолиготрофных, гидрофильных водно-болотных видов сосудистых растений и мхов. В период осушения с 1975 по 1982 год входят кустарничково-разнотравные сообщества мезотрофных, гидрофильных болотных видов. С 1984 по 1997 год сформировался березово-травяной фитоценоз, в растительный покров которого входят мезотрофные, гигромезофильные болотные виды, а в последнее десятилетие наших исследований на постоянных метровых площадках доминируют березово-травяные сообщества мезотрофных, мезофильных лесо-болотных и преимущественно лесных видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН д.б.н. О.Л. Кузнецову, к.б.н. С.Р. Знаменскому за консультации и рекомендации при написании статьи, к.б.н. М.А. Бойчук за определение мхов, главному биологу Т.И. Бразовской за помощь в обработке графического материала, главным биологам Н.В. Стойкиной, Е.Л. Талбонен и сотруднику Института леса КарНЦ РАН к.с.-х. н. В.А. Ананьеву за помощь в полевых исследованиях.

Работа выполнена по Госзаданию ИБ КарНЦРАН № АААА-А19-119062590056-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anuchin] Анучин Н.П. 1982. Лесная таксация. М. 552 с.
- [Czerepanov] Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.
- [Chesnokov] Чесноков В.А. 1979. Изменение стока с заболоченных водосборов южной Карелии под влиянием лесосушения: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л. 25 с.
- [Elina] Елина Г.А. 1977. Типы болот Шуйской равнины. — В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск. С. 5–19.
- [Elina et al.] Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. 1984. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л. 128 с.
- [Galkina] Галкина Е.А. 1969. Аэрометоды и их значение в развитии ландшафтного болотоведения. — В кн.: Доклады комиссии аэросъемки и фотограмметрии. Л. 6: 26–35.
- [Grabovik] Грабовик С.И. 1989. Динамика растительного покрова болотных массивов мезотрофного травяно-сфагнового типа под влиянием осушения. — Бот. журн. 74 (12): 1757–1768.
- [Grabovik et al.] Грабовик С.И., Канцерова Л.В., Куртенков С.А. 2019. Влияние осушения на динамику растительного покрова мезотрофных травяно-сфагновых болот южной Карелии. — Бот. журн. 104 (6): 888–899.
- Игнатов М.С., Афонина О.М., Игнатова Е.А., Аболиня А.А., Акатова Т.В., Баишева Э.З., Бардунов Л.В., Барякина Е.А., Белкина О.А., Безгодов А.Г., Бойчук М.А., Черданцев В.Я., Чернядьева И.В., Дорошина Г.Я., Дьяченко А.П., Федосов В.Э., Гольдберг И.Л., Иванова Е.И., Юкониене И., Каннукене Л., Казановский С.Г., Харзинов З.Х., Курбатова Л.Е., Максимов А.И., Маматкулов У.К., Манакян В.А., Масловский О.М., Напреенко М.Г., Отнюкова Т.Н., Партыка Л.Я., Писаренко О.Ю., Попова Н.Н., Рыковский Г.Ф., Тубанова Д.Я., Железнова Г.В., Золотов В.И. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. — *Arctoa*. 15: 1–130.
- [Ignatov, Milyutina] Игнатов М.С., Милютин И.А. 2007. Ревизия рода *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) в России. — *Arctoa*. 16: 63–86.
- [Ignatov et al.] Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Федосов В.Э., Иванова Е.И., Блом Х.Х., Муньос И., Беднарк-Охыра Х., Афонина О.М., Курбатова Л.Е., Чернядьева И.В., Черданцева В.Я. 2017. Флора мхов России. Т. 2. Oedipodiales — Grimmiales. М. 560 с.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. — *Vegetatio*. 42: 47–58.
- [Kravchenko] Кравченко А.В. 2007. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск. 403 с.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2002. Использование эколого-ценотических групп видов для классификации болотной растительности. — *Вестн. Томского ун-та*. 2: 111–115.
- [Kuznetsov] Кузнецов О.Л. 2005. Тополого-экологическая классификация растительности болот Карелии (омбротрофные и олиготрофные сообщества). — *Тр. КарНЦ РАН*. 8: 15–46.
- [Kuznetsov, Grabovik] Кузнецов О.Л., Грабовик С.И. 2010. Мониторинг флоры и растительности болотных экосистем. — В кн.: Мониторинг и сохранение биоразнообразия таежных экосистем Европейского Севера России. Петрозаводск. С. 19–31.
- [Lopatin] Лопатин В.Д. 1983. Экологические ряды растительности болот. — В кн.: Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск. С. 5–38.

- [Maslov] Маслов Б.С. 2008. Вопросы истории, мелиорации торфяных болот и развитие науки. — Вестн. ТГПУ. 4 (78): 64–69.
- [P'yavchenko] Пьявченко Н.И. 1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М. 152 с.
- [P'yavchenko, Kolomytsev] Пьявченко Н.И., Коломыцев В.А. 1980. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии. — В кн.: Болотно-лесные системы Карелии. Л. С. 52–71.
- [Vasilevich] Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л. 232 с.

MONITORING OF VEGETATION COVER CHANGE IN A DRAINED MESOTROPHIC HERB-SPHAGNUM MIRE IN SOUTHERN KARELIA

S. I. Grabovik^{a,#} and L. V. Kantserova^{a,##}

^a Institute of Biology, Karelian Research Centre RAS
Pushkinskaya Str., 11, Petrozavodsk, 185910, Russia

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

^{##}e-mail: Kancerova.L@mail.ru

The forest and mire research station Kindasovo of the Karelian Research Centre RAS is situated in the middle taiga subzone and is a base for long-term monitoring of mire vegetation. This paper reports the results of 36 years of research on the post-drainage change of the species composition and structure of the vegetation cover in the mesotrophic herb-Sphagnum mire "Blizkoye" (N 61°45'10.28", E 33°28'12.73"). First of all the transformation of a mire drained for forestry purposes involves changes in the hydrological conditions, which trigger vegetation cover successions. Drainage and the ensuing vegetation cover successions in the mesotrophic herb-Sphagnum mire have caused changes in the plant species composition. Comparisons of similarity coefficients for the first year after drainage and for subsequent years revealed a reduction in the flora similarity both within a 30 m drained row from 24% in 1998 to 10% in 2007, and in the middle of a wide row (from 65% in 1972 to 19% in 2007). Because of drainage, the 30-m row experienced not only a change in the vegetation cover, but also a decline in its biodiversity (from 20 species in 1972 to 13 in 2007), with only three of the species shared: *Comarum palustre*, *Galium palustre*, and *Naumburgia thyrsoflora*. In the middle of the wide row, the species diversity has increased over the 36 years from 17 to 22 species, and communities in 1-m² sample plots have retained mire-associated plant species as well as acquired forest-dwelling species. Six of the species are shared: *Comarum palustre*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsoflora*, and *Thyselium palustre*.

Poor drainage in the middle of the wide row between ditches causes mire communities to be transformed rather slowly. Changes in the species composition follow the same vector as near ditches, but at a far slower rate. The dominance of hygromesophilic and hygrophilic species lasts longer, but continuing exposure to drainage leads to a decrease in the percent cover of mesotrophic wetland forbs. The penetration of forest species started only in 1998, but their contribution to the ground cover was minor.

The drained mesotrophic herb-Sphagnum hummock-water track complex has been replaced by a birch-herbs community after 36 years.

Detrended correspondence analysis was applied to detect the ecological features of plant communities in the permanent 1-m² sample plots across the study period and their positions in the ecological space. Moisture was the principal ecological factor accounting for over 2/3 of the vegetation variation in 1-m² permanent sample plots, both in the middle of the wide row and in the 30-m row. Detrended analysis revealed four moisture periods, each with its characteristic vegetation cover. The vegetation cover was made up of subshrub-sedge-herb-moss communities of mesooligotrophic, hydrophilic wetland vascular plants and mosses in the first three years after drainage. During the drainage period of 1975 to 1982, the cover was joined by subshrub-forbs communities of mesotrophic, hygrophilic mire plant species. In the period from 1984 to 1997, there formed a tree-herb community which vegetation cover comprised mesotrophic, hygromesophilic mire species, while the 1-m² permanent sample plots were already dominated by birch-herb communities with mesotrophic, mesophilic forest-mire or predominantly forest species in the last ten years of our surveys. Changes in the vegetation cover prove that the mire has been experiencing a change in hydrological conditions over these 36 years, and this very factor has been the key determinant of the species diversity and composition of the plant communities in different drainage periods.

Keywords: post-meliorative dynamics, vegetation cover, herb-Sphagnum mire, ordination, Karelia

ACKNOWLEDGEMENTS

The author are grateful to the staff of the Laboratory of Mire Ecosystems, Institute of Biology KarRC RAS Dr. O.L. Kuznetsov and researcher S.R. Znamenskiy for advice

and recommendations on writing the article, researcher M.A. Boychuk for identification of mosses, Chief Biologist T.I. Brazovskaya for graphics works, Chief Biologists N.V. Stoikina, E.L. Talbonen and researcher from the For-

est Research Institute KarRC RAS V.A. Ananyev for help with fieldwork.

The study was carried out under state assignment of the Institute of Biology KarRC RAS № AAAA-A19-119062590056-0.

REFERENCES

- Anuchin N.P. 1982. Lesnaya taksatsia [Forest assesment]. Moscow. 552 p. (In Russ.).
- Czerepanov S.K. 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) [Vascular plants of Russia and adjacent countries (with-in the former USSR territory)]. St. Petersburg. 992 p. (In Russ.).
- Chesnokov V.A. 1979. Izmeneniye stoka s zabolochennykh vodosborov yuzhnoy Karelii pod vliyaniem lesoosusheniya [Change in runoff from swampy catchments of southern Karelia under the influence of forest drainage]: Abstr. ... Diss. Kand. Sci. Leningrad. 25 p. (In Russ.).
- Galkina E.A. 1969. Aerometody i ikh znacheniye v razvitii landshaftnogo bolotovedeniya [Aeromethods and their importance in the development of landscape swamp science]. – In: Reports of the aerial survey and photogrammetry commission. Leningrad. 6: 26–35 (In Russ.).
- Elina G.A. 1977. Tipy bolot Shuyskoy ravniny [Types of swamps of the Shuya plain]. – In: Stationary study of swamps and swampy forests in connection with land reclamation. Petrozavodsk. P. 5–19 (In Russ.).
- Elina G.A., Kuznetsov O.L., Maksimov A.I. 1984. Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i dinamika bolotnykh ekosistem Karelii. [Structural-functional organization and dynamics of mire ecosystems in Karelia.]. Leningrad. 128 p. (In Russ.).
- Grabovik S.I. 1989. Plant cover dynamics in mire massifs of the mesotrophic herb-Sphagnum type upon drainage. – Botanicheskii Zhurnal. 74 (12): 1757–1768 (In Russ.).
- Grabovik S.I., Kantserova L.V., Kytkenov S.A. 2019. Drainage effect on the plant cover development in south karelian mesotrophic herb-sphagnum mires. – Botanicheskii Zhurnal. 104 (6): 888–899 (In Russ.).
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V.Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G.Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L.1,2, Ivanova E.I., Jukoniene I.3, Kanukene L.4, Kazanovsky S.G., Kharzinov Z.Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L.Ya., Pisarenko O.Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D.Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia. – Arctoa. 15: 1–130.
- Ignatov M.C., Milyutina I.A. 2007. Revision of the genus *Sciuro-hypnum* (Brachytheciaceae, Bryophyta) in Russia. Arctoa. – 16: 63–86 (In Russ.).
- Ignatov M.S., Ignatova Ye.A., Fedosov V.E., Ivanova Ye.I., Blom Kh.Kh., Mun'os I., Bednarek-Okhyra Kh., Afonina O.M., Kurbatova L.Ye., Chernyad'jeva I.V., Cherdantseva V.Ya. 2017 Flora of mosses of Russia. T. 2. Oedipodiales – Grimmiales. M. 560 p. (In Russ.).
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – Vegetatio. 42: 47–58.
- Kravchenko A.V. 2007. A compendium of Karelian flora (vascular plants). Petrozavodsk. 403 p. (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2002. The use of ecological-cenotic groups of species for the classification of bog vegetation. – Vestnik Tomskogo Universiteta. 2: 111–115 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L. 2005. Topologo-ecologicheskaya klassifikatsiya rastitelnosti bolot Karelii (ombrotrofnye i oligotrofnye soobchestva [Topological-ecological classification of the vegetation of the Karelian bogs (ombrotrophic and oligotrophic communities)]. – Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAN. 8: 15–46 (In Russ.).
- Kuznetsov O.L., Grabovik S.I. 2010. Monitoring of the flora and vegetation of mire ecosystems. – In: Monitoring and Conservation of the Biodiversity of Boreal Ecosystem of North European Russia. Petrozavodsk. P. 19–31 (In Russ.).
- Lopatin V.D. 1983. Ekologicheskie ryady rastitel'nosti bolot [Ecological series of mire vegetation]. – In: Struktura rastitel'nosti i resursy bolot Karelii. Petrozavodsk. P. 5–38 (In Russ.).
- Maslov B.S. 2008. Voprosy istorii, melioratsii torfyanykh bolot i razvitiye nauki [Issues of history, reclamation of peat bogs and the development of science]. – In: Vestnik TGPU. 4 (78): 64–69 (In Russ.).
- P'yavchenko N.I. Torfyanyye bolota, ikh prirodnoye i khozyaystvennoye znacheniye [Peat bogs, their natural and economic value]. Moscow. 152 p. (In Russ.).
- P'yavchenko N.I., Kolomytsev V.A. 1980. Vliyaniye osushitel'noy melioratsii na lesnyye landshafty Karelii [The effect of drainage reclamation on the forest landscapes of Karelia]. – In: Swamp-forest systems of Karelia. Leningrad. P. 52–71 (In Russ.).
- Vasilevich V.I. 1969. Statistical methods in geobotany. Leningrad. 232 p. (In Russ.).

SYNANTHROPIC FLORA OF THE DESNA PLATEAU (SUMY REGION, UKRAINE)

© 2021 г. L. V. Koval^{1,*} and L. M. Horshkova¹

¹ Olexandr Dovzhenko Hlukhiv National Pedagogical University
Tereshchenkiv Str., 47-b, Hlukhiv, 41400, Ukraine

*e-mail: flos_kl@ukr.net

Received March 25, 2020; Revised December 13, 2020; Accepted December 22, 2020

It is known that by the end of the 20th century invasions of alien plants were widely realized as one of major global threats for phytodiversity. The article presents the results of the comprehensive analysis of the synanthropic flora and the condition of anthropogenic transformation phytodiversity of the Desna Plateau. The synanthropic flora of the Desna Plateau (Krolevets-Hlukhiv geobotanical district) is represented with the 337 species belonging to the 220 genera and 51 families. The composition of the spectrum of leading families: Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Apiaceae, Chenopodiaceae, Boraginaceae, Caryophyllaceae, Rosaceae indicates that the synanthropic flora of region is close to Mediterranean floras. In the spectrum of the biomorphological structure in the studied flora the most of plants is herbaceous with almost equal proportions of monocarpic and polycarpic species. The summer-green plants dominate in the synanthropic flora of the Desna Plateau. Ecological analysis of the synanthropic flora according to humidity revealed the dominance of species confined to the habitats of medium humidity. According to ecocoenotic analysis the number of semi-natural ecotope species is almost equal to the number of anthropogenic ecotope species. Among the synanthropic flora of the region the alien component includes 179 species which constitutes 19.4% of the total number of vascular plant species of the Desna Plateau flora, and 52.3% of synanthropic flora, the native component of which consists of 158 species (46.8%). The index of synanthropization of the studied flora is 36.6%. The degree of naturalization among alien species of the Desna Plateau is dominated by epiphytes.

According to the geographical origin the largest number of species originates from Ancient Mediterranean and from the American continent. According to the time of immigration kenophytes predominate among alien species. Their impact is significant as they include species that destroy natural vegetation cover. Among them the transformer species part is considerable: *Acer negundo* L., *Phalaenoloma annuum* (L.) Dumort., *Impatiens parviflora* DC., *I. glandulifera* Royle, *Xanthium albinum* (Widd.) H. Scholz, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Grey, *Bidens frondosa* L., *Iva xanthiifolia* Nutt., *Galingsoga parviflora* Cav., *Chenopodium suecicum* J. Murr. and the quarantine *Ambrosia artemisiifolia* L.

Keywords: anthropogenic transformation, Desna Plateau, synanthropic flora, structural analysis, alien species

10.31857/S0006813621040098

Climate change towards warming is nowadays accompanied by changes in living conditions within natural habitats and, accordingly, changes in the structure of biological communities. Together with the globalization of anthropogenic activity, these phenomena contribute to the processes of synanthropization and adventization of the natural flora (Bellard et al., 2016, 2018; Seebens et al., 2017). The introduction of plant species on a mass scale leads to the naturalization of introduced species, their distribution and the displacement of natural species (Banks, Paini, Bayliss, Hodda, 2015). There are gradual processes of unification of the floras and the loss of their specificity (Morozova, 2020). Invasive alien species have been identified as threatening to ecosystems, habitats, communities or species (Convention on Biological Diversity,

2014; Shackleton et al., 2020). The Global Naturalized Alien Flora (GloNaF) database has now been established and the regions with the highest number of invasive naturalized alien species have been identified (Pyšek et al., 2017).

It is established that close situated regions with resembling physical and geographical conditions are equally vulnerable to invasion of alien species. Regional studies of the degree of anthropogenic transformation of the flora of certain territory help to establish general patterns of distribution of alien invasive species, to trace their habitats in order to implement timely measures for the conservation of natural flora (Early et al., 2016; van Kleunen, 2016; van Kleunen et al., 2019). In Ukraine also actively investigates the processes of synanthropization and adventization of the

Table 1. Comparison of spectra of leading families of the Desna Plateau flora with those of synanthropic flora of the Desna Plateau and its apophytic and alien fractions

Leading families	Desna Plateau flora		Synanthropic flora		Apophyte fraction		Alien fraction	
	rank	Number of species	rank	Number of species	rank	Number of species	rank	Number of species
Asteraceae	1	120	1	69	1	34	1	35
Poaceae	2	79	3	24	8	7	3	17
Cyperaceae	3	43	—	—	—	—	—	—
Fabaceae	4	43	4	24	2	12	4	12
Rosaceae	5	41	10	11	10	6	9	5
Lamiaceae	6	40	5	20	3	12	6	8
Caryophyllaceae	7	40	9	12	7	9	—	3
Brassicaceae	8	39	2	31	5	11	2	20
Apiaceae	9	38	6	18	4	12	8	6
Scrophulariaceae	10	35	(11)	10	6	10	—	—
Ranunculaceae	(11)	—	(12)	8	(11)	5	—	3
Chenopodiaceae	—	—	7	16	(12)	5	5	11
Boraginaceae	—	—	8	13	(13)	5	7	8
Amaranthaceae	—	—	—	5	—	—	10	5
Polygonaceae	—	—	—	—	9	7	—	1

flora, both nation-wide (Protopopova, 1978; Protopopova et al, 2002; Shevera et al, 2018; Burda, Koniakin, 2019) and in selected regions (Protopopova et al., 2015).

Therefore, studies of the extent of anthropogenic transformation of regional flora are extremely relevant and require, among other things, the publication of lists of synanthropic and alien plant species (García-de-Lomas, Vila', 2015; Essl et al, 2019).

The comprehensive floristic research including synanthropic component of the territory of the Desna Plateau was carried out in 2002–2006 (Koval, 2005; 2006; Koval et al, 2018; Koval, Horshkova, 2019). The purpose of this article is to provide information on the state of anthropogenic transformation of the flora of the Desna Plateau and to publish an annotated list of species of synanthropic flora of the region.

MATERIAL AND METHODS

The geographical position of the Desna Plateau is N 51° 21'–51°55', E 33°10'–34°15'. It's territory situated in the north east part of Ukraine at the border line of Novgorod-Siverske Polissya (the forest-covered territory) and Sumy Lisostep (forest-steppes physical and geographical zones). The western spurs of the Central Russian Upland contribute to the manifestation of the elevated landforms of the region. Cretaceous sediments come to the surface in places. The

river Seim and tributaries are proceeding by the research territory.

According to administrative zoning the studied territory belongs to Hlukhiv, Krolevets, Putyvl districts of the Sumy region of Ukraine (Marynych et al., 1988). According to geobotanical zoning area of research is within Krolevet's-Hlukhiv geobotanical district (Andrienko et al., 1977). The area under study consists of about 4 thousand square kilometers.

Ancient cities Hlukhiv, Krolevets, Putyvl have thousand-year history of its existence, associated with crafts and agriculture. Now there are no large industrial enterprises in the region. Agriculture and transport are developing here.

The climate of the region is temperate-continental with average temperatures +19.5°C in July and –7.5°C in January. Precipitation is 550–600 mm/year. The soils are mainly gray and dark gray forest, sod-podzolic under broadleaf oak-maple-linden forests; sandy soils under pineries. Rivers of the region belong to the Dnipro basin: Desna, Seim, Kleven.

Floristic research was executed with the field research method and the complex of accepted methods of synanthropic floras study. We define the synanthropic flora as a set of spontaneously growing elements of natural transformed flora, alien elements of various geographical origin, elements of anthropogenic origin, which was formed under the human activity

and exists for a long time within certain territories (Protopopova, 1991). The list of synanthropic species of vascular plants includes all species spontaneously growing in anthropogenic and semi-natural ecotopes of the region: within settlements, in roadside thickets along roads, highways, railway embankments, in fields and vegetable gardens. Other sources of data were also additionally used: literature and herbarium materials (KW), we consulted with Prof. Sergei L. Mosyakin, Prof. Viera V. Protopopova, Prof. Mykola M. Fedoronchuk, Dr. Myroslav V. Shevera. We identified two fractions as parts of the synanthropic flora. To the apophytic fraction of synanthropic flora we included species of natural flora with different degrees of occurrence in the composition of anthropogenic and semi-natural ecotopes of the study region. Alien component of the flora (alien fraction) is a set of species that are not characteristic of natural flora, the introduction of which into the territory is not associated with the natural process of florogenesis, but is the result of direct or indirect human activity (Protopopova, 1991).

Taxonomic structure of the studied flora has been analyzed (Tolmachev, 1974). We used the linear system of life forms (Holubev, 1978) and the system of Raunkiaer's biotypes (Raunkiaer, 1934) for the study of biomorphological structure. Species were divided into the ecological groups according to the relation of humidity for ecological analysis (Didukh et al., 2000).

Ecocoenotic groups are given according to the "Ecoflora of Ukraine" (Didukh et al., 2000). The geographical analysis is based on the regionalization identified by Takhtajan A.L. (Takhtajan, 1978).

Non-native plants were analyzed according to conventional classification by Kornaš J. (Kornaš, 1968). Floristic analysis also included the calculation of selected indexes of anthropogenic transformation of the studied flora (Jackowiak, 1990):

Index of synanthropization – determines the percentage of synanthropic plant species from the total number of species (Is):

$$I_s = S/F \times 100\%$$

Index of apophytization – determines the percentage of apophytes from the total number of species (IAp):

$$I_{Ap} = A_p / (S_p + A_n) \times 100\%$$

I Index of anthropophytization – determines the percentage of alien species (anthropophytes) from the total number of species (IAN):

$$I_{An} = A_n / F \times 100\%$$

where

S – number of synanthropic species

F – total number of the Desna Plateau flora

A_p – number of apophytes

A_n – number of anthropophytes (alien species)

S_p – number of spontaneophytes (native species)

Table 2. Leading genera of the synanthropic flora of the Desna Plateau, Ukraine and its selected regions

Leading genera	Desna Plateau, number of species	Ukraine, rank	R. Ros, rank	Donbas, rank	Mykolaiv, rank
<i>Chenopodium</i>	7	1	2		3
<i>Atriplex</i>	6				
<i>Vicia</i>	6	4	4		9
<i>Artemisia</i>	5	11	5	8	
<i>Amaranthus</i>	5	12			10
<i>Helianthus</i>	4				
<i>Bidens</i>	4				
<i>Trifolium</i>	4		8		
<i>Plantago</i>	4				
<i>Rumex</i>	4	9			5
<i>Ranunculus</i>	4				
<i>Bromus</i>	4				
<i>Potentilla</i>	3			6	4
<i>Salvia</i>	3	13			
<i>Centaurea</i>	3			2	
<i>Veronica</i>	3		3	1	2
<i>Verbascum</i>	3	6			

Species names are given according to "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) which complies with the International Code of Botanical Nomenclature.

RESULTS AND DISCUSSION

Taxonomical analysis. The stated species composition of the Desna Plateau flora includes 920 species of vascular plants, which are related to 464 genera, 112 families, 6 classes, and 5 divisions (Koval, 2005; 2006). The synanthropic flora of studied region includes 337 species of vascular plants belonging to 220 genera, 51 families. The floristic indexes of taxonomic diversity of synanthropic flora are: genus/family = 4.3; species/family = 6.6; species/genus = 1.5.

The index of synanthropization of the studied flora is

$$I_s = S/F \times 100\% = 337/920 \times 100\% = 36.6\%$$

Thus, generally the index of synanthropization of the Desna Plateau flora according to our data is characterized by larger scale than synanthropic flora of Ukraine (the index of synanthropization is 22.5%).

Taxonomic spectrum of 10 leading places from the synanthropic flora includes Asteraceae (41 genera,

69 species), Brassicaceae (22 genera, 31 species), Poaceae – 16; 24, Fabaceae – 12; 24, Lamiaceae – 13; 20, Apiaceae – 14; 18, Chenopodiaceae – 4; 16, Boraginaceae – 12; 13, Caryophyllaceae – 10; 12, Rosaceae – 9; 11.

A slight shift in the ranks of leading families is observed in Poaceae, Fabaceae, Lamiaceae. The sharp shift of Brassicaceae from the 8th rank in the flora of the Desna Plateau to the 5th rank in the apophytic fraction and the 2nd rank in the synanthropic flora of the Desna Plateau and its alien fraction attracts attention. Obviously, this testifies to the arid nature of some anthropogenic ecotopes of the region.

Enhancing the role of the Chenopodiaceae family shows a high level of anthropogenic transformation of this territory. Thus composition of the spectrum of leading families of the synanthropic flora of region is close to Mediterranean floras.

The biggest after the amount of species is genus *Chenopodium* (7 species), genera *Atriplex* and *Vicia*, which have 6 species each; *Artemisia* and *Amaranthus* which have 5 species each; *Helianthus*, *Bidens*, *Trifolium*, *Plantago*, *Ranunculus*, *Bromus*, *Rumex* have 4 species each, 18 genera have 3 species, 35 genera have 2, the rest 156 genera are monotypic. When comparing with the spectra of the leading genera of the synanthropic flora of Ukraine and its selected regions, it is obvious that the most common genera are *Chenopodium*, *Vicia*, *Amaranthus*, *Rumex*, *Veronica*. This indicates a fairly typical generic composition of the Desna Plateau synanthropic flora (Protopopova, 1991).

Biomorphological analysis. In the spectrum of the biomorphological structure in the studied flora the most of plants is herbaceous – 320 (94.94%). Among them the herbaceous polycarps make up 125 (37.09%), monocarps – 133 (39.46%), biennial monocarps – 34 (10.08%), mono-biennial – 28 (8.3%). The share of woody polycarps together account for 17 (5.04%) and consist of the following forms: trees – 5 (1.48%), shrubs – 12 (3.56%).

The presence of a significant number of mono-biennial plants indicates the danger of functional homogenization of the flora (Morozova, Zhmylev, 2020).

According to Raunkiaer's forms in the synanthropic flora of the Desna Plateau hemicryptophytes prevail – 156 (46.29%). Therophytes take the second position – 138 (40.94%). The other forms are: phanerophytes – 16 (4.74%), chamaephytes – 2 (0.59%), cryptophytes (geophytes) – 22 (6.52%), helophytes – 2 (0.89%), hydrophytes – 1 (0.39%).

Such a ratio of species according to the duration of a large life cycle of plants is typical for the synanthropic flora of Ukraine as a whole, as well as for the synanthropic flora of other regions.

The summer-green plants dominate in the synanthropic flora of the Desna Plateau – 312 (92.58%). The number of summer-winter-green plants make up

fewer species – 22 (6.52%). The number of ephemerals and ephemeroïds – 3 (0.89%) is insignificant. This is due to the boreal climate of the region: a long winter period.

According to the types of root system, dominating among synanthropic species are ones with the taproot system – 228 species (67.65%). There are much fewer species with fibrous root system – 93 (27.6%). 15 (4.45%) species have mixed root structure, 1 species is rootless (0.29%).

The results of the analysis of the biomorphological structure of the synanthropic flora of the Desna Plateau by the type of structure of underground shoots revealed the predominance of plant species without rhizome – 198 (58.75%). On the second position there are species with rhizomes – 63 (18.7%). 55 (16.32%) species are with caudexes. Caudex-rhizomatous plants are 15 (4.44%). Species with other types of structure of underground shoots are: bulbous – 4 (1.18%), tuberos – 2 (0.6%).

Ecological and ecoenotical analysis. Ecological analysis of the synanthropic flora of the Desna Plateau according to humidity revealed the dominance of species confined to the habitats of medium humidity – 152 (45.01%). This does not correspond to the general character of the synanthropic flora of Ukraine, where the group of xeromesophytes is dominant and indicates the specific nature of the studied flora associated with the favorable hydrological regime of the region. A considerable proportion of xeromesophytes – 80 (23.73%), mesoxerophytes – 46 (13.64%), xerophytes – 22 (6.52%) testifies a significant number of arid ruderal habitats with compacted soil. Species of wetlands are represented in smaller numbers: hygrophytes – 16 (4.74%), hygromesophytes – 13 (3.85%), mesohygrophytes – 5 (1.48%), hydrophytes – 2 (0.59%), hydatophytes – 1 (0.3%).

It is known that anthropogenic and semi-natural ecotopes are characterized by an increased level of dynamic processes and a mosaic type of habitats unlike natural ecotopes.

The number of semi-natural ecotope species – 173 (51.34%) is almost equal to the number of anthropogenic ecotope species – 164 (48.66%). Among the semi-natural ecotopes, the most widely represented groups are: meadow – 54 (16.02%) species, thickets – 33 (9.79%), deciduous forest – 24 (7.12%), steppe – 19 (5.63%) mainly due to apophytes.

The groups of coastal-aquatic habitats are also represented in the synanthropic flora. These are mainly coastal and aquatic species of semi-natural habitats – 24 (7.12%), among them apophytes predominate – 17 (5.04%), the proportion of alien species – 6 (1.78%). The participation of psamophytes is quite significant – 19 (5.63%).

Ruderal species account for 109 (32.34%). These are species that grow on a compacted substrate along highways, near dwellings, suburban areas, pastures,

landfills: *Lepidium ruderales* L., *Iva xanthiifolia* Nutt., *Atriplex tatarica* L., *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Hyl.

Ruderal-segetal species occur within the ecotopes with disturbed substrate – at the borders of fields and orchards, near suburban areas: *Matricaria recutita* L., *Brassica campestris* L., *Amaranthus retroflexus* L., etc. Their number is 37 (10.98%).

The segetal species are characteristic of arable land – 18 (5.34%) species. These are species such as *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., *Centaurea cyanus* L., *Rhaphanus raphanistrum* L. and others.

Therefore, according to the quantitative characteristics of the differentiation of the synanthropic flora of the Desna Plateau, its transitional character between natural and anthropogenic types of ecotopes.

In the course of researches the fractional analysis of synanthropic flora of the region is carried out. According to our data the total number of species of the apophytic fraction is 158, genera – 113, families – 29. Ratio: families: genera: species – 1:3.9:5.4. The index of apophytization of the flora of the region:

$$IAp = \frac{Ap}{Sp + An} \times 100\% = \frac{158}{741 + 179} \times 100\% = 17.17\%$$

The spectrum of the leading families of the apophytic fraction of the synanthropic flora of the Desna Plateau is generally similar to the similar spectrum of the synanthropic flora of Ukraine in the composition of the leading families (Protopopova, 1991). However, there are peculiarities in the ranking of families. Leading families of the apophytic fraction: Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae, Apiaceae, Brassicaceae, Scrophulariaceae, Caryophyllaceae, Poaceae, Polygonaceae, Rosaceae. Among the leading genera: *Rumex* (4 species), *Arctium*, *Artemisia*, *Bidens*, *Plantago*, *Potentilla*, *Trifolium*, *Ranunculus*, *Verbascum*, *Veronica* have 3 species each.

Thus, the systematic structure of the apophytic fraction has an intermediate character, combining features of the Mediterranean and temperate Holarctic flora. Boreal features generally disappear with the preservation of typical moisture-loving species in comparison with the flora of the Desna Plateau. That indicates thermophilic-mesophilic features of apophytes.

A classification of the species of natural flora found in semi-natural and anthropogenic ecotopes was carried out in order to identify the degree of transformation of the flora of the Desna Plateau under the influence of anthropogenic factors. According to relation to antropopression we have identified three main groups of plant species of the apophytic fraction: unstable apophytes (eventapophytes) – species that are rarely found within anthropogenic ecotopes; hemiapophytes – species that are equally common in anthropogenic and natural ecotopes; evapophytes – species that prefer anthropogenic ecotopes

(Appendix A). Among them, the most numerous are hemiapophytes – 58 species (6.3%). The second rank is taken by evapophytes – 54 (5.86%). Eventapophytes are the least represented – 46 (5%). This distribution, obviously, indicates that the processes of apophytization of the Desna Plateau flora are quite active.

The alien component includes 179 species which constitutes 19.4% of the total number of vascular plant species of the studied flora, and 52.3% of synanthropic flora. Ratio: families: genera: species – 1:3.3:4.47. The indexes of anthropophytization:

$$IAN = \frac{An}{F} \times 100\% = \frac{179}{920} \times 100\% = 19.45\%$$

It is known that the proportion of both fractions is an important indicator of the flora characteristics. The Desna Plateau has the ratio of apophytes and alien fractions of synanthropic flora 1:1.13 in favor of alien species.

Leading families of the alien fraction: Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae, Fabaceae, Chenopodiaceae, Boraginaceae, Lamiaceae, Apiaceae, Rosaceae, Amaranthaceae. The high rank of anthropophilic Brassicaceae and Chenopodiaceae families is obvious when compared with the spectrum of the leading families of the apophytic fraction. In general, along with the appearance in the spectrum of the leading families of the subcosmopolitan families Boraginaceae and Amaranthaceae, this indicates the plura-regional nature of the alien fraction and its links with the Ancient Mediterranean. Among the leading genera: *Chenopodium* (5 species), *Amaranthus* (5 species), *Helianthus*, *Bromus*, *Vicia* have 4 species each; *Atriplex*, *Sonchus*, *Sisimbrium*, *Setaria*, *Malva* have 3 species each.

According to the time of immigration the non-native flora of the Desna Plateau is divided into archeophytes (migrated before the XV century) – 80 (44.7%), kenophytes – (migrated during the XVI–XIX centuries) 64 (35.75%) and eukenophytes (migrated during XX–XXI centuries) – 35 (19.55%) (appendix A).

The revealed temporal patterns of penetration of alien species characterize the process of formation of the synanthropic flora of the region. It is known that the ratio of archaeophytes: kenophytes is especially indicative. In order to identify this pattern, we combined groups of kenophytes and eukenophytes. In the conditions of the Desna Plateau the ratio has the form: 80:99 = 1:1.23 in favor of kenophytes. This ratio of archaeophytes: kenophytes correspond to the zonal floras within Ukraine. The ratio of archaeophytes: kenophytes for the Ukrainian Polissya and Forest-steppe is: 1: 1.13. (Protopopova, 1978; Protopopova, et al, 2002; Protopopova, Shevera, 2008), other studied areas, for

example, for the park “Kremenchug floodplains” – 1:1.15 (Galchenko, 2004).

An important characteristic of alien species within flora is the degree of its naturalization.

Following Y. Kornaš, V.V. Protopopova (Kornaš, 1977; Protopopova, 1991) the next groups were allocated. Agriophytes – fully naturalized species in natural and semi-natural ecotops, are capable of forming stable populations. Hemiagriophytes – species that have become a mass component in several types of anthropogenic ecotops and have a pronounced tendency to further spread and consolidate under natural conditions natural habitats. Colonophytes – capable of forming colonies in separate localities, but do not show tendencies to spread. Epecophytes – permanent and stable components of anthropogenic ecotops. Ephemerophytes – unstable components of anthropogenic ecotops. The degree of naturalization among alien species of the Desna Plateau is dominated by epecophytes – 96 species (53.63%), second place by ephemerophytes 45 (25.1%), third position by colonophytes and agriophytes – by 13 (7.26%) species, hemiagriophytes are 12 species (6.7%).

The analysis of the geographical origin of the alien plant species showed their diversity. The largest number of species originates from Ancient Mediterranean – 47 (26.25%), Mediterranean-Irano-Turanian – 27 (15.8%), Irano-Turanian – 10 (5.58%). An alien plants from the American continent are in the second position: North American species make up 29 (16.2%), South American – 5 (2.79%), Americans – 2 (1.1%). The alien species of Asian origin: Southeast Asian – 6 (3.35%), Asian – 20 (11.2%), European-Asian – 2 (1.1%). Types of European origin in the smallest number: Central European – 4 (2.23%), Western European – 4 (2.23%), Southern European – 6 (3.35%), Central-Caucasian – 1, anthropogenic origin – 5 (2.79%), unknown – 7 (3.9%) (Appendix A).

We fixed cases of becoming wild of some cultural plants:

Rosa rugosa Thunb., *Sorbaria sorbifolia* A. Br., *Symphoricarpos albus* (L.) S. F. Blake s.l., *Lupinus polyphyllus* Lindl.

Some alien species in the region are recorded for the first time: *Impatiens glandulifera* Royle, *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray., *Thladiantha dubia* Bunge. (Koval, 2005).

As a result of researches we distinguished the group of invasive species that present a danger for natural ecosystems in case of further distribution: *Acer negundo* L., *Phalacrologium annuum* (L.) Dumort., *Impatiens parviflora* DC., *I. glandulifera* Royle, *Xanthium album* (Widd.) H. Scholz, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray, *Bidens frondosa* L., *Iva xanthiifolia* Nutt., *Galingsoga parviflora* Cav.; *Sonchus arvensis* L.,

S. oleraceus L., *Chenopodium suecicum* J. Murr. and the quarantine *Ambrosia artemisiifolia* L.

Using the recently created Global Naturalized Alien Flora (GloNAF) database, containing data on the distribution of naturalized alien plants in different regions of the world, we found that among the 11 most common cosmopolitan species within the Desna Plateau are spread *Stellaria media*, *Capsella bursa-pastoris*, *Sonchus oleraceus*, *Chenopodium album*, *Echinochloa crus-galli*, *Portulaca oleracea*. Among the most naturalized genera of cosmopolitans within the territory of the Desna Plateau are represented genera: *Rosa*, *Atriplex*, *Oenothera*, *Artemisia*, *Vicia*, *Galium* (Pyšek, et al., 2017). This indicates the need for further monitoring studies of the synanthropic flora in the region and cooperation in order to prevent the spread of invasions.

CONCLUSION

The high index of synanthropization (36.6) indicate that the studied flora is under considerable anthropogenic pressure. The spectrum of leading families specifies that the synanthropic flora of region is close to Mediterranean floras.

The biomorphological analysis of the synanthropic flora reflects its intermediate character: high rates of hemicryptophytes are combined with significant numbers of terophytes. Generally, the obtained data indicate that the anthropogenic ecotopes of the region are actively populated by grassy summer green monocarpics – migrants of the arid regions, some of which are early blooming.

The favorable hydrological regime of the region is manifested in the almost uniform distribution of species of mesophytic and xerophytic groups of synanthropic flora. This tendency is also preserved in the ecocoenotic differentiation of flora which consists of almost the same number of species of semi-natural and anthropogenic ecoflorocenocomplexes.

Generally, alien species comprise 52.3% and predominate among synanthropic species. The chronoelements are dominated by kenophytes. The overwhelming number of alien species is originated from the Ancient Mediterranean and North America. Comprehensive analysis of the alien component makes it possible to assess the state of anthropogenic pollution of the territory. In particular, quarantine (1) and invasive (12) species have been identified. The spread of these species threatens the natural species in the region.

Further monitoring studies of the synanthropization processes of the regional flora will make it possible to predict changes in the natural vegetation cover of the region.

Appendix A
An annotated list of synanthropic species of the Desna Plateau flora

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Equisetum</i>	<i>arvense</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Acer</i>	<i>negundo</i> L.	Ad	Co	Cen	Agr	NAm		Ru
<i>Amaranthus</i>	<i>albus</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Epec	NAm		Ru
<i>Amaranthus</i>	<i>blitoides</i> S. Wats.	Ad	Sp	Eu-c	Epec	NAm		Ru-Se
<i>Amaranthus</i>	<i>blitum</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	CSAm		Ru
<i>Amaranthus</i>	<i>cruentus</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Eph	CSAm		Ru
<i>Amaranthus</i>	<i>retroflexus</i> L.	Ad	Co	Cen	Epec	NAm		Ru-Se
<i>Aegopodium</i>	<i>podagraria</i> L.	A	Co				Ap	S
<i>Aethusa</i>	<i>cynapium</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	MdEu		Hh
<i>Anthriscus</i>	<i>sylvestris</i> L.	A	Co				Ap	S
<i>Carum</i>	<i>carvi</i> L.	Ad	Co	Cen	Eph	n a		Z
<i>Chaerophyllum</i>	<i>bulbosum</i> L.	A	Sp				Ap	S
<i>Chaerophyllum</i>	<i>temulum</i> L.	A	Co				Hap	S
<i>Conium</i>	<i>maculatum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Daucus</i>	<i>carota</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Eryngium</i>	<i>campestre</i> L.	A	Sp				Ap	St
<i>Eryngium</i>	<i>planum</i> L.	A	Sp				Ap	Ps
<i>Falcaria</i>	<i>vulgaris</i> Bernh.	A	Sr				Hap	St
<i>Heracleum</i>	<i>mantegazzianum</i> Sommier et Levier	Ad	Sr	Eu-c	Col	Cs		Ru
<i>Heracleum</i>	<i>sibiricum</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Levisticum</i>	<i>officinale</i> Koch.	Ad	Sp	Arch	Eph	Ir		Ru
<i>Pastinaca</i>	<i>sativa</i> L.	Ad	Co	Cen	Col	Med-CAs		Ru
<i>Pastinaca</i>	<i>sylvestris</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Pimpinella</i>	<i>saxifraga</i> L.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Torilis</i>	<i>japonica</i> (Houtt.) DC.	A	Sr				Ap	S
<i>Vinca</i>	<i>minor</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	Med		Ru
<i>Achillea</i>	<i>millefolium</i> L. s.l.	A	Co				Hap	Pr
<i>Ambrosia</i>	<i>artemisiifolia</i> L.	Ad	Sr	Eu-c	Col	NAm		Ru
<i>Anthemis</i>	<i>cotula</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Anthemis</i>	<i>subtinctoria</i> Dobrocz.	A	Sp				Ap	St
<i>Arctium</i>	<i>lappa</i> L.	A	Co				Eu	Ru
<i>Arctium</i>	<i>minus</i> (Hill.) Bernh.	A	Co				Eu	Ru
<i>Arctium</i>	<i>tomentosum</i> Mill.	A	Co				Eu	Ru
<i>Artemisia</i>	<i>absinthium</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-tur		Ru
<i>Artemisia</i>	<i>annua</i> L.	Ad	Co	Cen	Epec	EAs		Ps
<i>Artemisia</i>	<i>austriaca</i> Jacq.	A	Co				Hap	St
<i>Artemisia</i>	<i>scoparia</i> Waldst. et Kit	A	Co				Eu	Ru
<i>Artemisia</i>	<i>vulgaris</i> L.	A	Co				Eu	Ru
<i>Aster</i>	<i>nova-angliae</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	NAm		Ru
<i>Aster</i>	<i>salignus</i> Willd.	Ad	Sp	Cen	Eph	NAm		Ru
<i>Bidens</i>	<i>cernua</i> L.	A	Co				Ap	Hh

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Bidens</i>	<i>frondosa</i> L.	Ad	Co	Cen	Agr	NAm		Ru
<i>Bidens</i>	<i>radiata</i> Thuill.	A	Co				Ap	Hh
<i>Bidens</i>	<i>tripartita</i> L.	A	Co				Hap	Hh
<i>Calendula</i>	<i>officinalis</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	Med		Ru
<i>Carduus</i>	<i>acanthoides</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Carduus</i>	<i>crispus</i> L.	A	Co				Hap	Ru
<i>Carduus</i>	<i>thoermeri</i> Weinm.	A	Sr				Hap	St
<i>Centaurea</i>	<i>cyanus</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Se
<i>Centaurea</i>	<i>diffusa</i> Lam.	Ad	Sr	Eu-c	Epec	Med-ir-tur		St
<i>Centaurea</i>	<i>pseudomaculosa</i> Dobroc.	A	Sr				Hap	St
<i>Chamomilla</i>	<i>suaveolens</i> (Pursh) Rydb.	Ad	Co	Cen	Epec	NAm		Pr
<i>Chondrilla</i>	<i>graminea</i> M. Bieb.	A	Sr				Ap	Ps
<i>Cichorium</i>	<i>intybus</i> L.	Ad	Co	Arch	Hagr	Med-ir-tur		Ru
<i>Cirsium</i>	<i>setosum</i> (Willd.) Bess.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Cirsium</i>	<i>vulgare</i> (Savi) Ten.	A	Co				Eu	Ru
<i>Conyza</i>	<i>canadensis</i> (L.) Cronq.	Ad	Co	Cen	Epec	NAm		Ru-Se
<i>Crepis</i>	<i>biennis</i> L.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Crepis</i>	<i>tectorum</i> L.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Erigeron</i>	<i>acris</i> L. s.l.	A	Co				Hap	Pr
<i>Eupatorium</i>	<i>cannabinum</i> L.	A	Co				Eu	Hh
<i>Filago</i>	<i>arvensis</i> L.	A	Co				Hap	Ps
<i>Galinsoga</i>	<i>parviflora</i> Cav.	Ad	Co	Cen	Epec	SAm		Ru-Se
<i>Gnaphalium</i>	<i>uliginosum</i> L.	A	Sp				Hap	Hh
<i>Helianthus</i>	<i>annuus</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	NAm		Ru
<i>Helianthus</i>	<i>laetiflorus</i> Pers.	Ad	Co	Eu-c	Eph	NAm		Ru
<i>Helianthus</i>	<i>subcanescens</i> (A. Gray) E.E. Wats.	Ad	Co	Eu-c	Col	NAm		Ru
<i>Helianthus</i>	<i>tuberosus</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	NAm		Ru
<i>Inula</i>	<i>britannica</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Inula</i>	<i>helenium</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Eph	n/a		Ru
<i>Iva</i>	<i>xanthiifolia</i> Nutt.	Ad	Co	Cen	Epec	NAm		Ru
<i>Lactuca</i>	<i>serriola</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru-Se
<i>Lapsana</i>	<i>communis</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Leontodon</i>	<i>autumnalis</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Matricaria</i>	<i>recutita</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	WEu		Ru-Se
<i>Onopordum</i>	<i>acanthium</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Picris</i>	<i>hieracioides</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Phalacroloma</i>	<i>annuum</i> (L.) Dumort.	Ad	Co	Cen	Agr	NAm		Ru-Se
<i>Pulicaria</i>	<i>vulgaris</i> Gaertn.	A	Co				Ap	Hh
<i>Pyrethrum</i>	<i>parthenium</i> (L.) Smith	Ad	Sp	Eu-c	Eph	WEu		Ru
<i>Senecio</i>	<i>jacobaea</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Senecio</i>	<i>vernalis</i> Waldst. & Kit.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Senecio</i>	<i>vulgaris</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	As		Ru

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Solidago</i>	<i>canadensis</i> L.	Ad	Sp	Cen	Col	NAm		Ru
<i>Sonchus</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Sonchus</i>	<i>asper</i> (L.) Hill	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Sonchus</i>	<i>oleraceus</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Tanacetum</i>	<i>vulgare</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Taraxacum</i>	<i>klokovii</i> Litvinenko	Ad	Sr	Cen	Hagr	SEu		St
<i>Taraxacum</i>	<i>obliquum</i> (Fr.) Dahlst.	A	Co				Hap	Pr
<i>Taraxacum</i>	<i>officinale</i> Wigg. aggr.	A	Co				Eu	Pr
<i>Tripleurospermum</i>	<i>inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	Ad	Co	Arch	Epec	WAs		Ru-Se
<i>Tussilago</i>	<i>farfara</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Xanthium</i>	<i>album</i> (Widd.) H. Scholz.	Ad	Co	Eu-c	Epec	MdEu		Ru
<i>Xanthium</i>	<i>spinsum</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	SAm		Ru
<i>Impatiens</i>	<i>glandulifera</i> Royle	Ad	Sp	Eu-c	Col	SEAs		Ru
<i>Impatiens</i>	<i>parviflora</i> DC.	Ad	Co	Cen	Agr	CAs		Z
<i>Anchusa</i>	<i>offinalis</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Asperugo</i>	<i>procumbens</i> L.	A	Sp				Eu	Ru
<i>Borago</i>	<i>officinalis</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	Med		Ru
<i>Buglossoides</i>	<i>arvensis</i> (L.) I.M. Johnst.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Cynoglossum</i>	<i>officinale</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Echium</i>	<i>vulgare</i> L.	A	Co				Eu	St
<i>Lappula</i>	<i>squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Lithospermum</i>	<i>officinale</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Lycopsis</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Myosotis</i>	<i>arvensis</i> (L.) Hill.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Pr
<i>Myosotis</i>	<i>sparsiflora</i> J.C. Mikan ex Pohl	A	Co				Ap	S
<i>Nonea</i>	<i>pulla</i> DC.	A	Co				Hap	Ru
<i>Symphytum</i>	<i>asperum</i> Lepech.	Ad	Sp	Cen	Agr	Med	Ers	Ru
<i>Alliaria</i>	<i>petiolata</i> (M. Bieb.) Cavara & Grande	A	Co				Eu	S
<i>Alyssum</i>	<i>calycinum</i> L.	A	Sr				Hap	St
<i>Arabidopsis</i>	<i>thaliana</i> (L.) Heynh.	Ad	Co	Cen	Epec	Med-ir-tur	Xn	Ru
<i>Armoracia</i>	<i>rusticana</i> P. Gaertn., Mey. et Scherb.	Ad	Co	Arch	Eph	Ir-tur		Ru
<i>Barbarea</i>	<i>arcuata</i> (Opiz ex Presl) Hayek	A	Co				Hap	Pr
<i>Barbarea</i>	<i>vulgaris</i> R.Br.	A	Co				Hap	Ru
<i>Berteroa</i>	<i>incana</i> (L.) DC.	A	Co				Hap	Ru
<i>Brassica</i>	<i>campestris</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	CAs		Ru-Se
<i>Bunias</i>	<i>orientalis</i> L.	Ad	Sp	Cen	Epec	Med		Ru
<i>Camelina</i>	<i>alyssum</i> (Mill.) Thell.	Ad	Co	Arch	Epec	Atlant		Se
<i>Camelina</i>	<i>sativa</i> (L.) Crantz	Ad	Sp	Arch	Eph	Anthrop		Ru
<i>Capsella</i>	<i>bursa-pastoris</i> (L.) Med.	Ad	Co	Arch	Epec	n/a		Ru
<i>Cardaria</i>	<i>draba</i> (L.) Desv.	Ad	Sp	Cen	Col	SEu-As		Ru
<i>Descurainia</i>	<i>sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-tur		Ru
<i>Diplotaxis</i>	<i>muralis</i> (L.) DC.	Ad	Co	Cen	Epec	SEu		Ru

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Draba</i>	<i>nemorosa</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Erophila</i>	<i>verna</i> (L.) Besser	A	Co				Hap	Ps
<i>Erysimum</i>	<i>cheiranthoides</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	n/a		Ru
<i>Hesperis</i>	<i>matronalis</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	As		Ru
<i>Lepidium</i>	<i>densiflorum</i> Schrad.	Ad	Sp	Cen	Epec	NAm		Ru
<i>Lepidium</i>	<i>latifolium</i> L.	A	Sp				Eu	Pr
<i>Lepidium</i>	<i>ruderales</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-Tur		Ru
<i>Raphanus</i>	<i>raphanistrum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Se
<i>Rorippa</i>	<i>amphibia</i> (L.) Besser	A	Co				Ap	Hh
<i>Rorippa</i>	<i>brachycarpa</i> (C.A. Mey.) Hayek	A	Sp				Hap	Hh
<i>Rorippa</i>	<i>sylvestris</i> (L.) Besser	A	Sp				Ap	Hh
<i>Sinapis</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Se
<i>Sisymbrium</i>	<i>altissimum</i> L.	Ad	Co	Cen	Epec	Med-ir-tur		Ru-Se
<i>Sisymbrium</i>	<i>loeselii</i> L.	Ad	Sp	Cen	Epec	Med-As		Ru
<i>Sisymbrium</i>	<i>officinale</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-As		Ru
<i>Thlaspi</i>	<i>arvense</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-tur		Ru-Se
<i>Campanula</i>	<i>rapunculoides</i> L.	A	Co				Ap	S
<i>Campanula</i>	<i>rapunculus</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Cannabis</i>	<i>ruderalis</i> Janisch.	Ad	Sp	Arch	Epec	MdAs		Ru-Se
<i>Humulus</i>	<i>lupulus</i> L.	A	Co				Hap	Hh
<i>Lonicera</i>	<i>tatarica</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Col	MdAs		S
<i>Sambucus</i>	<i>nigra</i> L.	A	Co				Ap	S
<i>Symphoricarpos</i>	<i>albus</i> (L.) S.F. Blake	Ad	Sp	Eu-c	Eph	NAm		Ru
<i>Agrostemma</i>	<i>githago</i> L.	Ad	Sp	Arch	Eph	Anthrop		Se
<i>Cerastium</i>	<i>arvense</i> L.	A	Sp				Ap	Ps
<i>Gypsophilla</i>	<i>paniculata</i> L.	A	Sp				Ap	St
<i>Herniaria</i>	<i>glabra</i> L.	A	Co				Eu	Ps
<i>Herniaria</i>	<i>polygama</i> J. Gay	A	Sp				Hap	Ps
<i>Melandrium</i>	<i>album</i> (Mill.) Garcke	A	Sp				Hap	Pr
<i>Psammofiliella</i>	<i>muralis</i> (L.) Ikonn.	A	Co				Hap	Hh
<i>Saponaria</i>	<i>officinalis</i> L.	Ad	Co	Cen	Col	Med		Ru
<i>Spergula</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ps
<i>Spergularia</i>	<i>rubra</i> (L.) J. Presl et C. Presl	A	Co				Eu	Ps
<i>Stellaria</i>	<i>graminea</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Stellaria</i>	<i>media</i> (L.) Vill.	A	Co				Eu	Pr
<i>Atriplex</i>	<i>hortensis</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	As		Ru-Se
<i>Atriplex</i>	<i>oblongifolia</i> Waldst. et Kit.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Atriplex</i>	<i>patula</i> L.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Atriplex</i>	<i>prostrata</i> Boucher ex DC.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Atriplex</i>	<i>tatarica</i> L.	Ad	Sp	Cen	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Atriplex</i>	<i>sagittata</i> Borkh.	Ad	Sp	Arch	Epec	Ir-tur		Ru
<i>Chenopodium</i>	<i>album</i> L. s.l.	A	Co				Eu	Ru

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Chenopodium</i>	<i>botrys</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Chenopodium</i>	<i>glaucum</i> L.	A	Sp				Hap	Ru-Se
<i>Chenopodium</i>	<i>hybridum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Chenopodium</i>	<i>opulifolium</i> Schrad. ex DC.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Chenopodium</i>	<i>polyspermum</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ps
<i>Chenopodium</i>	<i>suecicum</i> J. Murr	Ad	Co	Cen	Epec	ηa		Ru-Se
<i>Kochia</i>	<i>laniflora</i> (S.G. Gmel.) Borbas	Ad	Sp	Cen	Epec	Med		Ps
<i>Kochia</i>	<i>scoparia</i> (L.) Schrad.	Ad	Sp	Cen	Eph	Ir-tur		Ru
<i>Polycnemum</i>	<i>majus</i> A.Br.	A	Sp				Hap	Ps
<i>Convolvulus</i>	<i>arvensis</i> L.	A	Co				Eu	Ru-Se
<i>Ipomaea</i>	<i>purpurea</i> (L.) Roth	Ad	Sp	Eu-c	Eph	SAm		Ru
<i>Bryonia</i>	<i>alba</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Echinocystis</i>	<i>lobata</i> (Michx.) Torr. et Gray	Ad	Co	Eu-c	Agr	NAm		Hh
<i>Thladiantha</i>	<i>dubia</i> Bunge	Ad	Sr	Eu-c	Col	SEAs		Ru
<i>Cuscuta</i>	<i>epilinum</i> Weihe	Ad	Sp	Arch	Epec	Anthrop		Se
<i>Cuscuta</i>	<i>europaea</i> L.	A	Sp				Eu	Se
<i>Dipsacus</i>	<i>strigosus</i> Willd. ex Roem. et Schult.	A	Sp				Ap	Z
<i>Knautia</i>	<i>arvensis</i> (L.) Coult.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Hippophae</i>	<i>rhamnoides</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	Anthrop		Z
<i>Euphorbia</i>	<i>cyparissias</i> L.	A	Sp				Hap	S
<i>Euphorbia</i>	<i>peplus</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Astragalus</i>	<i>cicer</i> L.	A	Sr				Ap	St
<i>Caragana</i>	<i>arborescens</i> Lam.	Ad	Co	Eu-c	Eph	Sib		Z
<i>Coronilla</i>	<i>varia</i> L.	A	Sp				Ap	Pr
<i>Lathyrus</i>	<i>pratensis</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Lathyrus</i>	<i>sativus</i> L.	Ad	Sp	Eu-c	Eph	Med		Ru
<i>Lotus</i>	<i>corniculatus</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Lupinus</i>	<i>polyphyllus</i> Lindl.	Ad	Co	Eu-c	Col	WMed		Z
<i>Medicago</i>	<i>lupulina</i> L.	A	Co				Eu	Z
<i>Medicago</i>	<i>sativa</i> L.	Ad	Sp	Cen	Epec	FAs		Ru
<i>Melilotus</i>	<i>albus</i> Medik	A	Co				Eu	Z
<i>Melilotus</i>	<i>officinalis</i> (L.) Pall.	A	Co				Eu	Z
<i>Onobrychis</i>	<i>arenaria</i> (Kit.) DC.	Ad	Sr	Cen	Eph	WEu		Z
<i>Onobrychis</i>	<i>vicifolia</i> Scop.	Ad	Sr	Cen	Eph	SEu		Ru-Se
<i>Robinia</i>	<i>pseudoacacia</i> L.	Ad	Co	Eu-c	Eph	Am		Ru
<i>Trifolium</i>	<i>arvense</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Trifolium</i>	<i>campestre</i> Schred.	A	Co				Hap	Pr
<i>Trifolium</i>	<i>hybridum</i> L.	Ad	Co	Eu-c	Eph	Med		Pr
<i>Trifolium</i>	<i>repens</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Vicia</i>	<i>angustifolia</i> Reichard	Ad	Sp	Cen	Agr	Med-ir-tur		Se
<i>Vicia</i>	<i>cracca</i> L.	A	Co				Hap	Pr
<i>Vicia</i>	<i>hirsuta</i> (L.) S.F. Gray.	Ad	Sp	Arch	Epec	WMed		S

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Vicia</i>	<i>sepium</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Vicia</i>	<i>tetrasperma</i> (L.) Schreb.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med		Se
<i>Vicia</i>	<i>villosa</i> Roth	Ad	Sr	Arch	Agr	Med		Se
<i>Quercus</i>	<i>rubra</i> L.	Ad	Co	Eu-c	Hagr	NAM		S
<i>Fumaria</i>	<i>officinalis</i> L.	Ad	Sr	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Erodium</i>	<i>cicutarium</i> (L.) L' Her.	A	Co				Hap	S
<i>Geranium</i>	<i>pratense</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Geranium</i>	<i>pusillum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-tur		Ru-Se
<i>Acinos</i>	<i>arvensis</i> (Lam.) Dandy	A	Sp				Ap	St
<i>Ballota</i>	<i>nigra</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Elsholzia</i>	<i>ciliata</i> (Thunb.) Hyl.	Ad	Co	Eu-c	Epec	EAs		Ru
<i>Galeopsis</i>	<i>bifida</i> Boenn.	A	Sp				Eu	Ru-Se
<i>Galeopsis</i>	<i>ladanum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	NMed		Se
<i>Galeopsis</i>	<i>speciosa</i> Mill.	A	Sp				Hap	Se
<i>Glechoma</i>	<i>hederacea</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Lamium</i>	<i>maculatum</i> (L.) L.	A	Sp				Hap	Z
<i>Lamium</i>	<i>purpureum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru-Se
<i>Leonurus</i>	<i>villosus</i> Desf. ex D'Urv.	A	Co				Eu	Ru
<i>Lycopus</i>	<i>exaltatus</i> L. f.	A	Co				Ap	Hh
<i>Lycopus</i>	<i>europaeus</i> L.	A	Co				Ap	Hh
<i>Mentha</i>	<i>arvensis</i> L.	A	Co				Ap	Hh
<i>Mentha</i>	<i>spicata</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	Med		Ru
<i>Nepeta</i>	<i>cataria</i> L.	Ad	Sr	Arch	Epec	EMed		Z
<i>Prunella</i>	<i>vulgaris</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Salvia</i>	<i>nemorosa</i> L. aggr.	A	Sr				Hap	Pr
<i>Salvia</i>	<i>verticillata</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	SEu-FAs		Ru
<i>Salvia</i>	<i>viridis</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	Med-MAS		Ru
<i>Stachys</i>	<i>palustris</i> L.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Althaea</i>	<i>officinalis</i> L.	Ad	Sr	Arch	Agr	Ir-tur		Hh
<i>Lavathera</i>	<i>thuringiaca</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Malva</i>	<i>neglecta</i> Wallr.	Ad	Co	Arch	Epec	Ir-tur		Ru
<i>Malva</i>	<i>pusilla</i> Smith.	Ad	Co	Arch	Epec	As		Ru-Se
<i>Malva</i>	<i>sylvestris</i> L.	Ad	Co	Arch	Hagr	Med		Ru
<i>Syringa</i>	<i>vulgaris</i> L.	Ad	Co	Cen	Eph	SEu		Ru
<i>Oenothera</i>	<i>biennis</i> L.	Ad	Co	Cen	Epec	NAM		Ru
<i>Oenothera</i>	<i>rubricaulis</i> Klebahn.	Ad	Co	Eu-c	Hagr	NAM		Ru
<i>Phelipanche</i>	<i>ramosa</i> (L.) Pomel	Ad	Sp	Cen	Eph	Med-CAs		Ru-Se
<i>Xanthoxalis</i>	<i>stricta</i> (L.) Small	Ad	Co	Cen	Hagr	NAM		S
<i>Chelidonium</i>	<i>majus</i> L.	A	Co				Eu	Z
<i>Papaver</i>	<i>somniferum</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	Med		Ru
<i>Plantago</i>	<i>arenaria</i> Waldst. & Kit.	Ad	Sp	Eu-c	Epec	Med		Ps
<i>Plantago</i>	<i>lanceolata</i> L.	A	Co				Hap	Pr

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Plantago</i>	<i>major</i> L.	A	Co				Eu	Ru
<i>Plantago</i>	<i>media</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Fallopia</i>	<i>convulvulus</i> (L.) A. Love	Ad	Co	Arch	Epec	As		Se
<i>Fallopia</i>	<i>dumetorum</i> (L.) Holub	A	Sp				Eu	Ru
<i>Persicaria</i>	<i>hydropiper</i> (L.) Delambre	A	Co				Eu	Hh
<i>Polygonum</i>	<i>aviculare</i> L. s.l.	A	Co				Eu	Ru
<i>Rumex</i>	<i>acetosella</i> L.	A	Co				Eu	Z
<i>Rumex</i>	<i>confertus</i> Willd.	A	Co				Hap	Pr
<i>Rumex</i>	<i>crispus</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Rumex</i>	<i>obtusifolius</i> L.	A	Co				Hap	S
<i>Portulaca</i>	<i>oleracea</i> L.	Ad	Sr	Arch	Epec	Med-ir-tur		Se
<i>Anagallis</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Sr	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru-Se
<i>Aquilegia</i>	<i>vulgaris</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	WEu		S
<i>Consolida</i>	<i>regalis</i> S.F. Gray	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Se
<i>Myosurus</i>	<i>minimus</i> L.	A	Sp				Ap	Ps
<i>Ranunculus</i>	<i>acris</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med-ir-tur		Z
<i>Ranunculus</i>	<i>polyanthemos</i> L.	A	Sr				Ap	Z
<i>Ranunculus</i>	<i>repens</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Ranunculus</i>	<i>sceleratus</i> L.	A	Sp				Ap	Hh
<i>Thalictrum</i>	<i>minus</i> L.	A	Sr				Ap	St
<i>Agrimonia</i>	<i>eupatoria</i> L.	A	Co				Hap	Z
<i>Amelanchier</i>	<i>canadensis</i> (L.) Medik.	Ad	Sp	Eu-c	Eph	NAm		Ru
<i>Geum</i>	<i>urbanum</i> L.	A	Co				Hap	S
<i>Physocarpus</i>	<i>opulifolius</i> (L.) Maxim.	Ad	Co	Eu-c	Eph	NAm		Ru
<i>Potentilla</i>	<i>anserina</i> L.	A	Co				Hap	Hh
<i>Potentilla</i>	<i>argentea</i> L. s.l.	A	Co				Eu	Pr
<i>Potentilla</i>	<i>supina</i> L.	A	Sp				Eu	Hh
<i>Poterium</i>	<i>polygamum</i> Waldst. ex Kit.	Ad	Sr	Eu-c	Col	SEu		Ru
<i>Rosa</i>	<i>rugosa</i> Thunb.	Ad	Sp	Eu-c	Eph	Eu-As		Ru
<i>Sanquisorba</i>	<i>officinalis</i> L.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Sorbaria</i>	<i>sorbifolia</i> (L.) A.Br.	Ad	Sr	Eu-c	Eph	E-As		Ru
<i>Galium</i>	<i>aparine</i> L.	A	Co				Eu	Ru
<i>Galium</i>	<i>rivale</i> (Sibth. & Smith) Griseb.	A	Sp				Ap	S
<i>Populus</i>	<i>deltoides</i> Marsh.	Ad	Sp	Eu-c	Col	NAm		Ru
<i>Salix</i>	<i>fragilis</i> L.	Ad	Sp	Arch	Agr	Med-CAs		Hh
<i>Linaria</i>	<i>vulgaris</i> Mill.	A	Co				Eu	Z
<i>Odontites</i>	<i>vulgaris</i> Moench	A	Sp				Ap	Pr
<i>Rhinanthus</i>	<i>aestivalis</i> (W. Zinger) Schischk. & Serg.	A	Sp				Hap	Pr
<i>Rhinanthus</i>	<i>vernalis</i> (N. Zinger) Schischk. & Serg.	A	Co				Hap	Pr
<i>Verbascum</i>	<i>lychnitis</i> L.	A	Sp				Eu	Z
<i>Verbascum</i>	<i>nigrum</i> L.	A	Sr				Hap	St
<i>Verbascum</i>	<i>phlomoides</i> L.	A	Co					Ps
<i>Veronica</i>	<i>dilenii</i> Crantz	A	Sp				Eu	Ps

1		2	3	4	5	6	7	8
<i>Veronica</i>	<i>serpyllifolia</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Veronica</i>	<i>verna</i> L.	A	Sp				Eu	Ps
<i>Datura</i>	<i>stramonium</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	SEAs		Ru
<i>Hyosecyamus</i>	<i>niger</i> L.	Ad	Sr	Cen	Epec	Med-ir-tur		Ru
<i>Lycium</i>	<i>barbarum</i> L.	Ad	Sp	Arch	Epec	EAs		Ru
<i>Physalis</i>	<i>alkekengi</i> L.	Ad	Sr	Eu-c	Eph	Med-ir-tur		Z
<i>Solanum</i>	<i>nigrum</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Urtica</i>	<i>dioica</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Urtica</i>	<i>urens</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Ru
<i>Viola</i>	<i>arvensis</i> Murray	Ad	Co	Arch	Agr	Med		S
<i>Parthenocissus</i>	<i>quinquefolia</i> (L.) Planch.	Ad	Co	Eu-c	Eph	NAm		S
<i>Allium</i>	<i>oleraceum</i> L.	A	Sp				Ap	St
<i>Allium</i>	<i>schoenoprasum</i> L.	Ad	Sr	Cen	Eph	MdEu		S
<i>Galanthus</i>	<i>nivalis</i> L.	Ad	R	Eu-c	Eph	WMdEu		S
<i>Acorus</i>	<i>calamus</i> L.	Ad	Co	Arch	Agr	SEAs		Hh
<i>Elodea</i>	<i>canadensis</i> Michx.	Ad	Co	Cen	Agr	Am		Hh
<i>Juncus</i>	<i>tenuis</i> Willd.	Ad	Sr	Cen	Hagr	NAm		Pr
<i>Gagea</i>	<i>minima</i> (L.) Ker. Gawl.	A	Sr				Ap	S
<i>Agrostis</i>	<i>gigantea</i> Roth	A	Co				Eu	Pr
<i>Anisantha</i>	<i>tectorum</i> (L.) Nevski	Ad	Sp	Arch	Hagr	Med-Etur		St
<i>Apera</i>	<i>spica-venti</i> (L.) P. Beauv.	Ad	Co	Arch	Epec	n a		Pr
<i>Avena</i>	<i>sativa</i> L.	Ad	Sp	Arch	Eph	SEu		Ru-Se
<i>Bromus</i>	<i>arvensis</i> L.	Ad	Co	Arch	Epec	Med		Pr
<i>Bromus</i>	<i>hordaceus</i> L.	Ad	Co	Arch	Hagr	NMed		Pr
<i>Bromus</i>	<i>japonicus</i> Thunb.	Ad	Sr	Cen	Epec	Med		St
<i>Bromus</i>	<i>squarrosus</i> L.	Ad	Sp	Cen	Epec	Med-ir-tur		Z
<i>Dactylis</i>	<i>glomerata</i> L.	A	Co				Ap	Pr
<i>Digitaria</i>	<i>ischaemum</i> (Schreb.) Muehl.	Ad	Sr	Arch	Hagr	Med		Pr
<i>Digitaria</i>	<i>sanguinalis</i> (L.) Scop.	Ad	Sr	Arch	Epec	SEAs		Ps
<i>Echinochloa</i>	<i>crus-galli</i> (L.) P. Beauv.	Ad	Co	Arch	Epec	As		Se
<i>Elytrigia</i>	<i>repens</i> (L.) Nevski	A	Co				Eu	Pr
<i>Eragrostis</i>	<i>minor</i> Host	Ad	Sp	Cen	Hagr	SEu		Se
<i>Eragrostis</i>	<i>pilosa</i> (L.) P. Beauv.	Ad	Sp	Cen	Hagr	Med		Se
<i>Hordeum</i>	<i>vulgare</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	As		Ru
<i>Lolium</i>	<i>perenne</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Panicum</i>	<i>miliaceum</i> L.	Ad	Sp	Cen	Eph	SEAs		Ru
<i>Poa</i>	<i>annua</i> L.	A	Co				Eu	Pr
<i>Poa</i>	<i>bulbosa</i> L.	A	Sp				Eu	St
<i>Poa</i>	<i>compressa</i> L.	A	Co				Ap	Z
<i>Secale</i>	<i>cereale</i> L.	Ad	Sp	Arch	Eph	FAs		Ru
<i>Setaria</i>	<i>glauca</i> (L.) Beauv.	Ad	Sp	Arch	Epec	SAs		Ru-Se
<i>Setaria</i>	<i>verticillata</i> L.	Ad	Sr	Arch	Epec	SAs		Ru-Se
<i>Setaria</i>	<i>viridis</i> (L.) P. Beauv.	Ad	Sp	Arch	Epec	Med-ir-tur		Ru-Se

Explanations**1. Species****2. Status in the region:**

A – native

Ad – alien

3. Frequency of occurrence:

Co – common (more than 50 localities)

Sp – sporadically (21–50 localities)

Sr – sparse (6–20 localities)

R – rare (1–5 localities)

4. Time of immigration

Arch – archeophytes

Cen – kenophytes

Eu-c – eukenophytes

5. Degree of naturalization

Agr – agriophytes

Hagr – hemiagriophytes

Epec – epecophytes

Eph – ephemerophytes

Col – colonophytes

6. Geographical origin

Anthrop – anthropogenic origin

n/a – unknown

Eu, eu – Europe

Am – American

As – Asian

Med – Mediterranean

AMed – ancient Mediterranean

Ir-tur – Irano-Turanian

Med-ir-tur – Mediterranean- Irano-Turanian

N – north

S – south

E – earth

W – west

Md – middle

C – central

Pont – Pontic

Sarm – Sarmatic

FAs – Front Asian

MAs – Minor Asian

Cs – Caucasian

Cr – Crimea

Balk – Balkanian

Sib – Siberian

Atlant – Atlantic

7. Relation to anthropopression

Ap – eventapophytes (unstable apophytes), species that are occasionally found in the composition of anthropogenic ecotopes

Hap – hemiapophytes, species that are equally common in anthropogenic and natural ecotopes

Eu – euapophytes, species that prefer anthropogenic ecotopes

8. Ecocoenotical groups:**S** – forest**Pr** – meadow**St** – steppe**Z** – thickets**Hh** – coastal-aquatic**Ps** – psamophytic**Ru** – ruderal**Se** – segetal**Ru-Se** – ruderal-segetal.

REFERENCES

- Andrienko T.L., Bilyk G.I., Bradis E.M., Barbarych A.I. 1977. Geobotanichne raionuvannia Ukrainskoyi RSR [Geobotanical zoning of Ukrainian RSR]. Kyiv. 302 p. (In Ukr.).
- Banks N.C., Paini D.R., Bayliss K.L., Hodda M. 2015. The role of global trade and transport network topology in the human-mediated dispersal of alien species. – *Ecol. Lett.* 18 (2): 188–99. <https://doi.org/10.1111/ele.12397>
- Bellard C., Leroy B., Thuiller W., Rysman J.-F., Courchamp F. 2016. Major drivers of invasions risks throughout the world. – *Ecosphere*. 7:e01241. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1241>
- Bellard C., Jeschke J., Leroy B., Mace G.M. 2018. Insights from modelling studies on how climate change affects invasive alien species geography. – *Ecol. Evol.* 8: 5688–5700. <https://doi.org/10.1002/ece3.4098>
- Burda, R.I., Koniakin S.N. 2019. The non-native woody species of the flora of Ukraine: Introduction, naturalization and invasion. – *Biosystems Diversity*. 27 (3): 276–290. <https://doi.org/10.15421/011937>
- Convention on Biological Diversity 2014. Text of the Convention. Cited: April, 07, 2014. <http://www.cbd.int/convention/convention.shtml>.
- Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. 2013. Standing Committee, 33rd Meeting Strasbourg, 3–6 December 2013. List of Decisions and Adopted Texts. Final Memorandum of the Secretariat established by the Directorate of Democratic Governance. 118 p. http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/institutions/Documents/2013/Misc_2013_33rdSC_E_final_7.pdf.
- Didukh Ya.P., Pliuta P.H., Protopopova V.V., Ermolenko V.M., Korotchenko I.A., Karkutsiev H.M., Burda R.I. 2000. Ekoflora Ukrainy [Ecoflora of Ukraine]. Kyiv. 284 p. (In Ukr.).
- Early R., Bradley B.A., Dukes J.S., Lawler J.J., Olden J.D., Blumenthal D.M., Tatem A.J. 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century

- and national response capacities. – *Nature Communications*. 7: 12485.
<https://doi.org/10.1038/ncomms12485>
- Essl F., Nehring S., Klingenstein F., Milasowszky N., Nowack C., Rabitsch W. 2011. Review of risk assessment systems of IAS in Europe and introducing the German-Austrian black list information system (GABLIS). – *J. Nat. Conserv.* 19: 339–350. 13 NNSS 2011. GB Non-native Species Secretariat. Risk and action plants.
<https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.08.005>
- Essl F., Dullinger S., Genovesi P. *et al.* 2019. A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change. – *BioScience*. 69 (11): 908–919.
<https://doi.org/10.1093/biosci/biz101>
- European Strategy on Invasive Alien Species. Piero Genovesi and Clare Shine Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention). Council of Europe Publishing F-67075 Strasbourg Codex ISBN 92-871-5488-0, June 2004. – *Nature and Environment*. 137: 68.
<http://www.cbd.int/doc/external/cop-09/bern-01-en.pdf>.
- European Guidelines on Protected areas and IAS. 2013. Report prepared by Mr Andrea Monaco, Mr Piero Genovesi on behalf of the Bern Convention. Strasbourg, 10 June 2013 TPVS/Inf (2013) 22. [inf22e_2013.doc] Final Version, June 2013.
http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/econet-networks/Documents/2013/AndreaMonaco_Guidelines-PA&IAS.pdf.
- Heywood V.H., Sharrock S. 2013. European Code of Conduct for Botanic Gardens on Invasive Alien Species. Council of Europe, Strasbourg, Botanic Gardens Conservation International, Richmond. Council of Europe Publishing, F-67075 Strasbourg. 60 p.
www.coe.int/Biodiversity.
- Holubev V.N. 1972. Printsypy postroyeniya i sodержaniya lineynoy sistemy zhyznennykh form pokrytosemennykh rasteniy [Principles of construction and contents of the linear system of life forms of angiosperms]. – *Byul. Mosk. obshestva ispyt. prirody. Otd. Boil.* 7 (6): 72–80. (In Russ.).
- Jackowiak B. 1990. Antropogeniczne przemiany flory roslin naczyniowich Poznania Poznan: Wyd. Un-tu im. A. Mickiewicza. 232 p.
- Jackowiak B. 1990. Atlas roslin naczyniowich w Poznaniu. Poznan. 409 p.
- Koval L.V., Horshkova L.M. 2019. Flora of the Desna Plateau: comprehensive analysis and genesis. – *Botanicheskii zhurnal*. 104 (10): 1528–1541.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619100089>
- Koval L.V. 2005. Systematichnyy analiz flory Prydesnyans'koho plato (Sums'ka obl., Ukrayina) [The taxonomic analysis of the flora of the Desna Plateau (Sumy region, Ukraine)]. – *Ukrainian Botanical Journal*. 62 (6): 837–845. (In Ukr.).
- Koval L.V., Horshkova L.M., Kuzmenko L.O., Mehem O.M., Burchak L.V., Polyakova A.S. 2018. Zoological peculiarities of the flora of the Desna Plateau (Ukraine). – *Biosystems Diversity*. 26 (1): 37–45.
<https://doi.org/10.15421/011806>
- Koval L.V. 2005. Novi znakhidky adventyvnnykh vydiv dydynnykh roslin na Prydesnianskomu plato (Sumska obl., Ukraina) [New findings of alien species of vascular plants on the Desna Plateau (Sumy region, Ukraine)]. – *Ukrainian Botanical Journal*. 62 (2): 243–248. (In Ukr.).
- Kornaś J. Analiza flor synantropijnych. 1977. *Wiad. Bot.* 21: 85–91.
- Kornaś J. 1968. A geographical-historical classification of synanthropic plants. – *Mater. Zakl. Fitosoc. Stos.* 25: 33–41.
- Kornaś J. 1978. Remarks on the analysis of synanthropic flora. – *Acta Bot. slovacica* A. 3: 385–394.
- Marynych O.M., Babychev F.S., Belyaev V.I., Doroguntsov S.I. 1988. Heohrafichna entsyklopediia Ukrainy [Geographical encyclopaedia of Ukraine]. – Kyiv. 277 p. (In Ukr.).
- Morozova O.V., Zhmylev P.Y. 2020 Taxonomic differentiation and functional homogenization of flora in the middle part of European Russia as a result of naturalization of alien species. – *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*. 65 (2): 284–302.
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.204>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk N.M. 1999. Vascular plants of Ukraine. – A nomenclatural checklist. M.G. Kholodny Institute of Botany. Kiev. xxiii + 345 p.
- Plant Invasions in Protected Areas Patterns, Problems and Challenges Invading Nature. 2013. Springer Series in Invasion Ecology. 7: 656. + [I–XXII].
<https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7>
- Protopopova V.V. 1978. Adventiv flora of the flat of the Ukraine. – *Act. bot. slov. Acad. Sci. slov. Ser. A* 3: 71.
- Protopopova V.V. 1991. Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development. Kiev. 202 p.
- Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. 2002. Plant invasions of Ukraine as a threat to biodiversity: the present situation and tasks for the future. Kyiv. M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. 32 p.
- Protopopova V., Shevera M., Orlov O., Panchenko S. 2015. The transformer species of the Ukrainian Polissya. – *Biodiversity: Research and Conservation*. 39: 7–18.
<https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0020>
- Protopopova V., Shevera M. 2008. Participation of archaeophytes in urban floras in different botanical and geographical zones of Ukraine: a preliminary assessment, Thaiszia. – *J. Bot. (Košice)*. 18 (1): 89–104.
- Pyšek P., Pergl J., Essl F., Lenzner B., Dawson W., Kreft H., Weigelt P., Winter M., Kartesz J., Nishino M., Antonova L.A., Barcelona J.F., Cabezas F.J., Cárdenas D., Cárdenas-Toro J., Castaño N., Chacón E., Chate-lain C., Dullinger S., Ebel A.L., Figueiredo E., Fuentes N., Genovesi P., Groom Q.J., Henderson L., Inderjit, Kupriyanov A., Masciadri S., Maurel N., Meerman J., Morozova O., Moser D., Nickrent D., Nowak P.M., Pagad S., Patzelt A., Pelsner P.B., Seebens H., Shu W., Thomas J., Velayos M., Weber E., Wieringa J.J., Bap-

- tiste M.P., van Kleunen M. 2017. Naturalized alien flora of the world: species diversity, taxonomic and phylogenetic patterns, geographic distribution and global hotspots of plant invasion. — *Preslia*. 89: 203–274. <https://doi.org/10.1002/ecy.2542>
- Raunkiaer C. 1934. *The life of plants*. Oxford. 632 p.
- Roberts W., Harrod O., Mitterdorfer B., Pheloung P. 2011. Regulating invasive plants and uses of weed risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 3: 60–65. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.11.007>
- Seebens H., Blackburn T., Essl F. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. — *Nat. Commun.* 8: 14435. . <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Shackleton R.T., Foxcroft L.C., Pyšek P., Wood L.E. 2020. Assessing biological invasions in protected areas after 30 years: Revisiting nature reserves targeted by the 1980s SCOPE programme. — *Biological Conservation*. 243: 108–424. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108424>
- Shevera M.V., Protopopova V.V., Burda R.I., Zavalova L.V., Kucher O.O., Korniyenko O.M. 2018. Historical overview of the studies of alien flora of Ukraine. — *Acta Horti Bot. Bucurest.* 45: 5–32.
- Takhtajan A.L. 1978. *Floristicheskie oblasti Zemli [The Floristic Regions of the Earth]*. Leningrad. 248 p. (In Russ.).
- van Kleunen M., Petr P., Wayne D. et al. 2019. The global naturalized alien flora (GLONAF) database. — *Ecology*. 100 (1). <https://doi.org/10.1002/ecy.2542>

СИНАНТРОПНАЯ ФЛОРА ПРИДЕСНЯНСКОГО ПЛАТО

Л. В. Коваль^{a, #}, Л. М. Горшкова^a

^a Глуховский национальный педагогический университет им. Александра Довженко
ул. Терещенко, 47-б, Глухов, 41400, Украина

[#]e-mail: flos_kl@ukr.net

Приведены результаты структурного анализа синантропной флоры Придеснянского плато, которая включает спонтанно произрастающие рудеральные, сеgetальные, интродуцированные виды растений в пределах рудеральных, сеgetальных и природных местообитаний. На основе индексов синантропизации, адвентизации, модернизации (Б. Яцковьяк) показано состояние антропогенной трансформации флоры региона. Выделены адвентивная и апофитная фракции синантропной флоры Придеснянского плато, представлен анализ географического происхождения, периодов занесения, степени натурализации адвентивных видов. Указаны виды с высокой степенью инвазивности. К статье прилагается аннотированный список синантропных видов Придеснянского плато.

Ключевые слова: антропогенная трансформация, Придеснянское плато, синантропная флора, структурный анализ, инвазивные виды

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧИСЛА ХРОМОСОМ И ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ У *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В ЗАСУШЛИВЫХ УСЛОВИЯХ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ЮЖНОЙ СИБИРИ

© 2021 г. Т. С. Седельникова^{1,*}, А. В. Пименов^{1,**}

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Федеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр СО РАН”
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036, Россия

*e-mail: tss@ksc.krasn.ru,

**e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 03.08.2020 г.

После доработки 14.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Исследованы основные критерии хромосомного полиморфизма — изменчивость числа хромосом, встречаемость и спектр хромосомных перестроек — в естественных популяциях и искусственных насаждениях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), произрастающих на юге ареала в степной зоне Нижнего Поволжья (Волгоградская область) и Южной Сибири (Республика Тыва, Республика Хакасия). В семенном потомстве всех исследованных деревьев выявлена миксоплоидия, уровень распространения которой возрастает по мере усиления засушливости и ухудшения эдафических условий произрастания. В семенном потомстве *P. sylvestris* в Волгоградской области и Хакасии обнаружены хромосомные перестройки, представленные кольцевыми хромосомами, полицентрическими хромосомами, фрагментами, множественными нарушениями. Существенное увеличение встречаемости хромосомных перестроек и расширение их спектра отмечается в проростках семян из изолированного происхождения *P. sylvestris* в каменистой степи Хакасии. Уровень встречаемости миксоплоидии и хромосомных перестроек у внутривидовых форм деревьев *P. sylvestris* неодинаков, что связано с различиями условий их произрастания. Выявленная цитологическая нестабильность семенного потомства деревьев в насаждениях *P. sylvestris*, произрастающих в степных экотопах, может свидетельствовать об активизации микроэволюционных процессов, что очевидно, сопровождается естественным отбором устойчивых генотипов и форм, адаптированных к засушливым лесорастительным условиям.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, внутривидовые формы, засушливые условия, Нижнее Поволжье, Южная Сибирь, миксоплоидия, хромосомные перестройки, цитологическая нестабильность

10.31857/S0006813621040116

На южной границе своего распространения сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) произрастает в виде разобщенных между собой боров, отстоящих друг от друга на большие расстояния. Изолированный, или островной, характер расположения популяций *P. sylvestris* на юге ареала определяется лимитирующим влиянием неблагоприятных почвенно-климатических факторов — контрастностью температур, недостатком влаги, сухостью и бедностью почвы (Pravdin, 1964). К изолированным популяциям *P. sylvestris* относятся боры в Воронежской и Оренбургской областях, боровые массивы в Северном Казахстане, ленточные боры в Приобье и на юге Красноярского края, островные боры в Хакасии и Туве. Степные

и лесостепные автохтонные боры имеют средообразующее, а в ряде случаев — сырьевое значение, обладают значительным селекционно-генетическим потенциалом (Milyutin et al., 2013). За пределами южной границы ареала, в степных и пустынных районах Волгоградской, Астраханской областей и Калмыкии, где насаждения *P. sylvestris* созданы искусственно, они выполняют защитную и рекреационную функции (Bogun, Tsembelev, 2012; Manaenkov, Kulik, 2017; Semenyutina, Noyanova, 2019).

Популяции *P. sylvestris* на юге ареала отличаются биологическим разнообразием, выражающимся в наличии широкого спектра экотипов и форм

деревьев: *P. sylvestris* subsp. *kulundensis* Sukaczew в остепненных борах азиатской части ареала, *P. sylvestris* var. *cretaceae* Kalinicz. на меловых обнажениях юга Европейской России и Украины (Pravdin, 1964). Степной экотип сосны (*P. sylvestris* var. *stepposa* Sukachev) описан для условий засушливого климата, каменистых почв и сильных ветров Казахского мелкосопочника (Petrov, 1961). Формы деревьев с нарушениями габитуса и развития — “ведьмиными метлами”, наростами, плакучей кроной, карликовые формы — встречаются в степных борах юга Сибири, Казахстана и Алтая. Количество таких деревьев возрастает по мере увеличения сухости лесорастительных условий (Shul’ga, 1979; Sosna..., 1988; Korovin et al., 2003; Tikhonova, Semerikov, 2010).

Работы, посвященные исследованию генетических факторов, контролирующих процесс формообразования у *P. sylvestris* на юге ареала и за его пределами, немногочисленны. В них показано, что в засушливых условиях произрастания популяции сосны обыкновенной характеризуются повышенной частотой встречаемости хромосомных мутаций, а также редких аллелей, присутствием в клетках проростков семян микроядер (Sosna..., 1988; Sedel’nikova, 2003; Butorina et al., 2007; Tikhonova, Semerikov, 2010; Mashkina et al., 2012).

Целью настоящего исследования является анализ основных критериев хромосомного полиморфизма — изменчивости числа хромосом, спектра и уровня хромосомных перестроек в насаждениях *P. sylvestris*, произрастающих в засушливых условиях Нижнего Поволжья и Южной Сибири. Оценка данных критериев позволяет выявлять не только морфо-фенотипическое, но и генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной, диагностировать качество семенного потомства деревьев и их устойчивость.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Материалами для исследования послужили естественные популяции и искусственные лесонасаждения *P. sylvestris* в пределах Волгоградской области, Республики Тыва и Республики Хакасия.

Волгоградская область. Сбор семенного материала проводился в 2019 г. в искусственных насаждениях *P. sylvestris*, созданных в 1960–70-х гг. на территории Калачевского и Суровикинского районов. К настоящему времени эти лесные массивы достигли предельного для условий степной зоны возраста — 50–60 лет. Их естественное старение и сокращение площади усугубляются недостаточностью ухода и воздействием ряда негативных факторов, связанных с нарастающей засушливостью климата и ухудшением лесопожарной обстановки. Климатические условия исследован-

ных районов отличаются континентальностью, сухим жарким летом, дефицитом осадков, периодическими сильными юго-восточными ветрами. Почвенный покров со светло-каштановыми почвами в комплексе с солонцами имеет низкие показатели содержания гумуса, активной влаги и общей пористости (Latkina, Latkin, 2018; Semenyutina, Noyanova, 2019).

Было сформировано 4 выборки семян (каждая — с 30 деревьев), собранных в окрестности г. Калач-на-Дону в “зеленом кольце” вокруг города (48°42'17" с.ш. 43°30'33" в.д.), х. Рюмино-Красноярский в 2 км от ландшафтного памятника природы “Голубинский песчаный массив” (48°48'03" с.ш. 43°35'43" в.д.), пос. Пятиморск (48°39'25" с.ш. 43°36'32" в.д.) и г. Суровикино (48°37'53" с.ш. 42°52'45" в.д.) вдоль федеральной автотрассы А-260. В последних двух точках семенной материал собирался с деревьев, растущих в глубине лесных массивов, в 100–200 м от проезжей части.

Исследованные насаждения представляют собой сухие боры (состав — 10С, класс бонитета — III, возраст деревьев — 40–50 лет, высота — 17–21 м, диаметр — 18–22 см). Деревья характеризуются многовершинностью, их семенная продуктивность очень низкая (выход жизнеспособных семян на одну шишку составляет 0.1–3.2 шт.).

Республика Тыва. Сбор семян проводился в 2019 г. на территории Тандинского района в естественных популяциях в Балгазынском бору в зоне Государственного природного заказника “Балгазынский” (51°02'43" с.ш. 95°07'20" в.д.). Климат района полусухой резко-континентальный, характеризующийся недостатком влаги, низкими зимними температурами воздуха и почв, глубоко промерзающих зимой. Балгазынский бор расположен на древних эоловых песках возвышенности Саргалык-тайга и занимает периферийные участки песчаного массива на границе с полынно-дерновинно-злаковой степью (Sosna..., 1988; Milyutin et al., 2013). Была сформирована одна общепопуляционная выборка семян (с 40 деревьев) в сосновых насаждениях, представляющих собой остепненный разнотравно-злаковый тип леса, характеризующихся разновозрастностью и низко опущенными кронами деревьев. Состав насаждений — 10С, классы бонитета — III–V. Возраст деревьев — 50–170 лет, высота — 18–22 м, диаметр — 26–44 см.

Республика Хакасия. Сбор семян проводился в 2013 г. в естественных популяциях и искусственных насаждениях *P. sylvestris* на территории Ширинского (“Ширинская степь”) и Бейского (“Койбальская степь”) районов. Климат исследованных районов резко континентальный, засушливый, с большими температурными контрастами, жарким летом и продолжительной малоснеж-

ной зимой. “Койбальская” и “Ширинская” степи представляют собой сухие территории с южными черноземами, местами темно-каштановыми почвами с солонцами и солончаками, в предгорьях и низкогорьях распространены каменные почвы с неразвитым профилем (Rastitel'nyu..., 1976).

В “Ширинской степи” нами исследованы два местонахождения *P. sylvestris*. 1. “Карыш” — в естественной популяции на склоне горного обрамления долины р. Карыш (54°24'33" с.ш. 89°59'11" в.д.), тип леса — сосняк низкотравно-мшистый пятнисто-мертвопокровный V класса бонитета, средние возраст, высота и диаметр деревьев соответственно — 109 лет, 15.0 м и 21.2 см. 2. “Шира” — в искусственном насаждении на прибрежных склонах вокруг озера Шира (54°30'53" с.ш. 90°08'35" в.д.), тип леса — сосняк вейниково-польнно-разнотравный IV класса бонитета, средние возраст, высота и диаметр деревьев соответственно — 52 года, 10.8 м и 21.9 см. В “Койбальской степи” изучено искусственное насаждение *P. sylvestris*, расположенное в зоне охраняемой территории регионального значения “Смирновский бор” (53°22'08" с.ш. 91°22'20" в.д.), тип леса — сосняк зеленомошно-разнотравно-кустарниковый мозаично-остепненный III класса бонитета, средние возраст, высота и диаметр деревьев соответственно — 68 лет, 17.6 м и 28.8 см. Популяция *P. sylvestris* “Карыш”, произрастающая в каменистой степи, представляет собой петрофитное редкостойное разновозрастное насаждение с преобладанием световых форм деревьев с низкой кроной. Насаждения *P. sylvestris* в “Ширинской” и “Койбальской” степях заложены в 50–60-е гг. XX в. (в “Ширинской степи” они сильно пострадали от пожаров). Были сформированы популяционные выборки семян внутривидовых форм (каждая — с 30–40 деревьев), выделенных по окраске микростробилов: краснопыльничковая (f. *erythrantera* Sanio) и желтопыльничковая (f. *sulfurantera* Kozubow) в происхождениях “Карыш” и “Шира” и окраске семенной кожуры: коричневосемянная (f. *phaeosperma* Kurdiani) и черносемянная (f. *melanosperma* Kurdiani) в происхождении “Смирновский бор”.

Семена проращивали в год их сбора в чашках Петри, проростки обрабатывали 1% р-ром колхицина в течение 4–6 часов, после промывания производили их фиксацию спиртово-уксусной смесью (3:1), хранили в холодильнике при постоянной температуре от +3 до +5°. Для исследования использовали меристематические ткани кончиков корешков проросших семян. Материал окрашивали 1% р-ром железозацетогематоксилина. Для просмотра использовали “давленные” препараты, приготовленные стандартным способом. Подсчет числа хромосом и анализ хромосомных перестроек производили на стадии метафазы митоза. Препараты просматривали под микроско-

пом Axiostar plus (Carl Zeiss) с применением системы формирования изображений AxioVision (окуляр ×10, объектив ×90).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено, что в диплоидном хромосомном наборе *P. sylvestris*, произрастающей в исследованных насаждениях, содержится 24 хромосомы ($2n = 2x = 24$). В семенном потомстве деревьев обнаружена миксоплоидия, при которой в клетках проростков, наряду с диплоидными, содержатся триплоидные ($2n = 3x = 36$) и тетраплоидные ($2n = 4x = 48$) клетки (рис. 1). Наиболее часто наблюдаются хромосомные расы, содержащие тетраплоидные клетки ($2n = 24, 48$), менее часто — триплоидные ($2n = 24, 36$), а также одновременно тетраплоидные и триплоидные ($2n = 24, 36, 48$). При этом уровень полиплоидизации диплоидных тканей проростков семян существенно варьирует (табл. 1).

Встречаемость миксоплоидных проростков в семенном потомстве деревьев различна. Минимальное их количество выявлено в популяциях “Смирновский бор” и “Суровикино”, максимальное — в насаждениях “Карыш” и “Рюмино-Красноярский” (табл. 1). Насаждения сосны в происхождениях “Карыш” и “Рюмино-Красноярский” являются территориально и репродуктивно изолированными от смежных сосновых массивов и произрастают в жестких лесорастительных условиях, первое — на сухой каменистой почве, второе — в аридных условиях окрестностей Голубинских песков, представляющих собой фрагмент пустыни в сухой степи. Тот факт, что практически все проростки в насаждениях “Карыш” и “Рюмино-Красноярский” являются миксоплоидами, может свидетельствовать о влиянии экстремальных условий произрастания деревьев на повышение гетерогенности клеточных линий, что, вероятно, способствует лучшей выживаемости семенного потомства. Для происхождений “Рюмино-Красноярский” и особенно “Карыш” характерным является разнообразие морфологических типов деревьев и наличие особей, несущих “ведьмины метлы”, что также может обуславливать высокую частоту встречаемости миксоплоидии у таких растений.

Доля миксоплоидов в проростках семян внутривидовых форм деревьев также варьирует. В локалитете “Смирновский бор” у f. *phaeosperma* она значительно выше, чем у f. *melanosperma*, а у f. *erythrantera* и f. *sulfurantera* в происхождениях “Карыш” и “Шира” имеет близкие значения. При этом сохраняется сходный баланс уровня полиплоидизации корневых меристем как между экземплярами f. *phaeosperma* и f. *melanosperma*, так и между f. *erythrantera* и f. *sulfurantera* (табл. 1). Вероятно, в засушливых степных условиях в насаж-



Рис. 1. Метафазные пластинки с различным числом хромосом в происхождениях *P. sylvestris*: а) $2n = 24$ (“Балгазынский бор”), б) $2n = 24, 36$ (“Балгазынский бор”), в) $2n = 24, 36$ (“Пятиморск”), д) $2n = 36$ (“Смирновский бор”, *f. phaeosperma*), е) $2n = 24, 48$ (“Карыш”, *f. erythranthera*), ф) $2n = 48$ (“Калач-на-Дону”), г) $2n = 48$ (“Пятиморск”), h) $2n = 48$ (“Рюмино-Красноярский”), и) $2n = 48$ (“Смирновский бор”, *f. phaeosperma*). Масштабная линейка – $10\ \mu\text{m}$.

Fig. 1. Metaphase plates with different chromosome numbers in provenances of *P. sylvestris*: а) $2n = 24$ (“Balgazynskiy Bor”), б) $2n = 24, 36$ (“Balgazynskiy Bor”), в) $2n = 24, 36$ (“Pyatimorsk”), д) $2n = 36$ (“Smirnovskiy Bor”, *f. phaeosperma*), е) $2n = 24, 48$ (“Karysh”, *f. erythranthera*), ф) $2n = 48$ (“Kalach-na-Donu”), г) $2n = 48$ (“Pyatimorsk”), h) $2n = 48$ (“Ryumino-Krasnoyarsk”), и) $2n = 48$ (“Smirnovskiy Bor”, *f. phaeosperma*). Scale bar – $10\ \mu\text{m}$.

дениях *P. sylvestris* отдельные формы деревьев являются более адаптированными и имеют преимущество, определяемое, в том числе, количеством полиплоидных клеток в соматических тканях проростков семян.

По данным предыдущих лет, доля миксоплоидов среди проростков семян из насаждений в Волгоградской области не превышала 4.8% (Sedel'nikova, 2003). В степных борах Южной Сибири встречаемость миксоплоидов в семенном потомстве деревьев составляла 3.0–25.0%, возрастая у особей с аномалиями развития и в годы с сухой и жаркой погодой (Sosna..., 1988; Mashkina et al., 2012). Сопоставление полученных нами результатов с опубликованными ранее данными показывает, что в сосновых насаждениях Волгоградской области, Тывы и Хакасии количество миксоплоидов в семенном потомстве деревьев

существенно выше. Очевидно, что миксоплоидия как общий феномен характерна для южных степных насаждений сосны обыкновенной.

Одновременное присутствие клеток разного уровня ploidy в тканях обуславливается соматической редукцией хромосом, их неразъединением, элиминацией, удвоением и другими причинами. Миксоплоидия рассматривается некоторыми авторами в качестве фактора, обеспечивающего устойчивость растений, в том числе древесных, к экстремальным условиям среды. Предполагается, что сочетание клеток разной ploidy усиливает пластичность растения в целом, обеспечивает генетическое и фенотипическое разнообразие потомства. У таких растений возникают формы хромосомного полиморфизма, связанного с повышенной геномной нестабильностью. Полиплоидные и миксоплоидные фор-

Таблица 1. Изменчивость числа хромосом у *Pinus sylvestris*
Table 1. The variability of the chromosome number in *Pinus sylvestris*

Происхождение Provenance	Число изученных корневых меристем/клеток, шт. Number of studied root meristems/cells, pcs.	Число корневых меристем с измененным числом хромосом, шт./% Number of root meristems with a changed chromosome number, pcs./%	Число клеток с измененным числом хромосом, шт./% Number of cells with a changed chromosome number, pcs./%	Хромосомный набор корневых меристем, шт./% Chromosome set of root meristems, pcs./%			
				2n = 24	2n = 24; 36	2n = 24; 48	2n = 24; 36; 48
“Калач-на-Дону” “Kalach-na-Donu”	12/263	4/33.3	9/3.4	8/66.7	1/8.3	3/25.0	–
“Суровикино” “Surovikino”	15/241	3/20.1	4/1.7	12/79.9	1/6.7	1/6.7	1/6.7
“Пятиморск” “Pyatimorsk”	15/474	11/73.7	29/6.1	4/26.7	3/20.0	5/33.3	3/20.0
“Рюмино-Красноярский” “Ryumino-Krasnoyarskiy”	3/165	3/100	14/8.5	–	–	1/33.3	2/66.7
“Балгазынский бор” “Balgazynskiy Bor”	15/443	11/73.7	24/5.4	4/26.7	2/13.3	2/13.3	7/46.7
“Смирновский бор”, f. <i>melanosperma</i> “Smirnovskiy Bor”, f. <i>melanosperma</i>	10/213	2/20.0	4/1.9	8/80.0	–	1/10.0	1/10.0
“Смирновский бор”, f. <i>phaeosperma</i> “Smirnovskiy Bor”, f. <i>phaeosperma</i>	8/289	4/50.0	6/2.1	4/50.0	1/12.5	2/25.0	1/12.5
“Шира”, f. <i>erythranthera</i> “Shira”, f. <i>erythranthera</i>	12/333	8/66.7	17/5.1	4/33.3	1/8.3	7/58.4	–
“Шира”, f. <i>sulfuranthera</i> “Shira”, f. <i>sulfuranthera</i>	12/341	7/58.3	23/6.7	5/41.7	–	4/33.3	3/25.0
“Карыш”, f. <i>erythranthera</i> “Karysh”, f. <i>erythranthera</i>	12/306	12/100	31/10.1	–	–	10/83.3	2/16.7
“Карыш”, f. <i>sulfuranthera</i> “Karysh”, f. <i>sulfuranthera</i>	12/325	11/91.7	37/11.4	1/8.3	–	9/75.0	2/16.7

мы растений чаще встречаются в неблагоприятных эдафических условиях, высокогорьях, пустынях, арктической зоне и прибрежной Антарктике (Butorina, 1989; Kunakh, 2011; Navrotska et al., 2014).

Показано, что миксоплоиды преобладают в группе устойчивых форм вяза приземистого (*Ulmus pumila* L.), отобранных в массово усыхающих в условиях острого дефицита влаги насаждениях в Астраханской области и Калмыкии. Значительная доля миксоплоидов выявлена среди высокосмолопродуктивных форм деревьев сосны обыкновенной, отличающихся устойчивостью к вредителям и болезням (Butorina, 1989). Явления миксоплоидии и анеуплоидии наблюдаются в популяциях большинства видов хвойных, в том числе *P. sylvestris*, в условиях экологического экстре-

му. При этом прослеживается связь степени экстремальности условий произрастания с уровнем изменчивости хромосомных чисел в семенном потомстве деревьев (Sedel'nikova, 2016).

В корневых меристемах проростков семян в большинстве исследованных происхождений *P. sylvestris* обнаружены структурные перестройки хромосом (табл. 2). Количество проростков и число метафазных клеток с хромосомными мутациями минимально в популяции “Смирновский бор”, максимально – в популяции “Карыш”, где высокая встречаемость и широкий спектр хромосомных мутаций в семенном потомстве деревьев, вероятно, может объясняться эффектом инбридинга вследствие высокого уровня самоопыления, свойственного изолированным популяциям. Самоопыление выявлено практически у всех де-

Таблица 2. Встречаемость и спектр хромосомных перестроек у *Pinus sylvestris*
Table 2. Occurrence and spectrum of chromosomal rearrangements in *Pinus sylvestris*

Происхождение Provenances	Число корневых меристем с хромосомными перестройками шт./% Number of root meristems with chromosomal rearrangements pcs./%	Число и спектр хромосомных перестроек в метафазных клетках, шт./% Number and spectrum of chromosomal rearrangements in metaphase cells, pcs./%				
		Всего Total	В том числе/Including			
			I	II	III	IV
“Калач-на-Дону” “Kalach-na-Donu”	2/16.7	2/0.8	1/0.4	—	1/0.4	—
“Суравикино” “Surovikino”	2/13.3	2/0.8	1/0.4	1/0.4	—	—
“Пятиморск” “Pyatimorsk”	2/13.3	2/0.8	—	—	2/0.8	—
“Рюмино-Красноярский” “Ryumino-Krasnoyarskiy”	—	—	—	—	—	—
“Балгазынский бор” “Balgazynskiy Bor”	—	—	—	—	—	—
“Смирновский бор”, f. <i>melanosperma</i> “Smirnovskiy Bor”, f. <i>melanosperma</i>	1/10.0	1/0.5	1/0.5	—	—	—
“Смирновский бор”, f. <i>phaeosperma</i> “Smirnovskiy Bor”, f. <i>phaeosperma</i>	1/12.5	1/0.3	1/0.3	—	—	—
“Шира”, f. <i>erythranthera</i> “Shira”, f. <i>erythranthera</i>	2/16.7	2/0.6	2/0.6	—	—	—
“Шира”, f. <i>sulfuranthera</i> “Shira”, f. <i>sulfuranthera</i>	4/33.3	6/1.8	3/0.9	2/0.6	—	1/0.3
“Карыш”, f. <i>erythranthera</i> “Karysh”, f. <i>erythranthera</i>	9/75.0	27/8.8	18/5.9	1/0.3	4/1.3	4/1.3
“Карыш”, f. <i>sulfuranthera</i> “Karysh”, f. <i>sulfuranthera</i>	9/75.0	33/10.1	20/6.1	1/0.3	3/0.9	9/2.8

Примечание. Число изученных корневых меристем/клеток, шт. представлено в табл. 1. I — кольцевые структуры; II — полицентрические хромосомы; III — фрагменты; IV — множественные нарушения.

Note. The number of studied root meristems/cells, pcs. is presented in Table 1. I — ring structures; II — polycentric chromosomes; III — fragments; IV — multiple disturbances.

ревьев в изолированных борах Южной Сибири (Sosna..., 1988). В метонахождениях “Балгазынский бор” и “Рюмино-Красноярский” хромосомных перестроек в проростках не зафиксировано, что в последнем случае может быть связано с малым количеством семян, вовлеченных в исследование вследствие их крайне низкого качества. Установлено также, что частота возникновения хромосомных перестроек в семенном потомстве внутривидовых форм деревьев неодинакова (табл. 2). Если встречаемость мутаций в проростках f. *erythranthera* по сравнению с f. *sulfuranthera* (“Карыш”) характеризуется близкими значениями, то в местонахождении “Шира” — различными. В обоих случаях частота встречаемости хромосомных перестроек в корневых меристемах f. *erythranthera* и f. *sulfuranthera* также существенно

различается. Встречаемость мутаций в проростках f. *phaeosperma* и f. *melanosperma* в популяции “Смирновский бор” имеет сходные значения.

Необходимо отметить, что встречаемость хромосомных перестроек в проростках семян *P. sylvestris*, расположенных в непосредственной близости от автотрассы, не повышается по сравнению с другими изученными местонахождениями. Вероятно, выхлопные газы автотранспорта не оказывают влияния на уровень мутабельности клеток семенного потомства *P. sylvestris*, поскольку рассеиваются в атмосфере вследствие постоянных сильных ветров, “продувающих” сосновые насаждения в данных районах. Исследование уровня цитогенетических нарушений у древесных растений, в том числе *P. sylvestris*, произрастающих в условиях антропогенного загрязнения,

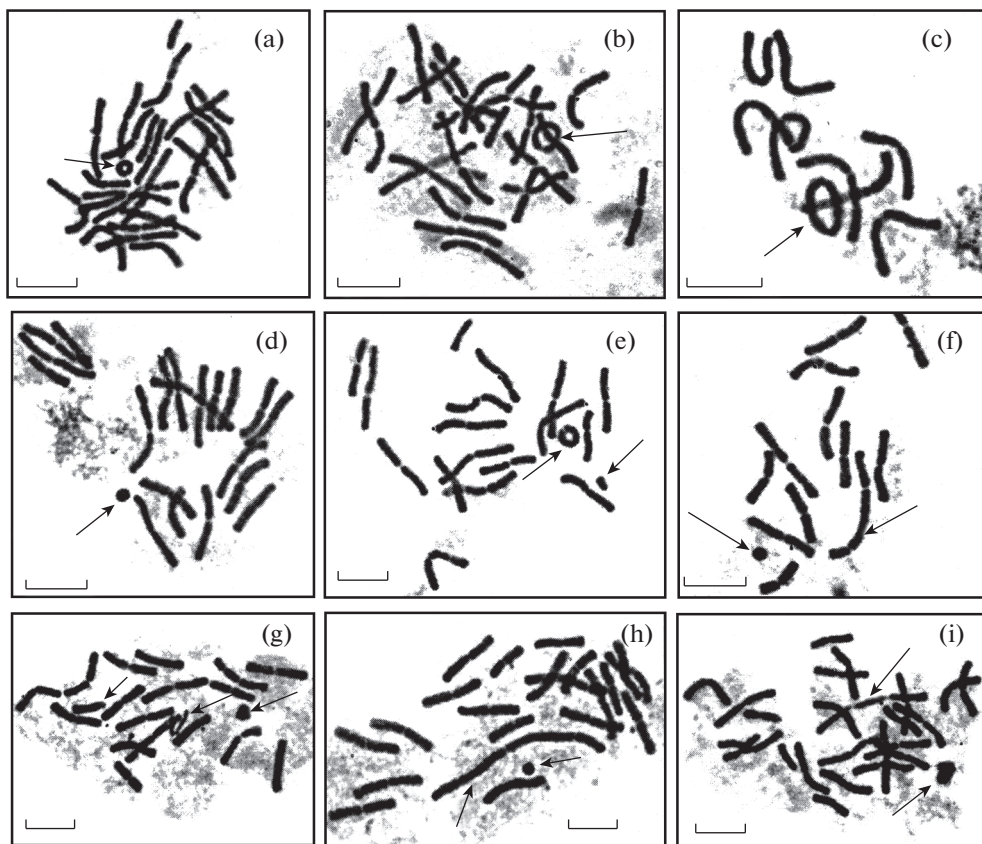


Рис. 2. Метафазные пластинки или части метафазных пластинок с хромосомными перестройками в происхождениях *P. sylvestris*: а) кольцевая хромосома (“Шира”, *f. sulfuranthera*), б-с) кольцевые хромосомы, “надетые” на палочковидные хромосомы (“Шира”, *f. erythranthera* – б), “Калач-на-Дону” – с)), д) ацентрическое кольцо (“Карыш”, *f. erythranthera*), е) кольцевая хромосома и хроматиновый фрагмент (“Карыш”, *f. sulfuranthera*), ф) дицентрическая хромосома с перичентрической инверсией и ацентрическое кольцо (“Карыш”, *f. erythranthera*), г) множественные мутации одной хромосомы: хромосома с укороченным плечом, разошедшиеся хроматиды и хроматиновый фрагмент (“Пятиморск”), h) терминальная ассоциация “конец в конец” двух хромосом с перичентрической инверсией и ацентрическое кольцо (“Карыш”, *f. erythranthera*), и) дицентрическая хромосома и хроматиновый фрагмент (“Шира”, *f. sulfuranthera*). Масштабная линейка – 10 μm . Хромосомные перестройки указаны стрелками.

Fig. 2. Metaphase plates or parts of metaphase plates with chromosomal rearrangements in the provenances of *P. sylvestris*: a) ring chromosome (“Shira”, *f. sulfuranthera*), b–c) ring chromosomes “clipped” on the rod ones (“Shira”, *f. erythranthera* – b, “Kalach-na-Donu” – c), d) acentric ring (“Karysh”, *f. erythranthera*), e) ring chromosome and chromatin fragment (“Karysh”, *f. sulfuranthera*), f) dicentric chromosome with pericentric inversion and acentric ring (“Karysh”, *f. erythranthera*), g) multiple mutations of one chromosome: the chromosome with a shortened arm, diverging chromatids and chromatin fragment (“Pyatimorsk”), h) terminal association “end-to-end” of two chromosomes with pericentric inversion and acentric ring (“Karysh”, *f. erythranthera*), i) dicentric chromosome and chromatin fragment (“Shira”, *f. sulfuranthera*). Scale bar – 10 μm . Chromosomal rearrangements are indicated by arrows.

включающего фоновые выбросы автотранспорта, показало, что его существенное увеличение происходит лишь при высоких концентрациях поллютантов (Butorina, Kalaeв, 2000; Butorina et al., 2000; Goryachkina, Sizykh, 2012).

Во всех проростках семян, содержащих клетки с хромосомными перестройками, наиболее часто выявляются кольцевые хромосомы, ацентрические кольца, а также кольцевые хромосомы, “надетые” на палочковидные хромосомы (рис. 2). В проростках из местонахождений “Сурикино”, “Шира” и “Карыш” обнаружены полицентрические хромосомы, имеющие несколько центромер – дицентрические и трицентрические. Некоторые

полицентрические хромосомы имеют сдвиг центромеры, диагностирующий перичентрическую инверсию. В проростках популяции “Карыш” найдена терминальная ассоциация “конец в конец” двух хромосом с перичентрической инверсией. Хроматиновые фрагменты обнаружены в проростках из насаждений “Калач-на-Дону”, “Пятиморск” и “Карыш”. В популяциях “Шира” и, особенно, “Карыш” в корневых меристемах проростков выявлены множественные хромосомные нарушения, включающие одновременно несколько типов хромосомных перестроек, которые наблюдаются в одной клетке.

Кольцевые хромосомы, имеющие центромеру, образуются в результате делеций теломерных участков и последующего соединения плеч хромосомы в кольцо. При этом формируются дистальные ацентрические фрагменты. Полицентрические хромосомы появляются в результате транслокаций, представляющих собой обмен участками между гомологичными и негомологичными хромосомами. Перицентрическая инверсия является поворотом участка хромосомы на 180° с захватом центромеры, с точками разрыва в разных плечах. Ассоциация “конец в конец” образуется при концевом соединении хромосом вследствие стремления к конъюгации терминальных гетерохроматиновых участков (Koryakov, Zhimulyov, 2009; Kartel' et al., 2011).

Ранее у сосны обыкновенной из засушливых местопроизрастаний Нижнего Поволжья и Южной Сибири выявлялись аналогичные хромосомные нарушения, а также другие патологии митоза. При этом доля клеток с хромосомными перестройками в проростках семян, собранных в насаждениях в Волгоградской области, составляла 6.9%, Хакасии и Тывы — 2.0–7.7%, увеличиваясь до 10.3% у карликовых и полукарликовых деревьев и в годы с длительной засухой (Sedel'nikova, 2003; Sosna..., 1988; Mashkina et al., 2012). Сравнивая полученные нами результаты с опубликованными данными, можно заключить, что в исследованных насаждениях *P. sylvestris* уровень мутабельности клеток и разнообразие типов хромосомных перестроек в семенном потомстве деревьев достаточно высоки. Установлено, что экстремальные факторы среды, провоцирующие геномную нестабильность, приводят к усилению мутационных процессов в популяциях хвойных растений (Sedel'nikova, 2016). Возможно, что высокий уровень и широкий спектр хромосомных перестроек в семенном потомстве деревьев в степных насаждениях *P. sylvestris* связаны с фактором влияния засушливых условий произрастания.

ВЫВОДЫ

1. В естественных популяциях и искусственных насаждениях сосны обыкновенной, произрастающих на юге ареала в степной зоне Нижнего Поволжья (Волгоградская область) и Южной Сибири (Республика Тыва, Республика Хакасия), выявлен хромосомный полиморфизм, выражающийся в наличии изменчивости числа хромосом — миксоплоидии, а также хромосомных перестроек в семенном потомстве деревьев.

2. Миксоплоидия ($2n = 24, 36; 2n = 24, 48; 2n = 24, 36, 48$) обнаружена в семенном потомстве деревьев из всех исследованных степных популяций *P. sylvestris*. Установлено, что уровень распространения миксоплоидии возрастает по мере усиления засушливости и ухудшения эдафических

условий произрастания деревьев. Максимальный уровень встречаемости миксоплоидии отмечается в проростках семян из изолированных местонахождений *P. sylvestris* — каменистой степи Хакасии и участка пустыни в сухой степи Волгоградской области. Встречаемость миксоплоидных проростков семян варьирует у семенного потомства внутривидовых форм деревьев.

3. Хромосомные перестройки обнаружены в семенном потомстве деревьев из Волгоградской области и Хакасии. Встречаемость хромосомных перестроек различается в проростках семян внутривидовых форм деревьев. Существенное увеличение уровня встречаемости хромосомных мутаций и расширение их спектра наблюдаются в проростках семян в изолированном местообитании *P. sylvestris* в каменистой степи Хакасии.

4. Выявленная цитологическая нестабильность семенного потомства деревьев в насаждениях *P. sylvestris*, произрастающих в засушливых условиях, вероятно, свидетельствует об активизации микроэволюционных процессов, что очевидно, сопровождается естественным отбором устойчивых генотипов и форм, адаптированных к засушливым лесорастительным условиям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят А.Н. Ратушного, к.б.н. С.С. Кулакова, д.б.н. Т.Т. Ефремову за помощь в сборе семенного материала, д.б.н. Е.Н. Муратову за консультации при обсуждении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bogun, Tsembelev] Богун А.П., Цембелев М.А. 2012. Пути лесохозяйственного освоения аридных ландшафтов Калмыкии. — Вестник ИКИАТ. 24 (1): 25–31.
- [Butorina] Буторина А.К. 1989. Факторы эволюции карриотипов древесных. — Успехи современной биологии. 108 (3): 342–357.
- [Butorina, Kalaev] Буторина А.К., Калаев В.Н. 2000. Анализ чувствительности различных критериев цитогенетического мониторинга. — Экология. 3: 206–210.
- [Butorina et al.] Буторина А.К., Калаев В.Н., Вострикова Т.В., Мягкова О.Е. 2000. Цитогенетические характеристики семенного потомства некоторых видов древесных растений в условиях антропогенного загрязнения г. Воронежа. — Цитология. 42 (2): 196–201.
- [Butorina et al.] Буторина А.К., Черкашина О.Н., Ермолаева О.В., Чернодубов А.И., Авдеева И.А. 2007. Цитогенетический мониторинг аутохтонных лесов Усманского и Хреновского боров. — Изв. РАН. Сер. биол. 4: 508–512.
- [Goryachkina, Sizykh] Горячкина О.В., Сизых О.А. 2012. Цитогенетические реакции хвойных растений в антропогенно нарушенных районах г. Красноярск и его окрестностей. — Хвойные бореальной зоны. 30 (1–2): 46–51.

- [Kartel' et al.] Картель Н.А., Макеева Е.Н., Мезенко А.М. 2011. Генетика: Энциклопедический словарь. Минск. 992 с.
- [Kogovin et al.] Коровин В.В., Новицкая Л.Л., Курносов Г.А. 2003. Структурные аномалии стебля древесных растений. М. 280 с.
- [Kogyakov, Zhimulyov] Коряков Д.Е., Жимулев И.Ф. 2009. Хромосомы. Структура и функции. Новосибирск. 258 с.
- [Kunakh] Кунах В.А. 2011. Пластичность генома соматических клеток и адаптивность растений. — Молекулярная и прикладная генетика. 12: 7–14.
- [Latkina, Latkin] Латкина Т.В., Латкин В.Н. 2018. Состояние лесозащитных полос в Волгоградской области. — Успехи современного естествознания. 9: 93–100.
- [Manaenkov, Kulik] Манаенков А.С., Кулик А.К. 2017. Водно-минеральные особенности субстрата и засухоустойчивость деревьев сосны. — Лесохозийственная информация. 2: 46–56. <https://doi.org/10.24419/LNI.2304-3083.2017.2.05>
- [Mashkina et al.] Машкина О.С., Тихонова И.В., Муратова Е.Н., Мурая Л.С. 2012. Цитогенетические особенности семенного потомства карликовых сосен на юге Восточной Сибири. — Хвойные бореальной зоны. 30 (1–2): 127–135.
- [Milyutin et al.] Милютин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В. 2013. Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск. 127 с.
- Navrotska D.O., Twardovska M.O., Andreev I.O., Parnikova I.Yu., Betekhtin A.A., Zahrychuk O.M., Drobyk N.M., Hasterok R., Kunakh V.A. 2014. New forms of chromosome polymorphism in *Deschampsia antarctica* Desv. from the Argentine Islands of the Maritime Antarctic region. — *Ukrainian Antarctic J.* 13: 185–191.
- [Petrov] Петров С.А. 1961. Плодоношение и качество семян сосны обыкновенной в нагорных борах Северного Казахстана. — *Вестник с.-х. наук.* 9: 70–81.
- [Pravdin] Правдин Л.Ф. 1964. Сосна обыкновенная. М. 190 с.
- [Rastitel'nyi...] Растительный покров Хакасии. 1976. Новосибирск. 423 с.
- [Sedel'nikova] Седельникова Т.С. 2003. Хромосомные и геномные мутации у сосны обыкновенной в Нижнем Поволжье. — *Лесоведение.* 6: 28–33.
- Sedel'nikova T.S. 2016. Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions. — *Biol. Bull. Rev.* 6 (2): 177–188. <https://doi.org/10.1134/S2079086416020079>
- [Semenyutina, Noyanova] Семенютина А.В., Ноянова Н.Г. 2019. Региональная специфика озеленения малых городов южной сухостепной зоны. — *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал.* 6: 146–159. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.6.146>
- [Shul'ga] Шульга В.В. 1979. О карликовой форме сосны и “ведьминой метле”. — *Лесоведение.* 3: 82–86.
- [Sosna...] Сосна обыкновенная в Южной Сибири. 1988. Красноярск. 150 с.
- [Tikhonova, Semerikov] Тихонова И.В., Семериков В.Л. 2010. Генетический полиморфизм карликовых сосен на юге Средней Сибири. — *Экология.* 5: 330–335.

VARIABILITY OF CHROMOSOME NUMBER AND CHROMOSOMAL REARRANGEMENTS IN *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) IN ARID CONDITIONS OF THE LOWER VOLGA AND SOUTHERN SIBERIA

T. S. Sedel'nikova^{a,#} and A. V. Pimenov^{a,##}

^a V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS” Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036, Russia

[#]e-mail: tss@ksc.krasn.ru

^{##}e-mail: pimenov@ksc.krasn.ru

The main criteria of chromosomal polymorphism, namely the variability of the chromosome number, the level and spectrum of chromosomal rearrangements, were studied in natural populations and artificial plantations of Scots pine (*Pinus sylvestris*) growing in the south of its range in the steppe provenances of the Lower Volga and Southern Siberia (Volograd Region, Republic of Tyva, Republic of Khakassia). The analysis of chromosomes was performed in the cells of the root meristems of seedlings at the stage of metaphase of mitosis. In the seed progeny of *P. sylvestris* trees from all the studied provenances, a disturbance of the chromosome number, mixoploidy, was detected, the level of its distribution increasing with increase of aridity and deterioration of edaphic growth conditions. In the seed progeny of *P. sylvestris* in the Volograd Region and Khakassia, chromosome rearrangements represented by ring chromosomes, polycentric chromosomes, fragments, and multiple disturbances were found. A significant increase in the occurrence of chromosomal rearrangements and the expansion of their set is noted in the seedlings from an isolated provenance of *P. sylvestris* in rocky steppe of Khakassia. The frequency of mixoploidy and chromosomal rearrangements occurrence in the intraspecific forms of *P. sylvestris* trees is not the same, which is associated with differences in the conditions of their growth. The revealed cytological instability of seed progeny of trees in the plantations of *P. sylvestris* growing in steppe ecotopes may indicate the activation of microevolutionary processes, apparently accompanied by natural selection of resistant genotypes and forms adapted to arid conditions.

Keywords: *Pinus sylvestris*, intraspecific forms, steppe ecotopes, arid conditions, Lower Volga region, Southern Siberia, mixoploidy, chromosomal rearrangements, cytological instability

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to A.N. Ratushny, Ph.D. S.S. Ratushny, D.Sc. T.T. Efremova for their help in collection of seed material, and D.Sc. E.N. Muratova for advice when discussing the article.

REFERENCES

- Bogun A.P., Tsembelev M.A. 2012. Puti lesoagrarnogo osvoeniya aridnykh landshaftov Kalmykii [Ways of forest agrarian development of arid landscapes in Kalmykia]. – Vestnik IKIAT. 24 (1): 25–31 (In Russ.).
- Butorina A.K. 1989. Faktory evolyutsii kariotipov drevesnykh [Factors in the evolution of tree karyotypes]. – Uspekhi sovremennoy biologii. 108 (3): 342–357 (In Russ.).
- Butorina A.K., Kalaev V.N. 2000. Analysis of sensitivity of different criteria in cytogenetic monitoring. – Russian J. Ecol. 31 (3): 186–189.
- Butorina A.K., Kalaev V.N., Vostrikova T.V., Myagkova O.Ye. 2000. Tsitogeneticheskiye kharakteristiki semennogo potomstva nekotorykh vidov drevesnykh rasteniy v usloviyakh antropogennoy zagryazneniya g. Voronezha [Cytogenetic characteristics of seed progeny of some species of woody plants under conditions of anthropogenic pollution of Voronezh]. – Tsitologiya. 42 (2): 196–201 (In Russ.).
- Butorina A.K., Cherkashina O.N., Yermolayeva O.V., Chernodubov A.I., Avdeyeva I.A. 2007. Tsitogeneticheskiy monitoring avtokhtonnykh lesov Usmanskogo i Khrenovskogo borov [Cytogenetic monitoring of autochthonous forests of Usmansky and Khrenovsky pine forests]. – Izv. RAN. Ser. biol. 4: 508–512 (In Russ.).
- Goryachkina O.V., Sizykh O.A. 2012. Tsitogeneticheskiye reaktsii khvoynnykh rasteniy v antropogenno narushennykh rayonakh g. Krasnoyarska i yego okrestnostey [Cytogenetic reactions of conifers in anthropogenically disturbed areas of Krasnoyarsk and its environs]. – Khvoynnye boreal'noy zony. 30 (1–2): 46–51 (In Russ.). Kartel' N.A., Makeyeva Ye.N., Mezenko A.M. 2011. Genetika: Entsiklopedicheskii slovar' [Genetics: An encyclopedic dictionary]. Minsk. 992 p. (In Russ.).
- Korovin V.V., Novitskaya L.L., Kurnosov G.A. 2003. Strukturnyye anomalii steblya drevesnykh rasteniy [Structural anomalies of the stem of woody plants]. Moscow. 280 p. (In Russ.).
- Koryakov D.Ye., Zhimulev I.F. 2009. Khromosomy. Struktura i funktsii [Chromosomes. Structure and function]. Novosibirsk. 258 p. (In Russ.).
- Kunakh V.A. 2011. Genome plasticity of somatic cells and plant adaptability. – Molekulyarnaya i prikladnaya genetika. 12: 7–14 (In Russ.).
- Latkina T.V., Latkin V.N. 2018. Condition of forest-preserving belts in Volgograd region. – Uspekhi sovremennoy yestestvoznaniya. 9: 93–100 (In Russ.).
- Manayenkov A.S., Kulik A.K. 2017. Water and mineral features of the substrate and drought resistance of pine plantations. – Lesokhozyaystvennaya informatsiya. 2: 46–56 (In Russ.). <https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2017.2.05>
- Mashkina O.S., Tikhonova I.V., Muratova Ye.N., Muraya L.S. 2012. Tsitogeneticheskiye osobennosti semennogo potomstva karlikovykh sosen na yuge Vostochnoy Sibiri [Cytogenetic features of seed progeny of dwarf pines in the south of Eastern Siberia]. – Khvoynnye boreal'noi zony. 30 (1–2): 127–135 (In Russ.).
- Milyutin L.I., Novikova T.N., Tarakanov V.V., Tikhonova I.V. 2013. Sosna stepnykh i lesostepnykh borov Sibiri [Pine of the steppe and forest-steppe forests of Siberia]. Novosibirsk. 127 p. (In Russ.).
- Navrotska D.O., Twardovska M.O., Andreev I.O., Parnikova I.Yu., Betekhtin A.A., Zahrychuk O.M., Drobyk N.M., Hasterok R., Kunakh V.A. 2014. New forms of chromosome polymorphism in *Deschampsia antarctica* Desv. from the Argentine Islands of the Maritime Antarctic region – Ukrainian Antarctic J. 13: 185–191.
- Petrov S.A. 1961. Plodonosheniye i kachestvo semyan sosny obyknovennoy v nagornyykh borakh Severnogo Kazakhstana [Fruiting and seed quality of Scots pine in the upland forests of Northern Kazakhstan]. – Vestnik s.-kh. nauk. 9: 70–81 (In Russ.).
- Pravdin L.F. 1964. Sosna obyknovennaya [Scots pine]. Moscow. 190 p. (In Russ.).
- Rastitel'nyy pokrov Khakasii [Vegetation cover of Khakassia]. 1976. Novosibirsk. 423 p. (In Russ.).
- Sedel'nikova T.S. 2003. Chromosomal and genome mutations in Scots pine in the Lower Volga river basin. – Lesovedeniye. 6: 28–33 (In Russ.).
- Sedel'nikova T.S. 2016. Variability of genome size in conifers under extreme environmental conditions. – Biol. Bull. Rev. 6 (2): 177–188. <https://doi.org/10.1134/S2079086416020079>
- Semenyutina A.V., Noyanova N.G. 2019. Regional specificity of urban greening at the residential areas of the southern dry steppe zone. – IVUZ. Lesnoi zhurnal. 6: 146–159 (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.6.146>
- Shul'ga V.V. 1979. O karlikovoy forme sosny i "ved'minoi metle" [About the dwarf form of a pine and the "witch's broom"]. – Lesovedeniye. 3: 82–86 (In Russ.).
- Sosna obyknovennaya v Yuzhnoi Sibiri [Scots pine in Southern Siberia]. 1988. Krasnoyarsk. 150 p. (In Russ.).
- Tikhonova I.V., Semerikov V.L. 2010. Geneticheskiy polimorfizm karlikovykh sosen na yuge Srednei Sibiri [Genetic polymorphism of dwarf pines in the south of Central Siberia]. – Ekologiya. 5: 330–335 (In Russ.).

СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *SEDUM KAMTSCHATICUM* И *SEDUM PALMERI* (CRASSULACEAE)

© 2021 г. Г. М. Анисимова^{1,*}, И. И. Шамров^{1,2,**}

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

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

*e-mail: galina0353@mail.ru

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

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.

После доработки 05.11.2020 г.

Принята к публикации 10.11.2020 г.

Впервые изучено развитие и строение гинцея, семязачатка, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка у *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (Crassulaceae). Полимерно-апокарпный гинецей обычно состоит из 5 плодолистиков. В основании завязи формируется 5-гнездный синкарпный фрагмент: синасцидатная и закрытая симпликатная зоны. На большем протяжении гинцея сохраняются признаки апокарпии (пликатная и аппликатная зоны). Отмечены отклонения в строении гинцея и цветка в целом: 4-членные у *S. palmeri* и 6-членные у *S. kamtschaticum*.

Инициации семязачатка предшествуют периклиналильные деления в субэпидерме плаценты. Семязачаток крассинуцеллярный, битегмальный, фуникулярный, мезохалазальный, с гипостазой. Археспорий обычно 1-клеточный, тетрада мегаспор линейная, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу.

Полученные данные согласуются с молекулярно-генетическими исследованиями, согласно которым изученные виды относятся к разным кладам рода *Sedum*. В пользу этого свидетельствуют различия в строении слоев стенки микроспорангия (эпидермы, эндотеция и тапетума) (Anisimova, 2020). Среди признаков строения гинцея и семязачатка необходимо отметить следующие черты различия: у *S. kamtschaticum* — наряду с 5-членными обнаружены 6-членные цветки, отложение танинов происходит в клетках как наружной, так и внутренней эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 3–5, семязачатки геми-кампилотропные, с 6–7-слойным нуцеллярным колпачком клювовидного типа; у *S. palmeri* — наряду с 5-членными выявлены 4-членные цветки, отложение танинов происходит только в клетках наружной эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 10–12, семязачатки гипертропные, с 2–3-слойным нуцеллярным колпачком клювовидного типа.

Ключевые слова: гинецей, семязачаток, мегаспорогенез, зародышевый мешок, Crassulaceae, *Sedum*, *Sedum kamtschaticum*, *Sedum palmeri*

DOI: 10.31857/S0006813621040025

В эмбриологических сводках характеристика сем. Crassulaceae базируется преимущественно на сведениях по представителям таких родов, как *Sedum*, *Rhodiola*, *Sempervivum* и др. Одним из наиболее крупных родов этого семейства является род *Sedum* L. По оценкам разных исследователей количество видов, входящих в этот род, не однозначно и составляет от 100 до 600 (список литературы см. Anisimova, 2020).

Сравнительно-эмбриологические и морфолого-анатомические исследования позволяют оценить значимость ряда признаков при решении некоторых спорных вопросов систематики и фи-

логении. Однако эмбриологически многие виды сем. Crassulaceae изучены еще недостаточно (Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009). Ранее детально были рассмотрены морфогенез андроцея, микроспорогенез, развитие и строение стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Kalanchoe nyikae* Engl. (Anisimova, 2016), а также у *Sedum kamtschaticum* Fisch. и *S. palmeri* S. Watson (Anisimova, 2020). Подробно также было исследовано развитие и строение гинцея, семязачатка, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка у *Kalanchoe laxiflora* Baker и *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet (Anisimova, Shamrov, 2018).

Как уже было отмечено, эмбриологическая характеристика сем. Crassulaceae основана преимущественно на сведениях по представителям некоторых родов, одним из которых является *Sedum*. Молекулярные данные убедительно продемонстрировали полифилетическую природу этого рода с распределением видов между четырьмя основнымикладами филогенетического дерева толстянковых (Goncharova, Goncharov, 2009; Mort et al., 2010; Nikulin, Goncharov, 2017). Также молекулярно-генетический анализ показал место рода *Sedum* в верхушечной кладе дерева толстянковых, классифицируемой как подсемейство Sempervivoideae (Thiede, Eggli, 2007). Большинство видов *Sedum* относятся к трибе *Sedeae* и расположены между кластером *Leucosedum* и кладой *Acra* (в последнюю помещен *S. palmeri*) (Nikulin, 2017). *S. kamtschaticum* (= *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) был отнесен к другой кладе *Telephium* (Ham, 1995). Как было показано при изучении пыльника, различия между видами касаются, главным образом, временных характеристик специализации клеток стенки микроспорангия (строения эпидермы, эндотеция и тапетума) (Anisimova, 2020). При анализе развития и строения семязачатка информация о динамике его структур часто оказывается неполной – обычно указывается тип археспория, число слоев париецальной ткани, типы мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка (Rombach, 1911; Mauritzon, 1930, 1933; Schnarf, 1931; Subramanyam, 1962, 1970; Nikiticheva, 1985; Kamelina, 2009).

Все вышесказанное стало причиной проведения детального изучения морфогенеза гинецея и семязачатка у двух представителей рода *Sedum* – *S. kamtschaticum* и *S. palmeri*. Родиной *S. kamtschaticum* является Дальний Восток. В естественных условиях вид распространен в Приморском крае, на Камчатке, Сахалине, а также в Японии, Корее и Восточном Китае. *S. palmeri*, родиной которого является Мексика, растет в горах Сьерра-Мадре на высоте около 800 м над ур. м.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для исследования были выбраны два вида *Sedum* из сем. Crassulaceae – *S. kamtschaticum* Fisch. (= *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) (очиток камчатский) и *S. palmeri* S. Watson (очиток Пальмера).

Материалом для изучения послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Изученные виды различаются условиями произрастания. *S. kamtschaticum* произрастает в открытом грунте, а *S. palmeri* – в условиях оранжереи. Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA (70° этиловый спирт, 40% формалин, ледяная уксусная кислота

в пропорции 100 : 7 : 7). Затем проводили инфильтрацию парафином. Срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали фуксин-сернистой кислотой по Фельгену (ядра клеток) с подкраской гематоксилином по Эрлиху (цитоплазма) и алциановым синим (клеточные стенки), сафранином по Картису, генцианвиолетом по Ньютону с подкраской оранжем “G” в гвоздичном масле, крахмал определяли с помощью спиртового раствора йода и йодистого калия (Pausheva, 1974).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гинецей, завязь, плацентация. Цветок у изученных видов *Sedum*, как правило, 5-мерный, обоопольный, актиноморфный, с двойным околоцветником. Андроцей из 10 тычинок (2 круга). Полимерно-апокарпный гинецей состоит из 5 плодolistиков, завязь верхняя. Гинецей хорошо дифференцирован на удлинненно-овальную завязь, длинные стилодии, завершающиеся рыльцами, покрытыми папилловидными клетками. В основании гинецея формируются 5 чешуевидных нектарников. На самых ранних стадиях гинецея срастается в основании с окружающими органами цветка.

В основании завязи формируется 5-гнездный синкарпный фрагмент: синасцидатная (стерильная) и закрытая симпликатная зоны (рис. 1, 2, 3; 2, 1, 2; 3, 1; 4, 1–3). На большем протяжении гинецея сохраняются признаки апокарпии (пликатная и аппликатная области) (рис. 1, 4–6; 2, 3, 4; 3, 2–4; 4, 4–6). Гинецею изученных видов присуща центрально-осевая иннервация. Из стелы цветоножки ответвляются пучки в околоцветник, тычинки и гинецей (рис. 1, 1). Васкулярное снабжение гинецея обеспечивается двумя группами пучков: периферическими (дорсальными) и центральными (вентральными). Вентральные проводящие пучки оканчиваются в верхней части, а дорсальные проходят по всей длине гинецея, включая стилодии.

Клетки наружной эпидермы каждого плодolistика, начиная с заложения семязачатков на плаценте, постепенно заполняются танинами (рис. 1, 2–6; 2, 1–4; 3, 1–4; 4, 1–6). У *S. kamtschaticum* отложение танинов происходит и в клетках внутренней эпидермы, за исключением плацент с семязачатками и вентральных краев каждого плодolistика (рис. 1, 2–4; 6, 1–4). В стерильной синасцидатной области гинецея этого вида танины аккумулируются во всех клетках внутренней эпидермы, выстилающих гнезда завязи (рис. 1, 2; 3, 1).

Плацентация сутуральная. В основании гинецея она представлена центральной синплацентой, которая маркирует короткую синасцидатную зону. В симпликатной зоне плацентация становится центрально-угловой. На большем

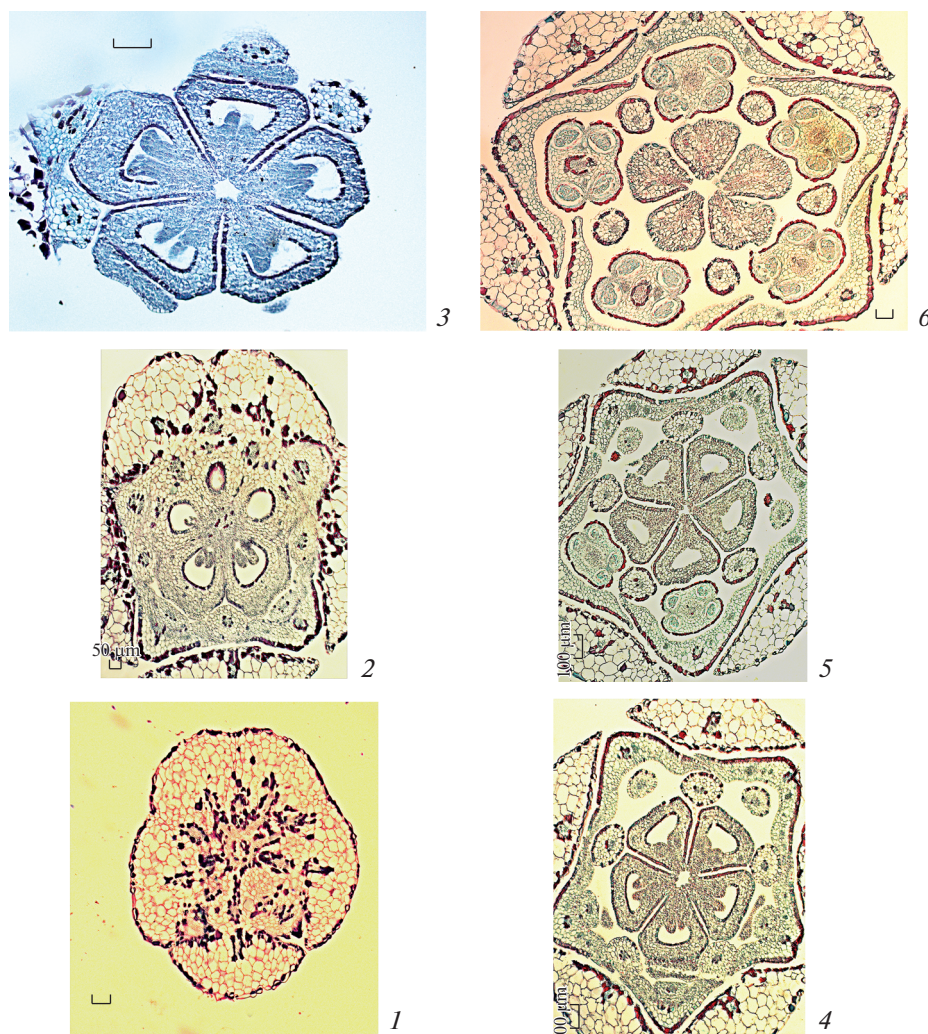


Рис. 1. Строение гинецея *Sedum kamtschaticum* во время формирования примордиев семязачатков на плаценте (поперечные срезы).

1 – цветоложе, комплекс проводящих пучков, отходящих в элементы цветка; 2–5 – завязь: 2 – синасцидиатная стерильная зона; 3 – симпликатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных сур и образование щели в центре; 4, 5 – пликатная зона, плодолистики разобшены (4, 5) и лишь гетерокарпеллятные вентральные края частично смыкаются (4), семязачатки перестают формироваться вследствие стерилизации плацент (5); 6 – переход завязи каждого плодолистика в стилодий (апикатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1, 3–5 – 100, 2, 6 – 50.

Fig. 1. Gynoecium structure during ovular primordia formation on placenta in *Sedum kamtschaticum* (cross sections).

1 – receptacle with a complex of vascular bundles extending into different elements of the flower; 2–5 – ovary: 2 – synascidiate sterile zone; 3 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 4, 5 – plicate zone, carpels break up (4, 5) and only heterocarpellary ventral borders are partly joined (4), ovules stop forming due to sterilization of the placenta (5); 6 – passage of ovary of each carpel into styloidium (aplicate zone). Scale bars, μm : 1, 3–5 – 100, 2, 6 – 50.

протяжении завязи выявляется простая угловая плацентация. Семязачатки располагаются в виде 2 рядов на плацентах с вентральной стороны каждого плодолистика. Число семязачатков в рядах составляет 3–5 у *S. kamtschaticum* и 10–12 у *S. palmeri* (рис. 6, 4, 8).

У обоих видов отмечены отклонения в строении гинецея и цветка в целом: 6-членные у *S. kamtschaticum* и 4-членные у *S. palmeri*. В 6-член-

ных цветках 6-членным был не только гинецей (полимерно-апокарпный из 6 плодолистиков), но андроцей, состоящий из 12 тычинок, расположенных в 2 кругах (рис. 5, 1–3), при этом наблюдались случаи объединения двух смежных плодолистиков в верхней части завязи (рис. 5, 2, 3). В 4-членных цветках 4-членными были не только гинецей, но и андроцей (рис. 5, 5). В отдельных случаях гинецей был 4-членным, но

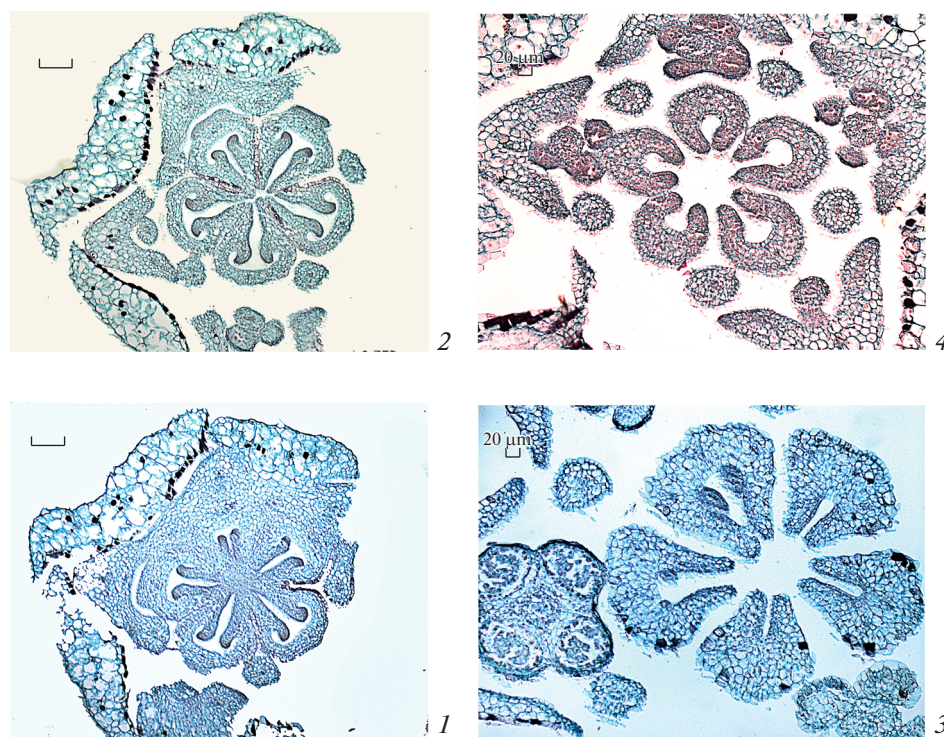


Рис. 2. Строение гинецея *Sedum palmeri* во время формирования примордиев семязачатков на плаценте (поперечные срезы).

1 – синасцидиатная зона; 2 – симпликатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных суртур и образование щели в центре; 3 – пликатная зона, плодолисттики разоб- щены, семязачатки перестают формироваться вследствие стерилизации плацент; 4 – переход завязи каждого пло- долистика в стилодий (апикатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1, 2 – 100, 3, 4 – 20.

Fig. 2. Gynoecium structure during ovular primordia formation on placenta in *Sedum palmeri* (cross sections).

1 – synascidiate zone; 2 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 3 – plicate zone, carpels break up, ovules stop forming due to sterilization of the placenta; 4 – passage of ovary of each carpel into styloidium (apiculate zone). Scale bars, μm : 1, 2 – 100, 3, 4 – 20.

андроцей и околоцветник оставались 5-членны- ми (рис. 5, 4). Иногда при 5-членных андроцее и околоцветнике в гинецее формировались 4 фер- тильных и один короткий стерильный плодоли- стики (рис. 5, 6).

Примордий семязачатка. У видов сем. Crassula- сеae первые стадии возникновения семязачатков на плаценте ранее были изучены у *Kalanchoe laxi- flora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Про- веденное исследование свидетельствует о том, что у изученных видов *Sedum* также в месте ини- циации семязачатка в субэпидермальном слое дифференцируются три крупные клетки, кото- рые, как и нижележащие клетки третьего слоя плаценты, делятся периклинально (рис. 6, 5, 6). Как правило, только верхняя производная цен- тральной субэпидермальной поделившейся клет- ки становится археспориальной клеткой (рис. 7, 1), а нижняя производная этой клетки (инициаль базальной области нуцеллуса) вместе с деривата- ми, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют центральный

осевой ряд (рис. 6, 7; 7, 1). Формируется примор- дий семязачатка (рис. 7, 2; 8, 1). Уже с самых ран- них стадий развития можно диагностировать строение нуцеллуса – именно под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) формируется базальная область нуцел- луса. Латеральные клетки, возникающие в суб- эпидермальном слое плаценты, становятся ини- циалами латеральной области нуцеллуса. Иници- али делятся периклинально, образуя второй слой, который смещается непосредственно под архес- пориальную клетку и, таким образом, в примор- дии семязачатка возникают продольные ряды клеток (центральный и латеральные) разного происхождения (рис. 6, 7; 7, 2, 3; 8, 1–4).

Согласно гипотезе цито-гистологической зо- нальности (Shamrov, 2008), в сформированном примордии семязачатка изученных видов можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (дифферен- цирующиеся археспориальная клетка, а затем спорогенная и париетальные клетки в субэпидер-

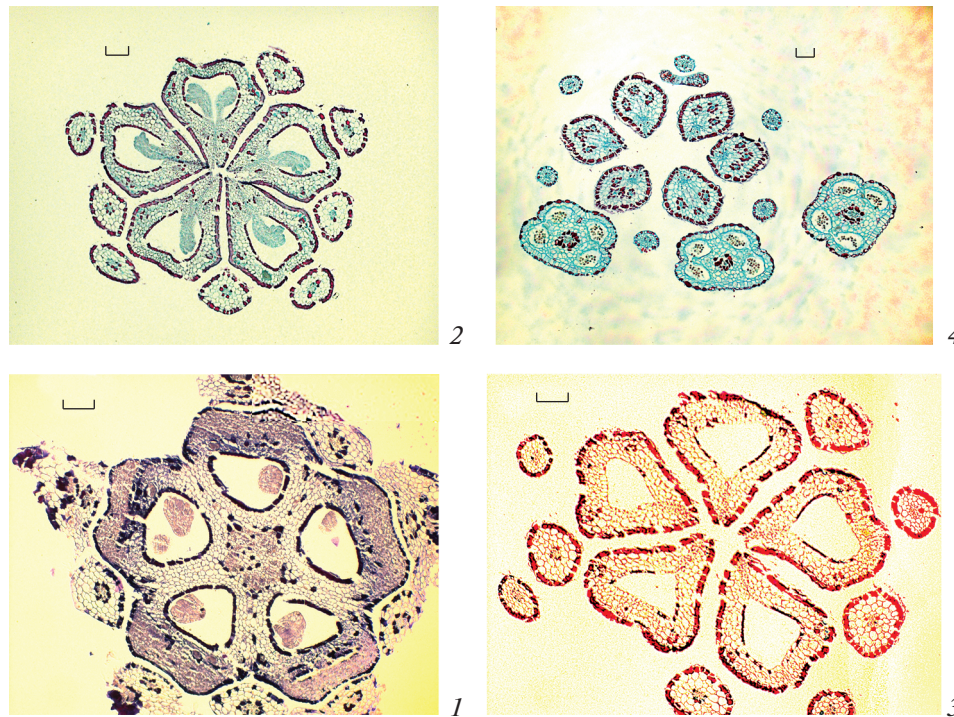


Рис. 3. Строение гинецея *Sedum kamtschaticum* во время формирования семязачатков на стадии мегаспорогенеза (поперечные срезы).

1 – синасцидиатная зона; 2, 3 – пликатная зона, плодолистки разобщены: фертильная (2) и стерильная в дистальной области завязи (3); 4 – переход завязи каждого плодолистка в стилодий (апplikатная зона). Масштабные линейки, мкм: 100.

Fig. 3. Gynoecium structure during ovule formation at megasporogenesis stage in *Sedum kamtschaticum* (cross sections).

1 – synascioid zone; 2, 3 – plicate zone, carpels break up: fertile (2) and sterile in the distal region of the ovary (3); 4 – passage of ovary of each carpel into stylodium (aplicate zone). Scale bars, μm : 100.

мальном слое примордия), латеральную (клетки субэпидермального слоя вокруг археспориальной клетки и поделившиеся инициали латеральной области нуцеллуса с образованием наружных продольных рядов под этой клеткой) и базальную (центральный продольный ряд клеток под археспориальной клеткой) (рис. 7, 2, 3; 8, 1–4; 9, 1). В ряде случаев в субэпидермальном слое примордия семязачатка *S. kamtschaticum* наблюдалось формирование двух археспориальных клеток, отличающихся от окружающих клеток крупными размерами и плотной цитоплазмой. После периклиналиных делений над каждой формирующейся спорогенной клеткой располагалась парietальная клетка, хотя центральный осевой тяж был единым для обеих спорогенных клеток (рис. 9, 2).

Дифференциация переходной зоны примордия семязачатка (рис. 8, 5; 9, 1, 2) происходит в центрорбежном направлении на уровне базальной зоны нуцеллуса. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение: одна часть (центральная) образована производными базальной зоны, а другая – производными латеральной зоны. Переходная зона представлена одним слоем табличка-

тых клеток, которые в формирующемся примордии семязачатка как бы разделяют его на две части. На уровне переходной зоны (в дальнейшем формируется гипостаза) одновременно с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня – нуцеллус, а ниже уровня – халаза и фуникулус (рис. 8, 5; 9, 1, 2).

Семязачаток. Строение нуцеллуса у видов сем. Crassulaceae описывается в литературе в самых общих чертах. Чаще всего указывают, что в нем можно выделить эпидермальный и субэпидермальные слои или апикальную и базальную части, разрушающиеся в разное время.

Наше исследование показало, что в ходе развития клетки всех слоев нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки постепенно уплощаются. Несколько клеток верхушки эпидермы нуцеллуса делятся периклиналино или наклонно, образуя нуцеллярный колпачок в виде клюва, выходящего в полость эндостома. Нуцеллярный колпачок представлен 2–3 слоями у *S. palmeri* и 6–7 слоями у *S. kamtschaticum*. Перед оплодотворением его клетки функционируют как передаточные и характеризуются массивными

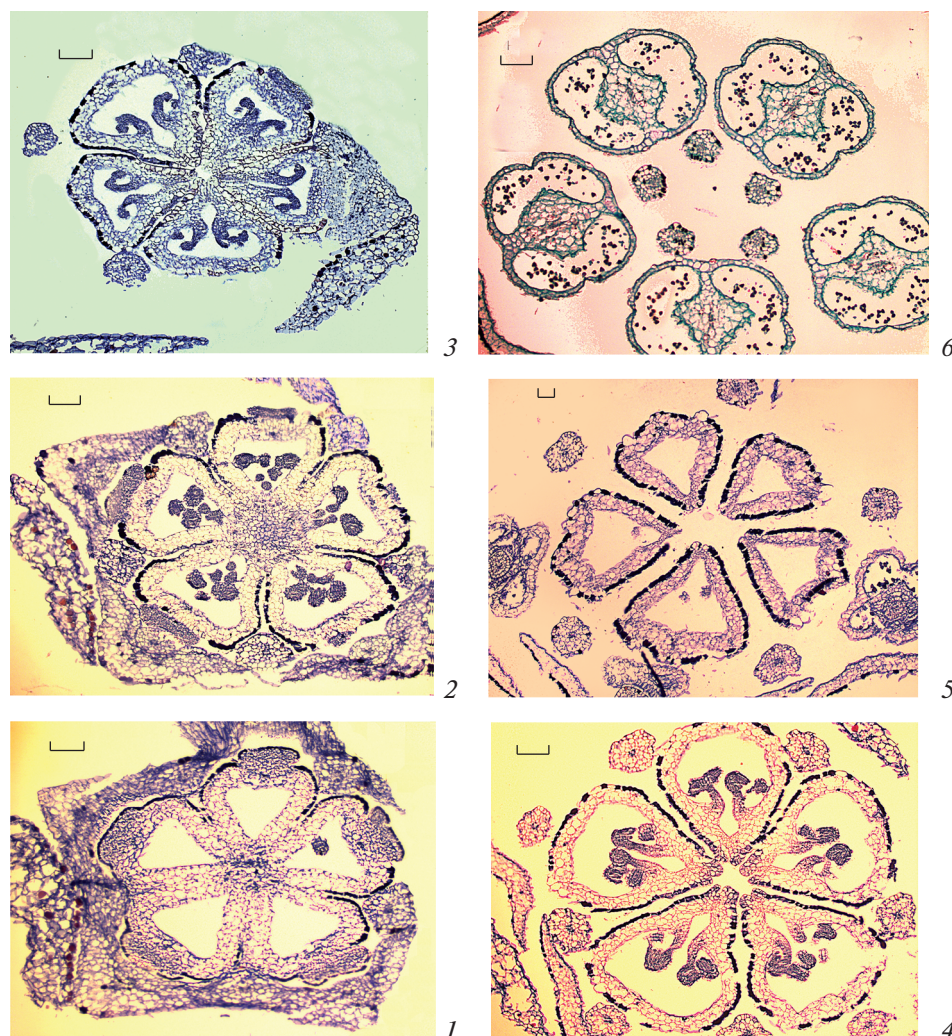


Рис. 4. Строение гинецея *Sedum palmeri* во время формирования семязачатков на стадии мегаспорогенеза (поперечные срезы).

1, 2 – синасцидиатная зона; 3 – симпликатная зона, смыкание боковых поверхностей смежных плодолистиков в центре, а также апикальных частей синкарпных сур и образование щели в центре; 4, 5 – пликатная зона, плодолистики разобшны: фертильная (4) и стерильная в дистальной области завязи (5); 6 – рыльца (апликатная зона). Масштабные линейки, мкм: 1–4, 6 – 100, 5 – 50.

Fig. 4. Gynoecium structure during ovule formation at megasporogenesis stage in *Sedum palmeri* (cross sections).

1, 2 – synascidiate zone; 3 – symplicate zone, joining of lateral surfaces of adjacent carpels, apical parts of syncarpous sutures and glottis formation in the centre; 4, 5 – plicate zone, carpels break up: fertile (4) and sterile in the distal region of the ovary (5); 6 – stigmata (aplicate zone). Scale bars, μm : 1–4, 6 – 100, 5 – 50.

первичными полисахаридными стенками, которые образуют выросты внутрь протопластов, увеличивая поверхность плазмалеммы и играя важную роль в апопластном транспорте веществ. Эти клетки продуцируют наружу вещества полисахаридной природы и функционируют как нуцеллярный обтуратор (рис. 6, 2; 9, 4; 11, 1–4).

В нуцеллусе топографически представлены апикальная область, или париетальная ткань, которая из однослойной в ходе развития становится 2–3-слойной у обоих видов (рис. 8, 4, 5; 9, 1–4; 10, 1–4; 11, 1–4; 12, 1–4) с двумя-тремя клетками

в каждом слое. В латеральной области нуцеллусу сначала имеется один инициальный слой. Как уже было отмечено, эти инициалы делятся периклиналино, образуя внутри второй слой, который смещается непосредственно под археспориальную клетку в форме латеральных продольных рядов клеток. Таким образом, в нуцеллусе возникают продольные ряды клеток (центральный и наружный и внутренний латеральные) разного происхождения. Обычно клетки центрального ряда трансформируются в постамент. Однако у изученных видов клетки верхней части наружно-

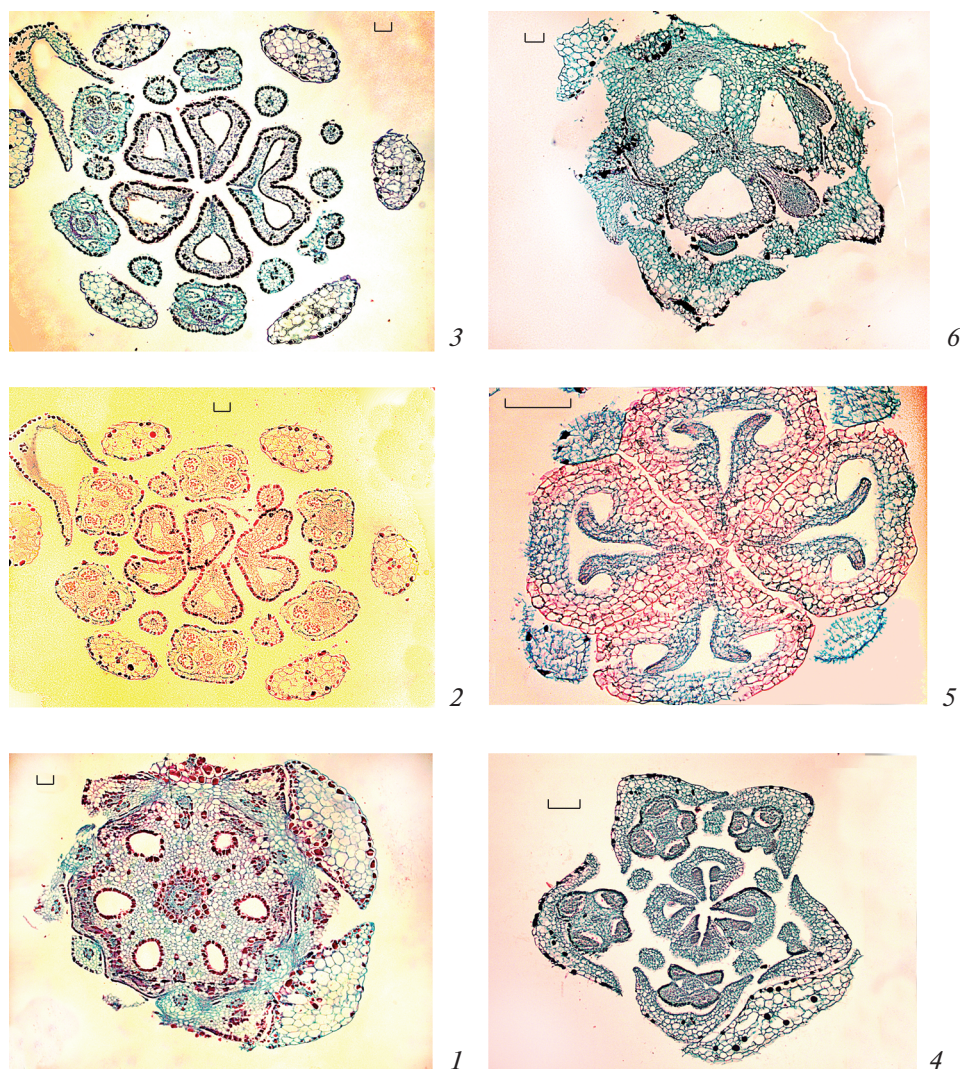


Рис. 5. Отклонения в строении гинецея у *Sedum kamtschaticum* (1–3) и *S. palmeri* (4–6) (поперечные срезы).

1 – 6-гнездная завязь (синасцидиатная зона); 2, 3 – 6 свободных плодолистков (верхняя часть завязей), 2 смежных плодолистика объединяются в один; 4 – 4-мерный гинецей из свободных плодолистиков (верхняя часть завязей – пликатная зона), венчик и андроцей (2 круга) – 5-мерные; 5 – 4-мерный гинецей из свободных плодолистиков (средняя часть завязей – пликатная зона), андроцей тоже 4-мерный; 6 – 4-гнездная завязь (синасцидиатная зона), виден дополнительный стерильный короткий плодолистик. Масштабные линейки, мкм: 100.

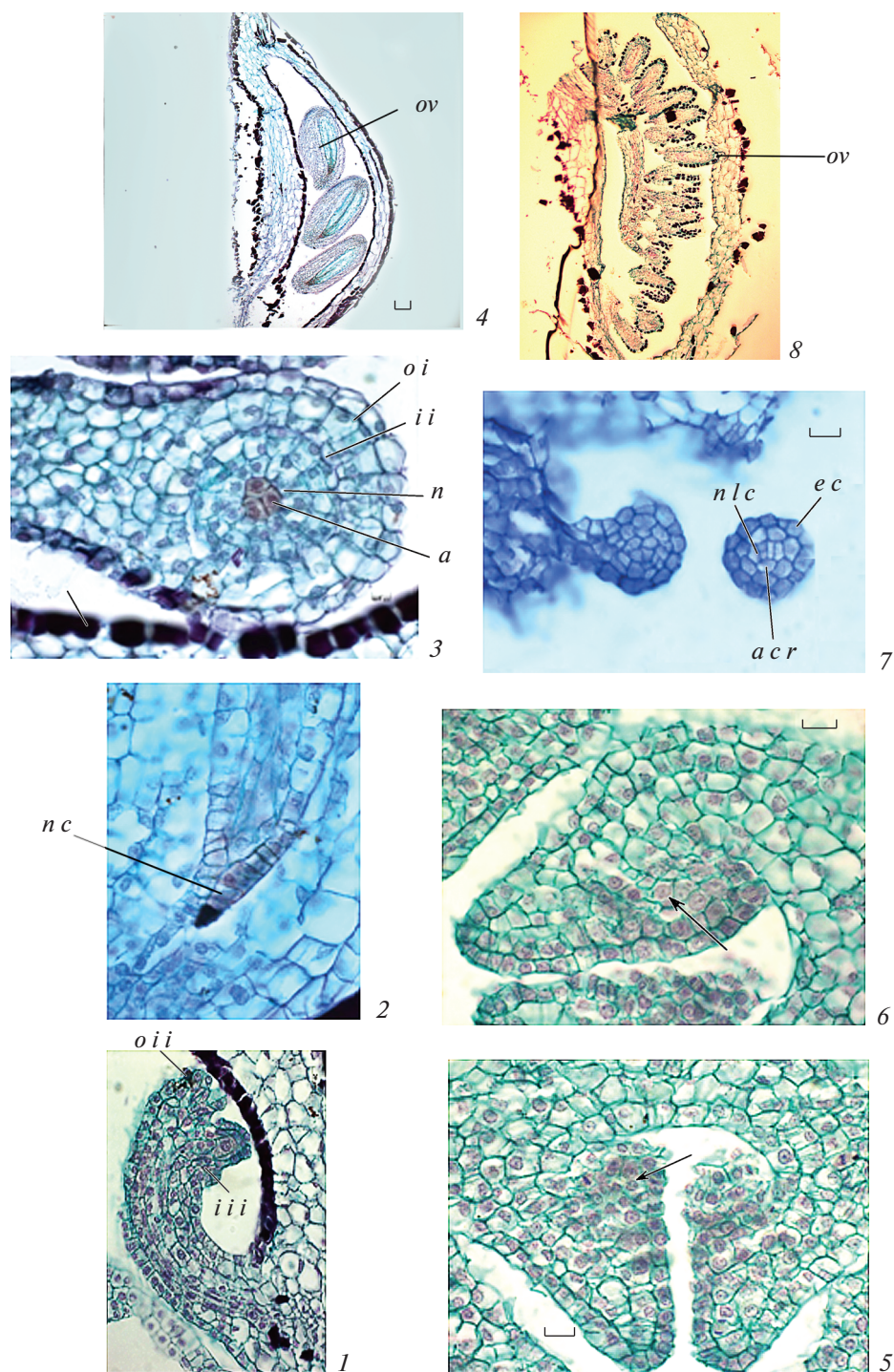
Fig. 5. Aberrations in the gynoecium structure in *Sedum kamtschaticum* (1–3) and *S. palmeri* (4–6) (cross sections).

1 – 6-loculate ovary (synascidiate zone); 2, 3 – 6 free carpels (upper portions of the ovaries), two adjacent carpels combined into one; 4 – 4-merous gynoecium consisting of free carpels (upper portions of the ovaries – plicate zone), corolla and androecium (two circles) are 5-merous; 5 – 4-merous gynoecium consisting of free carpels (middle portions of the ovaries – plicate zone), androecium is also 4-merous; 6 – 4-loculate ovary (synascidiate zone), additional sterile short carpel is visible. Scale bars, μm : 100.

го латерального ряда, примыкающие к зародышевому мешку, разрушаются. Поэтому под зародышевым мешком формируются не один, а два слоя (центральный и внутренний латеральный) удлиненных густоплазменных клеток, которые следует рассматривать как 2-слойный постамент (рис. 7, 2, 3; 8, 2–5; 9, 1–4; 10, 1, 2; 11, 1–4; 12, 1–4). На основании генезиса и строения (один инициальный слой, латеральная область 2-слойная) развитие нуцеллуса у изученных видов относится

к типовой вариации крассинуцеллятного типа (согласно классификации, предложенной Shamrov, 2008).

Семязачаток у изученных видов *Sedum* битегмальный, с зигзагообразным микропиле (особенно у *S. kamtschaticum*), образованным обоими интегументами (рис. 11, 4; 12, 3). Интегументы формируются из эпидермальных инициалей в соответствии с вариацией II дермального типа



(Shamrov, 2008). Первым возникает внутренний интегумент. Заложение интегументов происходит в виде кольцевых валиков. Этому предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпидермальных клеток с дорсальной стороны на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Образующиеся клетки вытянуты в радиальном направлении, при этом их размеры увеличиваются. В области инициации интегументов выделяется

двухслойная меристематическая зона (рис. 7, 3; 8, 4). Ее густоплазменные клетки делятся сначала наклонно или периклинально (рис. 6, 1; 7, 2; 8, 5; 9, 1, 2), при этом верхушку формирующегося интегумента всегда занимает группа терминальных инициалей. Последние делятся только наклонно в бифациальном ритме, отделяя вниз клетки, остающиеся в составе то одного, то другого слоя интегумента (рис. 8, 5; 9, 1–3; 10, 1–4; 12, 1–4).

Рис. 6. Строение семязачатка у *Sedum kamschaticum* (1–4) и *S. palmeri* (5–8) (1–3, 5–7 – поперечные и 4, 8 – продольные срезы).

1 – первые стадии формирования интегументов, в нуцеллусе мегаспороцит и 2 париетальные клетки; 2 – многослойный нуцеллярный колпачок; 3 – антирафальная область семязачатка на уровне антипод зародышевого мешка, видны нуцеллус и оба интегумента; 4 – положение семязачатков в завязи перед опылением; 5, 6 – заложение семязачатка в плаценте (стрелка); 7 – примордий семязачатка, видны осевой ряд клеток и периклиналильные деления в субэпидермальном слое; 8 – положение семязачатков в завязи перед опылением. *a* – антиподы, *acr* – осевой ряд клеток, *ec* – эпидермальные клетки, *ii* – внутренний интегумент, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *nlc* – клетки латеральной зоны нуцеллуса, *oi* – наружный интегумент, *ov* – семязачаток. Масштабные линейки, мкм: 1 – 20, 2, 3, 5–7 – 10, 4 – 100, 8 – 50.

Fig. 6. Ovule structure in *Sedum kamschaticum* (1–4) and *S. palmeri* (5–8) (1–3, 5–7 – cross sections and 4, 8 – longitudinal sections).

1 – first stages of integument formation, in the nucellus there are megasporocyte and two parietal cells; 2 – many-layered nucellar cap; 3 – antiraphal region of the ovule on the level of antipodes of embryo sac, nucellus and both integuments are visible; 4 – position of ovules in the ovary before pollination; 5, 6 – the laying of the ovule in the placenta (arrow); 7 – ovular primordium, axial row of cells and periclinal divisions in the subepidermal layer are seen; 8 – position of ovules in the ovary before pollination. *a* – antipodes, *acr* – axial cell row, *ii* – inner integument, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *nlc* – cells of nucellus lateral zone, *oi* – outer integument, *ov* – ovule. Scale bars, μm : 1 – 20, 2, 3, 5–7 – 10, 4 – 100, 8 – 50.

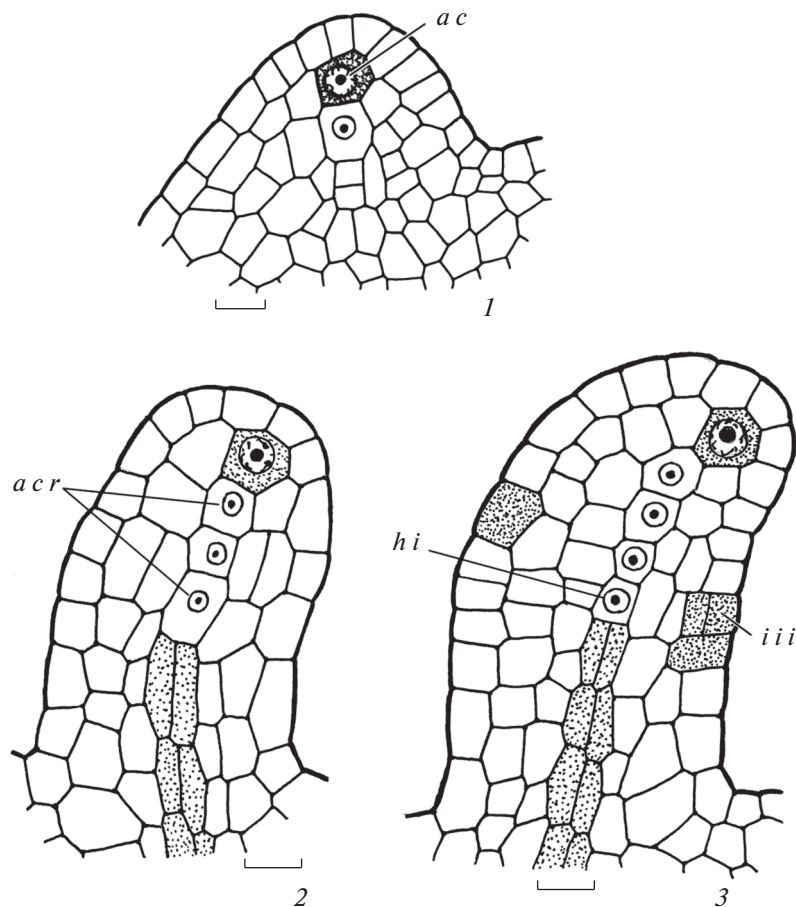


Рис. 7. Формирование примордия семязачатка у *Sedum kamschaticum*.

1 – семязачаток, возникающий на плаценте: выделение археспориальной клетки; 2, 3 – развивающийся примордий семязачатка, выделение осевого ряда клеток, инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса, гипостаза и внутреннего интегумента. *ac* – археспориальная клетка, *acr* – осевой ряд клеток, *hi* – инициалы гипостаза, *iii* – инициалы внутреннего интегумента. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 7. Ovular primordium formation in *Sedum kamschaticum*.

1 – ovule arising on placenta, singling out archesporial cell; 2, 3 – developing ovular primordium; singling out axial cell row, initials of lateral and basal regions of nucellus, hypostase and inner integument. *ac* – archesporial cell, *acr* – axial cell rows, *hi* – hypostase initials, *iii* – inner integument initials. Scale bars, μm : 10.

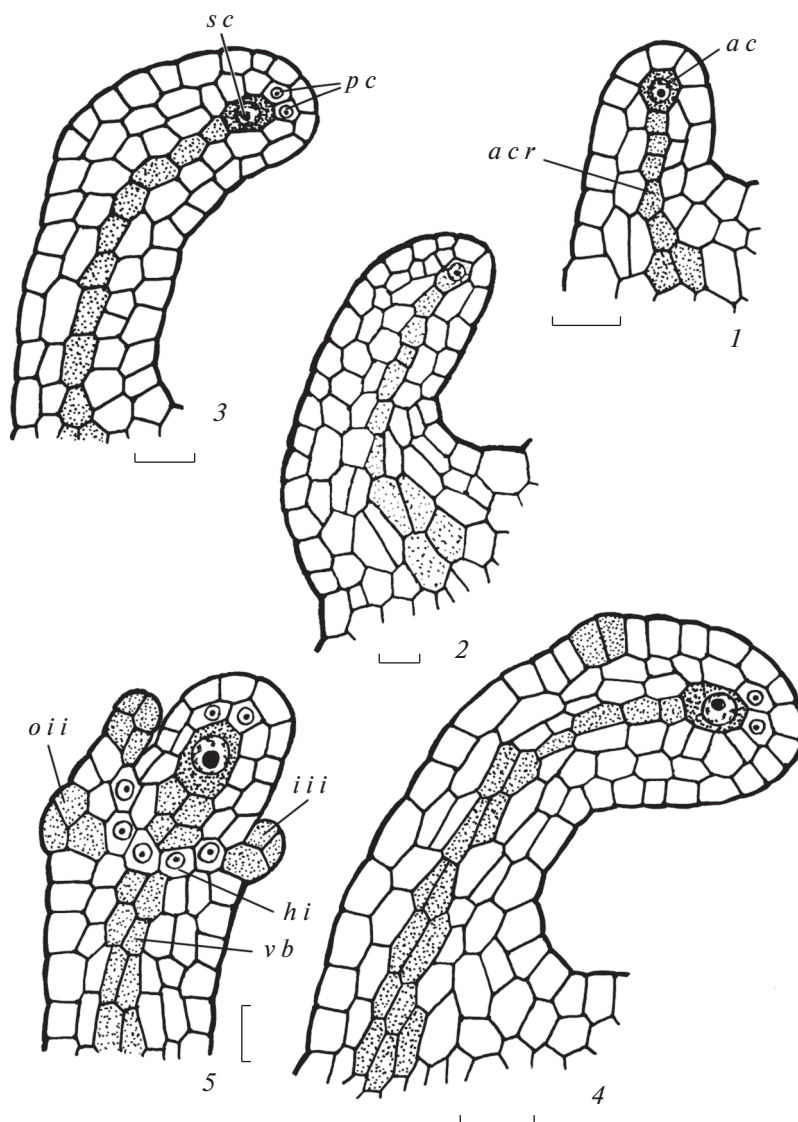


Рис. 8. Формирование примордия семязачатка у *Sedum palmeri*.

1, 2 – развивающийся примордий семязачатка, выделение археспориальной клетки и осевого ряда клеток; 3–5 – развивающийся примордий семязачатка, выделение спорогенной клетки (мегаспороцита), парietальных клеток, инициалей латеральной и базальной областей нуцеллуса, гипостазы, наружного и внутреннего интегументов. *ac* – археспориальная клетка, *acr* – осевой ряд клеток, *hi* – инициалы гипостазы, *iii* – инициалы внутреннего интегумента, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – парietальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 8. Ovular primordium formation in *Sedum palmeri*.

1, 2 – developing ovular primordium, singling out archesporial cell and axial cell row; 3–5 – developing ovular primordium, singling out sporogenous cell (megasporeocyte), parietal cells, initials of lateral and basal regions of nucellus, hypostase, outer and inner integuments. *ac* – archesporial cell, *acr* – axial cell rows, *hi* – hypostase initials, *iii* – inner integument initials, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *sc* – sporogenous cell, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

Интегументы преимущественно двухслойные (рис. 9, 3; 10, 1–3; 12, 1–4). Иногда они становятся 3-слойными в микропиллярной (рис. 9, 3; 10, 4; 12, 4) или в халазальной (рис. 10, 4; 6, 1) частях за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы. В некоторых случаях наблюдается слияние внутреннего и наружного интегументов с дорсальной стороны, в результате чего образует-

ся синтетическая структура из 3–4 слоев (рис. 10, 3). При этом в латеральной области нуцеллуса происходит образование дополнительных слоев.

Семязачаток фуникулярный (фуникулус особенно длинный у *S. palmeri* – рис. 10, 1–4; 12, 1–3). Для него характерно рафе, возникающее в ходе конгенитального срастания фуникулуса и наружного интегумента с дорсальной стороны, при

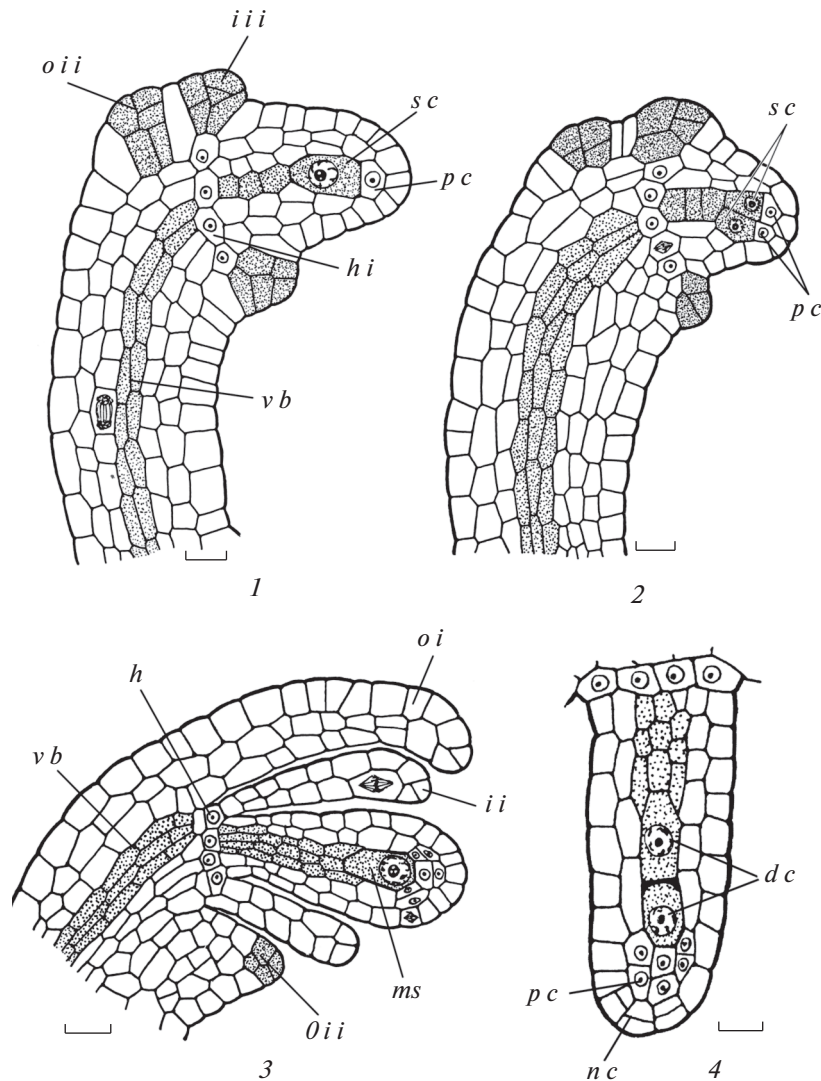


Рис. 9. Дифференциации структур семязачатка у *Sedum kamschaticum*.

Формирование интегументов за счет эпидермальных терминальных инициалей и слоя клеток гипостазы (1, 2), начало поворота семязачатка (1–3), возникновение 2 спорогенных клеток (2), 2-слойной париетальной ткани, 3-слойного наружного интегумента (3) и 2-слойного постамента (4). *dc* – диада клеток, *h* – гипостаза, *hi* – инициалы гипостазы, *ii* – внутренний интегумент, *iii* – инициалы внутреннего интегумента, *ms* – мегаспороцит, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – париетальная клетка, *sc* – спорогенная клетка, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 9. Differentiation of ovule structures in *Sedum kamschaticum*.

Formation of integuments due to epidermal terminal initials and hypostase layer cells (1, 2), ovule bend beginning (1–3), arising of 2 sporogenous cells (2), 2-layered parietal tissue, 3-layered outer integument (3) and 2-layered postament (4). *dc* – dyad of cells, *h* – hypostase, *hi* – hypostase initials, *ii* – inner integument, *iii* – inner integument initials, *ms* – megasporocyte, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *c* – sporogenous cell, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

этом интегумент в области микропиле оказывается свободным, образуя вырост (рис. 9, 3; 10, 1). В основании внутреннего интегумента формируется 1-слойная гипостаза, которая в ходе развития становится 2-слойной (рис. 8, 5; 9, 1–3; 10, 1–4; 11, 1a, 4a; 12, 1–4).

Халаза составляет относительно небольшую часть семязачатка и может быть определена как мезохалаза (Shamrov, 2008). Проводящий пучок

из фуникулуса входит в халазу в виде воронки и оканчивается вблизи гипостазы. В проводящем пучке семязачатка формируются только тяжи (2–3) прокамбиальных клеток (рис. 10, 1–4; 11, 1a, 4a; 12, 1–3).

В некоторых клетках наружной эпидермы наружного интегумента, халазы и фуникулуса происходит отложение танинов (рис. 10, 4; 12, 2, 3).

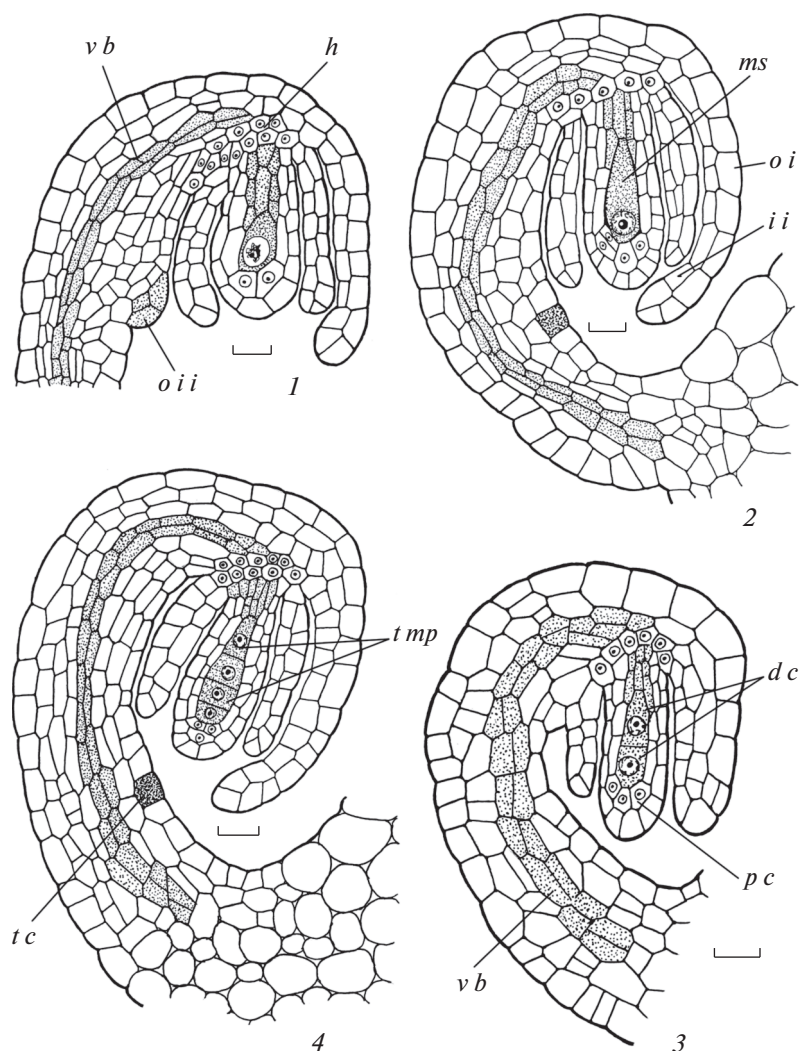


Рис. 10. Формирование структур семязчатка во время мегаспорогенеза у *Sedum palmeri*.

Семязчаток на стадии мегаспороцита (1, 2), диады клеток (3) и тетрады мегаспор (4), поворот семязчатка превышает 180° и он из анатропного становится гипертропным. *dc* – диада клеток, *h* – гипостаза, *ii* – внутренний интегумент, *ms* – мегаспороцит, *oi* – наружный интегумент, *oii* – инициалы наружного интегумента, *pc* – париетальная клетка, *tc* – танинсодержащие клетки, *tmp* – тетрада мегаспор, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 10.

Fig. 10. Formation of ovular structures during megasporogenesis in *Sedum palmeri*.

Ovule at the megasporocyte stage (1, 2), dyad of cells (3) and tetrad of megaspores (4), ovule bending exceeds 180° , and it turns from anatropous to hypertropous ovule. *dc* – dyad of cells, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *ms* – megasporocyte, *oi* – outer integument, *oii* – outer integument initials, *pc* – parietal cell, *tc* – tannin containing cells, *tmp* – tetrad of megaspores, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 10.

Семязчатки у обоих видов начинают формироваться как анатропные. Но уже во время мегаспорогенеза у *S. palmeri* за счет очень длинного фуникулуса поворот семязчатка относительно плаценты превышает 180° , что позволяет определить его морфологический тип как гипертропный (Savchenko, 1973). Он сохраняет прямую продольную ось, но микропиле обращено не к плаценте, а к фуникулусу (рис. 10, 1–4; 12, 1–3). У *S. kamschaticum* микропиле семязчатка тоже обращено в сторону фуникулуса, но при этом происходит искривление морфологической оси, и он стано-

вится геми-кампилотропным, согласно представлениям И.И. Шамрова (Shamrov, 2018) (рис. 11, 1a, 4a).

Археспорий, как правило, одноклеточный. Наблюдались случаи образования двух археспориальных, а затем и спорогенных (рис. 9, 2) клеток. Преобразование в мегаспороцит происходит с отделением париетальной клетки (рис. 8, 3–5; 9, 1–3; 10, 1, 2). Мегаспороцит, имеющий удлиненно-округлую форму, вступает в мейоз (рис. 9, 1; 10, 1, 2) и образования перегородок (сначала диада клеток) формируется линейная тетрада мега-

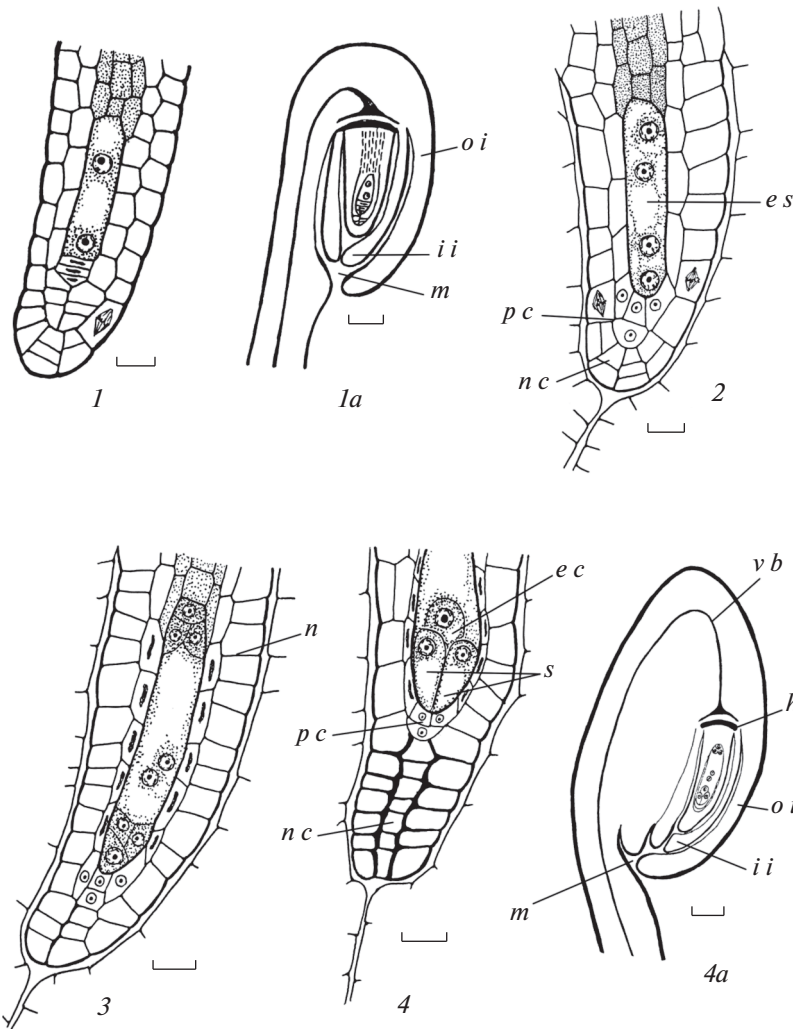


Рис. 11. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка у *Sedum kamtschaticum*.

Семязачаток на стадиях 2-ядерного (1, 1а), 4-ядерного (2), сформированного (3) и зрелого (4, 4а) зародышевого мешка; формируется 6–7-слойный нуцеллярный колпачок; семязачаток из анатропного становится геми-кампилотропным. *ec* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *h* – гипостаза, *ii* – внутренний интегумент, *m* – микропиле, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *pc* – париетальная клетка, *s* – синергида, *vb* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1–4 – 10; 1а, 4а – 50.

Fig. 11. Formation of ovular structures during embryo sac development in *Sedum kamtschaticum*.

Ovule at the 2-nuclear (1, 1a), 4-nuclear (2), formed (3) and mature (4, 4a) embryo sac stages; 6–7-layered nucellar cap is formed; ovule from anatropous becomes hemi-campylotropous. *ec* – egg cell, *es* – embryo sac, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *m* – micropyle, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *pc* – parietal cell, *s* – synergid, *vb* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–4 – 10; 1a, 4a – 50.

спор (рис. 9, 4; 10, 3, 4). Зародышевый мешок развивается из халазальной (самой крупной в тетраде) мегаспоры по Polygonum-типу (рис. 11, 1–4). Перед оплодотворением он состоит из яйцеклетки и двух синергид (нитчатый аппарат выражен слабо), центральной клетки с двумя полярными ядрами и трех антипод, расположенных в форме треугольника (рис. 6, 3; 11, 4; 12, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

При изучении гинецея у представителей сем. Crassulaceae обычно указывают, что он является

полимерно-апокарпным и состоит из 3–5 плодolistиков с верхней завязью. Плод часто образован многolistовкой. Имеются сведения, что у некоторых таксонов гинецей геми-синкарпный (*Aizopsis*, *Rhodiola*, *Pseudosedum*, *Sedum acre*) или полностью апокарпный (*Hylotelephium*). Некоторые представители *Rhodiola* имеют полунижнюю завязь (Goncharova, 2006). Однако подробных исследований по строению гинецея в разных зонах и в ходе развития крайне мало и имеются лишь фрагментарные сведения.

Ранее нами было показано, что у *Kalanchoe laxiflora* Baker и *K. tubiflora* (Harv.) Raym.-Hamet

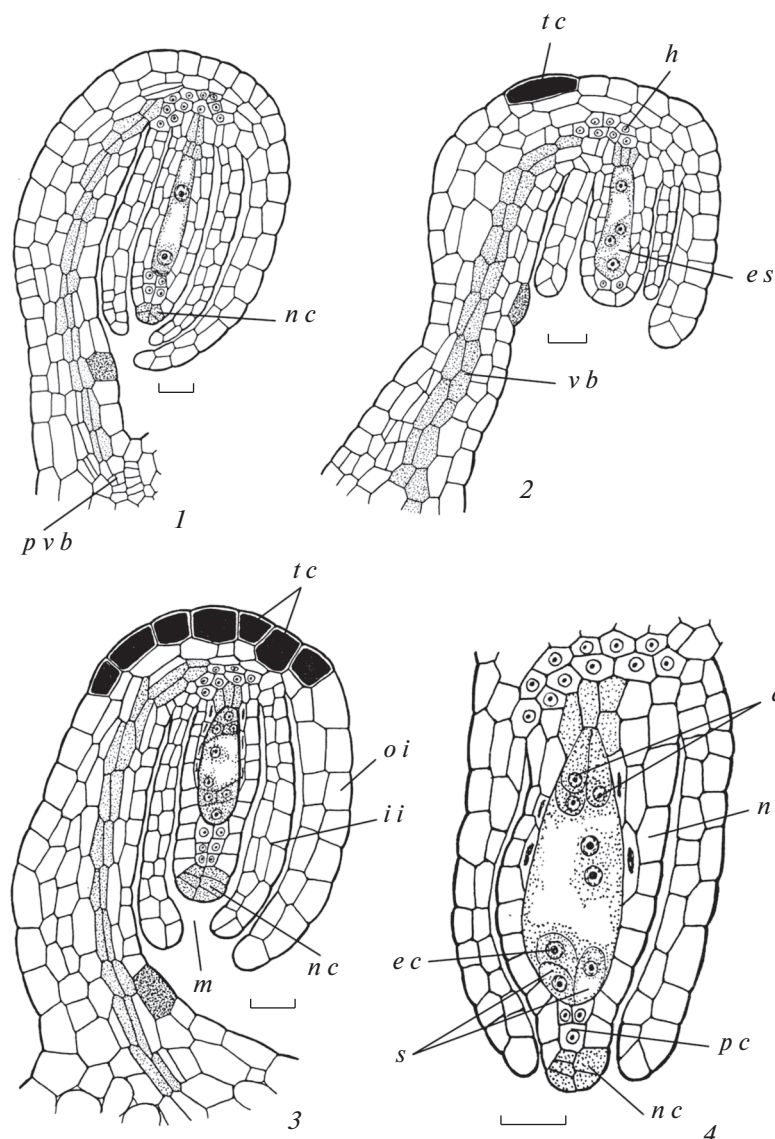


Рис. 12. Формирование структур семязачатка во время развития зародышевого мешка *Sedum palmeri*.

Семязачаток на стадиях 2-ядерного (1), 4-ядерного (2), сформированного (3) и зрелого (4) зародышевого мешка; формируется 2–3-слойный нуцеллярный колпачок. *a* – антиподы, *ec* – яйцеклетка, *es* – зародышевый мешок, *h* – гипостаза, *ii* – внутренний интегумент, *m* – микропиле, *n* – нуцеллус, *nc* – нуцеллярный колпачок, *oi* – наружный интегумент, *pc* – париетальная клетка, *p v b* – плацентарный проводящий пучок, *s* – синергида, *v b* – проводящий пучок. Масштабные линейки, мкм: 1–3 – 10, 4 – 20.

Fig. 12. Formation of ovular structures during embryo sac development in *Sedum palmeri*.

Ovule at the 2-nuclear (1), 4-nuclear (2), formed (3) and mature (4) embryo sac stages; 2–3-layered nucellar cap is formed. *a* – antipodes, *ec* – egg cell, *es* – embryo sac, *h* – hypostase, *ii* – inner integument, *m* – micropyle, *n* – nucellus, *nc* – nucellar cap, *oi* – outer integument, *pc* – parietal cell, *p v b* – placental vascular bundle, *s* – synergid, *v b* – vascular bundle. Scale bars, μm : 1–3 – 10, 4 – 20.

гинеей из 4 плодолистиков не является типично апокарпным. В его нижней части формируется синкарпный фрагмент: протяженная синасцидатная 4-гнездная (стерильная в проксимальной и фертильная в дистальной областях) и короткая закрытая симпликатная зоны, при этом в последней произошло полное срастание плодолистиков (Anisimova, Shamrov, 2018). Подобное строение

гинеея характерно для *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (настоящее исследование). По сравнению с *Kalanchoe*, у видов *Sedum* типичный гинеей представлен 5 плодолистиками. Тем не менее, его строение в нижней части оказалось сходным при 5-гнездной завязи. Однако у *Sedum* синасцидатная зона полностью стерильная, а семязачатки, которые можно видеть на попереч-

ных срезах, относятся к симпликатной зоне. Таким образом, большая часть полимерно-апокарпного гинцея представлена пликатными и аппликатными зонами в каждом плодолистике. На основе особенностей строения нижней части завязи подобный полимерно-апокарпный гинцей был описан в рамках синасцидиатной вариации. Он характерен не только для Crassulaceae, но Arocynaceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Paeoniaceae, некоторых Ranunculaceae и др. (Shamrov, 2020).

У обоих видов *Sedum* отмечены отклонения в строении гинцея и цветка в целом: 4-членные у *S. palmeri*, как у видов *Kalanchoe*, и 6-членные у *S. kamtschaticum*. В 6-членных цветках 6-членным был не только гинцей, но андроцей, при этом наблюдалось объединение двух смежных плодолистиков в верхней части завязи. В 4-членных цветках 4-членными были не только гинцей, но и андроцей. В отдельных случаях при 4-членном гинцее андроцей и околоцветник оставались 5-членными. Иногда при 5-членных андроеце и околоцветнике в гинцее формировались 4 фертильных и один короткий стерильный плодолистик.

Данные по генезису и строению примордия семязачатка у видов сем. Crassulaceae были приведены ранее только для *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Результаты настоящего исследования по видам *Sedum* подтвердили эти сведения. Инициация семязачатка начинается с периклинальных делений клеток в субэпидермальном слое плаценты. В возникающем примордии хорошо выражена цито-гистологическая зональность (согласно представлениям Shamrov, 2008). Дифференциацию структур семязачатка запускает процесс формирования переходной зоны (в дальнейшем на ее базе возникает гипостаза). Одновременно с этим происходит выделение интегументов, выше уровня которых идентифицируется нуцеллус, а ниже — халаза и фуникулус.

У большинства изученных видов сем. Crassulaceae семязачаток анатропный, крассинуцеллярный и битегмальный. Сначала формируется внутренний, а затем наружный интегументы. Оба интегумента 2-слойные (Schnarf, 1931; Subramanyam, 1970; Mandric, Golyshkin, 1973) либо 2–3-слойные (Bragina, 2001). У *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* внутренний интегумент преимущественно 2-слойный и лишь в основании — 3-слойный у *K. laxiflora*. Наружный интегумент у обоих видов является 3-слойным (Anisimova, Shamrov, 2018). У *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* (настоящее исследование) интегументы преимущественно двухслойные. Иногда они становятся 3-слойными в микропилярной или халазальной частях за счет периклинальных делений клеток внутрен-

ней эпидермы. В некоторых случаях наблюдается слияние интегументов с дорсальной стороны, в результате чего образуется синтетическая структура из 3–4 слоев.

В сем. Crassulaceae выделяют типы нуцеллуса в зависимости от числа париетальных клеток, характера их деления (поперечно или продольно относительно мегаспороцита) и наличия числа слоев в латеральной области (Mauritzon, 1930, 1933). Обычно клетки париетальной ткани начинают разрушаться во время развития зародышевого мешка. В ее строении выявлены различия. У *Rhodiola rosea* L. (= *Sedum roseum* (L.) Scop.), *S. maximum* (L.) Suter, *S. hispanicum* L. *Sempervivum hirtum* L., *S. thomayeri* Correvon париетальная ткань 1-слойная, представлена 1–3 клетками (Mandric, Golyshkin, 1973; Nikiticheva, 1985). Она может состоять из 2 слоев, в каждом из которых 2 у *Kalanchoe tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018) или 3 у *K. faustii* Font Quer (Nikiticheva, 1985) клетки. У *Kalanchoe crenata* (Andrews) Haw. (Rombach, 1911) и *K. laxiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018) париетальная ткань расположена в 4 слоя по 2 клетки в каждом. 4-слойная ткань обнаружена у видов *Sempervivum*, правда, без указания числа клеток в слоях (Jakobsson-Stiasny, 1913). У *Kalanchoe pinnata* и *K. daigremontiana* (Bragina, 2001) париетальная ткань образует осевой ряд над мегаспороцитом, состоящий из 3–4 этажей, при этом в каждом этаже имеется только по одной клетке. У *Sedum kamtschaticum* и *S. palmeri* париетальная ткань является 2–3-слойной с двумя-тремя клетками в каждом слое (настоящее исследование).

У ряда видов формируется нуцеллярный колпачок в виде клюва, состоящий из 2, как, например, у *Kalanchoe faustii* (Nikiticheva, 1985), *Sedum hispanicum* (Brzezicka Kozieradzka-Kiskurno, 2018) или из 2–3 слоев у *K. laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018). Его клетки либо клетки эпидермы нуцеллуса в микропилярной части имеют сильно утолщенные наружные и радиальные стенки, при этом ряд авторов (Subramanyam, 1967; Nikiticheva, 1985; Bragina, 2001) считают, что нуцеллярный колпачок преобразуется в дальнейшем в эпистазу. Детальное исследование, проведенное нами, показало, что нуцеллярный колпачок представлен 2–3 слоями у *Sedum palmeri* и 6–7 слоями у *S. kamtschaticum*. Перед оплодотворением его клетки приобретают признаки передаточных клеток и характеризуются массивными первичными полисахаридными стенками, которые образуют выросты внутрь протопластов, увеличивая поверхность плазмалеммы и играя важную роль в апопластном транспорте веществ. Эти клетки продуцируют наружу вещества полисахаридной природы и функционируют как нуцеллярный obturator. Эта особен-

ность строения нуцеллярного колпачка коррелирует с морфологическим типом семязачатка (подробнее ниже).

В нуцеллусе обычно не описывают процессы дифференциации тканей. У *Kalanchoe crenata* под зародышевым мешком отмечены 3–5 тяжей удлиненных клеток и формирование 2-слойной латеральной области на уровне антипод (Rombach, 1911). Проведенное нами исследование показало, что в нуцеллусе дифференцируется 3-слойный постамент и 2-слойный подиум у *K. laxiflora* и *K. tubiflora* (Anisimova, Shamrov, 2018), а у *Sedum palmeri* и *S. kamtschaticum* только 2-слойный постамент (настоящее исследование).

Наличие гипостазы в основании внутреннего интегумента отмечалось только в одном исследовании (Bragina, 2001). По мнению этого автора, гипостаза 1-слойная. У изученных нами видов она сначала 1-слойная, а затем в ходе развития становится 2-слойной. Гипостаза представлена табличчатыми тонкостенными клетками с плотной цитоплазмой.

Для *Sedum palmeri* и *S. kamtschaticum* характерны некоторые специфические черты в развитии и строении семязачатков, что особенно проявилось в становлении их морфологических типов. Выше уже было отмечено, что у большинства видов сем. Crassulaceae описаны анатропные семязачатки. У обоих изученных нами видов они тоже начинают развиваться как анатропные с прямой продольной морфологической осью. Формально семязачаток у *S. palmeri* остается и далее анатропным. Однако, в связи с особенностями оплодотворения некоторые его структуры приобрели специфические черты, не свойственные анатропным семязачаткам. У этого вида уже во время мегаспорогенеза за счет очень длинного фуникулуса поворот семязачатка относительно плаценты превышает 180°, что характерно для цирцилотропных (закрученных) семязачатков, одним типом из которых является гипертропный (он сохраняет прямую продольную ось как в анатропном семязачатке, но микропиле обращено не к плаценте, а к фуникулусу). У *S. kamtschaticum* микропиле семязачатка тоже обращено в сторону фуникулуса, но при этом происходит искривление морфологической оси, и он становится геми-кампилотропным. Возникновение гипертропного и геми-кампилотропного семязачатков коррелирует с образованием у этих видов нуцеллярного клюва, особенно длинного у *S. kamtschaticum*, функционирующего в качестве обтуратора. У изученных видов не формируются другие типы обтуратора (фуникулярные, плацентарные, париетальные). К этому следует добавить, что у *S. kamtschaticum* почти все клетки внутренней эпидермы стенки плодolistиков заполнены танинами.

Что касается собственно эмбриональных структур, то их развитие происходит довольно сходно. Археспорий часто 1-клеточный или 1–2-клеточный, хотя у *Crassula nemorosa* (Eckl. et Zeyh.) Endl., *Sedum sempervivoides* Fisch. ex M. Bieb. и *S. chrysanthum* (Boiss. et Heldr. ex Boiss.) Raym.-Hamet обнаружено от 2 до 4–5 археспориальных клеток (Mauritzon, 1930, 1933; Subramanyam, 1967). Мегаспорогенез завершается образованием преимущественно линейной тетрады. Отмечены также изобилатеральная и Т-образная тетрады (Subramanyam, 1970). Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры преимущественно по Polygonum-типу. У *Sedum fabaria* W.D.J. Koch (= *Sedum telephium* L.) и *S. populifolium* Pall. var. *notarjanni* обнаружен Allium-тип развития (Subramanyam, 1967; Wojciechowicz, Samardakiewicz, 1998). Строение элементов зародышевого мешка типичное, хотя у *S. sempervivoides* синергиды образуют гаустории. Обычно небольшие антиподы становятся крупными у *S. fabaria* и развивают также гаустории. Иногда они делятся, формируя зародышеподобные структуры (Subramanyam, 1967; Wojciechowicz, Samardakiewicz, 1998). У *Sedum ternatum* в клетках зародышевого мешка, особенно в синергидах и яйцеклетке, накапливается крахмал (Subramanyam, 1963). У *Sedum hispanicum* выявлено наличие белков, липидов и нерастворимых полисахаридов в различных клетках женского гаметофита (Brzezicka, Kozieradzka-Kiszkurno, 2018).

Филогенетическая структура *Sedum* и близких ему таксонов остается слабо изученной. Проведен анализ филогенетической структуры триб *Aeonieae*, *Semperviveae* и *Sedaeae*, в состав которых входят виды *Sedum*, на основании сравнения 102 последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК. Полученные данные подтвердили результаты предыдущих исследований, основанных на других маркерах (Nikulin, Goncharov, 2017). Большинство видов *Sedum* относятся к трибе *Sedaeae*, находясь между кластером *Leucosedum* и кладой *Acre* (в последнюю помещен *S. palmeri*) (Nikulin, 2017). *S. kamtschaticum* (= *Phedicus kamtschaticus* (Fisch.) t'Hart) был отнесен к другой клade *Telephium* (Ham, 1995). Ранее при изучении пыльника было показано, что различия между этими видами касаются, главным образом, временных характеристик специализации клеток стенки микроспорангия (строения эпидермы, эндотеция и тапетума). Весь протопласт эпидермальных клеток у *S. kamtschaticum* заполнен танинами, у *S. palmeri* танины выявляются в виде отдельных глобул. У *S. kamtschaticum* специализация клеток эндотеция становится заметной после стадии тетрад микроспор, тогда как у *S. palmeri* — лишь в период созревания пыльцевых зерен. Несмотря на то, что тапетум у обоих видов клеточный секреторный, особенности его реорганизации в пост-

мейотический период различаются: у *S. kamtschaticum* происходит реорганизация в амeboидный, а у *S. palmeri* тапетум развивается без реорганизации (Anisimova, 2020). Среди признаков строения гинцея и семязачатка следует отметить следующие черты различия: у *S. kamtschaticum* — наряду с 5-членными обнаружены 6-членные цветки, отложение танинов происходит в клетках как наружной, так и внутренней эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 3–5, семязачатки геми-кампилотропные, с 6–7-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва; у *S. palmeri* — наряду с 5-членными выявлены 4-членные цветки, отложение танинов происходит только в клетках наружной эпидермы плодолистиков, число семязачатков в рядах на плаценте составляет 10–12, семязачатки гипертропные, с 2–3-слойным нуцеллярным колпачком в виде клюва.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по темам АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений”, АААА-А18-118051590112-8 “Поливариантность морфогенетических программ развития репродуктивных структур растений, естественные и искусственные модели их реализации” (сбор, обработка материала и обсуждение результатов) и № ГРНТИ 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений” (РГПУ им. А.И. Герцена) (описание результатов исследования).

Авторы благодарны Петровой Е.Д., Романовой Е.Л. за возможность сбора материала и ценные советы при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. журн. 101 (12): 1378–1389.
- [Anisimova] Анисимова Г.М. 2020. Развитие и строение пыльника *Sedum kamtschaticum* и *Sedum palmeri* (Crassulaceae). — Бот. журн. 105 (11): 1093–1110. <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- [Anisimova, Shamgov] Анисимова Г.М., Шамров И.И. 2018. Морфогенез гинцея и семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* и *K. tubiflora* (Crassulaceae). — Бот. журн. 103 (6): 675–694. <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- [Bragina] Брагина Е.А. 2001. Репродуктивная биология живородящих растений (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Per.) Berger и *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.): Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 359 с.
- Brzezicka E., Kozieradzka-Kiszkurno M. 2018. Ultrastructural and cytochemical aspects of female gametophyte development in *Sedum hispanicum* L. (Crassulaceae). — Protoplasma. 255: 247–261. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1155-3>
- [Goncharova] Гончарова С.Б. 2006. Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Владивосток. 222 с.
- [Goncharova, Goncharov] Гончарова С.Б., Гончаров А.А. 2009. Молекулярная филогения и систематика цветковых растений семейства Толстянковых (Crassulaceae DC.) — Молекулярная биология. 43 (5): 856–865.
- Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. — In: Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden. P. 16–29.
- Jacobson-Stiasny E. 1913. Die specially Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den anderen Rosales. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 89: 797–815.
- [Kamelina] Камелина О.П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
- [Mandric, Golyshkin] Мандрик В.Ю., Голышкин Л.В. 1973. Эмбриологическое исследование семейства Crassulaceae. — Бот. журн. 58 (2): 263–272.
- Mauritzon J. 1930. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. — Bot. Notiser. S. 233–250.
- Mauritzon J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. — Dis. Lund. 152 S.
- Mort M.E., O’Leary T.R., Carillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle C.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. — Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- [Nikiticheva] Никитичева З.И. 1985. Семейство Crassulaceae. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Brunneliaceae-Tremandraceae. Л. С. 29–34.
- [Nikulin] Никулин В.Ю. 2017. Филогенетические отношения в роде *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) и близких ему родах на основании сравнения нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК: Дис. ... канд. биол. наук Владивосток. 114 с.
- [Nikulin, Goncharov] Никулин В.Ю., Гончаров А.А. 2017. Молекулярно-филогенетическая характеристика *Sedum* (Crassulaceae) и близких ему родов на основании сравнения нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластной ДНК и его региона рибосомной ДНК. — Бот. журн. 102 (3): 309–328.
- [Pausheva] Паушева З.П. 1974. Практикум по цитологии растений. М. 288 с.
- Rombach S. 1911. Die Entwicklung der Samenknospen bei den Crassulaceen. — Rec. Trav. Bot. Néer. 8: 182–200.
- [Savchenko] Савченко М.И. 1973. Морфология семязачатка покрытосеменных растений. Л. 190 с.
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 354 S.

- [Shamrov] Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
- [Shamrov] Шамров. 2018. Особенности морфогенеза, разнообразие и возможные преобразования семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 103 (2): 163–186.
https://doi.org/10.1134/S0006813618020011
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. — *Wulfenia*. 27: 145–182.
- Subramanyam K. 1962. Embryology in relation to systematic botany with particular reference to the Crassulaceae. — *Plant Embryology. A Symposium. SCIR*. New Delhi. P. 94–112.
- Subramanyam K. 1963. Embryology of *Sedum ternatum* Michx. — *J. Indian Bot. Soc.* 42A: 252–275.
- Subramanyam K. 1967. Some aspects of the embryology of *Sedum chrysanthemum* (Boissier) Raymond-Hamlet with a discussion on its systematic. — *Phytomorphology*. 17 (1–4): 240–247.
- Subramanyam K. 1970. Crassulaceae. — *Bull. Indian Nat. Sci. Soc.* 41: 84–89.
- Thiede J., Egli U. 2007. Crassulaceae DC. — In: *The families and genera of vascular plants*. Berlin. P. 83–118.
- Wojciechowicz M.K., Samardakiewicz M. 1998. The development of female gametophyte and antipodal embryo formation in *Sedum fabaria*. — *Biologia Plantarum*. 40 (2): 193–202.

GYNOECIUM AND OVULE STRUCTURE IN *SEDUM KAMTSCHATICUM* AND *SEDUM PALMERI* (CRASSULACEAE)

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

^a Komarov Botanical Institute RAS

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

^b Herzen State Pedagogical University of Russia

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

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

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

The development and structure of gynoecium, ovule, megasporogenesis and the formation of the embryo sac in *Sedum kamtschaticum* and *S. palmeri* (Crassulaceae) was studied for the first time. Polymerous-apocarpous gynoecium consists of 5 carpels. At the base of the ovary, a 5-locular syncarpous fragment is formed, namely synascidiate and a closed symplicate zones. But a great part of the ovary is presented by plicate and apiculate zones (apocarpous features). Deviations in the structure of the gynoecium and the flower as a whole were noted: 4-merous in *S. palmeri* and 6-merous in *S. kamtschaticum*.

The ovule initiation is preceded by periclinal cell divisions in the subepidermal layer of the placenta. The ovule is crassinucellate, bitegmic, funicular and mesochalazal, with hypostase. Archesporium is often one-celled. The tetrad of megaspores is linear, and the embryo sac develops according to Polygonum-type.

The data obtained are consistent with molecular-genetic studies which have shown the studied species belong to different clades of the genus *Sedum*. This is evidenced by differences in the structure of the microsporangium wall layers (epidermis, endothecium, and tapetum) (Anisimova, 2020). Among the traits of the structure of the gynoecium and the ovule, the following differences should be noted: in *S. kamtschaticum*, 6-merous flowers were found along with 5-merous ones, the deposition of tannins occurs in the cells of both the outer and inner epidermis of each carpel, the number of ovules in the rows on the placenta is 3–5, the ovules are hemi-campylotropous, with a 6–7-layered nucellar beak; in *S. palmeri* — along with 5-merous flowers, 4-merous flowers are revealed, the deposition of tannins occurs only in the cells of the outer epidermis of each carpel, the number of ovules in the rows on the placenta is 10–12, the ovules are hypertropous, with a 2–3-layered nucellar beak.

Keywords: gynoecium, ovule, megasporogenesis, embryo sac, Crassulaceae, *Sedum*, *Sedum kamtschaticum*, *S. palmeri*

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research projects “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants”, “Polyvariation of morphogenetic developmental programmes of plant reproductive structures, natural and artificial models of their realization” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration Nos. AAAA-A18-

118031690084-9, AAAA-A18-118051590112-8 — collecting material, its treatment and result discussion), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, No. 34.29.01 — description of the study results).

The author is grateful to E.D. Petrova and E.L. Romanova for valuable advice and assistance in carrying out the work.

REFERENCES

- Anisimova G.M. 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 101 (12): 1378–1389 (In Russ.).
- Anisimova G.M. 2020. Anther development and structure in *Sedum kamschaticum* and *Sedum palmeri* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 105 (11): 1093–1110 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620090021>
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. 2018. Gynoecium and ovule morphogenesis in *Kalanchoe laxiflora* and *K. tubiflora* (Crassulaceae). – Bot. Zhurn. 103 (6): 675–694 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618060017>
- Bragina E.A. 2001. Reproductive biology of viviparous plant (*Bryophyllum pinnatum* (Lam.) Oken, *B. daigremontianum* (Hamet et Per.) Berger and *Hammarbya paludosa* (L.) Ktze.): Diss. ... cand. biol. nauk. St. Petersburg. 359 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B. 2006. Subfamily Sedoideae (Crassulaceae) of flora of the Russian Far East. Vladivostok. 222 p. (In Russ.).
- Goncharova S.B., Goncharov A.A. 2009. Molecular phylogeny and systematics of flowering plants from family Crassulaceae DC. – Molecular Biology. 43 (5): 856–865 (In Russ.).
- Ham R.C.H.J. van. 1995. Phylogenetic relationships in the Crassulaceae inferred from chloroplast DNA variation. – In: Evolution and systematics of the Crassulaceae. Leiden. P. 16–29.
- Jacobson-Stiasny E. 1913. Die specially Embryologie der Gattung *Sempervivum* im Vergleich zu den Befunden bei den anderen Rosales. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 89: 797–815.
- Kamelina O.P. 2009. Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons. Barnaul. 501 p. (In Russ.).
- Mandric V.Yu., Golyshkin L.V. 1973. Embryological investigation of Crassulaceae family. – Bot. Zhurn. 58 (2): 263–272 (In Russ.).
- Mauritzon J. 1930. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen. – Bot. Notiser. S. 233–250.
- Mauritzon J. 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae. – Dis. Lund. 152 S.
- Mort M.E., O’Leary T.R., Carillo-Reyes P., Nowell T., Archibald J.K., Randle C.P. 2010. Phylogeny and evolution of Crassulaceae: past, present, and future. – Biodiversity and Ecology. 3: 69–86.
- Nikiticheva Z.I. 1985. Crassulaceae family. – In: Comparative embryology of flowering plants. Brunneliaceae-Tremandraceae. Leningrad. P. 29–34 (In Russ.).
- Nikulin V.Yu. 2017. Phylogenetic connections in *Sedum* L. (Crassulaceae J. St.-Hil.) and related genera on the basis of comparison of nucleotide sequence of nuclear and chloroplast DNA: Diss. ... cand. biol. nauk. Vladivostok. 114 p. (In Russ.).
- Nikulin V.Yu., Goncharov A.A. 2017. Molecular-phylogenetic characterization of *Sedum* (Crassulaceae) and closely related genera based on cpDNA gene *matK* and its rDNA sequence comparisons. – Bot. Zhurn. 102 (3): 309–328 (In Russ.).
- Pausheva Z.P. 1974. Workshop on cytology of plants. Moscow. 288 p. (In Russ.).
- Rombach S. 1911. Die Entwicklung der Samenknospen bei den Crassulaceen. – Rec. Trav. Bot. Néer. 8: 182–200.
- Savchenko M.I. 1973. Ovule morphology of angiosperms. Leningrad. 190 p. (In Russ.).
- Schnarf K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 354 S.
- Shamrov I.I. 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russ.).
- Shamrov I.I. 2018. Peculiarities of morphogenesis, diversity and possible transformations of ovules in flowering plants. – Bot. Zhurn. 103 (2): 163–186 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813618020011>
- Shamrov I.I. 2020. Structure and development of coenocarpous gynoecium in angiosperms. – Wulfenia. 27: 145–182.
- Subramanyam K. 1962. Embryology in relation to systematic botany with particular reference to the Crassulaceae. – Plant Embryology. A Symposium. SCIR. New Delhi. P. 94–112.
- Subramanyam K. 1963. Embryology of *Sedum ternatum* Michx. – J. Indian Bot. Soc. 42A: 252–275.
- Subramanyam K. 1967. Some aspects of the embryology of *Sedum chrysanthemum* (Boissier) Raymond-Hamlet with a discussion on its systematic. – Phytomorphology. 17 (1–4): 240–247.
- Subramanyam K. 1970. Crassulaceae. – Bull. Indian Nat. Sci. Soc. 41: 84–89.
- Thiede J., Eggli U. 2007. Crassulaceae DC. – In: The families and genera of vascular plants. Berlin. P. 83–118.
- Wojciechowicz M.K., Samardakiewicz M. 1998. The development of female gametophyte and antipodal embryo formation in *Sedum fabaria*. – Biologia Plantarum. 40 (2): 193–202.

АНДРОМОНОЭЦИЯ И ЕЕ ПРОЯВЛЕНИЕ В СОЦВЕТИЯХ *CHAEROPHYLLUM AROMATICUM* (ARIACEAE) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. В. Н. Годин^{1,*}, Т. В. Архипова¹, А. Н. Тагиева¹

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

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

Поступила в редакцию 05.11.2020 г.

После доработки 10.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Статья посвящена феномену андромоноэции у стержнекорневого травянистого поликарпического растения *Chaerophyllum aromaticum*. Проанализировано адаптивное значение как наличия тычиночных и обоеполых цветков у одной особи, так и изменения их соотношения в синфлоресценции. В тычиночных цветках наблюдается полная редукция гинецея, от которого остались только подстолбии, выполняющие функции нектарников. Флоральная единица у этого вида – открытый двойной зонтик, состоящий из закрытых простых зонтиков, в которых обоеполые цветки занимают краевое положение, а один обоеполый цветок расположен в центре. Между обоеполыми цветками находятся многочисленные тычиночные цветки. У *C. aromaticum* в Московской области выделяются три типа особей по степени разветвленности синфлоресценций: а) особи с двойными зонтиками на побегах I и II порядков; б) особи с двойными зонтиками на побегах I, II и III порядков; в) особи с двойными зонтиками на побегах I, II, III и IV порядков. Доля тычиночных цветков увеличивается при переходе от терминальных двойных зонтиков к двойным зонтикам на побегах IV порядка. При увеличении степени разветвленности синфлоресценций *C. aromaticum* участие тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах одного порядка закономерно уменьшается.

Ключевые слова: андромоноэция, зонтик, цветок, синфлоресценция, Ариасеае, *Chaerophyllum aromaticum*

DOI: 10.31857/S0006813621040049

Андромоноэция – форма половой дифференциации, при которой популяции растений состоят из одного типа особей, образующих одновременно обоеполые и тычиночные цветки. Данная половая форма довольно часто встречается у цветковых растений, однако чаще всего характерна для представителей нескольких семейств: Ариасеае, Аралиасеае, Фабасеае, Роасеае, Соланасеае и др. (Schlessman et al., 2001; Schlessmann, 2010; Kellogg, 2015; Barboza et al., 2016; Godin, 2017; Plunkett et al., 2018a, b). В каждом из этих семейств андромоноэция наряду с другими присущими им биологическими особенностями способствует сокращению вероятности автогамии и благоприятствует ксеногамии. Семейство Ариасеае характеризуется не только андромоноэцией (а также другими формами половой дифференциации), но и специфической структурой соцветий (разные варианты зонтиков и их агрегаций), наличием различных форм диогамии (разновременное функционирование тычинок и плодолистиков в виде протандрии или протогинии), оригинальной последовательностью цвете-

ния флоральных единиц в синфлоресценции и др. (Knuth, 1898; Kuznetzova, 1982; Dem'yanova, 2000; Godin, Perkova, 2017; Plunkett et al., 2018a). Такой широкий набор механизмов, способствующих ксеногамии, необходим для снижения вероятности автогамии в связи с наличием системы самосовместимости у представителей этого семейства (Bell, 1971).

В результате многочисленных исследований выявлены некоторые закономерности локализации обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценциях у представителей семейства Ариасеае. Взаимное пространственное расположение этих двух половых типов цветков в простых зонтиках разнообразно и специфично для родов или даже отдельных видов. При этом обоеполые цветки чаще краевые, а тычиночные – центральные (Knuth, 1898; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin, Perkova, 2017; Kuznetzova, Timonin, 2017; Plunkett et al., 2018a). У протандричных видов зонтичных с увеличением порядка ветвления побегов и возраста особей доля тычиночных цветков в двойных зонтиках увеличивается, а обоеполых –

снижается (Knuth, 1898; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010). Однако у растений этого же семейства с протогинией наблюдается обратная ситуация: терминальные зонтики характеризуются максимальной долей тычиночных цветков (Schlessman, Barrie, 2004), а в зонтиках на побегах следующих порядков их доля снижается. Тем не менее, у каждого вида проявление подобных закономерностей специфично и, скорее всего, зависит еще от экологических условий произрастания и жизненности особей (Dem'yanova, 2000; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019).

Chaerophyllum aromaticum L. (бутень ароматный) представляет собой двулетнее или многолетнее полурозеточное каудексовое стержнекорневое поликарпическое травянистое растение, гемикриптофит (Petrova, 2016). Его ареал охватывает европейскую часть России, Среднюю Европу, Средиземноморье, Балканы (Pimenov, Ostroumova, 2012). Одна из отличительных особенностей рода *Chaerophyllum* L. в трибе Scandicinae – образование терминальных цветков в зонтиках и, таким образом, наличие закрытых простых зонтиков как составных единиц сложных, или двойных, зонтиков (Kuznetzova, 1982; Spalik, Downie, 2001; Plunkett et al., 2018a). У ряда других видов этой трибы также возможно формирование закрытых зонтиков, однако это явление не постоянно. С другой стороны, у многих видов рода *Chaerophyllum* обоеполые и тычиночные цветки образуются в двойных зонтиках на побегах любого порядка (Knuth, 1898), что позволяет проанализировать характер как размерных, так и количественных характеристик этих типов цветков в синфлоресценции. Другие виды трибы также характеризуются андромоноэцией, однако зачастую формирование обоеполых и тычиночных цветков у них приурочено к разным двойным зонтикам в пределах синфлоресценции (Spalik, Downie, 2001), что делает невозможным получение сравнительной характеристики этих двух половых типов цветков в пределах одного двойного зонтика.

Несмотря на то, что андромоноэция у *C. aromaticum* известна давно, сведения об особенностях ее проявления у данного вида довольно фрагментарны и отрывочны. Согласно данным P. Knuth (1898), каждый простой зонтик у этого вида содержит центральный и 3–5 краевых обоеполых цветков, тычиночные цветки располагаются в промежуточной зоне между краевыми и центральным (терминальным) обоеполыми цветками. Немного более детальная информация приведена в работе A. Wróblewska (1992), которая, изучив особенности половой дифференциации данного вида на территории Польши, показала, что у *C. aromaticum* встречаются особи с двойными зонтиками на побегах I–III порядков ветвления, при этом доля обоеполых цветков уменьша-

ется при увеличении порядка ветвления побега, на котором расположен двойной зонтик: от 17.9% в терминальных зонтиках до 11.2% в зонтиках на побегах III порядка ветвления. С.Е. Петрова (Petrova, 2016) показала наличие различий в размерах подстолбьев (нектарных дисков) у тычиночных и обоеполых цветков данного вида. Отсутствие детальных характеристик половой дифференциации у этого вида определило цель нашей работы – выявление особенностей гендерного полиморфизма у *C. aromaticum* на органном и организменном уровнях в Московской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При описании особенностей строения синфлоресценции у *C. aromaticum* мы использовали единую терминологию и систему обозначения для зонтиков, применяемую и для других представителей семейства Apiaceae (Kuznetzova, 1981; Kuznetzova, Timonin, 2017): простой зонтик; сложный, или двойной, зонтик, состоящий из простых зонтиков; терминальный двойной зонтик заканчивает главный побег.

Изучение половой дифференциации *C. aromaticum* проводили как в естественных условиях Московской области с 2017 по 2019 гг., так и в процессе камеральной обработки собранного материала. Основные исследования проведены на трех ценопопуляциях *C. aromaticum*. В ценопопуляции 1, расположенной в сероольшатнике бутеневом (окрестности п. Павловская Слобода, Московская обл.), проективное покрытие *C. aromaticum* достигало 50%. Среди других видов травяного покрова наиболее часто встречались *Geranium sylvaticum* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Stachys sylvatica* L., *Campanula latifolia* L. Ценопопуляция 2 расположена в Одинцовском р-не Московской обл., окр. г. Одинцово в составе осинника-сероольшатника недотрогового, в травяном покрове которого доминировали *Impatiens noli-tangere* L., *Chaerophyllum aromaticum*, *Urtica dioica* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Geum urbanum* L., *Stachys sylvatica* L. Ценопопуляция 3 расположена в Мытищинском р-не Московской обл., окр. п. Вешки в составе широколиственного леса (основные доминанты древесного яруса – *Acer platanoides* L. и *Fraxinus excelsior* L.) с злаково-разнотравным травостоем (доминировали – *Stellaria holostea* L., *Asarum europaeum* L., *Asperula odorata* L., *Carex pilosa* Scop., *Aegopodium podagraria* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Melica nutans* L., *Dryopteris lanceolata-cristata* (Hoffm.) Alston). Для изучения морфологических особенностей обоеполых и тычиночных цветков их собирали с зонтиков на побегах разного порядка и фиксировали в смеси ледяной уксусной кислоты и абсолютного этилового спирта в

пропорции 1:3. Для анализа использовали особи только средневозрастного генеративного онтогенетического состояния. В связи с тем, что обоеполые цветки *C. aromaticum* строго протандричны (разновременное созревание мужских и женских генеративных органов в цветке), часть цветков с зонтиков на побегах I–IV порядков ветвления фиксировали в тычиночной фазе развития (для изучения параметров околоцветника и андрогцея). Оставшиеся цветки в зонтиках собирали уже в рыльцевой фазе развития (для исследования признаков гинецея). После этого в камеральных условиях с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40 определяли диаметр венчика, линейные параметры (длину и ширину) абаксиальных, трансверзальных и адаксиальных лепестков, тычинок, пыльников, абаксиального стилоподия, длину завязи, столбика и диаметр рыльца. С каждой особи собирали цветки с одного терминального двойного зонтика и трех двойных зонтиков на побегах следующих порядков ветвления. В пределах отдельного двойного зонтика измеряли по 30 обоеполых и 30 тычиночных цветков. При этом цветки брали из разных частей двойного зонтика: по 10 цветков каждой половой формы из периферических, срединных и внутренних простых зонтиков. В каждой из исследованных ценопопуляций двойные зонтики были собраны у 25 разных генеративных особей одного онтогенетического состояния. В целом изучено 3000 обоеполых и 3000 тычиночных цветков. В дальнейшем полученные данные усредняли с учетом расположения цветков в зонтиках на побегах разного порядка и степенью разветвленности синфлоресценций. Поскольку в ценопопуляциях 1 и 2 встречались особи с наибольшей степенью разветвленности синфлоресценций, в статье использованы данные по морфометрии цветков ценопопуляции 1. В двух других ценопопуляциях характер изменения размерных показателей признаков цветков на побегах разного порядка был аналогичным.

Для изучения морфологических и биологических особенностей пыльцы обоеполых и тычиночных цветков *C. aromaticum* использовали тот же фиксированный материал, собранный для исследования морфологических особенностей цветков. Из всех пыльников 5 обоеполых и 5 тычиночных цветков каждого простого зонтика брали пыльцу для приготовления препаратов. В каждом двойном зонтике анализировали по 5 простых зонтиков. Пыльцу окрашивали ацетокармином, что позволяет определить ее фертильность. Определялись длина полярной оси пыльцевых зерен и их экваториальный диаметр. На каждом препарате учитывали не менее 100 пыльцевых зерен. Пыльцу просматривали не менее,

чем в 20 полях зрения, что зависело от плотности расположения пыльцевых зерен. Параллельно на этих же препаратах подсчитывали число фертильных и стерильных пыльцевых зерен. В дальнейшем полученные данные усредняли в соответствии с порядком ветвления побега, на котором формируются двойные зонтики.

В анализируемых ценопопуляциях в конце цветения *C. aromaticum* в фазе молочно-восковой спелости мерикарпиев закладывали трансекты шириной 1 м и подсчитывали число особей *C. aromaticum*, находящихся в средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии с разной степенью разветвленности синфлоресценций. В это время заканчивают цветение цветки в простых и двойных зонтиках на побегах самых высоких порядков, и происходит интенсивное развитие формирующихся семян и плодов, что позволяет оценить соотношение тычиночных и обоеполых цветков во всех простых и двойных зонтиках синфлоресценции. На трансекте изучали 100 особей данного вида. Поскольку двойные зонтики у *C. aromaticum* могут формироваться на побегах I–IV порядков, то есть существует три типа особей, различающиеся степенью разветвления их синфлоресценций, были отобраны по 10 особей каждого типа (с двойными зонтиками на побегах I–II, I–III и I–IV порядков). В камеральных условиях у этих 30 особей из каждой ценопопуляции определяли как диаметр двойного зонтика (на побегах всех порядков ветвления), длину лучей двойного зонтика, число простых зонтиков в составе отдельного двойного зонтика, диаметр простого зонтика, длину цветоножек, число обоеполых 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 таких особей. Аналогичным образом поступали для всех трех выявленных вариантов особей. Как и в случае с размерными показателями признаков цветков, в дальнейшем в статье обсуждаются характеристики частей синфлоресценций особей из ценопопуляции № 1, поскольку характер изменений структурных компонентов синфлоресценций в изученных ценопопуляциях идентичен.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rolf, 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. Результаты вычислений представлены в таблицах и на рисунке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология обоеполых и тычиночных цветков. *C. aromaticum* — андромоноэцичное растение, у которого обоеполые и тычиночные цветки встречаются в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления (табл. 1).

Обоеполые цветки *C. aromaticum* традиционно относят к актиноморфным (внутренние цветки в простых зонтиках) и зигоморфным (краевые цветки в простых зонтиках) (Shishkin, 1950; Pimenov, Ostroumova, 2012). Однако, ревизия представлений о симметрии цветков представителей порядка Apiales (Nuraliev et al., 2019) показала, что многие виды семейства Apiaceae характеризуются моносимметричными цветками. При этом зигоморфия венчика краевых цветков в простых зонтиках связана с увеличением одного лепестка целиком и примыкающих к нему половинок двух соседних лепестков. Это самый распространенный вариант формирования зигоморфии венчиков в семействе Apiaceae (Froebe, Ulrich, 1978). Однако, если принимать во внимание особенности строения всех частей цветков, то как краевые, так и внутренние цветки в простых зонтиках *C. aromaticum* правильнее относить к зигоморфным, несмотря на видимые различия в структуре их венчиков. Элементы обоеполых цветков *C. aromaticum* расположены в 4 кругах. В чашечке, венчике и андроcee круги 5-членные, и в гинецее — 2-членные. Околоцветник двойной, его части прикрепляются, как и тычинки, к верхней части завязи. Чашечка незаметная, представлена небольшими зубцами. Венчик состоит из пяти лепестков, белых, голых, свободных, цельных, обратнойцевидной формы, на верхушке до 1/3 двуплостных, в выемке с загнутой внутрь долькой, при основании клиновидных или сразу переходящих в короткий ноготок. Наиболее крупные размеры характерны для абаксиальных лепестков, наиболее мелкие — для адаксиальных, при этом лепестки в трансверсальном положении занимают промежуточное положение между этими двумя лепестками (табл. 1). Тычиночные нити длинные, в бутоне загнутые внутрь цветка. Пыльники желто-зеленого цвета, продолговатые, эллиптические, раскрываются продольно щелями. Пыльники прикрепляются тыльной частью к тычиночным нитям, содержат четыре пыльцевых гнезда, которые сближены попарно в 2 теки. Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, продолговатые, эллипсоидальные, в экваториальной зоне сжатые. Фертильность пыльцы выше 94% (табл. 1). Гинецей синкарпный, состоит из двух плодолистиков, завязь двугнездная, содержащая в каждом гнезде по одному развитому семязачатку. Стилодиев два, они имеют расширенные железистые подстолбия-нектарники, или стилоподии, у своего основания. В недавно раскрывшемся цветке стилодии

короткие, плотно прижаты к спинной стороне подстолбиев, после опадения пыльников — выпрямленные и вытянутые. Рыльца головчатые. Завязь полунижняя, все части цветка прикреплены ниже подстолбиев, составляющих верхушку завязи.

Интересно отметить, что абаксиальные и адаксиальные подстолбии в обоеполых цветках различаются по размерам. Так, средние размеры абаксиальных подстолбиев составляют 0.96 мм, а адаксиальных — 0.83 мм ($t = 2.670$ при $P = 0.09$). Учитывая особенности пространственного расположения тычинок относительно гинецея и различия размеров абаксиальных и адаксиальных подстолбиев, через обоеполые цветки в итоге можно провести только одну плоскость симметрии. Таким образом, цветки *C. aromaticum* обладают зигоморфным строением даже без учета размерных отличий абаксиальных лепестков у краевых цветков в простых зонтиках.

Сравнение средних значений признаков различных частей обоеполых цветков, расположенных в зонтиках на побегах разного порядка, показывает следующее. Во-первых, наблюдаются достоверные различия между обоеполыми цветками в зонтиках на побегах I–IV порядков ветвления по таким признакам как диаметр венчика, длина тычинок, размеры стилоподия, длина завязи и диаметр рыльца. Все эти параметры закономерно уменьшаются у обоеполых цветков при переходе от зонтиков на побегах I порядка ветвления к зонтикам на побегах IV порядка. Остальные признаки также уменьшаются в этом направлении, но их различия недостоверны. Во-вторых, наиболее существенные изменения размеров обоеполых цветков и их частей наблюдаются между цветками, расположенными в зонтиках на побегах II и III порядков ветвления: по всем исследованным признакам за исключением ширины пыльников выявлены достоверные различия. Следовательно, диаметр венчика и размеры женских генеративных органов за исключением диаметра рыльца зависят от положения обоеполых цветков в зонтиках на побегах разного порядка ветвления. В-третьих, не выявлено достоверных отличий по размерам частей обоеполых цветков, занимающих разное положение в простых зонтиках. Другими словами, центральные обоеполые цветки характеризуются такими же размерами, как и обоеполые цветки, располагающиеся по периферии простого зонтика. Подобная закономерность наблюдается в двойных зонтиках на побегах любого порядка ветвления. Следует отметить, что какой-либо строгой закономерности изменения размеров пыльцевых зерен и фертильности пыльцы между обоеполыми цветками в двойных зонтиках на побегах разного порядка ветвления не выявлено. Следовательно, даже в двойных зонтиках на побегах самых высоких по-

Таблица 1. Морфологические параметры обоеполых и тычиночных цветков в зонтиках на побегах разного порядка у *Chaerophyllum aromaticum* (на примере особей ценопопуляции № 1 с зонтиками на побегах I–IV порядков)
Table 1. Values of morphological traits of perfect and male flowers in umbels on the shoots of different orders in *Chaerophyllum aromaticum* (for individuals of population 1 with umbels on the shoots of different orders)

Признак Morphological trait	Цветок Flower	Терми- нальные зонтики Terminal umbels	Зонтики на побегах II порядка Umbels on shoots of the 2nd order	Зонтики на побегах III порядка Umbels on shoots of the 3rd order	Зонтики на побегах IV порядка Umbels on shoots of the 4th order
Диаметр венчика, мм Corolla diameter, mm	b	6.11 ± 0.16	5.73 ± 0.10	4.61 ± 0.07	4.45 ± 0.04
	p	4.23 ± 0.24	3.34 ± 0.21	3.18 ± 0.28	2.85 ± 0.11
Длина абаксиальных лепестков, мм Length of abaxial petals, mm	b	2.68 ± 0.09	2.52 ± 0.03	2.14 ± 0.04	1.82 ± 0.08
	p	1.98 ± 0.14	1.60 ± 0.09	1.53 ± 0.13	1.17 ± 0.05
Ширина абаксиальных лепестков, мм Width of abaxial petals, mm	b	2.16 ± 0.08	1.87 ± 0.04	1.52 ± 0.04	1.46 ± 0.03
	p	1.55 ± 0.08	1.09 ± 0.09	1.09 ± 0.13	1.00 ± 0.06
Длина трансверсальных лепестков, мм Length of transversal petals, mm	b	2.31 ± 0.06	2.30 ± 0.06	1.91 ± 0.03	1.66 ± 0.06
	p	1.72 ± 0.08	1.45 ± 0.11	1.37 ± 0.14	1.03 ± 0.04
Ширина трансверсальных лепестков, мм Width of transversal petals, mm	b	1.71 ± 0.05	1.63 ± 0.05	1.34 ± 0.03	1.27 ± 0.01
	p	1.21 ± 0.07	1.05 ± 0.07	0.92 ± 0.08	0.85 ± 0.03
Длина адаксиальных лепестков, мм Length of adaxial petals, mm	b	2.11 ± 0.09	1.99 ± 0.06	1.58 ± 0.06	1.34 ± 0.06
	p	1.62 ± 0.10	1.31 ± 0.07	1.21 ± 0.12	1.01 ± 0.05
Ширина адаксиальных лепестков, мм Width of adaxial petals, mm	b	1.65 ± 0.02	1.35 ± 0.06	1.17 ± 0.02	1.15 ± 0.02
	p	1.14 ± 0.09	0.94 ± 0.05	0.93 ± 0.05	0.85 ± 0.06
Длина тычинок, мм Stamen length, mm	b	2.35 ± 0.09	2.00 ± 0.03	1.96 ± 0.04	1.64 ± 0.13
	p	2.32 ± 0.05	2.15 ± 0.01	1.94 ± 0.03	1.29 ± 0.07
Длина пыльников, мм Anther length, mm	b	0.59 ± 0.03	0.58 ± 0.01	0.52 ± 0.01	0.49 ± 0.02
	p	0.60 ± 0.01	0.57 ± 0.01	0.48 ± 0.01	0.47 ± 0.02
Ширина пыльников, мм Anther width, mm	b	0.47 ± 0.01	0.46 ± 0.01	0.46 ± 0.01	0.43 ± 0.02
	p	0.51 ± 0.01	0.47 ± 0.01	0.46 ± 0.01	0.42 ± 0.01
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм Length of polar axe of pollen, μm	b	25.35 ± 0.45	24.12 ± 0.42	24.12 ± 0.45	25.25 ± 0.74
	p	23.75 ± 0.35	25.00 ± 0.79	25.50 ± 0.91	24.50 ± 0.45
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм Equatorial diameter of pollen, μm	b	14.25 ± 0.45	13.25 ± 0.28	13.50 ± 0.22	14.00 ± 0.42
	p	14.00 ± 0.42	14.18 ± 0.65	14.14 ± 0.68	14.23 ± 0.42
Фертильность пыльцы, % Pollen fertility, %	b	95.6 ± 0.8	95.2 ± 1.1	94.8 ± 0.8	94.6 ± 0.5
	p	95.4 ± 1.1	94.4 ± 1.0	94.2 ± 1.2	95.2 ± 1.3
Длина абаксиального стилоподия, мм Abaxial stylopodium length, mm	b	0.96 ± 0.05	0.92 ± 0.02	0.80 ± 0.03	0.68 ± 0.02
	p	0.37 ± 0.02	0.32 ± 0.01	0.27 ± 0.03	0.23 ± 0.04
Высота абаксиального стилоподия, мм Abaxial stylopodium height, mm	b	1.56 ± 0.06	1.42 ± 0.06	1.29 ± 0.05	1.08 ± 0.02
	p	0.65 ± 0.02	0.56 ± 0.02	0.50 ± 0.05	0.42 ± 0.05
Длина завязи, мм Ovary length, mm	b	2.34 ± 0.10	1.66 ± 0.03	1.25 ± 0.04	0.94 ± 0.03
Длина столбика, мм Stylodium length, mm	b	1.67 ± 0.08	1.10 ± 0.03	0.69 ± 0.02	0.47 ± 0.02
Диаметр рыльца, мм Stigma diameter, mm	b	0.21 ± 0.01	0.19 ± 0.01	0.17 ± 0.01	0.17 ± 0.01

Примечание. b – обоеполые цветки, p – тычиночные цветки. Данные приведены в виде $M \pm m$, где M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка.

Note. b – bisexual and p – male flowers. The data are given as $M \pm m$, where M – mean value; m – mean error.

рядков уменьшение размеров пыльцевых зерен у *C. aromaticum* не отмечается.

Структурных различий между обоеполюми и тычиночными цветками не наблюдается по особенностям строения околоцветника и андроцея. Однако в связи с редукцией гинецея в тычиночных цветках *C. aromaticum* отсутствуют завязи, а стилоподии значительно уменьшились в размерах. Сравнение показателей разных частей обоеполюх и тычиночных цветков в зонтиках на побегах одного порядка ветвления показало следующее. По всем изученным параметрам околоцветника и стилоподиев наблюдаются достоверные различия между обоеполюми и тычиночными цветками в зонтиках на побегах одного порядка ветвления: размеры частей обоеполюх цветков всегда больше, чем у тычиночных. Исключение составляют параметры андроцея и пыльцы. По таким признакам андроцея, как длина тычинок и размеры пыльников, довольно часто не отмечается достоверных различий между двумя половыми типами цветков.

В целом тычиночные цветки и их составные части закономерно уменьшаются при переходе от зонтиков, расположенных на главных побегах, к зонтикам на побегах IV порядка ветвления. Особенно значительные различия в размерах частей наблюдаются между тычиночными цветками в терминальных двойных зонтиках и двойных зонтиках на побегах II порядка ветвления. При переходе от двойных зонтиков на побегах II порядка к двойным зонтикам на побегах III и IV порядков отмечается уменьшение размеров частей тычиночных цветков, но эти различия не всегда достоверны. Исключение составляют размеры пыльцевых зерен и фертильности пыльцы, которые закономерно не изменяются при переходе от терминальных двойных зонтиков к двойным зонтикам на побегах IV порядка ветвления (табл. 1).

Уменьшение размеров тычиночных цветков и их частей в сравнении с обоеполюми цветками в пределах простого зонтика, обусловлено как минимум двумя причинами. С одной стороны, в целом миниатюризация цветков в простых зонтиках в центростремительном направлении – общая особенность, характерная для многих изученных представителей семейств *Apiaceae* и *Apiaceae*. Большинство исследователей объясняют такое изменение размеров цветков и их частей градиентом доступности веществ, необходимых для образования и развития цветков, особенно обоеполюх (Knuth, 1898; Braak, Kho, 1958; Quagliotti, 1967; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010). Этим же, по мнению большинства авторов, обусловлено более частое расположение тычиночных цветков в центре простых зонтиков, а обоеполюх цветков – по его периферии. С другой стороны, рядом авторов высказана так называемая

гипотеза “защитной функции” (Bawa, Opler, 1975; Delph et al., 1996), согласно которой цветки, образующие плоды и семена (у *C. aromaticum* это обоеполюе цветки), как правило, имеют более крупные размеры, необходимые для защиты генеративных органов цветка и развивающихся плодов, чем у тычиночных цветков.

Наличие четких структурных и размерных различий обоеполюх и тычиночных цветков *C. aromaticum* позволяет достаточно легко проанализировать особенности их расположения в зонтиках на побегах разного порядка ветвления и выявить связанные с этим общие закономерности строения синфлоресценций данного вида (табл. 2).

У *C. aromaticum* синфлоресценция метельчатого типа, а флоральной единицей является открытый совершенный двойной зонтик. Согласно данным М.Г. Пименова и Т.А. Остроумовой (Pimenov, Ostroumova, 2012), двойные зонтики лишены обертки или она состоит из нескольких равно опадающих по краю реснитчатых листочков с нитевидно оттянутой верхушкой. Простые зонтики с оберточками из 5–10 широколанцетных, по краю широко пленчатых, реснитчатых листочков с длинным кончиком. Простые зонтики, входящие в состав двойных зонтиков, у представителей рода *Chaerophyllum* всегда закрытые, поскольку имеют терминальный цветок, который всегда обоеполюй (Kuznetzova, 1982). Кроме центрального обоеполюго цветка, обоеполюе цветки в простых зонтиках всегда располагаются по периферии зонтика, а между обоеполюми цветками располагаются тычиночные цветки (Knuth, 1898; Spalik, Downie, 2001). Однако, согласно нашим исследованиям, на побегах высоких порядков в центре двойных зонтиков часто встречаются простые зонтики, у которых сохраняется центральный обоеполюй цветок, а периферическими являются тычиночные цветки из-за полной редукции краевых обоеполюх цветков.

Изучение особенностей строения синфлоресценций у *C. aromaticum* в Московской области показало, что у данного вида выделяются три типа особей по степени разветвленности: 1) особи с двойными зонтиками, расположенными на побегах I и II порядков ветвления; 2) особи с двойными зонтиками на побегах I, II и III порядков ветвления; 3) особи с двойными зонтиками на побегах I, II, III и IV порядков ветвления. При этом соотношение особей с разной степенью разветвленности синфлоресценций различается в изученных нами ценопопуляциях (рис. 1). Во всех исследованных ценопопуляциях заметно преобладают особи, у которых двойные зонтики располагались на побегах I, II и III порядков ветвления (65–70.0% от числа изученных особей). Участие особей с двойными зонтиками на побегах IV порядка ветвления зависит от фитоценооти-

Таблица 2. Морфометрические показатели простых и двойных зонтиков на побегах разного порядка у *Chaerophyllum aromaticum***Table 2.** Values of *Chaerophyllum aromaticum* morphological traits of umbels and umbellets on shoots of different order

Признак/Morphological trait	Min–max	M ± m
Особи с зонтиками на побегах I и II порядков/Individuals with umbels on shoots of 1st and 2nd orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal double umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	5.7–10.5	8.6 ± 1.2
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.8–5.2	3.1 ± 0.5
Число двойных зонтиков Number of double umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	13–22	17.0 ± 2.2
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.6–2.8	2.3 ± 0.3
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.3–0.9	0.6 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	17–20	18.7 ± 0.7
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	61.1–94.1	78.9 ± 3.1
Двойные зонтики на побегах II порядка Double umbels on shoots of the 2nd order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	5.3–8.6	7.0 ± 0.5
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.3–4.0	2.3 ± 0.3
Число двойных зонтиков Number of double umbels	1–6	3.0 ± 0.2
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	15–21	17.3 ± 0.8
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.3–2.4	1.9 ± 0.2
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.4–0.7	0.5 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	21–29	24.3 ± 1.1
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	76.7–96.1	87.5 ± 1.9
Особи с зонтиками на побегах I–III порядков/Individuals with umbels on shoots of 1st, 2nd and 3rd orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal double umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	6.0–10.5	8.5 ± 0.9
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	2.4–5.6	4.0 ± 0.4
Число двойных зонтиков Number of double umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	11–14	12.3 ± 0.5
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	2.0–3.8	2.9 ± 0.3
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.5–1.2	0.8 ± 0.08
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	19–22	20.8 ± 0.2

Таблица 2. Продолжение

Признак/Morphological trait	Min–max	M ± m
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	57.1–86.7	73.9 ± 2.0
Двойные зонтики на побегах II порядка/Double umbels on shoots of the 2nd order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	6.5–11.0	9.0 ± 0.4
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.5–5.0	3.1 ± 0.2
Число двойных зонтиков Number of double umbels	2–7	4.3 ± 0.1
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	13–19	15.9 ± 0.4
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.8–3.6	2.4 ± 0.2
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.4–1.0	0.7 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	20–28	24.3 ± 0.8
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	63.6–98.6	82.4 ± 1.4
Двойные зонтики на побегах III порядка/Double umbels on shoots of the 3rd order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	4.7–8.0	6.7 ± 0.3
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.1–3.5	2.2 ± 0.2
Число двойных зонтиков Number of double umbels	1–9	4.2 ± 0.3
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	10–16	14.7 ± 0.5
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.1–1.9	1.6 ± 0.1
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.3–0.8	0.5 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	19–24	22.2 ± 0.5
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	78.9–98.5	93.2 ± 1.0
Особи с зонтиками на побегах I–IV порядков/Individuals with umbels on shoots of 1st – 4th orders		
Терминальные двойные зонтики/Terminal double umbels		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	11.5–14.0	12.8 ± 0.9
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	3.0–6.2	4.6 ± 0.8
Число двойных зонтиков Number of double umbels	1	1
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	16–17	16.5 ± 0.4
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	3.4–3.5	3.5 ± 0.04
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.7–1.3	1.0 ± 0.1
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	19–21	20.0 ± 0.7
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	31.6–53.3	42.5 ± 0.6

Таблица 2. Окончание

Признак/Morphological trait	Min–max	M ± m
Двойные зонтики на побегах II порядка/Double umbels on shoots of the 2nd order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	8.0–10.2	8.7 ± 0.3
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.5–4.8	3.2 ± 0.4
Число двойных зонтиков Number of double umbels	4–6	4.9 ± 0.3
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	16–21	17.7 ± 0.7
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	2.0–2.2	2.1 ± 0.03
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.5–1.0	0.7 ± 0.04
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	21–26	23.8 ± 0.6
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	60.9–79.2	64.9 ± 1.3
Двойные зонтики на побегах III порядка/Double umbels on shoots of the 3rd order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	6.5–7.7	7.1 ± 0.1
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	1.3–3.0	2.1 ± 0.2
Число двойных зонтиков Number of double umbels	3–9	7.1 ± 0.9
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	17–22	19.2 ± 0.8
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.5–2.2	1.8 ± 0.1
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.4–0.8	0.6 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	20–26	22.2 ± 0.8
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	76.2–91.8	88.9 ± 0.9
Двойные зонтики на побегах IV порядка/Double umbels on shoots of the 4th order		
Диаметр двойного зонтика, см Diameter of double umbel, cm	3.8–5.0	4.6 ± 0.2
Длина лучей двойного зонтика, см Ray length in double umbel, cm	0.8–2.1	1.5 ± 0.1
Число двойных зонтиков Number of double umbels	2–5	2.9 ± 0.4
Число простых зонтиков в двойном зонтике Number of umbellets per double umbel	11–15	13.4 ± 0.6
Диаметр простого зонтика, см Umbellet diameter, cm	1.1–1.3	1.2 ± 0.04
Длина цветоножек, см Pedicel length, cm	0.3–0.6	0.5 ± 0.03
Число цветков в простых зонтиках Number of flowers per umbellet	14–17	16.2 ± 0.5
Доля тычиночных цветков в простых зонтиках, % Share of male flowers in umbellet, %	82.4–99.1	97.6 ± 1.7

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

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

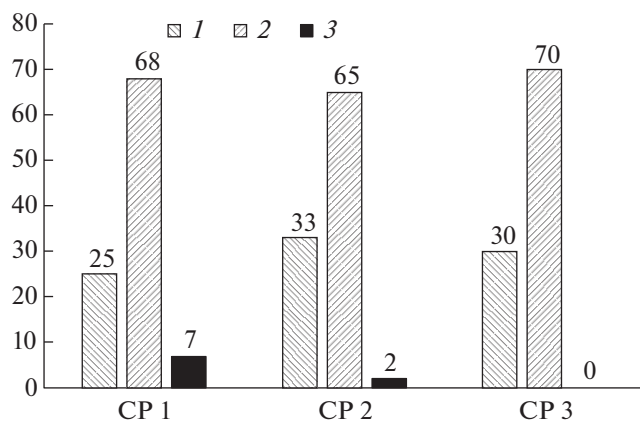


Рис. 1. Соотношение особей с разной степенью разветвленности синфлоресценций у *Chaerophyllum aromaticum* в трех ценопопуляциях.

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—II порядков ветвления, 2 — особи с двойными зонтиками на побегах I—III порядков ветвления, 3 — 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 *Chaerophyllum aromaticum*.

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

CP 1—CP 3 — studied populations, 1 — individuals with double umbels on the shoots of 1st and 2nd orders, 2 — individuals with double umbels on the shoots of 1st, 2nd, and 3rd orders, 3 — individuals with double umbels on the shoots of 1st, 2nd, 3rd, and 4th orders.

ческих условий. В сероольшатниках (ценопопуляции 1 и 2) встречаются все три морфологических типа особей, различающиеся степенью разветвленности побеговой системы. В широколиственном лесу (ценопопуляция 3) особи с двойными зонтиками на побегах IV порядка ветвления нами не выявлены (рис. 1). Следовательно, у *S. aromaticum* формируется как минимум два типа синфлоресценций: кисть из двойных зонтиков (у особей с двойными зонтиками, расположенными на побегах I и II порядков ветвления) или метелка из двойных зонтиков (у особей с двойными зонтиками на побегах I—III или I—IV порядков ветвления). Таким образом, нами выявлен более широкий спектр степени разветвления синфлоресценции *S. aromaticum*, чем на территории Польши (Wróblewska, 1992).

На главном побеге у *S. aromaticum*, как и других представителей рода *Chaerophyllum*, всегда формируется единственный терминальный двойной зонтик — как правило, самый крупный из

двойных зонтиков синфлоресценции. Его диаметр у особей с зонтиками на побегах I и II порядков ветвления варьирует от 5.7 до 10.5 см, при этом среднее число простых зонтиков в его составе — 17.0 (табл. 2). Простые зонтики располагаются в 3—4 кругах в пределах двойного зонтика, при этом их размеры и число цветков в них закономерно уменьшаются от краевых самых крупных с максимальным числом цветков к центральным самым мелким с минимальным числом цветков. Доля тычиночных цветков в простых зонтиках терминального двойного зонтика довольно высока и варьирует от 69.6% до 93.8%. При этом доля тычиночных цветков закономерно увеличивается при переходе от краевых простых зонтиков к центральным простым зонтикам в составе двойного зонтика.

Двойные зонтики на побегах II порядка ветвления в среднем меньше по диаметру, длине лучей двойного зонтика и диаметру простого зонтика в сравнении с терминальным двойным зонтиком. В состав кисти из двойных зонтиков у таких особей может входить от 1 до 6 двойных зонтиков на побегах II порядка. По сравнению с терминальными двойными зонтиками в зонтиках на побегах II порядка увеличивается число цветков и доля тычиночных цветков в простых зонтиках. При этом наблюдается та же закономерность, что и в терминальных двойных зонтиках: увеличение доли тычиночных цветков у центральных простых зонтиков по сравнению с краевыми простыми зонтиками. Уменьшение размеров и одновременное увеличение числа образующихся в них цветков у простых зонтиков, входящих в состав двойных зонтиков на побегах II порядка, по сравнению с простыми зонтиками терминального двойного зонтика, по нашему мнению, обусловлено увеличением числа тычиночных цветков, которые характеризуются меньшими размерами и в связи с этим более компактным пространственным расположением.

Следовательно, у особей с двойными зонтиками на побегах I и II порядков ветвления формируется синфлоресценция, представленная кистью из двойных зонтиков, отмечается уменьшение многих показателей морфологических признаков при переходе от терминальных двойных зонтиков к двойным зонтикам на побегах II порядка, а также довольно высокая доля тычиночных цветков как в терминальных зонтиках, так и в зонтиках на побегах II порядка.

Особь, у которых двойные зонтики расположены на побегах I, II и III порядков, составляют 65—70.0% от общей численности. У них формируется метелка из двойных зонтиков. При этом наиболее мощные и разветвленные боковые побеги II порядка характерны для средней части главного побега. Т.е. самые нижние и самые верхние бо-

ковые побеги II порядка оказываются менее разветвленными и могут нести лишь одиночные двойные зонтики, тогда как боковые побеги II порядка, расположенные в средней части главного побега, самые разветвленные, и на них образуется максимальное число двойных зонтиков на побегах следующего порядка ветвления.

Главный побег у таких особей заканчивается двойным зонтиком довольно крупным, но не самым большим в синфлоресценции: двойные зонтики на побегах II порядка сопоставимы по размерам, а иногда незначительно, но недостоверно ($P = 0.613$) могут превышать терминальный двойной зонтик (табл. 2). Если сравнивать терминальные двойные зонтики у особей с двумя и тремя порядками ветвления побеговой системы, видно, что с увеличением степени разветвленности доля тычиночных цветков в них уменьшается.

Число двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления у такого типа особей варьирует от 2 до 7, но наиболее часто их 3–5. По сравнению с терминальными двойными зонтиками в двойных зонтиках на побегах II порядка увеличивается число простых зонтиков (до 13–19), число цветков в них (до 20–28) и доля тычиночных цветков (до 63.6–98.6%) (табл. 2). В пределах этих двойных зонтиков также наблюдается уменьшение числа цветков и возрастание доли тычиночных цветков при переходе от краевых простых зонтиков к центральным.

Число двойных зонтиков в синфлоресценции на побегах III порядка ветвления у таких особей может достигать 9 (чаще 4–5). При этом наблюдается уменьшение всех их параметров за исключением доли тычиночных цветков, которая у самых внутренних простых зонтиков может достигать 98.5%.

Если морфологические показатели двойных зонтиков не находятся в прямой зависимости от порядка ветвления побега, на котором они образуются, то доля тычиночных цветков напрямую зависит от этого параметра. С одной стороны, наиболее крупные, мощно развитые двойные зонтики и их структурные компоненты, как правило, характерны для побегов II порядка. Самые мелкие двойные зонтики и их элементы формируются на побегах III порядка. С другой стороны, доля тычиночных цветков закономерно увеличивается при возрастании порядка побега, на котором располагаются двойные зонтики. Тем не менее в пределах двойного зонтика также наблюдается увеличение доли тычиночных цветков в направлении от периферии двойного зонтика к его центру.

Самый редкий вариант образуют особи с двойными зонтиками, формирующимися на побегах I–IV порядков ветвления: их доля составляет всего 7% (в ценопопуляции 1) и 2% (в ценопопуля-

ции 2). В ценопопуляции 3 особей с двойными зонтиками на побегах IV порядка ветвления не выявлено. Синфлоресценция таких особей представляет собой также метелку из двойных зонтиков, где, как правило, наиболее разветвленные боковые побеги II порядка располагаются в средней части главного побега. Следует отметить, что такой степени разветвленности синфлоресценций, согласно литературным данным, не отмечено в условиях Польши (Wróblewska, 1992).

Данный вариант синфлоресценций по целому ряду показателей значительно отличается от ранее рассмотренных вариантов. У особей с двойными зонтиками на побегах I–IV порядков ветвления терминальный двойной зонтик – самый крупный в синфлоресценции по таким параметрам как диаметр, длина лучей, диаметр простых зонтиков и длина цветоножек. В отличие от всех рассмотренных ранее вариантов строения синфлоресценции у особей с наличием четырех порядков ветвления побегов отмечается преобладание обоеполых цветков над тычиночными или их равное участие как в простых, так и в целом в терминальном двойном зонтике: доля тычиночных цветков варьирует от 31.6 до 53.3%.

Число двойных зонтиков на побегах II порядка ветвления варьирует от 4 до 6. Зонтики на побегах II порядка в отличие от терминальных двойных зонтиков характеризуются уменьшением большинства размерных характеристик за исключением числа простых зонтиков, числа цветков в них и долей тычиночных цветков. Эти показатели увеличиваются при переходе от терминальных к двойным зонтикам на побегах II порядка. Тычиночные цветки начинают преобладать в составе простых и двойных зонтиков. Кроме того, также наблюдается увеличение доли тычиночных цветков в направлении от периферических к центральным простым зонтикам в пределах двойного зонтика.

Двойные зонтики на побегах III порядка ветвления встречаются в числе от 3 до 9, но наиболее широко распространенный вариант – 8–9 двойных зонтиков. За исключением числа простых зонтиков в двойном зонтике и доли тычиночных цветков все остальные изученные параметры закономерно уменьшаются при переходе от двойных зонтиков на побегах II порядка к побегам III порядка (табл. 2). Увеличение числа простых зонтиков в составе двойных зонтиков, по нашему мнению, связано с возрастающей частотой встречаемости тычиночных цветков, входящих в простые зонтики.

Число двойных зонтиков на побегах IV порядка ветвления может варьировать от 2 до 5, но наиболее широко представленный вариант – 2–3 двойных зонтика. По всем исследованным морфологическим признакам двойные зонтики на

побегах IV порядка меньше, чем двойные зонтики на побегах III порядка ветвления (табл. 2). Исключение составляет только доля тычиночных цветков в простых зонтиках, которая закономерно увеличивается и достигает 99.1% у простых зонтиков, расположенных в центре двойных зонтиков. Необходимо отметить, что у многих таких внутренних простых зонтиков уменьшение числа обоеполюх цветков происходит за счет краевых обоеполюх цветков, при этом центральный обоеполюх цветок в простом зонтике всегда сохраняется, хотя он может быть и единственным среди тычиночных цветков.

Таким образом, у особей *C. aromaticum* с самыми разветвленными синфлоресценциями подавляющее число изученных параметров напрямую зависит от порядка побега, на котором формируются двойные зонтики. За исключением числа простых зонтиков в составе двойного зонтика и доли тычиночных цветков, все остальные признаки уменьшаются с повышением порядка ветвления побега, несущего двойные зонтики. Отмечается закономерное увеличение доли тычиночных цветков, которая минимальна в терминальных двойных зонтиках и максимальна в двойных зонтиках на побегах IV порядка.

В ряду особей, расположенных в порядке увеличения степени разветвленности побеговой системы, участие тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах одного порядка закономерно уменьшается (табл. 2). Например, при переходе от особей с двойными зонтиками на побегах I–II порядков ветвления к особям с двойными зонтиками на побегах I–IV порядков ветвления доля тычиночных цветков в терминальных двойных зонтиках снижается с 78.9% до 42.5% соответственно. Такая же закономерность проявляется при сравнении любых двойных зонтиков на побегах одного порядка ветвления у особей с разной структурой синфлоресценций.

Сравнение полученных нами данных с литературными источниками показывает следующее. Во-первых, в условиях Московской области выявлен более широкий спектр степени разветвленности синфлоресценций и образование трех типов особей по этому показателю. В исследованиях А. Wróblewska (1992) *C. aromaticum* обладал двойными зонтиками, формирующимися на побегах I–III порядков ветвления. В изученных нами условиях у этого вида двойные зонтики развиваются на побегах I–IV порядков ветвления. По всей видимости, большая степень разветвленности синфлоресценций этого вида в Московской области связана с тем, что две ценопопуляции (1 и 2) изучены в фитоценоотическом оптимуме *C. aromaticum* (Vasilevich, 1998). Именно с этим мы связываем отсутствие особей с двойными зонтиками на побегах IV порядка ветвления в ценопо-

пуляции № 3, изученной в условиях широколиственного леса. У *C. aromaticum*, как вероятно и у других видов этого рода, уже в терминальных двойных зонтиках отмечается высокая доля тычиночных цветков: 73.9% у особей с двойными зонтиками на побегах I–III порядков ветвления. У видов других родов, например, у *Anthriscus caucalis* M. Bieb., *Angelica ampla* A. Nelso и *Cicuta douglasii* (DC.) J.M. Coult. et Rose терминальные зонтики включают только обоеполюе цветки, а у *Aegopodium podagraria* L., *Conioselinum scopulorum* (A. Gray) J.M. Coult. et Rose и *Sium suave* Walter в них формируются единичные тычиночные цветки (Schlessman, Barrie, 2004; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019). По всей видимости, такая высокая частота встречаемости тычиночных цветков уже в терминальных двойных зонтиках заключается в специфических особенностях андромоноэции у видов *Chaerophyllum* L.

Увеличение доли тычиночных цветков при возрастании порядка ветвления побега, на котором образуются зонтики, у представителей сем. Apiaceae известно довольно давно (Knuth, 1898; Doust, 1980; Webb, 1981; Dem'yanova, 2000). Однако согласно исследованиям М.А. Schlessman и F.R. Barrie (2004), у протогиничных видов этого семейства отмечается противоположная ситуация, когда при возрастании порядка побега доля тычиночных цветков закономерно уменьшается. Вполне возможно, что такие разнонаправленные тенденции обусловлены особенностями развития цветков, а именно дихогамией. В исследованиях Wróblewska (1992) на примере *C. aromaticum* выявлено закономерное увеличение частоты тычиночных цветков при переходе от двойных зонтиков на главном побеге к двойным зонтикам на побегах III порядков. Однако согласно данным этого автора различия между двойными зонтиками на побегах I–II порядков по доли тычиночных цветков незначительны и недостоверны: 82.1 и 82.3%. По нашему мнению, такие несущественные отличия обусловлены тем, что А. Wróblewska объединила данные по доли тычиночных цветков у всех исследованных ею особей с разными вариантами разветвленности синфлоресценций. Мы долю тычиночных цветков определяли отдельно для каждого типа особей по степени ветвления их синфлоресценций. В результате у каждого типа особей выявлено закономерное увеличение частоты тычиночных цветков при возрастании порядка ветвления побега, на котором развиваются двойные зонтики (табл. 2). Увеличение частоты встречаемости тычиночных цветков с возрастанием порядка ветвления побега, на котором расположены двойные зонтики, многие исследователи рассматривают как адаптивный признак зонтичных (Dem'yanova, 2000; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin, Perkova, 2017; Endress, 2020). В сочетании с межцветковой протандрией

и определенной последовательностью цветения двойных зонтиков в синфлоресценции преобладающие в двойных зонтиках на побегах высоких порядков ветвления тычиночные цветки служат донорами пыльцы для обеспечения ксеногамии в популяциях многих зонтичных. Когда раскрываются тычиночные цветки в двойных зонтиках на побегах высоких порядков, их пыльца не может опылять цветки двойных зонтиков на побегах предыдущего порядка, поскольку у них рыльцевая стадия уже закончена. Следовательно, за счет этой пыльцы может осуществляться только перекрестное опыление между особями в популяции, находящимися в разных стадиях цветения. По всей видимости, изменение доли тычиночных цветков в зонтиках на побегах одного порядка у особей с разной структурой синфлоресценций — результат влияния двух противоположных тенденций: с одной стороны, формирование максимально возможного числа семян и плодов и, с другой стороны, образование большего числа тычиночных цветков для обеспечения ксеногамии в популяциях. У многих представителей сем. Апиасеae терминальные двойные зонтики самые крупные и многоцветковые в синфлоресценциях, в них образуется наибольшее число обоеполых цветков, которые в дальнейшем формируют значительно большее число семян и плодов в сравнении с другими двойными зонтиками особи (Knuth, 1898; Reuther, Claßen-Vockhoff, 2010). Образование большего числа обоеполых цветков в двойных зонтиках на побегах предыдущего порядка ветвления у более разветвленных особей компенсируется возможностью формирования многочисленных тычиночных цветков в двойных зонтиках на побегах следующего порядка ветвления.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barboza G.E., Hunziker A.T., Bernardello G., Cocucci A.A., Moscone A.E., Carrizo García C., Fuentes V., Dillon M.O., Bittrich V., Cosa M.T., Subils R., Romanutti A., Arroyo S., Anton A. 2016. Solanaceae. — In: Flowering Plants. Eudicots. 14: 295–357. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_29
- Bawa K.S., Opler P.A. 1975. Dioecism in tropical trees. — *Evolution*. 29 (1): 167–179. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00824.x>
- Bell C.R. 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae. — In: *Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. London. P. 93–108.
- Braak J.P., Kho I.O. 1958. Some observations on the floral biology of the carrot (*Daucus carota* L.). — *Euphytica*. 7 (2): 131–139. <https://doi.org/10.1007/BF00035726>
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Am. Naturalist*. 148 (2): 299–320. <https://doi.org/10.1086/285926>
- [Dem'yanova] Демьянова Е.И. 2000. К изучению антроэкологии и полового полиморфизма у зонтичных лесостепного Зауралья. I. О протерандрии у зонтичных. — *Вестн. Пермского ун-та. Биология*. 2: 53–57.
- Doust J.L. 1980. Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. — *New Phytol.* 85: 265–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04468.x>
- 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>
- Froebe H.A., Ulrich G. 1978. Pseudanthien bei Umbelliferen. — *Beitr. Biol. Pflanzen*. 54: 175–206.
- Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. — *Russ. J. Ecol.* 48 (5): 433–439. <https://doi.org/10.1134/S1067413617050058>
- [Godin, Perkova] Годин В.Н., Перкова Т.В. 2017. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Апиасеae (Московская область). — *Бот. журн.* 102 (1): 35–47. <https://doi.org/10.1134/S0006813617010033>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. 2019. Андромоноэзия у *Aegopodium podagraria* (Апиасеae) в Московской области. — *Вестн. Томского ун-та. Биология*. 45: 47–68. <https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Kellogg E.A. 2015. Reproductive Systems. — In: *Flowering Plants. Monocots*. 13: 93–101. https://doi.org/10.1007/978-3-319-15332-2_10
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd 2. T. 1. Leipzig. 705 S.
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1981. О соотношении структуры соцветий представителей семейств Апиасеae и Umbelliferae. — *Биол. науки*. 3: 65–73.
- [Kuznetsova] Кузнецова Т.В. 1982. Морфология соцветий семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. — Апиасеae Lindl.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 17 с.
- [Kuznetsova, Timonin] Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. 2017. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). М. 183 с.
- Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Karpunina P.V., Oskolski A.A. 2019. Patterns of diversity of floral symmetry in angiosperms: a case study of the order Apiales. — *Symmetry*. 11 (4). Art. n. 473. <https://doi.org/10.3390/sym11040473>
- [Petrova] Петрова С.Е. 2016. Зонтичные (Umbelliferae) Средней России: биоморфологический анализ. М. 280 с.
- [Pimenov, Ostroumova] Пименов М.Г., Остроумова Т.А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. М. 477 с.
- 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. 2018a. Апиасеae. — In: *Flowering Plants. Eudicots*. 15: 9–206. https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_2

- Plunkett G.M., Wen J., Lowry P.P., Mitchell A.D., Henwood M.J., Fiaschi P. 2018b. Araliaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. 15: 413–446.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_4
- Quagliotti L. 1967. Effect of different temperatures on stalk development, flowering habit and sex expression in the carrot *Daucus carota* L. – *Euphytica*. 16 (1): 83–103.
https://doi.org/10.1007/BF00034102
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. – *Plant Div. Evol.* 128 (1–2): 181–220.
https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009
- Schlessman M.A., Barrie F.R. 2004. Protogyny in Apiaceae, subfamily Apioideae: systematic and geographic distributions, associated traits, and evolutionary hypotheses. – *S. African J. Bot.* 70 (3): 475–487.
https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30232-5
- Schlessman M.A., Plunkett G.M., Lowry P.P.II., Lloyd D.G. 2001. Sexual systems of New Caledonian Araliaceae: A preliminary phylogenetic appraisal. – *Edinb. J. Bot.* 58 (2): 221–228.
https://doi.org/10.1017/S0960428601000592
- 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
- [Shishkin] Шишкин Б.К. 1950. Род Бутень – *Chaerophyllum* L. – В кн.: Флора СССР. Т. 16. М., Л. С. 94–117.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York. 937 p.
- Spalik K., Downie S.R. 2001. The utility of morphological characters for inferring phylogeny in Scandiceae subtribe Scandicinae (Apiaceae). – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88 (2): 270–301.
https://doi.org/10.2307/2666227
- [Vasilevich] Васильевич В.И. 1998. Сероольшатники Европейской России. – *Бот. журн.* 83 (8): 28–42.
- 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 Agrobot.* 45 (1–2): 5–24.
https://doi.org/10.5586/aa.1992.001

ANDROMONOECY AND ITS MANIFESTATION IN INFLORESCENCES OF *CHAEROPHYLLUM AROMATICUM* (APIACEAE) IN MOSCOW REGION

V. N. Godin^{a, #}, T. V. Arkhipova^a, and A. N. Tagieva^a

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

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

This article is devoted to the phenomenon of andromonoecy in *Chaerophyllum aromaticum*, a taprooted herbaceous polycarpic plant. The adaptive value of the presence of staminate and perfect flowers on one individual is analysed, as well as changes of their ratio in synflorescence. Two sexual flower types in *C. aromaticum* differ in structural and dimensional characteristics. Staminate flowers demonstrate a complete reduction of gynoeceum, from which only stylopodia remain, functioning as nectaries. The floral unit in this species is an open double umbel, consisting of closed simple umbellets where perfect flowers occupy a marginal position and one perfect flower is located in the centre. Between marginal and central perfect flowers there are numerous staminate flowers. Three types of individuals are distinguished in *C. aromaticum* in accordance with the degree of synflorescence branching. They are: individuals with double umbels on shoots of the 1st and 2nd orders; individuals with double umbels on the shoots of 1st, 2nd, and 3rd orders; individuals with double umbels on the shoots of 1st, 2nd, 3rd, and 4th orders. The share of staminate flowers increases with the transition from terminal double umbels to double umbels on shoots of the 4th order. The participation of staminate flowers in double umbels on shoots of the same order naturally decreases with an increase in the degree of synflorescence branching in *C. aromaticum*.

Keywords: andromonoecy, umbel, flower, synflorescence, Apiaceae, *Chaerophyllum aromaticum*

REFERENCES

- Barboza G.E., Hunziker A.T., Bernardello G., Cocucci A.A., Moscone A.E., Carrizo García C., Fuentes V., Dillon M.O., Bittrich V., Cosa M.T., Subils R., Romanutti A., Arroyo S., Anton A. 2016. Solanaceae. – In: Flowering Plants. Eudicots. 14: 295–357.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_29
- Bawa K.S., Opler P.A. 1975. Dioecism in tropical trees. – *Evolution*. 29 (1): 167–179.
https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1975.tb00824.x
- Bell C.R. 1971. Breeding systems and floral biology of the Umbelliferae. – In: *Biology and Chemistry of the Umbelliferae*. London. P. 93–108.

- Braak J.P., Kho I.O. 1958. Some observations on the floral biology of the carrot (*Daucus carota* L.). — *Euphytica*. 7 (2): 131–139.
<https://doi.org/10.1007/BF00035726>
- Delph L.F., Galloway L.F., Stanton M.L. 1996. Sexual dimorphism in flower size. — *Am. Naturalist*. 148 (2): 299–320.
<https://doi.org/10.1086/285926>
- Dem'yanova E.I. 2000. To the study of anthecology and sexual polymorphism in Umbelliferae forest-steppe Trans-Urals. I. About protandry in Umbelliferae. — *Bulletin Perm University. Biology*. 2: 53–57 (In Russ.).
- Doust J.L. 1980. Floral sex ratios in andromonoecious Umbelliferae. — *New Phytol.* 85: 265–273.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1980.tb04468.x>
- 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>
- Froebe H.A., Ulrich G. 1978. Pseudanthien bei Umbelliferen. — *Beitr. Biol. Pflanzen*. 54: 175–206.
- Godin V.N. 2017. Sexual forms and their ecological correlates of flowering plants in Siberia. — *Russ. J. Ecol.* 48 (5): 433–439.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617050058>
- 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>
- Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 45: 47–68 (In Russ.).
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Kellogg E.A. 2015. Reproductive Systems. — In: *Flowering Plants. Monocots*. 13: 93–101.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-15332-2_10
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd 2. T. 1. Leipzig. 705 S.
- Kuznetzova T.V. 1981. On the ratio of the structure of inflorescences of representatives of the families Araliaceae and Umbelliferae. — *Biologicheskije nauki*. 3: 65–73 (In Russ.).
- Kuznetzova T.V. 1982. Morfologiya sotsvetiy semeystva zontichnykh Umbelliferae Juss. — *Apiaceae Lindl.* [The morphology of inflorescences in 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.).
- Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Karpunina P.V., Oskolski A.A. 2019. Patterns of diversity of floral symmetry in angiosperms: a case study of the order Apiales. — *Symmetry*. 11 (4). Art. n. 473.
<https://doi.org/10.3390/sym11040473>
- Petrova S.E. 2016. Umbelliferae of Central Russia: biomorphological analysis. Moscow. 272 p. (In Russ.).
- Pimenov M.G., Ostroumova T.A. 2012. Umbelliferae of Russia. Moscow. 477 p. (In Russ.).
- 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. 2018a. Apiaceae. — In: *Flowering Plants. Eudicots*. 15: 9–206.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_2
- Plunkett G.M., Wen J., Lowry P.P., Mitchell A.D., Henwood M.J., Fiaschi P. 2018b. Araliaceae. — In: *Flowering Plants. Eudicots*. 15: 413–446.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-93605-5_4
- Quagliotti L. 1967. Effect of different temperatures on stalk development, flowering habit and sex expression in the carrot *Daucus carota* L. — *Euphytica*. 16 (1): 83–103.
<https://doi.org/10.1007/BF00034102>
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — *Plant Div. Evol.* 128 (1–2): 181–220.
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Schlessman M.A., Barrie F.R. 2004. Protogyny in Apiaceae, subfamily Apioideae: systematic and geographic distributions, associated traits, and evolutionary hypotheses. — *S. African J. Bot.* 70 (3): 475–487.
[https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)30232-5](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)30232-5)
- Schlessman M.A., Plunkett G.M., Lowry P.P.II., Lloyd D.G. 2001. Sexual systems of New Caledonian Araliaceae: A preliminary phylogenetic appraisal. — *Edinb. J. Bot.* 58 (2): 221–228.
<https://doi.org/10.1017/S0960428601000592>
- 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>
- Shishkin B.K. 1950. Genus *Chaerophyllum* L. — In: *Flora URSR*. T. 16. Moscow; Leningrad. P. 94–117 (In Russ.).
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York. 937 p.
- Spalik K., Downie S.R. 2001. The utility of morphological characters for inferring phylogeny in Scandiceae subtribe Scandicinae (Apiaceae). — *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88 (2): 270–301.
<https://doi.org/10.2307/2666227>
- Vasilevich V.I. 1998. White alder forests in European Russia. — *Bot. Zhurn.* 83 (8): 28–42 (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 Agrobot.* 45 (1–2): 5–24.
<https://doi.org/10.5586/aa.1992.001>

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ *PROTOPERIDINIUM LATICEPS* И *P. THULESENSE* (DINOPHYTA: PERIDINIALES) В МОРЯХ ЕВРОПЕЙСКОЙ АРКТИКИ

© 2021 г. А. А. Олейник¹, О. В. Човган^{1,*}

¹ Мурманский морской биологический институт РАН
ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010, Россия

*e-mail: chovgan@mmbi.info

Поступила в редакцию 08.07.2020 г.

После доработки 15.11.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Выявлено два новых для баренцевоморского региона вида динофитовых водорослей — *Protoperidinium laticeps* (Grøntved et Seidenfaden) Balech и *P. thulesense* (Balech) Balech. Первый вид отмечен в юго-западном секторе Баренцева моря, второй — в Баренцевом и Белом морях, а также в юго-западной части Карского. Приводятся подробные данные по морфологии, таксономии, распространению и экологическим особенностям. В результате морфологического исследования стабильно проявляющихся таксономических признаков сделан вывод о конспецифичности обнаруженных видов с описанными ранее из других регионов.

Ключевые слова: фитопланктон, Dinoflagellata, *Protoperidinium laticeps*, *Protoperidinium thulesense*, Баренцево море

DOI: 10.31857/S0006813621040104

Динофитовые водоросли (или динофлагелляты) — один из крупнейших таксонов морского планктона. Представители его занимают доминирующее положение в структуре пелагических экосистем. Из арктических акваторий наиболее полно и детально планктонные динофлагелляты изучены в Баренцевом и прилегающих к нему районах Белого и Карского морей. В обобщающих работах последних лет представлены результаты исследований таксономического состава, пространственного распределения и сезонной динамики динофитовых водорослей в Баренцевом море и на прилегающих акваториях (Plankton morey..., 1997; Okolodkov, 1998; Biological Atlas..., 2000; Pyash et al., 2003; Makarevich, 2007; Makarevich, Druzhkova, 2010). Однако лишь немногие публикации содержат информацию о морфологии отдельных видов и сопровождаются иллюстрациями (Okolodkov, 1993а, б).

В нашей работе приводятся результаты исследований морфологии, таксономии и экологии двух новых для баренцевоморского региона видов панцирных динофлагеллят рода *Protoperidinium* Bergh.

P. laticeps и *P. thulesense* — редкие, а потому слабо изученные морские динофлагелляты; клетки обоих видов имеют в некоторых отношениях не-

обычную, аномальную для рода *Protoperidinium* морфологию теки.

Исследование планктонных сборов из Баренцева моря и прилегающих акваторий выявило присутствие этих видов в регионе и позволило изучить их морфологию, выявить стабильно проявляющиеся признаки, имеющие таксономическое значение. По результатам исследований сделан вывод о конспецифичности ряда изображений, под разными названиями приведенных ранее в литературе по морскому планктону, с указанными видами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проанализированы результаты обработки планктонных проб, отобранных в 2001–2019 гг. в Баренцевом море и на прилегающих акваториях. Материал отбирался батометром и/или сетью с фильтрующим конусом из газа с ячейей 29 мкм, фиксировался раствором формальдегида до конечной концентрации около 1%.

Батометрические пробы объемом 0.5–1.5 л концентрировались способом обратной фильтрации (Sorokin et al., 1975; Dodson, Thomas, 1978; Sukhanova, 1983) через трековые мембранные фильтры с порами 0.95 или 2 мкм.

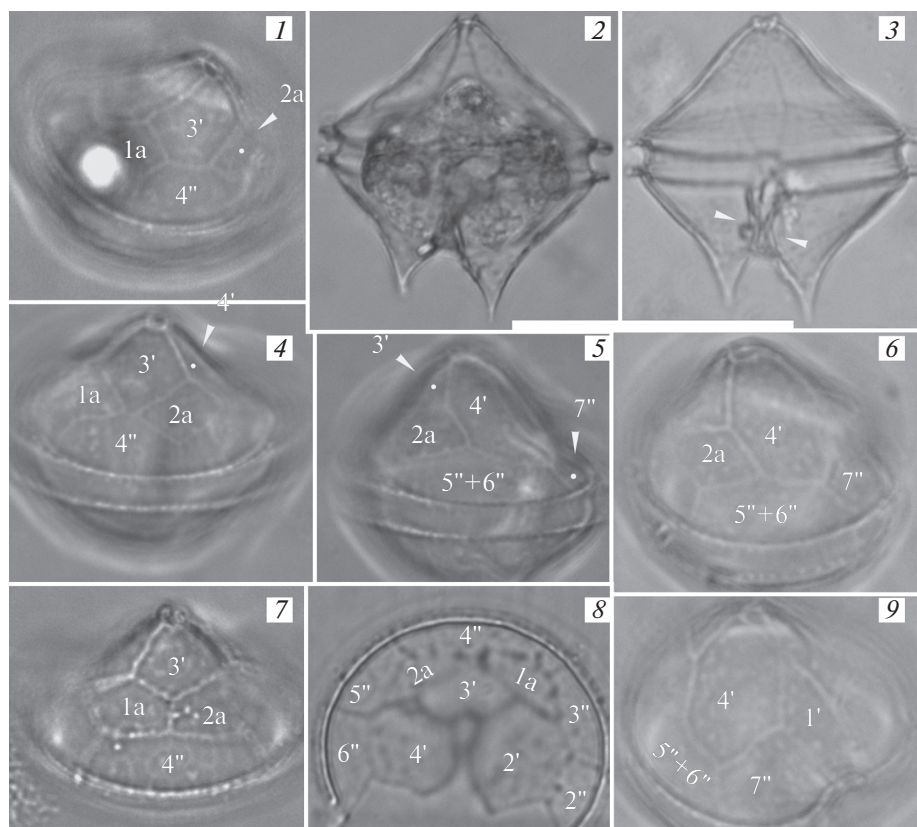


Рис. 1. *Protoperidinium laticeps*, три экземпляра 2014 г. (№ 1 – 1 и 2; № 2 – 4 и 5; № 3 – 7 и 8), и экземпляр 2019 г. (3, 6 и 9): 1, 4, 7 – вид на эпитеку, дорзально; 2, 3 – общий вид, вентрально, стрелки указывают на сужение средней части продольной борозды; 5, 6 – вид на эпитеку, справа; 8 – вид на эпитеку, апикально, пластины 1', 1'' и 7'' отсутствуют; 9 – вид на эпитеку, справа и апикально. Белым шрифтом обозначены текальные пластины (по системе Kofoid). Масштабная линейка 50 мкм – для 2 и 3.

Fig. 1. *Protoperidinium laticeps*, three specimens of 2014 (№ 1 – 1 and 2; № 2 – 4 and 5; № 3 – 7 and 8) and one specimen of 2019 (3, 6, 9): 1, 4, 7 – dorsal view of the epitheca; 2, 3 – general shape, ventral view, arrows point to the narrowing of the middle part of the sulcus; 5, 6 – view of the epitheca, right side; 8 – apical view of the epitheca, 1', 1'' and 7'' plates are absent; 9 – apical view of the epitheca, right side. Thecal plates are marked in white (according to the Kofoid system). Scale bars = 50 µm for 2 and 3.

Микроскопирование выполнено под прямым световым микроскопом, в счетной камере Нажотта высотой 400 мкм, объем 0.04 мл. Для просветления объектов применялся раствор гипохлорита (бытовое средство “Белизна”) с последующим нагреванием (Oleinik, 2014), микрофотографии получены под микроскопом “Микромед-3” камерой ToprCam разрешением 5 Мр.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Protoperidinium laticeps (Grøntved et Seidenfaden) Balech (рис. 1)

Balech, 1974: 54; Hansen, Larsen, 1992: 122, fig. 4.77 d, e; Bérard-Therriault et al., 1999: 181, fig. 104 a, b, d, e, g. ≡ *Peridinium laticeps* Grøntved et Seidenfaden, 1938: 188, fig. 63.

= *Peridinium consimilis* Abé, 1981: 316, fig. 42 (276–281). ≡ *Protoperidinium consimile* Balech, 1994: 64, 78.

Peridinium conicum f. *Asamushi* auct. non Abé: Gran, Braarud, 1935, 1(5): 380, fig. 57 a, b, c.

Симметричные клетки среднего размера: ширина (транспедиаметр) обычно 45–46 (до 53) мкм, общая длина (включая антапикальные рога) 52–55 (до 61) мкм.

Эпитека и гипотека одного размера; поясок выемчатый, немного восходящий (примерно на треть–половину своей ширины), с широкой ребристой перепонкой, (рис. 1, 2, 3). Продольная борозда имеет характерное сужение в своей средней части (рис. 1, 3).

Эпитека с боков (вентральный вид) плавно вогнута; в проекции сбоку контур эпитеки на дорзальной стороне ровный, на вентральной – заметно вогнутый, так что эпитека кажется немного

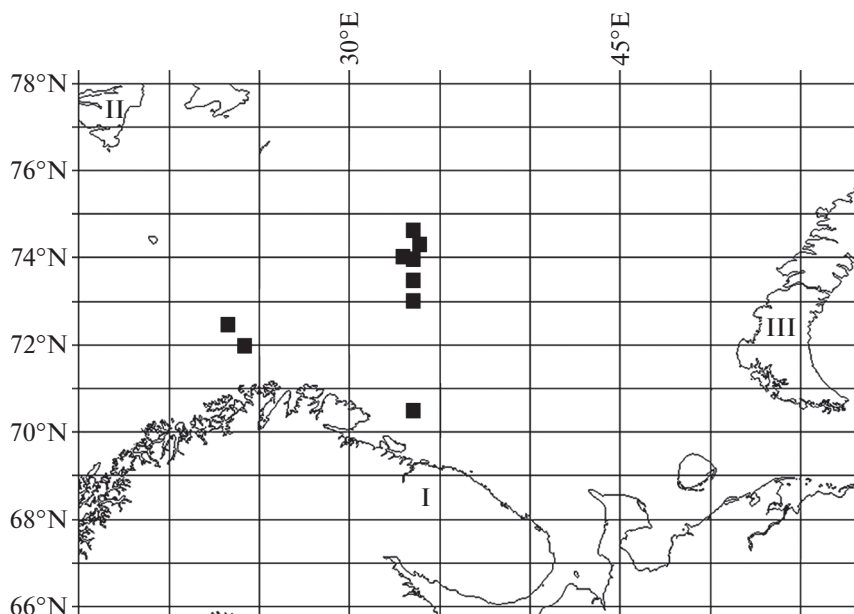


Рис. 2. Положение находок *Protoperidinium laticeps* в Баренцевом море. Римскими цифрами помечены Кольский п-ов (I), архипелаги Шпицберген (II) и Новая Земля (III).

Fig. 2. Locations of *Protoperidinium laticeps* records in the Barents Sea. The Roman numerals are for Kola Peninsula (I), Svalbard (II) and Novaya Zemlya (III).

смещенной дорзально и расширенной в своей дистальной части, формируя подобие рога (рис. 1, 5).

Апикальный поровый комплекс (пластины Po+X) крупный, хорошо виден с вентральной стороны, длиной около 7 мкм (рис. 1, 9). В апикальном ряду 4 пластины, 1' – ortho. В надпоясковом ряду, как правило, шесть пластин, из которых предпоследняя образована слиянием 5" и 6"; эта крупная пластина своим верхним краем граничит с 2a и 4' (рис. 1, 5, 6, 9). Нормальное для представителей подрода *Archaeoperidinium* (Jørgensen) Valech число пресингуляров – семь пластин – отмечено только у одного экземпляра: 5" и 6" разделены швом, 5" граничит с 2a и 4', а 6" – только с 4' (рис. 1, 7, 8).

Интеркалярных пластин эпитеки две; отмечены все вариации их взаимного расположения (по системе Lefèvre) – от conjunctum (рис. 1, 1) через contactum (рис. 1, 4) к remotum (рис. 1, 7), последний вариант отмечен только у одного экземпляра.

Табуляция теки: Po, X, 4', 2a, 6" или 7", ?c, ?s, 5", 2"".

Таким образом, изученный материал из Баренцева моря характеризуется эпитекой с двумя, в разной мере обособленными, интеркалярными пластинами, шестью (за одним исключением) пресингулярными пластинами, заметно вздутой (расширенной в проекции) дистальной частью эпитеки и “сомкнутой” (сильно сжатой) в средней части сулькальной бороздой. Морфология этих экземпляров полностью соответствует пер-

вописанию *Peridinium consimilis* (Abé, 1981). Кроме того, имеется несомненное сходство между нашим материалом и экземплярами, идентифицированными как “*Peridinium conicum* f. *Asamushi* Abé” (Gran, Braarud, 1935). Очевидно, что во всех трех случаях исследован один вид, обнаруживающий сочетание характерных признаков морфологии теки. При этом имеется 3 варианта табуляции эпитеки:

– 6"/conjunctum+contactum (изображения Abé и большая часть нашего материала), пластины 1a и 2a четырехугольные ромбические;

– 6"/remotum (изображения Gran и Braarud), 1a и 2a пятиугольные;

– 7"/remotum (один экземпляр из нашего материала), 1a и 2a пятиугольные.

Эти данные указывают на нестабильность взаимного расположения и формы интеркалярных пластин и, следовательно, на неприемлемость этих признаков в качестве таксономических для данного вида.

Следует считать подтвержденным предположение о конспецифичности *P. consimilis* Abé и экземпляров *P. conicum* f. *Asamushi* sensu Gran et Braarud с ранее описанным *Peridinium laticeps* Grøntved et Seidenfaden (\equiv *Protoperidinium laticeps* Valech), так как указывалось, что различия касаются только взаимного расположения интеркалярных пластин (Valech et al., 1984; Valech, 1994). Поскольку типовой материал *Peridinium laticeps* нами не исследован, следуем мнению указанных

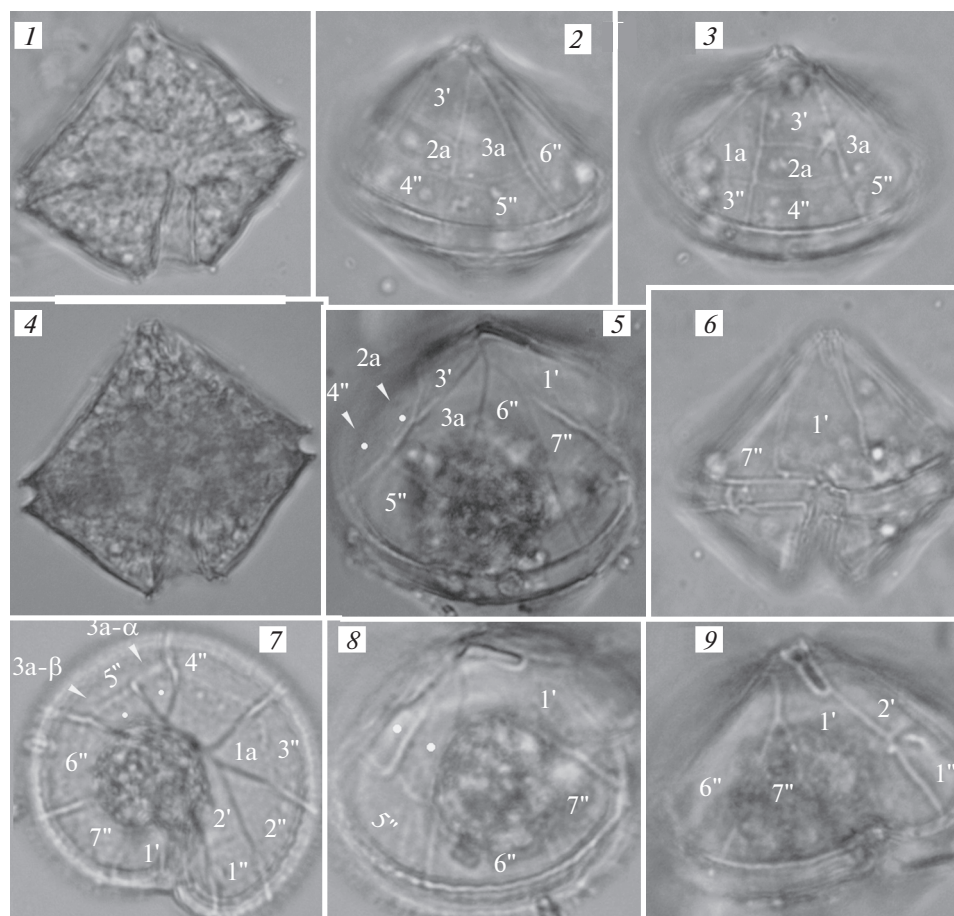


Рис. 3. *Protoperidinium thulesense*, три экземпляра 2019 г. (№ 1 – 1, 2, 3 и 6; № 2 – 4 и 5; № 3 – 7, 8 и 9): 1, 4 – общий вид, вентрально; 7 – вид на эпитеку, апикально, пластина 3а разделена (3а-α и 3а-β, стрелки); 8 – вид на эпитеку, справа; 2, 5 – вид на эпитеку, справа, пластина 3а цельная; 3 – вид на эпитеку, дорзально; 6, 9 – вид на пластины 7'' и 1', вентрально. Белым шрифтом обозначены текальные пластины (по системе Kofoid). Масштабная линейка 50 мкм – для 1 и 4.

Fig. 3. *Protoperidinium thulesense*, three specimens of 2019 (№ 1 – 1, 2, 3 and 6; № 2 – 4 and 5; № 3 – 7, 8 and 9): 1, 4 – general shape, ventral view; 7 – apical view of the epitheca, 3a plate is separated (3a-α and 3a-β, arrows); 8 – view of the epitheca, right side; 2, 5 – view of the epitheca, right side, undivided 3a plate; 3 – dorsal view of the epitheca; 6, 9 – ventral view of the 7'' and 1' plates. Thecal plates are marked in white (according to the Kofoid system). Scale bars = 50 μm for 1 and 2.

авторов, обозначая наши экземпляры из Баренцева моря, материал Abé и материал Gran et Braarud как *Protoperidinium laticeps* Balech; название *P. consimilis* приводится как младший синоним.

Вид найден 7–9.06.2014 и 21.06.2019 в юго-западном секторе Баренцева моря (рис. 2). Ранее вид предварительно характеризовался как борельный (Okolodkov, 2000). Находки в Японском (Abé, 1981) и Баренцевом морях не противоречат такой характеристике.

Максимальная отмеченная плотность – 98 кл./л. Находки большей частью локализованы в верхнем (до 30 м) слое пелагиали при солености 34.45–35.05 ‰ и температуре 4–7°C. Однократно отмечен на горизонте 300 м (35.10 ‰, 5°C).

Protoperidinium thulesense (Balech) Balech (рис. 3).

Balech, 1973: 27; Balech, 1974: 61, fig. 5.1; Dodge, 1982: 202, fig. 23.L–N; Balech, 1988: 105, pl. 39, fig. 1–5; Konovalova, 1998: 233, fig. 54.4; Matsuoka et al., 2006: 632, fig. 1–13. ≡ *Peridinium thulesense* Balech, 1958: 92, pl. 6, fig. 152–160.

= *Peridinium conicum* f. *islandica* Braarud, 1935: 108, fig. 27; Schiller, 1937: 520, fig. 608; Kiselev, 1950: 196, fig. 327. ≡ *Peridinium sympholis* Hermosilla et Balech, 1969: 9, fig. 1–13.

Peridinium deficiens auct. non Meunier: Wołoszyńska, 1928: 266, fig. 1–8 (n. v., sec. descr. Schiller, 1937: fig. 267); Schiller, 1937: 266, fig. 267; Kiselev, 1950: 206, fig. 349; Abé, 1981: 374, fig. 56 (382–387).

Protoperidinium deficiens auct. non Balech: Konovalova, 1998: 232, fig. 54.3.

Клетки мелкие или среднего размера: ширина (трансдиаметр) 42–59 мкм, общая длина 44–

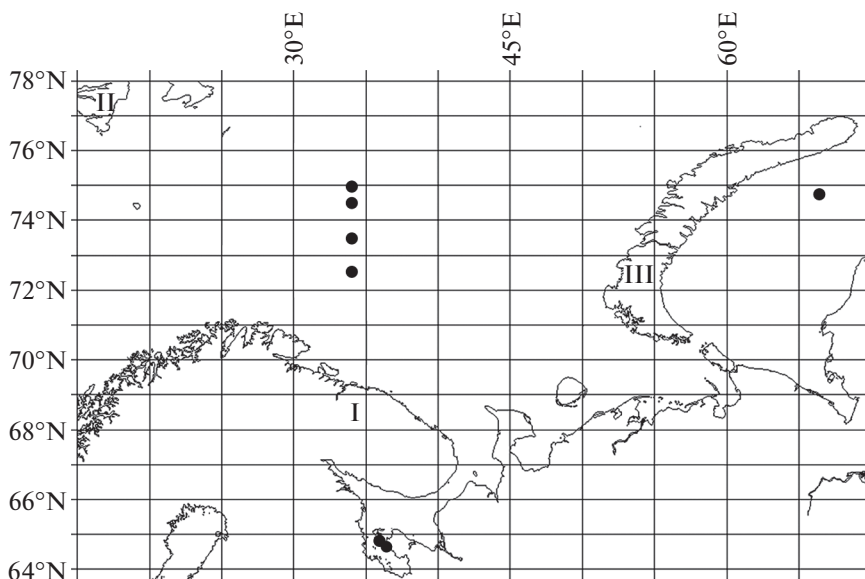


Рис. 4. Положение находок *Protoperidinium thulesense* в Баренцевом море и прилегающих акваториях. Римскими цифрами помечены Кольский п-ов (I), архипелаги Шпицберген (II) и Новая Земля (III).

Fig. 4. Locations of *Protoperidinium thulesense* records in the Barents Sea and adjacent waters. The Roman numerals are for Kola Peninsula (I), Svalbard (II) and Novaya Zemlya (III).

59 мкм. Экземпляры №№ 1, 2 и 3, изображенные на рис. 3, имеют равные ширину и длину, соответственно, 57, 59 и 47 мкм.

Контур клетки в плоскости фронтального сечения представляет собой пятиугольник – асимметричный ромб со “срезанным” углом на месте дистальной части гипотеки; края эпитеки и гипотеки заметно, на 2–3 мкм, выступают над пояском, так что общая ширина клетки, измеренная по краю эпитеки, больше на 4–6 мкм, чем трансдиаметр. Линия правой стороны эпитеки вогнутая и выглядит протяженнее выпуклой левой стороны, (рис. 3, 1, 4). В плоскости пояскового сечения профиль эпитеки также заметно асимметричен (рис. 3, 7). Эпитека одного размера с гипотекой или чуть выше.

Поясок слегка восходящий (примерно на половину своей ширины), сильно выемчатый, окаймлен неширокой перепонкой, хорошо видимой только в апикальной проекции (рис. 3, 6).

Продольная борозда очень глубокая, расширяясь, простирается на дорзальную часть антапекса и образует вдоль себя килеватый валик с перепонкой. В плоскости фронтального сечения валик выглядит как два латеральных рога, разделенных бороздой (рис. 3, 6), а перепонка имитирует маленькие шипы (рис. 3, 1, 4).

Апикальный поровый комплекс (пластины Ro+X) крупный, длиной 9.0–9.5 мкм (рис. 3, 8).

В апикальном ряду три пластины; 1' необычной треугольной формы, сильно вдавленная меридионально, простирается на правую часть апи-

кальной области – на место отсутствующей 4' – и непосредственно примыкает к 3'. Своим правым краем 1' граничит с 7", 6" и 3а, левым – с 2' и 1" (рис. 3, 5, 9). Формально первая апикальная пластина 1' рага.

В надпоясковом ряду семь пластин; 7" образует узкий длинный апофиз, вклинивающийся между пояском и пластиной 1' (рис. 3, 6).

Интеркалярных пластин эпитеки три (рис. 3, 2, 3, 5), дорзальная табуляция neutra или quadra; 2а четырехугольная, меридионально вдавленная, аналогично пластине 1' (рис. 3, 5), так что ее границы – верхняя (с 3') и/или нижняя (с 4") – в большинстве ракурсов выглядят дугобразно изогнутыми. Отмечена необычная вариация – деление пластины 2а меридиональным швом на две, 2а-α и 2а-β (рис. 3, 7, 8).

Табуляция теки: Po, X, 3', 3а или 4а, 7", ?с, ?s, 5", 2".

Сравнение нашего материала, экземпляров “*Peridinium deficiens* Meunier” (Schiller, 1937; Kiselev, 1950; Abé, 1981), “*Prot. deficiens* Balech” (Kononova, 1998) с первоописаниями *P. thulesense* и *P. sympholis* показало их конспецифичность, поэтому все упомянутые экземпляры, следуя Balech (1973), обозначены как *Protoperidinium thulesense*; название *Prot. sympholis* приводится как младший синоним.

Вид найден в Баренцевом (20–21.06.2019), Белом (9.07.2005) и Карском (3.08.2012) морях (рис. 4).

Ранее ареал *P. thulesense*, включая находки *P. conicum* f. *islandica* sensu Braarud и *P. deficiens*

sensu Wołoszyńska, охарактеризован как биполярный (Okolodkov, 1996). Находки вида в бореальной зоне Пацифики (Abé, 1981; Konovalova, 1998; Matsuoka, 2006) и в баренцевоморском регионе (приведенные нами) заметно расширяют область распространения вида, не меняя географической характеристики по существу.

В Баренцевом море вид найден в верхнем (до 30 м) слое пелагиали, максимальная плотность составила 8 кл./л. В Белом море вид найден в пробах из верхнего 3-метрового слоя, максимальная плотность — 40 кл./л. В Карском море найден однократно, на горизонте 18 м при плотности 2 кл./л.

Гидрологические условия в местах находок вида сильно варьируют: соленость — от 26 (в Белом море) до 34.95 ‰ (в Баренцевом), температура — от 1.3 (в Баренцевом море) до 10°C (в Белом).

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания № госрегистрации АААА-А17-117052310083-5 (23.05.2017) № ГЗ 0228-2019-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abé T.H. 1981. Studies on the family Peridiniidae. An unfinished monograph of the armoured Dinoflagellata. — In: Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. Special Publication Series. Vol. 6. Kyoto: 1–409. <https://doi.org/10.5134/176462>
- Balech E. 1958. Plancton de la Campaña Antártica Argentina 1954–1955. — Physis. 21 (60): 75–108.
- Balech E. 1973. Segunda contribución al conocimiento del microplankton del mar de Bellingshausen. — In: Contrib. Inst. Antarct. Argentino. 107. Buenos Aires. P. 1–63.
- Balech E. 1974. El genero “*Protoperidinium*” Bergh, 1881 (“*Peridinium*” Ehrenberg, 1831, partim). — In: Rev. Mus. Argent. de ciencias naturales “Bernadino Rivadavia” e Instit. nacional de invest. de las ciencias nat. Hidrobiología. 4 (1). Buenos Aires. P. 1–79.
- Balech E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental — In: Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr. 1. Madrid. P. 1–310.
- Balech E. 1994. Contribución a la taxonomía y nomenclatura del género *Protoperidinium* (Dinoflagellata). — In: Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Hidrobiología. 7 (4): 61–80.
- Balech E., Akselman R., Benavides H.R., Negri R.M. 1984. Suplemento a “Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental”. — In: Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata. 4. P. 5–20.
- Bérard-Therriault L. Poulin M., Bossé L. 1999. Guide d’identification du phytoplancton marin de l’estuaire et du Golfe du Saint-Laurent: incluant également certains protozoaires. — In: Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat. 128. Ottawa. P. 1–387.
- [Biologicheskii] Биологический атлас морей Арктики 2000: планктон Баренцева и Карского морей. 2000. НОАА. США. 365 с.
- Braarud T. 1935. The “Øst” expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth (including some qualitative data from the Arctic in 1930). — In: Hvalrådets Skrifter. Scientific results of marine biological research, 10. Oslo. P. 1–173.
- Dodge J.D. 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. London. 303 p.
- Dodson A.N., Thomas W.H. 1978. Reverse filtration. — In: Phytoplankton manual. UNESCO, Paris. P. 104–107.
- Gran H.H., Braarud T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). — J. Biol. Board Canada. 1 (5): 279–467.
- Grøntved J., Seidenfaden G. 1938. The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Gothab Expedition 1928. — In: Meddel. Grøn. Komm. Vidensk. Unders. Grøn. 82 (5). København. P. 1–335.
- Hansen G., Larsen J. 1992. Dinoflagellater i danske farvande. — In: Plankton i de indre danske farvande (Havforskning fra Miljøstyrelsen. 11). København. P. 45–155.
- Hermosilla J., Balech E. 1969. Un interesante “*Peridinium*” de tabulación anormal. — Neotropica. 15 (46): 9–13.
- [I’yash] Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. 2003. Фитопланктон Белого моря. М. 168 с.
- [Kiselev] Киселев И.А. 1950. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. М., Л. 280 с.
- [Konovalova] Коновалова Г.В. 1998. Динофлагеллаты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток. 300 с.
- [Makarevich et al.] Макаревич П.П., Дружкова Е.И. 2010. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов-на-Дону. 280 с.
- [Makarevich] Макаревич П.П. 2007. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М. 223 с.
- Matsuoka K., Kawami H., Fujii R.H., Iwataki M. 2006. Further examination of the cyst-theca relationship of *Protoperidinium thulesense* (Peridinales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brown cysts. — Phycologia. 45 (6): 632–641. <https://doi.org/10.2216/05-42.1>
- Okolodkov Y.B. 1993a. Dinoflagellates from Norwegian, Greenland and Barents Seas, and Faroe-Shetland Islands area collected in the cruise of the r/v “Oceania”, in June–July 1991. — Polish Polar Res. 14 (1): 9–24.
- Okolodkov Y.B. 1993b. Armoured dinoflagellates from the Norwegian, Greenland and Barents seas collected on the cruise of the RV Oceania in August 1992. — Polish Polar Res. 14 (4): 321–330.
- Okolodkov Y.B. 1996. Biogeography of Arctic-boreal and bipolar dinoflagellates. — Бот. журн. 81 (9): 18–30.

- [Okolodkov] Околотков Ю.Б. 2000. Динофлагеллаты (Dinophyceae) морей евразийской Арктики: Дис. ... докт. биол. наук. СПб. 363 с.
- [Oleinik] Олейник А.А. 2014. Новые динофлагеллаты (Dinophyceae) планктона Баренцева моря. — Бот. журн. 99 (7): 756–765.
- [Plankton] Планктон морей Западной Арктики. 1997. Апатиты. 352 с.
- Schiller J. 1937. Dinoflagellatae (Peridineae). Teil 2. Leipzig. 590 p.
- [Sorokin et al.] Сорокин Ю.И., Суханова И.Н., Коновалова Г.В., Павельева Е.Б. 1975. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. — В сб.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии АН СССР. Т. 102. С. 108–122.
- [Sukhanova] Суханова И.Н. 1983. Концентрирование фитопланктона в пробе. — в сб.: Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М. С. 97–108.
- Wołoszyńska J. 1928. Dinoflagellatae polskiego Bałtyku i błot nad Piaśnica (Dinoflagellatae der Polonischen Ostsee sowie der an Piaśnica gelegenen Sumpfe). — Arch. Hydrobiol. i Rybactwa. 3 (3–4): 153–278.

FIRST RECORDS OF *PROTOPERIDINIUM LATICEPS* AND *P. THULESENSE* (DINOPHYTA: PERIDINIALES) IN THE EUROPEAN ARCTIC SEAS

A. A. Oleinik^a and O. V. Chovgan^{a, #}

^a Murmansk Marine Biological Institute of RAS
Vladimirskaia Str., 17, Murmansk, 183010, Russia

[#]e-mail: chovgan@mmbi.info

Protoperidinium laticeps (Grøntved et Seidenfaden 1938) Balech and *P. thulesense* (Balech) Balech were recorded for the first time in the Barents Sea. *P. laticeps* was found in the southwestern Barents Sea in June 2014 and 2019. Cells were observed from the surface to a depth of 300 m, with the maximum abundance (98 cells/l) in the uppermost 30 m. Cell measurements of *P. laticeps* were transdiameter 45–46 μm, total length 52–55 μm. The plate 1' is ortho; 5" and 6" plates are mostly fused into one. Plate formula: Po, X, 4', 2a, 6" or 7", ?c, ?s, 5"', 2'''. *P. thulesense* was found in the Barents and White seas, as well as in the southwestern Kara Sea. Cells were first observed in July 2005 in Onega Bay in the White Sea. The species inhabited the upper layers of the pelagic zone, with a maximum abundance of 40 cells/l. Cells varied widely in size: transdiameter 42–59 μm, total length 44–59 μm. Plate 1' is para, 2a is neutra or quadra; plate 3a can be split into two. Plate formula: Po, X, 3', 3a or 4a, 7", ?c, ?s, 5"', 2'''.

Keywords: microalgae, phytoplankton, Dinoflagellata, *Protoperidinium laticeps*, *Protoperidinium thulesense*, Barents Sea

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment No. 0228-2019-0003 of MMBI RAS.

REFERENCES

- Abé T.H. 1981. Studies on the family Peridiniidae. An unfinished monograph of the armoured Dinoflagellata. — In: Publications of the Seto Marine Biological Laboratory. Special Publication Series. Vol. 6. Kyoto: 1–409. <https://doi.org/10.5134/176462>
- Balech E. 1958. Plancton de la Campaña Antártica Argentina 1954–1955. — Physis. 21 (60): 75–108.
- Balech E. 1973. Segunda contribución al conocimiento del microplankton del mar de Bellingshausen. — In: Contrib. Inst. Antarct. Argentino. 107. Buenos Aires. P. 1–63.
- Balech E. 1974. El genero “*Protoperidinium*” Bergh, 1881 (“*Peridinium*” Ehrenberg, 1831, partim). — In: Rev. Mus. Argent. de ciencias naturales “Bernadino Rivadavia” e Instit. nacional de invest. de las ciencias nat. Hidrobiología. 4 (1). Buenos Aires. 1–79.
- Balech E. 1988. Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental — In: Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr. 1. Madrid. P. 1–310.
- Balech E. 1994. Contribución a la taxonomía y nomenclatura del género *Protoperidinium* (Dinoflagellata). — In: Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. Hidrobiología. 7 (4): 61–80.
- Balech E., Akselman R., Benavides H.R., Negri R.M. 1984. Suplemento a “Los dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental”. — In: Rev. Invest. Des. Pesq., INIDEP, Mar del Plata. 4. P. 5–20.
- Bérard-Therriault L., Poulin M., Bossé L. 1999. Guide d’identification du phytoplancton marin de l’estuaire et du Golfe du Saint-Laurent: incluant également certains protozoaires. — In: Publ. spéc. can. sci. halieut. aquat. 128. Ottawa. P. 1–387.
- Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas. 2000. National Oceanographic Data Center / NOAA. USA. 365 p.
- Braarud T. 1935. The “Øst” expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth (including some qualitative data from the Arctic in 1930). — In: Hvalrådets Skrifter. Scientific results of marine biological research, 10. Oslo. 1–173 p.

- Dodge J.D. 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. London. 303 p.
- Dodson A.N., Thomas W.H. 1978. Reverse filtration. — In: Phytoplankton manual. UNESCO, Paris. P. 104–107.
- Gran H.H., Braarud T. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). — J. Biol. Board Can. 1 (5): 279–467.
- Grøntved J., Seidenfaden G. 1938. The phytoplankton of the waters west of Greenland. The Gothab Expedition 1928. — In: Meddel. Grøn. Komm. Vidensk. Unders. Grøn. Vol. 82 (5). København. P. 1–335.
- Hansen G., Larsen J. 1992. Dinoflagellater i danske farvande. — In: Plankton i de indre danske farvande (Havforskning fra Miljøstyrelsen. 11). København. P. 45–155.
- Hermosilla J., Balech E. 1969. Un interesante “Peridinium” de tabulación anormal. — Neotropica. 15 (46): 9–13.
- Il'yash L.V., Zhitina L.S., Fedorov V.D. 2003. Fitoplankton Belogo morya (Phytoplankton of the White Sea). Moscow. 186 p.
- Kiselev I.A. 1950. Pantsyrnye zhgutikonostsy (Dinoflagellata) morei i presnykh vod SSSR [Thecate flagellates (Dinoflagellata) of the seas and freshwater bodies of the USSR]. Moscow, Leningrad. 280 p. (In Russ.).
- Konovalova G.V. 1998. Dinoflagellaty (Dinophyta) dalnevostochnykh morey Rossii i sopredelnykh akvatoriy [Dinoflagellates (Dinophyta) of the Far-Eastern Seas of Russia and Adjacent Areas]. Vladivostok. 300 p. (In Russ.).
- Makarevich P.R. 2007. Planktonnye algotsenozy estuariynykh ekosistem. Barentsevo, Karskoe i Azovskoe morya [Planktonic algocenoses of estuarial ecosystems. Barents, Kara and Azov Seas]. Moscow. 223 p. (In Russ.).
- Makarevich P.R., Druzhkova E.I. 2010. Sezonnye tsiklicheskie protsessy v pribrezhnykh planktonnykh algotsenozakh severnykh morey [Seasonal cyclic processes in coastal planktonic algocenoses of Northern seas]. Rostov-on-Don. 280 p. (In Russ.).
- Matsuoka K., Kawami H., Fujii R.H., Iwataki M. 2006. Further examination of the cyst-theca relationship of *Protoperdinium thulesense* (Peridinales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brown cysts. — Phycologia. 45 (6): 632–641. <https://doi.org/10.2216/05-42.1>
- Okolodkov Y.B. 1993a. Dinoflagellates from Norwegian, Greenland and Barents Seas, and Faroe-Shetland Islands area collected in the cruise of the r/v “Oceania”, in June–July 1991. — Polish Polar Research, 14 (1): 9–24.
- Okolodkov Y.B. 1993b. Armoured dinoflagellates from the Norwegian, Greenland and Barents seas collected on the cruise of the RV Oceania in August 1992. — Polish Polar Res. 14 (4): 321–330.
- Okolodkov Y.B. 1996. Biogeography of Arctic-boreal and bipolar dinoflagellates. — Bot. Zhurn. 81 (9): 18–30.
- Okolodkov Y.B. 2000. Dinoflagellaty (Dinophyta) morei evraziyskoi Arktiki [Dinoflagellates (Dinophyceae) of the Eurasian Arctic seas]: Diss. ... Doct. Sci St. Petersburg. 363 p. (In Russ.).
- Oleinik A.A. 2014. Novye dinoflagellaty (Dinophyceae) planktona Barensteva morya [New dinoflagellates (Dinophyceae) in the plankton of the Barents Sea]. — Bot. Zhurn. 99 (7): 756–765 (In Russ.).
- Plankton morey Zapadnoy Arktiki [Plankton of the seas of the Western Arctic]. 1997. Apatity. 352 p. (In Russ.).
- Schiller J. 1937. Dinoflagellatae (Peridineae). Teil 2. Leipzig. 590 p.
- Sorokin Y.I., Sukhanova I.N., Konovalova G.V., Pavel'yeva E.B. 1975. Pervichnaya produktsiya i fitoplankton raiona ekvatorial'noi divergentsii v vostochnoi chasti Tihogo okeana [Primary production and phytoplankton in the area of equatorial divergence in the eastern part of the Pacific Ocean]. — In: Trudy Inst. Okeanol. Vol. 102. P. 108–122 (In Russ.).
- Suhanova I.N. 1983. Kontsentrirvaniye fitoplanktona v probe [Concentration of phytoplankton in the sample]. — In: Sovremennyye metody kolichestvennoi otsenki raspredeleniya morskogo planktona. Moscow. P. 97–108 (In Russ.).
- Wołoszyńska J. 1928. Dinoflagellatae polskiego Bałtyku i błot nad Piaśnica (Dinoflagellatae der Polonischen Ostsee sowie der an Piaśnica gelegenen Sumpfe). — Arch. Hydrobiol. i Rybactwa. 3 (3–4): 153–278.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

НОВЫЕ НАХОДКИ ПАПОРОТНИКОВ НА КАВКАЗЕ

© 2021 г. И. Н. Тимухин^{1,*}, А. И. Шмаков^{2,**}, Б. С. Туниев^{1,***}

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

² Южно-Сибирский ботанический сад, Алтайский государственный университет
ул. Ленина, 61, Барнаул, 656099, Россия

*e-mail: timukhin77@mail.ru

**e-mail: ssbgbot@mail.ru

***e-mail: btuniyev@mail.ru

Поступила в редакцию 31.10.2020 г.

После доработки 05.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

Новые места произрастания на Кавказе указаны для 11 видов и 1 нотовида: *Polypodium interjectum* Shivas, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Thelypteris palustris* Schott, *Asplenium hermanni-christi* Fomin, *A. woronowii* H. Christ, *Cystopteris dickieana* R. Sim., *Dryopteris caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, *D. liliana* Gollts., *Polystichum woronowii* Fomin, *Woodsia alpina* (Bolton) Gray, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Polystichum* × *illyricum* (Berd.) Hahne. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Сочинского национального парка (SNP). Для каждого вида приводятся сведения о местонахождении.

Ключевые слова: папоротники, новые находки, Кавказ

DOI: 10.31857/S000681362104013X

Экспедиционные исследования 1988–2020 гг. флоры различных районов Кавказского перешейка сотрудниками Сочинского национального парка (СНП), а также обработка гербария Сочинского национального парка (SNP) позволили выявить ранее не известные места произрастания 11 видов и 1 нотовида. Собранные гербарные материалы хранятся в SNP. Номенклатура, за редким исключением, указана в соответствии с Конспектом флоры Кавказа (*Caucasian flora conspectus*, 2003).

Сем. Polypodiaceae

Polypodium interjectum Shivas — многоножка промежуточная. Распространение вида на Кавказе остается малоизученным, о чем свидетельствует отсутствие данных о встречаемости вида по флористическим районам в Конспекте флоры Кавказа (*Caucasian flora conspectus*, 2003), нет конкретизации локалитетов и у А.С. Зернова (Zernov, 2006; 2013). В этой связи мы сочли важным перечислить документированные находки: Лазаревский р-н Сочи, СНП, бассейн р. Аше, ущ. р. Чигишепс, 11.IV.2018, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.; Республика Южная Осетия, Юго-Осетинский заповедник, бассейн р. Малая Лиахви, окр. кордона Ацрисхеви, 19–21.VI.2014, Тимухин И.Н.; Адлерский р-н Сочи, Кавказский заповед-

ник, бассейн р. Ачипсе, устье р. Ассара, широколиственный лес, на дереве, 02.III.1982, Лебедева А.А.; Лазаревский р-н Сочи, СНП, Макопсинское участковое лесничество, бассейн р. Джималта, 07.IV.2007, Тимухин И.Н.; Краснодарский край, Джубгское л-во, Дефановское участковое л-во, Главный Кавказский хребет, Шабановский перевал, дубняк дуба скального, на камнях, 03.VI.2013, Шевченко И.А.; Хостинский р-н Сочи, Кавказский заповедник, Тисо-самшитовая роща, северная граница, 01.IV.2004, Тимухин И.Н.; Лазаревский р-н Сочи, окр. пос. Лазаревское, СНП, ущ. Крабовое, 11.IV.2008, Тимухин И.Н.

Сем. Thelypteridaceae

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt — фегоптерис связывающий. В Конспекте флоры Кавказа (*Caucasian flora conspectus*, 2003) для Западного Закавказья Туапсе-Адлерский флористический район не указывается. Вид редко встречается в букняках среднегорий в бассейне р. Мзымта на востоке и по субальпийским букнякам и полянам Черноморской цепи на западе Сочинского национального парка: Лазаревский район Сочи, СНП, Главный Кавказский хребет, г. Хакудж, буковый лес, 01.VI.2013, Тимухин И.Н.; там же, 06.VI.2004 и 08.VI.2004, Тимухин И.Н.; там же, на скалах, 26.V.2013, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.; Лазарев-

ский район Сочи, СНП, Главный Кавказский хребет, г. Бекешей, 05.VI.2004, Тимухин И.Н.; Лазаревский район Сочи, СНП, Главный Кавказский хребет, субальпийский пояс г. Лысая, 03.VIII.2006, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.; Лазаревский район Сочи, СНП, Главный Кавказский хребет, г. Семиглавая, 16.V.2006, Туниев Б.С., Тимухин И.Н.; Адлерский р-н Сочи, СНП, отрог г. Ачишхо, окр. с. Эсто-Садок, 27.VI.1995, Солодько А.С.; Адлерский р-н Сочи, СНП, среднее течение р. Мзымта, сев. склон г. Аибга, 20.VII.2005, Зернов А.С.; Адлерский р-н Сочи, окр. корд. Пслух, 08.VII.2004, Тимухин И.Н.; Адлерский р-н Сочи, Кавказский заповедник, оз. Кардывач, 05.VII.1988, Туниев Б.С.

Thelypteris palustris Schott – телиптерис болотный. В окр. Сочи был известен в низовьях рр. Сочи и Мзымта, где исчез в связи с трансформацией биотопов в городскую инфраструктуру. За последние 10 лет несколькими находками вновь подтверждено произрастание вида в регионе: Лазаревский район Сочи, СНП, ущ. р. Шуюк, под ЛЭП, 19.VII.2019, Туниев Б.С., Алиев Х.У., Тимухин И.Н.; Адлерский район Сочи, СНП, левый борт р. Пслух, 04.VIII.2003, Красникова Е.А.; Лазаревский район Сочи, СНП, верховье р. Чемитоквадже, 23.VIII.2018, Туниев Б.С., Тимухин И.Н.; Адлерский район Сочи, СНП, Весёловское участковое л-во, кв. 58, лесопарк над пос. Весёлое, в болотце, 16.VI.2020, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.

Сем. Aspleniaceae

Asplenium hermanni-christi Fomin – костенец Германа Христа. Узколокальный эндемик Абхазии, описанный с древней Бзыбской крепости в с. Калдахвара (ныне с. Бзыпта) (Kolakovsky, 1980; Kolakovsky, Askerov, 1981; Caucasian flora conspectus, 2003), где и сейчас встречается совместно с *A. ruta-muraria* L. и *A. trichomanes* L. (Абхазия, Гудаутский р-н, Бзыбская крепость, 14.IX.2012, Тимухин И.Н.).

Две новые находки вида расширяют сведения об ареале: первая – в 100 км к востоку от *locus classicus* в ущелье р. Маджарка (Абхазия Гулрыпшский район, ущ. р. Маджарка, скалы, не доезжая до поворота на бывшую усадьбу Ю.Н. Воронова “Ясочку”, 24.V.2018, Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Тания И.В., Адзинба З.И.), вторая – в 5–7 км к северу от Бзыбской крепости в ущелье р. Бзыбь (Абхазия, Гудаутский район, правый берег р. Бзыбь, на скалах у Ричинского шоссе, 18.IV.2016, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.).

Asplenium woronowii H. Christ – костенец Воронова. Эндемик западной половины Кавказского перешейка. Несмотря на указание вида для территории Сочи (Zernov, 2013), конкретизации мест находок этого редкого вида немногочисленны

(Timukhin, Tuniyev, 2017) и каждая документированная находка представляет интерес. В Конспекте флоры Кавказа (Caucasian flora conspectus, 2003) для Западного Закавказья Туапсе-Адлерский флористический р-н не указан. Наши находки охватывают различные районы Большого Кавказа: Сочи, Адлерский р-н, СНП, г. Аишхо-I, осыпь в субальпийском поясе, 03.VII.2004, Тимухин И.Н.; Краснодарский край, Мостовской р-н, Кавказский заповедник, Восточный отдел, г. Ятыргварта, VII.1986, Туниев Б.С.; Южная Осетия, Дзаузский район, окр. с. Синагур, 18.VI.2015, Тимухин И.Н.

Сем. Dryopteridaceae

Cystopteris dickieana R. Sim. – пузырник Дикки. Впервые приводится для Центрального, Западного Кавказа и Западного Закавказья (Сочи, Адлерский р-н, верховья р. Мзымта, окр. оз. Кардывач, 05.VII.1988, Туниев Б.С.; Сочи, Лазаревский р-н, СНП, Главный Кавказский хребет, г. Грачев Венец, на склонах с/з экспозиции, в трещинах скал, 08.VI.2004, Тимухин И.Н.; Чечено-Ингушская АССР, Советский р-н, р. Чанты-Аргун, окр. с. Итум-Кале, 28.V.1988, Туниев Б.С.). Помимо перечисленных локалитетов, подтверждено произрастание вида в Мегри-Зангезурском р-не, для которого указывалась редкость вида (Gabrieljan, Greuter, 1984): Армения, Сюникская обл., Капанский р-н, Мегринский хр., 07.V.2012, Тимухин И.Н.

Polystichum × illyricum (Berd.) Nahne – многорядник иллирийский. Впервые найден в Западном Закавказье (Лазаревский район Сочи, СНП, бассейн р. Аше, руч. Чигишепс, 15.IV.1994, А.С. Солодько). Примечательно, что этот естественный нотовид найден в широколиственном дубово-каштановом лесу на высоте около 250 м над ур. м., где один из родительских видов, *P. aculeatum* (L.) Roth, довольно обычен в тенистых увлажненных местах вдоль ручья, тогда как второй родительский вид, *P. lonchitis* (L.) Roth., известен на значительном удалении, локально со склона северо-западной экспозиции скального массива Хожаш (1544 м над ур. м.) Главного Кавказского хребта (Timukhin, 2005).

Polystichum woronowii Fomin – многорядник Воронова. В Конспекте флоры Кавказа (Caucasian flora conspectus, 2003) для Западного Закавказья Пшадско-Джубгинский флористический район не указывается. Впервые приводится для этого р-на: Джубгское л-во, Ольгинское участковое л-во, р. Псебе, грабовый букняк, 27.VII.2012, Шевченко И.А.

Dryopteris caucasica (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley – щитовник кавказский. Не всеми исследователями признаваемый вид, синонимизируе-

мый с *D. filix-mas* (L.) Schott (Caucasian flora conspectus, 2003). Ареалом таксона указан Западный Кавказ (Zernov, 2006; 2013). В этой связи представляют интерес экземпляры, собранные в верховьях рр. Самур и Симбирисхеви в Дагестане (Восточный Кавказ), как и растения с Западного Кавказа, встречающиеся главным образом в среднем и верхнем поясах гор, тогда как *D. filix-mas* преимущественно растет в предгорном поясе (Лазаревский р-н Сочи, Кавказский заповедник, бассейн р. Шахе, окр. корд. Бабук-Аул, 28.IX.1973, 30.IX.1973, Мордак Е.В.; Фишт-Оштенский горный массив, 07.VII.2000, Тимухин И.Н.; Адлерский р-н Сочи, Кавказский заповедник, оз. Кардывач, 05.VII.1988, Туниев Б.С.; Республика Абхазия, Ричинский реликтовый национальный парк, Юпшарское ущ., у скал, 19.IV.2016, Тимухин И.Н., Туниев Б.С.; Республика Дагестан, Бежтинский р-н, верховье р. Симбирисхеви, подъем на пер. Мушак, 29.VI.2018, Туниев Б.С.; Республика Дагестан, Рутульский р-н, верховье р. Самур, окр. с. Кальял, 19.VIII.2016, Тимухин И.Н.; Лазаревский р-н Сочи, СНП, г. Аутль, подножие восточного склона, 10.VII.2000, Тимухин И.Н.; Горячеключевское л-во, Фанагорийское участковое л-во, нижняя часть г. Чатал-Кая, 19.VII.2017, Шевченко И.А.; Пшишское л-во, Шаумяновское участ. л-во, окр. ж/д станции Чинары, лев. берег р. Ватепси, дубово-грабовый лес, 14.IX.2017, Шевченко И.А.; Пшишское л-во, Гойтхское участк. л-во, окр. с. Терзиян, СЗ склон крутизной 20°, грабовый лес, 15.IX.2017, Шевченко И.А.; Горячеключевское л-во, Фанагорийское участковое л-во, ур. Поднависла, 19.VII.2017, Шевченко И.А.; Республика Адыгея, Гузерипльское л-во, хр. Скаженный, ЮЗ склон, 15–20°, 1100 м над ур. м., пихтарник, 14.VIII.2018, Шевченко И.А.).

Dryopteris liliana Golits. – щитовник конкурирующий. Аджаро-Лазистанский эндемик. В Конспекте флоры Кавказа (Caucasian flora conspectus, 2003) для Западного Закавказья указывается только Аджария. Впервые отмечается для Сочинского подрайона Северо-Колхидского флористического р-на (Timukhin, Tuniyev, 2016): Кавказский заповедник, Тисо-самшитовая роща, 02.VII.1975, Дымская И.Ю.).

Сем. Woodsiaceae

Woodsia alpina (Bolton) Gray – вудсия альпийская. На Кавказском перешейке редко встречается на скалах в среднегорье и высокогорье. На Восточном Кавказе, в Диклосмта-Дюльтыдагском флористическом р-не указан с г. Анчабала на Богосском хр. (Murtazaliev, 2009). Нами вид найден на Главном Кавказском хребте (Республика Дагестан, Тляртинский район, окр. с. Тохота, ущ. р. Тахор, 30.VI.2008, Тимухин И.Н., Туни-

ев Б.С.). На Центральном Кавказе вид найден в Цейском ущелье (Северная Осетия-Алания, окр. с. Цей, пик Турист, 24.VIII.2007, Тимухин И.Н.).

Сем. Ophioglossaceae

Botrychium lunaria (L.) Sw. – гроздовник лунный. В Конспекте флоры Кавказа (Caucasian flora conspectus, 2003) для Западного Закавказья Туапсе-Адлерский флористический район не указывается. Найден в высокогорье западной и восточной частей Сочинского национального парка (Адлерский р-н Сочи, СНП, хр. Аибга, 3-я вершина, скалы и камни на субальпийских лугах, 18.VII.1995, Солодько А.С.; Лазаревский р-н Сочи, СНП, Главный Кавказский хребет, г. Аутль, 10.VII.2000, Тимухин И.Н.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Caucasian...] Конспект флоры Кавказа: В 3 т. Т. 1. СПб. 2003. 204 с.
- Gabrieljan E.C., Greuter W.A. 1984. A revised catalogue of the Pteridophyta of the Armenian SSR. – Willdenowia. 14: 145–158.
- [Kolakovskiy] Колаковский А.А. 1980. Флора Абхазии. Изд. 2-е. Т. 1. Тбилиси. 210 с.
- [Kolakovskiy, Askerov] Колаковский А.А., Аскеров А.М. 1981. Новые данные по птеридофлоре Абхазии. – Сообщ. АН ГССР. 102 (2): 409–411.
- [Murtazaliev] Муртазалиев Р.А. 2009. Конспект флоры Дагестана. Т. 1 (Lycopodiaceae – Urticaceae). Махачкала. 320 с.
- [Timukhin] Тимухин И.Н. 2005. Флора стационара “Хакудж” Сочинского национального парка. – В сб: Проблемы устойчивого развития регионов рекреационной специализации. Сочи. С. 134–162.
- [Timukhin, Tuniyev] Тимухин И.Н., Туниев Б.С. 2016. О границах Бело-Лабинского, Туапсе-Адлерского и Абхазского флористических районов Кавказа. – Вестник Удмуртского университета. Ижевск. 26 (2): 91–97.
- [Timukhin, Tuniyev] Тимухин И.Н., Туниев Б.С. 2017. Костенец Воронова – *Asplenium woronowii* Christ., 1906 [*Asplenium pseudolanceolatum* Fomin, 1908]. – В кн.: Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. III изд. Краснодар. С. 114–115.
- [Zernov] Зернов А.С. 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. М. 664 с.
- [Zernov] Зернов А.С. 2013. Иллюстрированная флора юга Российского Причерноморья. М. 588 с.

NEW RECORDS OF PTERIDOPHYTA IN THE CAUCASUS

I. N. Timukhin^{a,#}, A. I. Shmakov^{b,##}, and B. S. Tuniyev^{a,###}^a Sochi National Park
Moskovskaya Str., 21, Sochi, 354000, Russia^b South-Siberian Botanical Garden, Altai State University
Lenina Str., 61, Barnaul, 656099, Russia[#]e-mail: timukhin77@mail.ru,^{##}e-mail: ssgbot@mail.ru^{###}e-mail: btuniyev@mail.ru

New localities are listed for 11 species and one nothospecies of ferns in the Caucasus: *Polypodium interjectum* Shivas, *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Thelypteris palustris* Schott, *Asplenium hermanni-christi* Fomin, *A. woronowii* H. Christ, *Cystopteris dickieana* R. Sim., *Dryopteris caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, *D. liliana* Gollts., *Polystichum woronowii* Fomin, *Woodsia alpina* (Bolton) Gray, *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Polystichum* × *illyricum* (Berd.) Hahne. Herbarium specimens are stored in the Herbarium of Sochi National Park (SNP). Information about new findings is provided for each species.

Keywords: ferns, new records, Caucasus

REFERENCES

- Caucasian Flora Conspectus. 2003. T. 1. St. Petersburg. 204 p. (In Russ.).
- Gabrieljan E.C., Greuter W.A. 1984. A revised catalogue of the Pteridophyta of the Armenian SSR. – Willdenowia. 14: 145–158.
- Kolakovsky A.A. 1980. Flora Abkhazii. T. 1. Tbilisi. 210 p. (In Russ.).
- Kolakovsky A.A., Askerov A.M. 1981. Novye dannye po pteridoflore Abkhazii. – Soobshcheniya AN GruzSSR. 102 (2): 409–411 (In Russ.).
- Murtazaliev R.A. 2009. Konspekt flory Dagestana. T. 1 (Lycopodiaceae – Urticaceae). Makhachkala. 320 p. (In Russ.).
- Timukhin I.N. 2005. Flora statsionara “Khakudzh” Sochinskogo natsionalnogo parka. – In: Problemy us-
toychivogo razvitiya regionov rekreatsionnoy spetsial-
izatsii. Sochi. P. 134–162 (In Russ.).
- Timukhin I.N., Tuniyev B.S. 2016. O granitsakh Belo-Labinskogo, Tuapse-Adlerskogo i Abkhazskogo floristicheskikh rayonov Kavkaza. – Vestnik Udmurtskogo universiteta. 26 (2): 91–97 (In Russ.).
- Timukhin I.N., Tuniyev B.S. 2017. Kostenets Voronova – *Asplenium woronowii* Christ., 1906 [*Asplenium pseudolanceolatum* Fomin, 1908]. – In: Red data book of Krasnodar Territory. Plants and Fungi. Krasnodar. P. 114–115 (In Russ.).
- Zernov A.S. 2006. Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza. M. 664 p. (In Russ.).
- Zernov A.S. 2013. Illyustrirovannaya flora yuga Rossiyskogo Prichernomorya. Moscow. 588 p. (In Russ.).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

**ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА РЕБРИСТАЯ
(К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

© 2021 г. О. В. Хитун^{1,*}, О. Г. Баранова¹, В. А. Бубырева²,
Т. М. Королева¹, В. В. Петровский¹, А. Д. Потемкин¹, М. Ю. Телятников³

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. проф. Попова 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

² Санкт-Петербургский государственный университет
Университетская набережная, 7–9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

³ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская 101, Новосибирск, 630090, Россия

*e-mail: khitun-olga@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.12.2020 г.

После доработки 21.12.2020 г.

Принята к публикации 22.12.2020 г.

DOI: 10.31857/S0006813621040074

28 декабря 2020 года исполнилось 90 лет Ольге Владимировне Ребристой — кандидату биологических наук, исследователю арктической флоры, лауреату Государственной премии СССР, автору более 200 научных работ. Ольга Владимировна начала работать в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова в 1955 году и прошла путь от старшего лаборанта Сектора Севера до старшего научного сотрудника. В 2020 г. исполнилось также ровно 60 лет со времени выхода первой публикации О.В. Ребристой в Ботаническом журнале, а всего в нем опубликовано около 30 ее работ, в том числе с соавторами.

Ольга Владимировна родилась 28 декабря 1930 г. в г. Ленинграде в семье молодых ученых-химиков, специалистов по органическому синтезу. Годы Великой Отечественной войны их семья провела в Казани, куда их эвакуировали вместе с заводом, где работала ее мать, в июле 1945 г. они вернулись в Ленинград, а в 1948 г. Ольга Владимировна окончила с золотой медалью школу.

Еще с довоенных времен у Ольги Владимировны появился интерес к Арктике. Имена героев освоения Арктики (“челюскинцев”, “папанинцев”, Чкалова) были в те годы у всех на слуху. Большое влияние оказала и книга Бориса Горбатова “Обыкновенная Арктика”, прочитанная в юности. Надеясь попасть в Арктику, Ольга Владимировна поступила на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета и в 1953 г. она с красным дипломом закончила кафедру геоботаники, где в то время читали лекции известные геоботаники — А.А. Ниценко, И.Д. Богдановская-Гиенэф, А.А. Корча-

гин, заведовал кафедрой член-корреспондент Академии наук СССР А.П. Шенников.

После окончания университета Ольга Владимировна два года работала в Межобластной землеустроительной экспедиции Министерства сельского хозяйства РСФСР. Эта экспедиция занималась обследованием оленьих пастбищ на севере европейской части и в Западной Сибири. Их



Ольга Владимировна Ребристая.
Olga Vladimirovna Rebristaya.



О.В. Ребристая на Ямале в 1983 г.
O.V. Rebristaya at the Yamal Peninsula in 1983.

лагерь базировался на севере Коми АССР (пос. Усть-Уса, ныне это город Усинск). Ее мечта осуществилась. Но условия работы были крайне тяжелые, ей пришлось жить вместе с оленеводами, перемещаясь с ними по Гыданскому полуострову на оленьей упряжке; полученный от местного населения туберкулез на многие годы подорвал ее здоровье.

В 1955 году Б.А. Тихомиров по решению АН СССР создавал Сектор Севера в Ботаническом институте. Он и уговорил Ольгу Владимировну перейти в Сектор на должность старшего лаборанта. Первая ее поездка с группой молодых специалистов состоялась в пос. Тикси в низовьях р. Лены (подробнее см.: Koroleva et al., 2020). В этом коллективе (позднее ставшем Лабораторией растительности Крайнего Севера) Ольга Владимировна проработала 55 лет. Первые два года в БИНе Ольга Владимировна, как и остальные участники Сектора, участвовала в экспедиционных работах на севере Якутии, а затем Б.А. Тихомиров “поручил” ей Европейско-Западносибирскую провинцию Арктической области, восточная часть которой была очень плохо изучена

ботаниками. Там она проводила исследования практически в одиночку, отработав 5 полевых сезонов (1958–1965 гг.) на европейском Севере в Большеземельской тундре и 20 сезонов (с 1972 г. до 1996 г.) в Западносибирской Арктике (преимущественно на п-ове Ямал, а также на о-вах Белый и Шокальского, Тазовском и Гыданском полуостровах). Практически все эти годы Ольга Владимировна была начальником полевого отряда II Полярной экспедиции БИНа.

Первый раз на европейский Север (в район Воркуты) она поехала в 1958 г. вместе с А.И. Толмачевым. Александр Иннокентьевич оказал огромное влияние на формирование Ольги Владимировны как флориста. Совместные полевые исследования позволили разобраться в сути предложенного Толмачевым метода конкретных флор, а определение большого количества собранных гербарных образцов позволило стать знатоком систематики арктических растений. Первые ее статьи были о флористических находках. Важным опытом было написание совместной статьи с А.И. Толмачевым о находке на европейском Севере сибирского вида *Crepis multicaulis* Ledeb.

Определяя свои воркутинские сборы, Ольга Владимировна обнаружила, что найденные ею виды преимущественно американского рода *Castilleja* Mutis не известны для флоры СССР. Результатом работы со всем имевшимся по этому роду гербарием и литературой стала статья “Род *Castilleja* Mutis в Евразии”, где приведено 11 видов, в том числе 5 новых, описанных ею. Это была серьезная статья зрелого ученого, Ольга Владимировна стала монографом этого рода в отечественной науке. В 1971 г. она защитила диссертацию по флоре северо-востока Большеземельской тундры, а позднее она обобщила свою работу в форме монографии, ставшей методическим пособием для многих поколений отечественных флористов. Р.В. Камелин в своем отзыве на книгу, назвал ее “концентрированным выражением флористической школы А.И. Толмачева”.

Ольгу Владимировну можно назвать пионером использования метода конкретных флор (КФ). Освоив методику непосредственно под руководством самого Толмачева, она первая на материале тщательно изученных ею 18 локальных флор северо-востока Большеземельской тундры показала, как работает метод, выявила все его достоинства и недочеты, уточнила методические подходы, предложила районирование исследованной территории. В 1970-е годы в понимании самого термина КФ произошло разногласие, ботаники ЛГУ рассматривали КФ как наименьшую единицу флористического районирования, а “северяне” видели в ней реальный объект исследования, пробу флоры, дающую представление о флоре

значительно большей окружающей территории. Позднее за этими пробными флорами закрепился термин “локальная флора” (ЛФ). Ольга Владимировна постоянно развивала методологию их исследования, стараясь выявить и обосновать разницу между локальной и конкретной флорами, показала, как эмпирически определять площадь выявления и реальный размер КФ, находя границы между разными КФ, путем закладки нескольких ЛФ, проверяя разные математические методы сравнения флор.

Ольгу Владимировну интересовали и вопросы флорогенеза: анализируя палеогеографическую и геоморфологическую литературу, она сумела обосновать процесс становления флоры западно-сибирской Арктики, установила ее среднечетвертичный возраст, объяснила причины обедненности, показала пути миграций и специфику отдельных флористических комплексов. Она обнаружила криофитно-степные элементы в этой флоре, а находки в центре Ямала и Гыдана облигатных галофитов подтвердили роль морских трансгрессий в формировании флоры. По распространению бореальных видов она установила границу проникновения лесных сообществ на север Западной Сибири. Этим результатам ее работы посвящено много статей, а также они нашли подробное освещение во второй монографии Ольги Владимировны “Флора Ямала. Современное состояние и история формирования”, увидевшей свет в 2013 г. Эта монография подвела итог ее многолетним исследованиям на Ямале. В ней проанализированы 27 ЛФ. Благодаря работе Ольги Владимировны список видов флоры Ямала увеличился с 200 до 410 видов сосудистых растений.

Вопросы ботанической географии, районирования затронуты как в обеих монографиях Ольги Владимировны, так и в совместных публикациях с Б.А. Юрцевым и А.И. Толмачевым (см. ниже). Также она принимала участие в создании различных ботанических карт для Атласа Арктики, Атласа Архангельской области, карты для справочника “Ареалы растений”.

Ольгой Владимировной написано много статей по вопросам восстановительного потенциала флоры и естественного зарастания нарушений (часть – в соавторстве с О.В. Хитун), она многократно принимала участие в различных совещаниях по вопросам рекультивации, к ней обращались за консультациями из различных организаций, она была членом экспертной комиссии Миннефтегазстроя СССР по северу Западной Сибири, благодаря ее принципиальной позиции первоначальное техническое обоснование строительства железной дороги “Обская – Бованенково” было отправлено на доработку. Позднее она сама приняла участие в работах по трассе проек-

тируемой железной дороги. Ольга Владимировна охотно занималась и просветительской деятельностью, в течение 12 лет по линии Миннефтегазстроя ее приглашали в разные северные города и поселки (Салехард, Лабытнанги, Надым, Новый Уренгой, Югорск, Ямбург, Бованенково, Ухта, Харасавэй и отдельные буровые) с курсами лекций о природе Севера для низшего звена руководства и рабочих-вахтовиков, выезжающих в тундру. Она дважды награждалась дипломом за просветительскую работу.

Будучи прекрасным полевиком, хорошо знающим экологию арктических растений, О.В. Ребристая умела заметить самые мелкие, малозаметные виды, всегда уделяла большое внимание сбору гербария, ее коллекции пополнили фонды Гербария БИН, для 50 видов она собрала эксикаты. Опыт геоботаника-тундроведа сказался на ее большом внимании к криптогамным растениям: она так тщательно собирала мохообразные и лишайники к своим описаниям, что по этим материалам написано несколько статей с бриологами и лишенологами.

Помимо огромного объема личных исследований, Ольга Владимировна всегда принимала активное участие в коллективных работах, которых в Лаборатории традиционно было много. Важнейшая из них – многотомная “Арктическая флора СССР”, начавшая выходить по инициативе А.И. Толмачева в 1960 году. Ольга Владимировна была включена в коллектив исполнителей плановой темы “Арктическая флора СССР” (1960–1987) как ученый секретарь издания, ответственная за составление карт ареалов растений и автор многих важных обработок (около 40 родов, важнейшие из которых *Castilleja* Mutis и *Saxifraga* Juss.). Фактически Ольга Владимировна помогала А.И. Толмачеву в подготовке к этой работе уже с 1955, занимаясь каталогизацией гербария, а позднее она сыграла ключевую роль в выполнении данного проекта, взяв на себя практически всю административную работу по подготовке издания, ей и Б.А. Юрцеву приходилось унифицировать все тексты, полученные от авторов систематических обработок. Благодаря ее активности работы были завершены в 1987 г. и позднее были поданы документы на соискание Государственной премии СССР, и “Арктическая флора СССР” триумфально получила ее в 1989 г.

В 1975 г., когда в Ленинграде проводился XII Международный Ботанический конгресс, Ольга Владимировна участвовала в организации работы секции “Флористика и ботаническая география” и в проведении Симпозиума “Флористическое ограничение и разделение Арктики”, для которого Б.А. Юрцевым, А.И. Толмачевым и ею был подготовлен одноименный доклад (в 1978 г. опубликованный в виде большой статьи). Пред-

ложенная ими схема в несколько переработанном виде (Yurtsev, 1994) используется международным сообществом и сейчас.

После прошедшего в Москве в декабре 1988 г. международного конгресса Приарктических государств началась работа над международным проектом “Панарктическая флора”. Ольгой Владимировной написаны тексты по семействам Alliaceae, Convallariaceae, Iridaceae, Liliaceae, Melanthiaceae, Nartheciaceae, Nymphaeaceae, Orchidaceae, Orobanchaceae (*Castilleja*), Paeoniaceae, Ranunculaceae (*Actaea*, *Anemone*, *Caltha*, *Clematis*, *Coptis*, *Pulsatilla*, *Trollius*), а также комментарии к родам *Cardamine*, *Castilleja*, *Iris*, *Nuphar* и семействам Orchidaceae, Ranunculaceae. Панарктическую флору не удалось опубликовать как печатное издание, но она доступна в интернете <https://www.panarcticflora.org>

В конце 1990-х гг. Б.А. Юрцев стал развивать идеи о мониторинге биоразнообразия на уровне локальных флор (ЛФ). На основе специально адаптированной программы IBIS томского ботаника-программиста А.А. Зверева (Zverev, 1998) в Лаборатории была создана база данных по изученным ЛФ, позволившая проводить анализ разнообразных параметров флор и тестировать возможности их использования для районирования. После смерти Б.А. Юрцева в 2004 г., эти работы продолжают под руководством Т.М. Королевой и Ольга Владимировна принимала в них самое активное участие, даже после выхода на пенсию.

Еще одним важным направлением работы О.В. Ребристой было научно-организационное и просветительское. Вместе с Б.А. Юрцевым она активно способствовала распространению идей А.И. Толмачева и развитию сравнительной флористики, которая в СССР стала одним из ведущих направлений географии растений. Важную роль в этом сыграли регулярно проводимые (каждые 5 лет), приуроченные ко дню рождения А.И. Толмачева (21 сентября) рабочие совещания и школы по сравнительной флористике, которые стимулировали работу флористов. Ольга Владимировна была в числе организаторов и авторов пленарных докладов 5 совещаний (Неринга, Кунгур, Березинский заповедник, Ижевск, Сыктывкар). Также она участвовала в работе секции по сравнительной флористике, во время проведения съездов Русского Ботанического общества и на многочисленных Всесоюзных и Всероссийских конференциях по проблемам изучения и сохранения биоразнообразия.

Ольга Владимировна не занималась преподавательской деятельностью, но она была учителем и наставником для многих будущих ученых, когда была руководителем или со-руководителем аспирантов (в том числе и нескольких авторов этой

статьи), руководителем дипломных работ студентов ЛГУ, научным консультантом плановых тем Института биологии Коми филиала АН СССР по изучению тундровых биоценозов (1977–1990 гг.); с 1972 по 2009 гг. многократно была оппонентом на защитах кандидатских диссертаций; рецензировала и продолжает рецензировать статьи для Ботанического журнала. Ольга Владимировна всегда очень доброжелательно относилась к тем, кто к ней обращался за помощью, щедро делилась своими знаниями, проверяла гербарий и помогала определять растения, ее замечания и советы помогали молодым ученым существенно улучшить их диссертации.

Говоря о заслугах Ольги Владимировны как ученого с широчайшим кругозором, исследователя Арктики, внесшего серьезный вклад в изучение флоры ранее практически не изученных ботаниками территорий, не можем не остановиться и на ее человеческих качествах. Это человек огромного мужества, железной воли и кипящей энергии. Ее жизненный путь не был легок, особенно в последние годы ее преследовали тяжелейшие болезни и травмы, но ее негибаемая сила духа позволила продолжать жить и интересоваться любимой работой. Конечно, в этом заслуга и ее семьи, у Ольги Владимировны есть надежный тыл: дочь Анна и внучка Наталья (обе побывали с ней в экспедициях в Арктике) и подрастают две правнучки.

Мы искренне поздравляем с юбилеем Ольгу Владимировну Ребристую – выдающегося ученого, нашего учителя, наставника и друга – человека с пронизательным взглядом, мудрым и чистым сердцем, которому можно доверить свои стремления, сомнения и тревоги. Желаем ей здоровья, сохранять такую же жажду жизни и интерес к научной работе.

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ РАБОТ О.В. РЕБРИСТОЙ

Ребристая О.В. 1960. О распространении *Potentilla pulchella* R.Br. в Советской Арктике. – Бот. журн. 45(3): 397–399.

Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1961. О географическом распространении *Crepis multicaulis* Ledeb. и о забытом виде *Crepis gmelinii* (L.) Tausch. – Бот. мат. Гербария Бот. ин-та АН СССР. 21: 402–405.

Ребристая О.В. 1964. Род *Castilleja* Mutis в Евразии. – Новости сист. высш. раст. 1: 283–311.

Ребристая О.В. 1964. Пределы распространения сибирских видов на европейском Севере. – Бот. журн. 49 (6): 839–853.

Ребристая О.В. 1964. Род *Trisetum* Pers. – Арктическая флора СССР. 2: 92–100.

- Петровский В.В., Ребристая О.В. 1965. К характеристике флоры восточноевропейской лесотундры. — Бот. журн. 50 (7): 933–942.
- Ребристая О.В. 1966. Список сосудистых растений острова Муостях (губа Буорхая, арктическая Якутия). — В кн.: Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л. С. 41–43.
- Ребристая О.В. 1966. Сем. Chenopodiaceae Less. — Арктическая флора СССР. V: 179–183.
- Ребристая О.В., Токаревских С.А. 1967. Новые данные о распространении водных растений на Крайнем Севере европейской части СССР. — Бот. журн. 52 (1): 98–103.
- Ребристая О.В. 1970. К характеристике флор восточной части Большеземельской тундры. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. — Сыктывкар. С. 64–73.
- Ребристая О.В. 1970. Сибирские элементы во флоре крайнего северо-востока Европы и их происхождение. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. М.; Л. С. 339–345.
- Катенин А.Е., Петровский В.В., Ребристая О.В. 1970. Флора лесотундрового стационара. Сосудистые растения. — В кн.: Экология и биология растений восточноевропейской лесотундры. М.; Л. С. 37–47.
- Ребристая О.В. 1971. Флора востока Большеземельской тундры: автореф. дисс. канд. биол. наук. Л. 20 с.
- Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1971. Вопросы истории флоры европейской и западносибирской Арктики в их связи с палеогеографией антропогена. — В кн.: Корреляция новейших отложений севера Евразии. Л. С. 70–74.
- Ребристая О.В. 1971. Род *Minuartia* (L.) Hieron. — Арктическая флора СССР. VI: 57–70.
- Ребристая О.В., Шмидт В.М. 1972. Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. — Бот. журн. 57 (11): 1353–1364.
- Иванина Л.И., Ребристая О.В. 1974. Географо-систематический обзор мытников (род *Pedicularis*) Урала и Пай-Хоя. — В сб.: VI Всесоюзн. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тезисы докл. Ставрополь. С. 170–172.
- Ребристая О.В., Юнак Р.И. 1975. О новых и более редких растениях полуострова Ямал. — Новости сист. высш. раст. 12: 281–284.
- Ребристая О.В. Полозова Т.Г. 1975. Флористические находки на о. Диксон (Западный Таймыр). — Новости сист. высш. раст. 12: 280–281.
- Ребристая О.В. 1975. Роды *Brassica* L., *Sinapis* L., *Cakile* Mill., *Raphanus* L., *Lepidium* L., *Subularia* L., *Turritis* L. — Арктическая флора СССР. VII: 155–157, 167–168.
- Ребристая О.В. 1976. Распространение характерных видов флоры. Карты 1–4. — В кн.: Атлас Архангельской области. М. С. 40.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1976. Секторальная дифференциация арктической флоры. — В сб.: XXIII Международный географический конгресс. Симпозиум “География полярных стран”. Тезисы докл. Л. С. 85–88.
- Ребристая О.В. 1977. Флора востока Большеземельской тундры. Л. 1977. 334 с.
- Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. 1978. Флористическое ограничение и разделение Арктики. — В кн.: Арктическая флористическая область. Л. С. 9–104.
- Ребристая О.В. 1980. Семейства Geraniaceae Juss., Haloragaceae R. Br., Diapensiaceae Lindl., роды *Castilleja* Mutis, *Bartsia* L. — Арктическая флора СССР. VIII (1): 8–13, 54–57, 157–160, 275–286, 292–293.
- Ребристая О.В. 1982. Флористические находки на полуострове Ямал. — Нов. сист. высш. раст. 19: 201–212.
- Ребристая О.В. 1983. Семейство Orobanchaceae Vent. — Арктическая флора СССР. VIII(2): 6–7.
- Ребристая О.В. 1984. Семейства Droseraceae Salisb., Saxifragaceae Juss, роды *Fragaria* L., *Sibbaldia* L., *Geum* L. — Арктическая флора СССР. IX(1): 7–9, 24–88, 131–132, 234–236, 249–250.
- Ребристая О.В. 1985. Ареалы растений (Карты с пояснительным текстом). Раздел 7. Карты А–З. Раздел 9. Карты И–К. Раздел 11. Карты Л–М. — Атлас Арктики. М. С. 124–126.
- Ребристая О.В., Юрцев Б.А. 1985. Карта 8. Ботанико-географические подзоны тундровой зоны. — Атлас Арктики. М. С. 125.
- Ребристая О.В., Юрцев Б.А. 1985. Карта 10. Районирование Арктической флористической области. — Атлас Арктики. М. С. 126.
- Волкова Л.А., Ребристая О.В. 1986. К бриофлоре полуострова Ямал. — Нов. сист. низш. раст. С. 230–234.
- Жукова А.Л., Ребристая О.В. 1986. К флоре печеночных мхов района р. Матюйяха (Ямал). — Бот. журн. 71 (5): 642–649.
- Андреев М.П., Добрыш А.А., Ребристая О.В. 1987. Лишайники островов Белый и Шокальского (Карское море). — Нов. систем. низш. раст. С. 126–131.
- Волкова Л.А., Ребристая О.В. 1987. Дополнения к бриофлоре Ямала (Карское море). — Там же. С. 199–203.
- Жукова А.Л., Ребристая О.В. 1987. Печеночные мхи о. Шокальского (Карское море). — Там же. С. 203–208.

- Жукова А.Л., Ребристая О.В. 1987. К флоре печеночных мхов острова Белый (Карское море). — Там же. С. 208–213.
- Ребристая О.В. 1987. Опыт применения метода конкретных флор в западносибирской Арктике (полуостров Ямал). — В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л. С. 67–90.
- Ребристая О.В. 1987. Семейства *Caprifoliaceae* Juss (ключ определения родов и род *Linnaea* Gronov. ex L.), *Adoxaceae* Trautv., роды *Solidago* L., *Gnaphalium* L., *Tussilago* L., *Crepis* L. — Арктическая флора СССР. X: С. 24, 29–33, 63–67, 96–102, 179, 319–327.
- Ребристая О.В. 1989. Особенности растительного покрова полуострова Ямал. — В кн.: Характеристика геологических и почвенно-растительных особенностей территории газоконденсатных месторождений севера Тюменской области. М. С. 40–48.
- Ребристая О.В., Шмидт В.М. 1989. О константах пространственного разнообразия и удельного уровня видового богатства флор (на примере конкретных флор Ямала). — Бот. журн. 74(11): 1584–1593.
- Ребристая О.В., Творогов В.А., Хитун О.В. 1989. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири). — Бот. журн. 74 (1): 22–35.
- Ребристая О.В. 1990. Восстановление растительности на естественно нарушенных участках п-ова Ямал. — В кн.: Вопросы обоснования технологии и организации природоохранных работ при строительстве объектов нефтяной и газовой промышленности в арктических районах. М. С. 3–14.
- Rebristaya O.V. 1990. Comparative floristic in the Yamal peninsula. — In: Arctic Research: Advance and Prospects. Pt 2. М. Р. 249–251.
- Ребристая О.В. 1991. Состав и структура флоры Ямала. — В сб.: Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Красноярск. С. 48–50.
- Ребристая О.В. 1991. О новых и редких для Западносибирской Арктики видах рода *Carex* (Cyperaceae). — Бот. журн. 76(12): 131–134.
- Ребристая О.В. 1992. Редкие, нуждающиеся в охране виды растений полуострова Ямал. — Бот. журн. 77 (11): 140–144.
- Ребристая О.В., Хитун О.В., Чернядьева И.В. 1993. Техногенные нарушения и естественное возобновление растительности в подзоне северных гипоарктических тундр полуострова Ямал. — Бот. журн. 78 (3): 122–135.
- Ребристая О.В., Хитун О.В. 1994. Широтные географические элементы во флоре и растительности Западно-Сибирской Арктики. — Вестн. СПбУ. Сер. 3. Биол. 4: 70–76.
- Ребристая О.В., Хитун О.В. 1994. Флора сосудистых растений низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика). — Бот. журн. 79 (8): 68–77.
- Хитун О.В., Ребристая О.В. 1994. Реакция растительных сообществ на техногенные нарушения в подзоне северных гипоарктических тундр Ямала. — В сб.: Освоение Севера и проблемы рекультивации. Тез. докл. II Междунар. конф. Сыктывкар. С. 64–71.
- Ребристая О.В. 1995. Сосудистые растения острова Белого (Карское море). — Бот. журн. 80 (7): 16–36.
- Ребристая О.В. 1995. Реликты во флоре Ямала. — В кн.: Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. Томск. С. 59–61.
- Ребристая О.В., Хитун О.В., Чернядьева И.В., Лейбман М.О. 1995. Динамика растительности на криогенных оползнях в центральной части полуострова Ямал. — Бот. журн. 80 (4): 31–48.
- Ребристая О.В., Хитун О.В. 1995. Особенности методики изучения смен растительности при линейных нарушениях и строительстве линейных сооружений. — В кн.: Антропогенная динамика растительности в Арктике и Субарктике: принципы и подходы к изучению. СПб. С. 91–95.
- Ребристая О.В. 1996. Тундровые сообщества. — В кн.: Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества. Новосибирск. С. 189–190, 198–199, 211–213, 218–219, 245–247.
- Ребристая О.В., Хитун О.В. 1996. Восстановительный потенциал флоры Ямала. — В сб.: Освоение Севера и проблемы рекультивации. Тез. докл. III Междунар. конф. Сыктывкар. С. 165–167.
- Ребристая О.В. 1997. Флора приморских экотопов Западносибирской Арктики. — Бот. журн. 82 (7): 30–40.
- Ребристая О.В. 1998. Анализ северных пределов распространения растений Ямала (на уровне ценофлор). — В сб.: Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб. С. 158–172.
- Ребристая О.В., Хитун О.В. 1998. Ботанико-географические особенности флоры центрального Ямала. — Бот. журн. 83 (7): 37–52.
- Хитун О.В., Ребристая О.В. 1998. Растительность и эколого-географическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова). — Бот. журн. 83 (12): 21–37.
- Khitun O., Rebristaya O. 1998. Study of plant species diversity in the West Siberian Arctic. — In: Personal, Societal and Ecological Values of the Wilderness. Proc. RMRS-P-4. Ogden, UT. P. 42–48.
- Ребристая О.В. 1999. Новые данные о флоре полуострова Ямал. — Krylovia. 1 (1): 92–101.

- Ребристая О.В. 1999. Растительный покров Центрального Ямала. — В кн.: Эрозионные процессы на Центральном Ямале. СПб. С. 34–54.
- Юрцев Б.А., Ребристая О.В., Полозова Т.Г., Медведева Н.А. 1999. Опыт анализа данных о ресурсах флоры Российской Арктики. — Растит. ресурсы. 35 (2): 1–14.
- Ребристая О.В. 2000. Понятие “ландшафтная активность”, ее использование в сравнительной флористике. — В кн.: Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск. С. 5–6.
- Ребристая О.В. 2000. Подзональное деление Западносибирской Арктики. — В кн.: Современные проблемы ботанической географии, картографии, геоботаники, экологии. СПб. С. 92–96.
- Ребристая О.В. 2000. Фитогеографические особенности северной лесотундры юго-восточного Ямала. — Бот. журн. 85 (5): 29–48.
- Ребристая О.В. 2000. Особенности распространения сосудистых растений на п-ове Ямал (Западносибирская Арктика). — В кн.: Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб. С. 84–94.
- Ребристая О.В. 2000. Сосудистые растения болотных сообществ полуострова Ямал. — Сибирский эколог. журн. 5: 585–598.
- Ребристая О.В. 2001. Флора Ямала: современное состояние и история формирования. — В сб.: Проблемы сохранения биоразнообразия в наземных и морских экосистемах. Тез. докл. Междунар. конф. и выездн. сессия Отд. общ. биол. РАН. Апатиты. С. 31–32.
- Юрцев Б.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. 2001. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды. — Бот. журн. 86 (9): 1–27.
- Ребристая О.В. 2002. Сосудистые растения острова Шокальского. — Бот. журн. 87 (6): 29–40.
- Ребристая О.В. 2002. Сравнительный анализ флор на долготном и широтном градиенте. — Вестн. Томск. гос. ун-та. IX(2): 58–62.
- Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. 2002. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия). — Бот. журн. 87 (6): 1–28.
- Khitun O., Rebristaya O. 2002. Anthropogenic Impacts on Habitat Structure and Species Richness in the West Siberian Arctic. — Wilderness in the Circumpolar North: searching for compatibility in traditional, ecotourism and ecological values. Proc. RMRS – P-8. Ogden, UT: US. P. 1–11.
- Ребристая О.В. 2004. К истории формирования флоры Ямала. — В сб.: Развитие сравнительной флористики в России: вклад школы А.И. Толмачева. Сыктывкар. С. 19–25.
- Юрцев Б.А., Зверев А.А., Катенин А.Е., Королева Т.М., Кучеров И.Б., Петровский В.В., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А. 2004. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики. — Бот. журн. 8 (11): 1689–1727.
- Красная книга Ненецкого автономного округа. Нарьян-Мар. 2006. Сост. Афонина О.М., Гуртовая Е.Н., Евдокимов В.Е., Ребристая О.В. и др. Нарьян-Мар. 450 с.
- Ребристая О.В. 2006. Сосудистые растения. — В кн.: Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень. С. 16–69.
- Хитун О.В., Зверев А.А., Ребристая О.В. 2007. Изменение структуры широтных географических элементов локальных и парциальных флор Западно-Сибирской Арктики на зональном градиенте. — Бот. журн. 92 (12): 1857–1873.
- Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Секретарева Н.А., Хитун О.В., Ходачек Е.А., Чиненко С.В., Юрцев Б.А. 2008. Долготная географическая структура локальных и региональных флор Азиатской Арктики. — Бот. журн. 93 (2): 193–220.
- Королева Т.М., Зверев А.А., Катенин А.Е., Петровский В.В., Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Хитун О.В., Чиненко С.В. 2012. Широтная географическая структура локальных флор Азиатской Арктики: анализ распространения групп и фракций. — Бот. журн. 97 (9): 69–89.
- Ребристая О.В. 2013. Флора полуострова Ямал. Современное состояние и история формирования. СПб. 312 с.
- Хитун О.В., Баранова О.Г., Зверев А.А., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В. 2013. Краткий обзор некоторых сравнительно-флористических исследований в России за период 2004–2012 гг. (в память о Б.А. Юрцеве и к 80-летию со дня его рождения). — Бот. журн. 98 (1): 3–9.
- Королева Т.М., Зверев А.А., Петровский В.В., Поспелов И.Н., Поспелова Е.Б., Ребристая О.В., Хитун О.В., Чиненко С.В. 2014. Анализ спектров широтной географической структуры локальных и региональных флор Азиатской Арктики. — Растительный мир Азиатской России. 4 (16): 36–54.
- Хитун О.В., Ребристая О.В. 2018. Локальная флора окрестностей мыса Матюйсале — единственная детально изученная ботаниками часть Гыданского заповедника. — В сб.: Экология и

география растений и растительных сообществ. Матер. IV Междунар. науч. конф. — Екатеринбург. С. 997–1000.

димирович Петровский (к 90-летию со дня рождения). — Бот. журн. 105 (12): 1239–1248.

[Zverev] Зверев А.А. 1998. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы “IBIS”. — В кн.: Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб. С. 284–288.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Koroleva et al.] Королева Т.М., Ребристая О.В., Хитун О.В., Чиненко С.В., Гоголева П.А. 2020. Владислав Вла-

Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic. 1994. — J. Veg. Sci. 5: 765–774.

OLGA VLADIMIROVNA REBRISTAYA (ON THE 90-YEARS ANNIVERSARY)

**O. V. Khitun^{a,#}, O. G. Baranova^a, V. A. Bubyreva^b, T. M. Koroleva^a,
V. V. Petrovsky^a, A. D. Potemkin^a, and M. Yu. Telyatnikov^c**

^a Komarov Botanical Institute RAS

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

^b Saint-Petersburg State University

Universitetskaya Emb., 7–9, St. Peterburg, 199034, Russia

^c Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of RAS

Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

[#]*e-mail: khitun-olga@yandex.ru*

REFERENCES

Koroleva T.M., Rebristaya O.V., Khitun O.V., Chinenko S.V., Gogoleva P.A. 2020. Vladislav Vladimirovich Petrovsky (on the 90-years anniversary). — Bot. Zhurn. 105 (12): 1239–1248 (In Russ.).

Zverev A.A. 1998. Comparative analysis of floras with the help of computer system IBIS. — In: Study of biological diversity by the methods of comparative floristics. St.-Peterburg. P. 284–288 (In Russ.).

Yurtsev B.A. Floristic division of the Arctic. 1994. — J. Veg. Sci. 5: 765–774.